



## 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

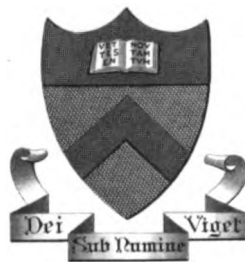
Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können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



32101 074861764

~~8852~~  
8852  
.128  
45  
v. ~~48~~

Library of



Princeton University.

Presented by  
Charles Williston M. Alpin,  
Class of '88.





38  
1





# Archiv für Protistenkunde

Begründet von

**Fritz Schaudinn**

herausgegeben von

**Max Hartmann** und **Adolf Pascher**  
Berlin Prag

**45. Band**

Mit 109 Abbildungen und 10 Tabellen im Text und 11 Tafeln



Jena  
Verlag von Gustav Fischer  
1922



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

# Inhaltsübersicht.

## Erstes Heft.

(Ausgegeben am 29. April 1922.)

### Abhandlungen:

	Seite
KOHLER, OTTO: Über die Geotaxis von <i>Paramecium</i> . (Mit 3 Textfiguren) . . . . .	1
REICHENOW, EDUARD: Intracelluläre Symbionten bei blutsaugenden Milben und Egel. (Mit 8 Textfiguren) . . . . .	95
BREUER, RUDOLF: Weiterer Beitrag zur Biologie von <i>Chlamydomphrys</i> auf Agarkulturen. (Mit Tafel 1 und 4 Textfiguren) . . . . .	117
BUDDENBROCK, W. v.: Über eine neue <i>Strombidium</i> -Art aus Helgoland ( <i>Str. clavellinae</i> ). (Mit 3 Textfiguren) . . . . .	129

### Kleinere Mitteilungen:

Nene oder wenig bekannte Protisten. IV. . . . .	133
PASCHER, A.: Nene oder wenig bekannte Flagellaten. IV. (Mit 21 Textfiguren) . . . . .	133

### Besprechungen:

DOPLEIN, F.: Die Gattung <i>Chloramoeba</i> BOHLIN und ihre Stellung im Reiche der Organismen. Acta zoologica II p. 431—443, Taf. I, II, dazu eine Textfigur. Bespr. von A. PASCHER . . . . .	150
KEYLIN, D.: On a new Saccharomycete — <i>Monosporella unicuspidata</i> — parasitic in the body of a Dipterous larva ( <i>Dasyhelea obscura</i> WINNERTZ). Parasitology XII No. 1 (1920) p. 83—91 . . . . .	152

## Zweites Heft.

(Ausgegeben am 20. Juli 1922.)

### Abhandlungen:

PETERSCHILKA, FRANZ: Kernteilung und Pyrenoidvermehrung bei <i>Mougeotia</i> . (Zur Cytologie der Chlorophyten. I.) (Mit Tafel 2) . . . . .	153
CZURDA, VIKTOR: Über ein bisher wenig beobachtetes Gebilde und andere Erscheinungen im Kerne von <i>Spirogyra (setiformis)</i> KÜTZ. (Zur Cytologie der Gattung <i>Spirogyra</i> . II.) (Mit Tafel 3 u. 4 und 4 Textfiguren) . . . . .	163
SCHINDERA, MAXIMILIAN: Beiträge zur Biologie, Agglomeration und Züchtung von <i>Trypanoplasma helicis</i> LEIDY. (Mit Tafel 5 und 3 Textfiguren) . . . . .	200
NIESCHULE, OTTO: Zur Kenntnis einiger Vogeltrypanosomen. (Mit Tafel 6 u. 7 und 2 Textfiguren) . . . . .	241

(RECAP)

8852

.123

525075

Handwritten notes: "Mougeotia", "Keylin", "Czurda", "Schindera", "Nieschule".

IV

**Kleinere Mitteilungen:**

Neue oder wenig bekannte Protisten. V. . . . .	Seite 264
PASCHER, A.: Neue oder wenig bekannte Flagellaten. V. (Mit 11 Textfiguren) . . . . .	264

**Drittes Heft.**

(Ausgegeben am 12. Oktober 1922.)

**Abhandlungen:**

BREMER, HANS: Studien über Kernbau und Kernteilung von <i>Myxidium Lieberkühni</i> BÜTSCHLI. Zugleich ein Referat über den Stand der Kernprobleme bei den Myxosporidien. (Mit Tafel 8 u. 9 und 4 Textfiguren) . . . . .	273
STOLTE, HANS-ADAM: Der Einfluß der Umwelt auf Macronucleus und Plasma von <i>Stentor coeruleus</i> EHRBG. Ein experimenteller Beitrag zur Frage der Kernplasmabeziehungen. (Mit 10 Tabellen und 30 Textfiguren.) . . . . .	344
NEMECZEK, ALBIN: Über <i>Zschokkella rovignensis</i> spec. nov. (Mit Tafel 10) . . . . .	390
COMES, SALVATORE: Appunti di biologia malarica: Modo di nutrizione e genesi di pigmento nel parassita malarico (nota terza). (Mit Tafel 11) . . . . .	401

**Kleinere Mitteilungen:**

NIESCHULZ, OTTO: Über Entamoeben des Hausrindes. (Mit 1 Textfigur) . . . . .	410
GEITLER, LOTHAR: Zur Cytologie der Blaualgen. Eine Kritik der Arbeit O. BAUMGÄRTEL's: Das Problem der Cyanophyzeenzelle. (Mit 1 Textfigur) . . . . .	413
Neue oder wenig bekannte Protisten. VI. . . . .	419
EIDMANN, HERMANN: Neue oder wenig bekannte Ciliaten. I. (Mit 12 Textfiguren) . . . . .	419
Neue oder wenig bekannte Protisten. VII. . . . .	431
PASCHER, A.: Neue oder wenig bekannte Flagellaten. VI. (Mit 2 Textfiguren) . . . . .	431

**Besprechungen:**

CARTER NELLIE: The cytology of the Chladophoraceae. Annals of Botany Vol. 33 No. 182 p. 467—478 1919. Mit 1 Tafel und 2 Textfig. Bespr. von F. PETERSCHILKA . . . . .	440
GICKLHORN, J.: Studien an Eisenorganismen. I. Mitt.: Über die Art der Eisenspeicherung bei Trachelomonas und Eisenbakterien. Sitz.-Ber. d. Wiener Akad. d. Wiss., Math.-naturw. Kl. Abt. I, 129, 5. u. 6. Heft, 1920. Bespr. von K. BORESCH . . . . .	441
KÜHN, A.: Morphologie der Tiere in Bildern. 1. Heft: Flagellaten. 106 Seiten mit 201 Textfiguren. Bornträger, Berlin 1921. Bespr. von A. PASCHER . . . . .	442

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem zoologischen Institut Breslau.)

## Über die Geotaxis von *Paramecium*.

Von  
Privatdozent Dr. Otto Koehler.

(Hierzu 3 Textfiguren.)

### Inhaltsverzeichnis.

- A. Einleitung (1—9): Vier Theorien zur Erklärung der negativen Geotaxis: Die mechanische 3—5, die Drucktheorie 5—6, die Widerstandstheorie 6—7, die Statocystentheorie 7—8.
- B. Versuchsergebnisse 9—90.
- I. Die Massenverteilung im Paramecienkörper 9—22.
- a) Schleuderversuche in Kapillarpipetten 9—21, Ältere Versuche 9—12, Eigene Versuche 12—14, Material, Technik 12—14, Ergebnis 14, Fehlerquellen, Kritik älterer Versuche 14—18, Versuche unter Vermeidung der Fehlerquellen 18, Tiere mit beschwerten Hinterenden 19/20, Gesamturteil 20/21.
- b) Schleuderversuche in weiten Röhren 21, Zusammenfassung 22.
- II. Das Zustandekommen der negativen Ansammlung unter normalen Bedingungen 22—28.
- a) Massenbeobachtungen. Scheinbar ungerichtete Bewegung, Fluchtreaktion als Mittel der negativ geotaktischen Einstellung 23—24.
- b) Einzeltiere 24—26.
- c) Wenig zahlreiche Tiere 26, Vergleichbare Fälle: Heliotaxis von Kaulquappen und Daphnien, Wesen des Begleitreiz 26/27, Zusammenfassung 27/28.
- III. Versuche über den Einfluß der Kohlensäure- und der Sauerstoffspannung auf das geotaktische Verhalten 28—43.
- a) Massenversuche 28—32, mit Kohlensäure 28—31, mit Sauerstoff 31/32.

- b) Versuche mit Einzeltieren 32—34, Zusammenfassung der Ergebnisse 34, Erklärung der scheinbar ungerichteten Bewegung (Abhängigkeit des Empfindlichkeitsverhältnisses für den Schwereiz, bzw. andere ungerichtete Reize von der Kohlensäurespannung 34—37, Galvanotaxis und Schwereiz 37—39, Gasschichtung im Rohr unmöglich 39/40, Biologische Bedeutung 40. — Nachwort: Erniedrigte Sauerstoffspannung 40—43.
- IV. Versuche zur Zentrotaxis von *Paramecium* 43—59.
- a) Massenversuche 43—51, Ergebnis 45, Geschwindigkeiten im senkrechten Rohre 45—47, im wagerechten Rohre 47/48, Zentrotaxis von Geotaxis gefolgt 49—51.
- b) Einzeltiere: bei normaler 51—53, bei erhöhter Kohlensäurespannung 53—55.
- c) Kohlensäure als Begleitreiz 55—59. Verhalten in nichtgeschleuderten Röhren mit CO<sub>2</sub>-Gefälle 56—58.
- V. Versuche mit Eisentieren im Kraftfelde des Elektromagneten 59—77, Kritik der Versuche HARPER's 60—65, Eigene Versuche 65—76, Röhren stets in Kraftlinienrichtung 66/67, Technik 65—68.
- a) Massenversuche 68—73, Magnet und Rohr stehen senkrecht 70—71, wagerecht 72, verkehrt senkrecht 72/73.
- b) Einzeltiere 73—76, Zusammenfassung 76/77.
- VI. Besprechung der Versuchsergebnisse 77—90.
- a) Ursache der Geschwindigkeitserhöhung (Zentrotaxis und Geotaxis der Eisentiere im magnetischen Kraftfelde 78—82.
- b) Ursache des Gerichtetseins der Bewegung 82—85, Güte des Gerichtetseins 85/86, Natur der als Statolithen wirkenden Einschlusskörper 87, Mechanismus der gerichteten Einstellung, Hypothese von der besonders reizempfindlichen Zone 87—90.
- C. Zusammenfassung 90—93.  
Literaturverzeichnis 93/94.

Füllt man lange, senkrecht stehende Röhren mit einer zahlreiche lebende *Paramecien* enthaltenden Flüssigkeit, so sind die Tiere nach einiger Zeit fast alle am oberen Ende des Rohres versammelt. Diese Tatsache ist heute allgemein bekannt; fast in jeder zoologischen Hauptvorlesung sieht der Student entsprechende Versuche, die zugleich ein nie fehlendes Inventarstück aller vergleichend tierphysiologischen Übungen für Studenten bilden; ja selbst im biologischen Unterricht der Mittelschulen wird der beschriebene Versuch in dieser oder jener Form nicht selten vorgeführt. Ebenso allgemein verbreitet wie die Kenntnis des Versuches selbst ist der Gebrauch, die Erscheinung als „negative Geotaxis“ zu bezeichnen, d. h. die Schwerkraft als den richtenden Reiz anzusehen, der vom Tiere perzipiert wird und es zu aufwärts gerichteter Bewegung

veranlaßt. Tatsächlich läßt es sich auch leicht zeigen, daß alle anderen Faktoren als die Schwerkraft, die etwa in der Längsausdehnung des Rohres verschieden auf die *Paramecien* einwirken könnten, nicht die Ursache des Aufsteigens der Tiere sein können. So ist es für das Versuchsergebnis gleichgültig, ob man eine oben offene Röhre verwendet, oder deren obere Öffnung luftdicht verschließt oder endlich beide Enden offen läßt (Kapillarmethode MASSART'S). Dreht man im zweiten oder dritten Falle, sobald die „negative Ansammlung“, d. h. eine Ansammlung am oberen Ende des Steigrohres sich gebildet hat, die Röhre möglichst ruhig um 180 Grad herum und stellt sie wieder senkrecht auf, so daß sich jetzt die Ansammlung der Tiere am unteren Ende des Rohres befindet, so zerstreut sie sich alsbald, am jetzt oberen Rohrende beginnt sich eine neue zu bilden, und der Vorgang läßt sich unter günstigen Umständen beliebig oft wiederholen. Damit sind alle chemischen Reize irgendwelcher Art, z. B. solche, die von bestimmten Stellen des Glases ausgehen könnten, oder der Einfluß des an den Grenzflächen gegen Luft hineindiffundierenden Sauerstoffes, oder sonst irgendwelche Konzentrationsgefälle, die sich in der Längsrichtung des Rohres hätten ausbilden können, als Verursacher der Einstellung nach oben ausgeschlossen. Ferner dachte man auch an ein Temperaturgefälle, doch auch dieses spielt, falls wirklich vorhanden, keine nachweisbare Rolle; denn wenn man das Rohr mit den *Paramecien* seiner ganzen Länge nach in ein großes von Wasser ausgiebig durchströmtes Behältnis einschloß, so daß sicherlich an allen Punkten des Rohres die gleiche Temperatur herrschte, so sammelten sich die Tiere auch wieder am oberen Rande an. Sollte sich also herausstellen, daß die Ansammlung der Tiere am oberen Ende wirklich infolge aktiver Reizantwortungen zustande kommt, so würde tatsächlich als auslösender Reiz nur die Schwerkraft in Frage kommen, und die Bezeichnung als negative Geotaxis bestünde zu Recht.

Fragt man nun aber, wie die Zelle es ermögliche, die durch den Reiz gegebene mechanische Energie in Erregung umzusetzen, und wie die Erregung weiterhin die Reaktion auslöse, so findet man in der Literatur durchaus keine Übereinstimmung. Vielmehr sind bisher vier Theorien zur Erklärung der negativen Geotaxis aufgestellt worden, die sich im einzelnen weitgehend widersprechen und sich gegenseitig ausschließen.

Wenden wir die von VERWORN (1889), freilich nicht im Hinblick auf *Paramecium* begründete sog. mechanische Theorie auf unser Objekt an, so wie das neuerdings wieder von HARPER ge-

schehen ist, so würde danach das Schwerezentrum des *Paramecium*-Körpers auf dessen Längsachse und zwar näher dem Hinterende zu suchen sein, als das ebenfalls auf der Längsachse liegende Zentrum des Auftriebes, mit anderen Worten, das Hinterende des Zelleibes wäre schwerer als das Vorderende. Wenn also die Cilien ruhen, wie es beim toten oder gelähmten Tiere der Fall ist, so muß das Hinterende sich passiv nach unten, das Vorderende nach oben kehren, und das Tier würde in dieser Stellung passiv absinken. Schlagen aber alle Cilien jedes Querschnittes mit untereinander gleicher Kraft, so muß das Tier mit dem Vorderende voran senkrecht aufwärts steigen. So wird es der Fall sein, wenn keine anderen Reize auf das aktive Tier einwirken, die ein kräftigeres Arbeiten der Cilien der einen Körperseite und damit ein Abweichen des Körpers von der Geraden auslösen würden. Demnach müßte das Tier im reizlosen (aber tätigen) Zustande senkrecht nach oben schwimmen und so mit seinen sich ebenso verhaltenden Artgenossen am oberen Rohrende die negative Ansammlung bilden. Dieser Theorie zufolge vollzöge sich also die Einstellung der Längsachse des Zellkörpers in die Senkrechte rein passiv, so wie es schon VERWORN (1889) mit voller Bestimmtheit aussprach, und es wäre ganz unnötig anzunehmen, daß der Schwerereiz perzipiert würde. Ebensowenig wie man bei einer Boje oder einem Aräometer von einer Reizbeantwortung spricht, wenn es, unter Wasser losgelassen, sich mit senkrecht gestellter Längsachse nach oben bewegt, wäre dieser Ausdruck bei *Paramecium* am Platze. Nach der mechanischen Theorie wirkt die Schwerkraft nicht als Reiz, der perzipiert würde, sondern rein mechanisch; die Einstellung des Tieres mit seiner Längsachse in die Senkrechte erfolgt nicht aktiv, sondern passiv; und die gerichtete Auswärtsbewegung entspricht dem reizlosen Zustande. — Wäre die Theorie richtig, so müßten folgende Voraussetzungen erfüllt sein: 1. Das Schwerezentrum muß auf der Längsachse des Tieres näher dem Hinterende liegen als das Zentrum des Auftriebes; würde man das Tier mit dem Volummittelpunkt auf die Schneide einer Wage legen, so würde das Hinterende herabsinken. 2. Die Massenverteilung um die Längsachse herum, also in allen Querschnitten des *Paramecium*-Körpers, muß derart zu den Stärkeverhältnissen des Cilienschlages im reizlosen Zustande auf der Kontur dieser Querschnitte zusammenstimmen, daß ein dauerndes Abweichen nach einer Seite unterbleibt, und etwa vorkommende Abweichungen müssen sich gegenseitig aufheben. Nur dann kann das Tier im reizlosen Zustande geradeaus schwimmen. 3. Gelähmte oder abgetötete Tiere, deren Massenver-

teilung und Form sich bei der zur Abtötung oder Lähmung erforderlichen Behandlung nicht gegenüber denen des gesunden lebenden Tieres geändert haben, müssen in einer unbewegten Flüssigkeit von niedrigerem spezifischen Gewichte als das der *Paramecien* senkrecht und mit dem Hinterende voran absinken. — Ob und inwieweit sich nun die Tatsachen mit diesen Forderungen aus der Theorie in Einklang bringen lassen, wird in Kap. I ausgeführt werden.

Im Gegensatz zu der mechanischen Theorie nehmen die drei folgenden Theorien eine Perzeption des Schwerereizes an und lassen demnach die negative Ansammlung durch aktive Reizbeantwortungen zustande kommen.

JENSEN (1893) stellte die Drucktheorie auf, derzufolge die *Paramecien* Unterschiedsempfindlichkeit gegenüber den hydrostatischen Drucken der Wassersäule besitzen und dauernd zum Orte des geringsten hydrostatischen Druckes hinstreben. Schwimmt das Tier einmal schräg, so steht die nach unten gerichtete Körperseite unter höherem Drucke als die nach oben gewandte. Wenn nun die Cilien stets um so kräftiger schlagen, je größerer Druck auf ihnen lastet — und das nimmt JENSEN an —, so muß das Tier sich aktiv senkrecht aufwärts einstellen und fortbewegen. JENNINGS (1904), LYON (1904) und KANDA SAKYO (1914) wendeten sich mit folgenden Gründen gegen diese Theorie: Wie sich leicht ausrechnen läßt, beträgt der Druckunterschied zwischen Ober- und Unterseite des *Paramecien*-körpers, wenn das Tier wagerecht schwimmt, etwa  $\frac{1}{1,000,000}$  des Gesamtdruckes, der auf dem Tiere lastet. Würde es senkrecht aufwärts schwimmen, so wäre der Druckunterschied zwischen Vorder- und Hinterende bei einer Länge des Tieres von 0,2 mm etwa  $\frac{1}{50,000}$  des Atmosphärendruckes. Da nach JENSEN auch bei auf 2 Atmosphären erhöhtem Drucke negative Ansammlungen gebildet werden, so müßten die Tiere imstande sein, auch Druckunterschiede von  $\frac{1}{20,000,000}$  —  $\frac{1}{1,000,000}$  des Gesamtdruckes wahrzunehmen. Beim Menschen beträgt die Schwelle der Unterschiedsempfindlichkeit etwa  $\frac{1}{10}$  des Gesamtdruckes, und es ist nicht wahrscheinlich, daß *Paramecium* um das 100 000 fache empfindlicher sei, zumal sich die *Paramecien* bei mechanischer Reizung mit Glasfädchen u. dergl. als äußerst wenig druckempfindlich erweisen. Wenn JENSEN angab, unter erniedrigtem Drucke (Luftpumpe) sei die negativ geotaktische Reaktion beschleunigt, so zeigt LYON, daß das wohl auf der Entgasung des Wassers unter dem Vakuum beruht haben müsse. Denn wenn, wie die Vakuumröhre, so auch die unter Atmosphärendruck stehende Kontrollröhre vor dem Versuche entgast worden war, so kam die



negative Ansammlung bei Atmosphärendruck und bei Unterdruck gleich schnell zustande. Entscheidend aber spricht gegen JENSEN'S Theorie, wie LYON ausführt, der folgende Sachverhalt: Nach JENSEN'S Angaben steigert Zentrifugieren die geotaktische Neigung; er führte nun die erhöhte Reaktionsfähigkeit der geschleuderten Tiere, seiner Theorie gemäß, auf die Zunahme des Wasserdruckes am äußersten Ende des Schleuderrohres zurück. Wenn LYON (1905) aber Kapillarpipetten mit *Paramaecien* füllte und sie mit dem kapillaren offenen Ende nach außen bei so geregelter Umdrehungsgeschwindigkeit schleuderte, daß das Wasser nicht aus der von *Paramaecien* noch weiter verlegten engen Kapillaröffnung herausgeschleudert wurde, so herrschte offenbar an beiden Enden des Schleuderrohres derselbe, nämlich Atmosphärendruck, es bestand also längs des Rohres kein Druckgefälle, und doch steigerte das Zentrifugieren die geotaktische Neigung. — Es handelt sich hier zwar nicht, wie LYON und JENSEN annahmen, um eine geotaktische, sondern vielmehr um eine zentrotaktische Reaktion. Ob es wirklich möglich ist, ohne weiteres von der einen auf die andere zu schließen, davon soll in Kap. 5 die Rede sein. Hier sei schon jetzt vorweggenommen, daß meinen Befunden zufolge tatsächlich beide Erscheinungen auf dieselbe Ursache zurückzuführen sind. Und somit verliert durch den Nachweis, daß LYON nicht Geotaxis, sondern Zentrotaxis vorlag, der Versuch nichts von seiner beweisenden Kraft gegen die Drucktheorie JENSEN'S, die zudem auch schon für die normale Geotaxis selbst wegen der oben angeführten Bedenken hinsichtlich der Höhe der Unterschiedsschwelle als undurchführbar gelten muß.

An dritter Stelle sei DAVENPORT'S (1897) Widerstandstheorie aufgeführt. Das *Paramaecium* hat unter allen Umständen beim Geradeausschwimmen den Widerstand der Reibung seines Körpers am Wasser zu überwinden; derselbe wird beim Aufwärtsschwimmen um das Eigengewicht des Körpers in Wasser (absolutes Gewicht minus Auftrieb) vermehrt, beim Abwärtsschwimmen um den gleichen Betrag vermindert zur Geltung kommen. Das negativ geotaktische Tier schwimmt nun nach DAVENPORT stets in der Richtung, wo es den größten Widerstand zu überwinden hat. Diese Theorie endgültig widerlegt zu haben, ist das Verdienst KANDA SAKYO'S (1914, 1918), der nach dem Vorgange von JENSEN (1893), MISS PLATT (1899) und LYON (1905) das spezifische Gewicht von *Paramaecium* exakt bestimmte, indem er die Tiere in Gummiarabikumlösungen von bekanntem spezifischen Gewichte zentrifugierte. Wurden sie durch die Lösung hindurch von der Zentrifugenachse weggeschleudert, so

mußte das spezifische Gewicht der Tiere größer sein als das der Lösung; blieben sie achsennahe über der Lösung stehen, so waren sie leichter als die Lösung. Als endgültigen Wert des spezifischen Gewichtes von *Paramaecium* stellte er Zahlen zwischen 1,0382 und 1,0393 fest. Wäre nun die Widerstandstheorie richtig, so müßte der Sinn, mit anderen Worten das Vorzeichen der Geotaxis, die normalerweise ja in einer Flüssigkeit von geringerem Gewichte als das von *Paramaecium* beobachtet wird, sich umkehren, sobald die Tiere in eine Flüssigkeit von höherem spezifischen Gewichte als ihr eigenes gebracht werden. Denn hier ist der Auftrieb größer als das Eigengewicht, und das bewegungslos gedachte Tier, das in Wasser fällt, muß hier, in der konzentrierten Gummilösung ansteigen. Beruht nun die Geotaxis, wie DAVENPORT lehrte, auf dem Bestreben, sich so zu bewegen, daß der zu überwindende Widerstand ein Maximum ist, so muß das Tier in der dichten Gummilösung abwärts schwimmen; denn dabei, nicht beim Aufwärtssteigen, überwindet es den größeren Widerstand. In Wahrheit aber sahen LYON wie KANDA SAKYO die Tiere in allen verwandten Flüssigkeiten, mochte ihr spezifisches Gewicht geringer, gleich oder größer sein als das von *Paramaecium*, immer nur aufwärts schwimmen und stets nur negative, niemals positive Ansammlungen bilden. Somit kann auch die Widerstandstheorie unmöglich richtig sein.

Endlich ist an vierter Stelle die Statocystentheorie LYON'S (1905) zu besprechen. Sie geht von der Tatsache aus, daß der *Paramaecienkörper* in seinem Protoplasma Einschlußkörper von verschiedener spezifischer Schwere enthält. Zentrifugierte beispielsweise MC CLENDON (1909) in Gummilösungen suspendierte *Paramaecien* sehr kräftig, so fanden sich „die schwereren Inhaltkörper der Nahrungsvakuolen und etwa vorhandene Phosphatkristalle im äußersten Körperende, und manche können sogar durch das Ectoplasma hindurch herausgeschleudert werden. Ihnen zunächst folgt der Makronucleus und dann der Mikronucleus“. Andererseits lassen sich (MC CLENDON, S. 274) auch Substanzen von geringerem spezifischen Gewichte als Protoplasma nachweisen, denn manchmal werden *Paramaecien* nicht nur am äußeren, von der Zentrifugenachse abgewandten Ende, d. h. dort, wo die Kerne hingeschleudert wurden, sondern auch am inneren zentrifugenachsennahen Ende bauchig aufgetrieben, so daß hantelförmige Figuren entstehen. Die innere Auftreibung kann wohl nur dadurch zustande gekommen sein, daß Substanzen von spezifisch leichter Beschaffenheit sich hier passiv angehäuft haben; tatsächlich ließen sich ganz ähnliche Auftreibungen

am inneren, zentrifugennahen Ende des Zelleibes bei Tieren erzielen, die mit Eidotter gefüttert worden waren, der sicher spezifisch leichter ist als Paramaecienplasma, und die innere Auftreibung war dann stets mit Dotter gänzlich vollgepfropft. *Paramaecium* enthält also nachgewiesenermaßen in seinem Protoplasma Einschlüsse von größerem wie von geringerem spezifischen Gewicht als das des Plasmas. — Nach LYON'S Theorie ist nun die ganze Zelle als Statocyste und zugleich als Erfolgsorgan aufzufassen. Im Schwerfeld müssen die Einschlüßkörper, deren spezifisches Gewicht nach oben oder unten von dem des Plasmas abweicht, gerichtete Druck- oder auch gerichtete Zugkräfte auf das Plasma ausüben, in dem sie eingebettet liegen, und diese Drucke oder Züge wirken als innere Reize auf das Protoplasma. In welcher Weise die so entstandene Erregung die Zelle zur gerichteten Reizbeantwortung veranlaßt, welche Impulse also an die Erfolgsorganellen, d. h. die Cilien weitergegeben werden, die dann die Aufwärtsbewegung bzw. die Einstellung des Tieres in die Senkrechte, mit dem Vorderende voran, zur Folge haben, das alles hat LYON unentschieden gelassen, ebensowenig wie er auch die Frage beantwortet hat, ob Einschlüßkörper von geringerem oder größerem spezifischen Gewichte als das des Plasmas, und ob sie durch ihren gerichteten Druck oder Zug die Erregung des reizbaren Plasmas hervorrufen. Die Vorsicht LYON'S ist nicht unbegründet. Seine Theorie besteht ja im wesentlichen darin, daß die Paramaecienzelle einer Metazoenstatocyste funktionell gleichgesetzt wird, was die Reizperzeption angeht. Wir kennen aber nicht nur Statocysten mit Statolithen, d. h. mit Einschlüßkörpern, die schwerer als die Statocystenflüssigkeit sind, sondern auch die einer Wasserwaage zu vergleichenden Sinnesorgane der Wasserwanzen (BAUNACKE 1912), in denen eine Luftblase, also ein Körper von geringerem spezifischen Gewicht als die Statocystenflüssigkeit, die Umsetzung der Schwerkraft in Nervenerregung vermittelt.

Während die Drucktheorie JENSEN'S und DAVENPORT'S Widerstandstheorie schon heute als endgültig widerlegt gelten können, wenigstens was unser Objekt angeht, so daß wir ihnen im weiteren Verlaufe der Darstellung nicht wieder begegnen werden, ist die Entscheidung zwischen der mechanischen Theorie und der Statocystenlehre noch nicht gefallen; neue Arbeiten haben das Bild wieder verwirrt. So begann ich mit der Nachprüfung strittiger Punkte, zuerst unter Verwendung alter Methoden. Bald stieß ich aber auf neue Fragestellungen, die neue Versuchsanordnungen zu ihrer Lösung verlangten. Zwar genügen die Ergebnisse noch durchaus nicht, um

alle aufgeworfenen Fragen endgültig zu beantworten. Immerhin sind die Versuche zu einem vorläufigen Abschluß gekommen. So glaube ich, ihre zusammenfassende Wiedergabe rechtfertigen zu können; denn vermutlich wird, so wie ich, auch mancher andere es als gewissermaßen beschämend empfunden haben, wenn er, im Unterrichte nach der Erklärung einer so leicht zu beobachtenden und so oft vorgewiesenen Erscheinung befragt, wie die Geotaxis von *Paramecium* es ist, um die rechte Antwort verlegen war.

### I. Die Massenverteilung im *Paramecium*-Körper.

Zur Entscheidung der Frage nach der Durchführbarkeit der mechanischen Theorie bot sich als der nächstliegende Weg der, zu prüfen, ob bewegungslos gemachte Tiere tatsächlich mit dem Hinterende voran absinken. JENSEN (1893 S. 455) tötete *Paramecium* mit alkoholischer Jodlösung und beobachtete, wie die Leichen im Wasser in beliebigen Stellungen absanken, manche mit dem Vorderende, andere mit dem Hinterende voran, dritte in beliebiger Querlage.

LYON (1905, S. 423) wandte mit Recht gegen die Beweiskraft dieses Versuches ein, daß der Abtötungsprozeß die relative Lage der beiden Zentren des Auftriebes und der Schwere verschoben haben könnte, sei es nun durch Veränderung der Körperform oder durch Verschiebungen der Dichteverhältnisse im Körper bei der Gerinnung. So forderte er die Entscheidung am lebenden Tier und glaubte sie durch folgenden Versuch zu liefern: Er stellte sich Kapillarpipetten her, deren kapillarer Teil so eng war, daß die *Paramecium* sich darin gerade nicht mehr umdrehen konnten. Das kapillare Ende wurde voll Wasser gesaugt, die Spitze verschlossen, und in das weite Ende füllte er die die *Paramecium* enthaltende Flüssigkeit. Die so beschickte Pipette befestigte er auf dem wagenrechten Arme einer Zentrifuge mit dem kapillaren Ende nach auswärts und schleuderte so heftig, daß alle Tiere in die Kapillare gerieten. Wie die mikroskopische Beobachtung nach Anhalten der Zentrifuge zeigte, lagen alle *Paramecium*, eines hinter dem anderen in der Kapillare festgeklemmt, mit ihren Vorderenden nach außen. Demnach schloß er, daß das Vorderende der Tiere schwerer sei als das Hinterende, daß also das Schwereverhältnis gerade das Gegenteil dessen darstelle, was die mechanische Theorie verlangt. McCLENDON (1909) fand gewöhnlich die als schwerer nachgewiesenen Einschlußkörper am Vorderende seiner geschleuderten Tiere; doch begegneten ihm in seinen Präparaten auch solche, bei denen z. B. der Makro-nucleus in das Hinterende hineingetrieben worden war; dieses mußte

also nach außen geschleudert worden sein, also umgekehrt wie LYON es angibt, und im Sinne der mechanischen Theorie. McCLENDON glaubt zwar, diese Tiere hätten sich aktiv gegen die Schwerkraft mit dem Vorderende achsenwärts, also einwärts eingestellt, und das erscheint bei der während 24 Stunden einwirkenden Zentrifugalkraft von  $n^2 \cdot r = 742 \times 10^6$ , die er als zu seiner beweisenden Fig. 5 zugehörig angibt, und die z. B. 10 cm Radius und 273 Umdrehungen in der Minute entsprechen würde, auch durchaus möglich (im Gegensatz zu KANDA SAKYO's Meinung 1918, S. 113). Unverständlich aber bleibt, falls wirklich das Vorderende schwerer ist, warum im gleichen Röhrchen ein Tier das Vorderende nach außen, ein anderes es nach innen kehrt, so daß die gleiche Zentrifugalkraft das eine Tier passiv mit dem schwereren Vorderende nach außen drehen, dem anderen aber gestatten soll, sein schwereres Vorderende entgegen der Zentrifugalkraft aktiv nach innen zu wenden. Weit näher scheint vielmehr die Annahme zu liegen, beim einen Tier sei das Vorderende, beim anderen das Hinterende schwerer gewesen, und bei beiden sei das schwerere nach außen geschleudert worden. — HARPER (1911, S. 998) gibt in einem kurzen Satze an, er habe beim Nachprüfen mit dessen Methodik LYON's Angaben bestätigen können, doch fehlen alle näheren Angaben über die Anzahl seiner Versuche und der im Einzelversuche beobachteten Tiere. Er findet sich mit dem Ergebnis, das ihm als Anhänger der mechanischen Theorie naturgemäß Schwierigkeiten bereiten muß, durch die Annahme ab, das Hinterende des Tieres sei schwerer, bei starkem Zentrifugieren aber schlage die negative Geotaxis (lies Zentrotaxis, Verf.) in positive um, mit anderen Worten, die Einstellung erfolgt nicht passiv, wie LYON annimmt, sondern das Tier sei bestrebt, mit der Zentrifugalkraft, also achsenauswärts zu schwimmen, und es vermöchte das, ohne auf dem Wege vermöge der Drehmomente, die bei heftigem Schleudern an seinen beiden Körperenden angreifen, passiv mit dem schwereren Hinterende nach außen gedreht zu werden. —

KANDA SAKYO (1914, 1918) änderte LYON's Versuch ab, indem er die Kapillarpipette außen am feinen Ende offen ließ. Beim Zentrifugieren entsteht dann ein Wasserstrom nach außen; das Wasser würde ausgeschleudert werden, wenn nicht die in die Kapillare hineingetriebenen Tiere die Öffnung verschließen würden. (Daß dann die Röhre eben doch geschlossen ist, also wohl doch keine Ströme entstehen könnten, betont KANDA nicht.) So ließen sich hohe Umdrehungszahlen erzielen. Hier kommt also neben der Geotaxis (lies Zentrotaxis, Verf.) noch die rheotaktische Reaktion in Frage. Diese

ist an sich positiv, die Tiere schwimmen gegen den Strom, d. h. hier gegen die Zentrifugenachse. Wäre also die Reaktion rein rheotaktisch, wie HARPER auch gegen LYON einwandte, so müßten die Tiere alle mit den Hinterenden auswärts liegen. Tatsächlich lagen sie aber auch in KANDA SAKYO's Versuchen alle ("every animal without exception", 1914, S. 8) mit den Vorderenden nach außen, genau wie auch bei LYON's Versuchen mit geschlossenen Kapillaren. Hiernach sind HARPER's Einwände, die sich auf den Rheotropismus bezogen, hinfällig, und das Vorderende ist nachweislich das schwerere. Die Umdrehungszahl betrug dabei meist 900/Min., oft auch etwas weniger oder mehr, der Radius 4 cm. Die Zentrifugalkraft hatte die Größe von M. 36,2 bis M. 60,32 Gramm. In einer weiteren Versuchsreihe fütterte KANDA SAKYO (1914, S. 9/10) nach HARPER's Vorbilde die *Paramecien* mit Eisen, das kurz nach dem Fressen vorerst nahe dem Entstehungsorte der Nahrungsvakuolen, nämlich dem Grunde des Zellmundes, d. h. im Hinterende sich anhäuft. Jetzt ist sicher das Hinterende infolge der Belastung mit dem Eisen schwerer als das unbelastete Vorderende. Wurden nun solche Tiere in der Kapillarpipette geschleudert, so kehrten sie alle die Hinterenden nach außen; wenn also im Eisenversuche das nachweislich schwerere Hinterende passiv nach außen gedreht wurde, so ist anzunehmen, daß auch in den Schleuderversuchen mit normalen Tieren das nach außen gewandte Ende das schwerere ist, und das ist das Vorderende. — 1918 kommt KANDA SAKYO nochmals auf diese seine Versuche zu sprechen, und berichtet diesmal von einer Ausnahme. Er fand (S. 112) „unter mehreren Dutzend untersuchter Tiere eines, das mit dem Hinterende von der Zentrifugenachse weg“, also auswärts lag. Er betrachtet das als „als einen bloßen Zufall, indem das beim Beginn des Zentrifugierens gerade in dieser Richtung orientierte Tier in die Kapillare hineingetrieben wurde, bevor die passive Drehung (durch das Angreifen der Zentrifugalkraft am schwereren Vorderende, Verf.) erfolgen konnte“. Ähnlich möchte KANDA auch McCLENDON's abweichenden Fall, der oben besprochen, und in McCLENDON's Fig. 5 bildlich festgehalten ist, erklärt wissen. Aber auch hier muß man sich fragen, warum dieser Zufall, wenn er einmal eintreten konnte, sich nicht auch öfters verwirklichte. —

Endlich hat LYON selbst 1918 nochmals seine alte Angabe durch einen neuen und diesmal scheinbar schlagenden Versuch gegen HARPER's Einwände verteidigt, nach denen die Einstellung mit dem Vorderende nach außen durch aktive Einstellung der Tiere zustande käme. Er verwandte auf 0 Grad C abgekühlte *Paramecien*, die er

in Kapillarpipetten schleuderte, welche selbst in größeren, mit Eis gefüllten Tuben steckten. In senkrecht stehenden Röhren sammelten sich die bei der gewählten Temperatur nahezu bewegungslosen Tiere am Boden an, offenbar da sie zu träge waren, um aufsteigen zu können. Aktive Körperbewegungen waren also, nach LYON'S Angaben, so gut wie ausgeschaltet. Trotzdem wiesen sie nach dem Schleudern in der Kapillarpipette genau wie in allen anderen Versuchen mit den Vorderenden nach außen. Die Orientierung muß also, da aktive Bewegungen der Tiere nachweislich ausgeschlossen sind, eine passive sein, und demnach ist aus den Versuchen nichts anderes zu erschließen, als daß tatsächlich das Vorderende schwerer ist als das Hinterende. —

Zusammenfassend läßt sich auf Grund der bisher veröffentlichten Versuche feststellen, daß zwar in der Regel bei Tieren, die während starken Schleuderns in der Kapillarpipette in eine Zwangslage geraten sind, in der sie festgehalten werden, nach dem Schleudern das Vorderende nach außen weist (LYON, HARPER, McCLENDON, KANDA), daß aber in Ausnahmefällen (bei McCLENDON Fig. 5, bei KANDA ein Tier unter mehreren Dutzend) umgekehrt das Hinterende nach außen gerichtet wurde.

Es möchte angesichts der Menge bereits vorliegender gleichartiger Versuche überflüssig erscheinen, wenn ich von erneuten Nachprüfungen durch mich berichte. Als ich sie begann, waren mir die Arbeiten KANDA'S und LYON'S von 1918, deren Kenntnis ich der Freundlichkeit von Dr. H. M. Fox verdanke, noch unbekannt. Ich selbst stieß bei dem Versuche, die Tiere nach LYON'S Angaben zu zentrifugieren, bald auf methodische Schwierigkeiten, die mich vorübergehend an der Möglichkeit zweifeln ließen, auf diesem Wege überhaupt zu klaren und entscheidenden Ergebnissen zu gelangen.

Die erste Schwierigkeit ist die Herstellung geeigneter Kapillarpipetten. Nur solche sind brauchbar, bei denen der Röhrendurchmesser sehr rasch, d. h. auf sehr kurzer Längsstrecke sich zum gewünschten Kapillardurchmesser verengert, und wo die Kapillare gleich von ihrem Anfang an auf mindestens einige Zentimeter Länge ihren Durchmesser beibehält, der zwischen 60 und 30  $\mu$  betragen muß. Ich kam zum Ziele, wenn ich nach SPEMANN'S Vorgänge die Glasröhre am oberen Ende senkrecht in einen Burettenhalter einspannte, am unteren hakenförmig umgebogenen Ende ein 500 g-Gewicht anhängte und die Glasröhre dann in der Mitte mit der Spitze einer seitlich herangehaltenen Bunsenflamme erhitze. Sowie das Glas genügend weich war, fiel das Gewicht zu Boden und zog die Röhre zur Kapillare aus. Zuerst zieht das Gewicht sehr langsam an; dann steigert sich die Geschwindigkeit bald sehr rasch zu der des freien Falles, und der Erfolg hängt davon ab, zu welchem Zeitpunkte nach Merklichwerden des Beginnes der Dehnung des Rohres, und mit welcher Geschwindigkeit die Flamme entfernt wurde. Beides

ließ sich durch Übung so abpassen, daß im besten Falle jede vierte Pipette brauchbar war. Das Urteil über die Brauchbarkeit wurde nach Ausmessen der Kapillare mit dem Ocularmikrometer bei Lantz Obj. 7 und Comp.-Ocular 4 gefällt. — Dann tauchte ich die Kapillare in Knopflösung, die ich überhaupt in sämtlichen Versuchen dieser Arbeit als Medium verwandte, und füllte sie durch starkes Saugen am Rohr mit dem Munde; die Kapillarwirkung allein genügte hierzu auch nicht entfernt. Das freie Ende der Kapillare schmolz ich an einer kleinen Spiritusflamme zu, die möglichst wenig Luftströmung hervorrief. Faßt man unmittelbar nach dem Verschuß die Spitze der senkrecht gehaltenen Kapillare mit den warmen Fingern an, so pflügt die kleinen Luftbläschen am Ende der Kapillare herabzusteigen und läßt sich so beseitigen. Röhrchen, bei denen das nicht gelang, wurden verworfen. Nun füllte ich „gereinigte *Paramecien*“<sup>1)</sup> in Knopflösung unter Vermeidung von Luftblasen in das Rohr ein, so daß jetzt die ganze Pipette gefüllt war, schnürte zwei gleich schwere Pipetten auf die beiden horizontalen Arme des Hämatokriten der kleinen Handzentrifuge mit Übersetzung (Firma H. Ulrich, Ulm), die Kapillaren nach außen, und schleuderte bis zu 5 Minuten bei Umdrehungszahlen<sup>2)</sup> von 2000 bis 6400/Min. Dann hielt ich die Zentrifuge schnell an, brach die Kapillaren ab und brachte sie auf den mit Wasser bedeckten Objektträger, legte ein Deckglas auf und mikroskopierte bei der oben genannten Vergrößerung unter ständiger Kontrolle der Weite der Kapillare.

Sehr häufig wurde auch in sonst in allen Stücken gelungenen Versuchen der Erfolg dadurch vereitelt, daß einige *Paramecien*, zu einem Knäuel geballt, den Eingang zur Kapillare verlegten, so daß diese selbst leer blieb. Dieser Übelstand trat in etwa 70 Proz. aller Versuche ein und ließ sich auch nicht dadurch beheben, daß man die Umdrehungsgeschwindigkeit langsam steigerte, oder zuerst

<sup>1)</sup> In allen Versuchen, die in dieser Arbeit beschrieben sind, diente ausschließlich *Paramecium caudatum* als Versuchstier. Es ergaben sich keine Unterschiede bei Verwendung einerseits von Wildstämmen, andererseits von Klonen (sog. „reinen Linien“ der älteren Autoren), die in Knopflösung mit Bakterienzusatz aus abgesonderten Einzeltieren erzüchtet worden waren. Um das Tiermaterial frei von Verunreinigungen und in chemisch möglichst gleichartigem Medium für die Versuche bereitzuhalten, setzte ich möglichst viele Tiere in möglichst wenig Kulturflüssigkeit, doch stets ohne durch Zentrifugieren anzureichern, in eine Schale mit steriler Knopflösung, mischte gut durch und füllte das Ganze in eine lange Steigrohre. Der Detritus sank zu Boden, während die Tiere, zum oberen Rohrende aufsteigend, dort die negative Ansammlung bildeten. Aus ihr entnahm ich mit der Pipette die jetzt in klarer Knopflösung schwimmenden Tiere; sie sind überall als „gereinigte *Paramecien*“ bezeichnet worden.

<sup>2)</sup> Die Umdrehungszahlen ließen sich sehr einfach ermitteln und auf gewünschte Werte einstellen, indem ich bei langsamem Drehen, wobei der Zentrifugenarm mit dem dagegelegelegten Finger vom Leerlaufen zurückgehalten wurde, abzählte, wieviel Umdrehungen des Armes einer vollen Drehung der Handkurbel entsprachen. Wollte ich dann mit einer bestimmten Umdrehungszahl schleudern, so rechnete ich aus, wieviel volle Kurbeldrehungen auf je 5 Sekunden kamen, und schleuderte mit der Uhr in der Hand so, daß innerhalb je 5 Sek. die Kurbel sich so oft drehte, wie sie sollte. Mit einiger Übung ist es auf diese Weise möglich, minutenlang recht gleichmäßig mit gewünschter Umdrehungszahl zu schleudern.



eine halbe oder ganze Minute mit nur 200–500/Min. schleuderte, bevor man zur eigentlichen, hohen Drehgeschwindigkeit übergang. Endlich starb ein gewisser Prozentsatz von Tieren während des Schleuderns, und zwar nicht nur in den engsten Teilen der Kapillare, sondern auch an verhältnismäßig weiten Stellen. Oft lagen in der Kapillare in unregelmäßigem Wechsel tote und lebende Tiere hintereinander. In der Regel ließ sich nun an den toten Tieren Vorderende und Hinterende nicht mehr unterscheiden; ihr Plasma gewann ein ziemlich homogenes glasiges, manchmal auch ein grobvakuoliges Aussehen, beide Körperenden waren gleich stumpf und das Cytostom ließ sich nicht erkennen. Diese toten Tiere mußten also bei der Feststellung des Versuchsergebnisses ausscheiden.

Das Ergebnis der sehr mühsamen und zeitraubenden Versuche ist folgendes: Bei insgesamt 72 Tieren in 9 Kapillaren konnte die Lage festgestellt werden, und zwar an Stellen der Kapillaren, wo deren lichte Weite zwischen 30 und 60  $\mu$  betrug. 30 von ihnen kehrten das Vorderende, 42 das Hinterende nach außen. In der Aufeinanderfolge der einzelnen Tiere in einer Kapillare ergab sich keinerlei Beziehung zu ihrer Lage. Die äußersten Tiere kehrten ebenso oft die Vorderenden wie die Hinterenden nach auswärts, und auch auf der ganzen Länge der Kapillaren wechselten Tiere von beiderlei Lage in gänzlich unregelmäßiger Aufeinanderfolge ab. Dieser Befund läßt eine zweifache Deutung zu: Entweder waren bei meinen Paramaecien Vorderende und Hinterende beide gleich schwer, so daß die Art der Einstellung in diese Zwangslage vom Zufall abhing; oder bei 42 Tieren war das Hinterende, bei 30 Tieren das Vorderende schwerer als das entgegengesetzte Körperende. Sicherlich aber können bei meinen Tieren keine so regelmäßigen und ausnahmslosen Beziehungen in der Massenverteilung bestanden haben wie bei den amerikanischen Autoren, dergestalt, daß bei allen Tieren durchweg ein und dasselbe der beiden Körperenden schwerer gewesen sei. Auch die Anwendung von Erklärungsversuchen, die für die eine Lage zwar gelten, für die andere aber den Zufall zu Hilfe nehmen, wie wir sie oben kennen lernten, ist angesichts meiner Ergebnisse undenkbar.

Es hebt sich jedoch die Frage, wie dieser von den bisherigen Beobachtungen so abweichende Befund sich mit jenem vertragen kann. Denn alle früheren Arbeiten geben an, daß entweder immer, oder nur mit verschwindenden Ausnahmen, das Vorderende nach außen gewendet war, bei mir aber ist das nur bei weniger als der Hälfte der Tiere der Fall. Auf der Suche nach Fehlerquellen in meinen Versuchen stieß ich nun auf mehrere erwähnenswerte Tatsachen, die geeignet sind, Licht auf die uns beschäftigende Frage zu werfen.

Daß die Kristalle SCHEWIAKOFF'S (McCLENDON'S Phosphatkristalle) schwerer als Plasma sind, kann ich bestätigen. Ich fand sie fast stets in dem Außenende der in Zwangslage festgehaltenen Tiere, mochte es nun das Vorder- oder das Hinterende sein, das auswärts lag. In einigen Fällen aber stellte ich Ausnahmen fest. So waren in einem Kapillarrohr die Lagebeziehungen der aufeinanderfolgenden Tiere folgende (ich beginne mit dem zu äußerst liegenden Tiere, die Nummern geben die Reihenfolge der Tiere von außen nach innen an, V heißt Vorderende, a außen, i innen, K bedeutet Kristalle): 1. ViKa, 2. ViKa, 3. VaKa, 4. VaKa, 5. ViKi, 6. VaKi, 7. ViKi, 8. VaKi, 9. ViKa. Man sieht, wie in regellosem Wechsel einmal das Vorderende, das nächste Mal das Hinterende nach auswärts gewandt war, und daß beim 1.—4. Tiere, sowie beim 9. die Kristalle jeweils im Außenende lagen. Beim 5.—8. Tiere aber lagen sie im inneren Körperende. Zuerst war ich diesem Verhalten gegenüber ratlos, bis ich bemerkte, das plötzlich das 9. Tier bei einer lichten Rohrweite von  $60 \mu$ , sich einwärts zu bewegen begann, so lange bis es bei einer lichten Weite von  $90 \mu$  angelangt war. Hier drehte es bei unglaublich gesteigerter Metabolie um, indem das Vorderende in dem immer noch sehr engen Rohr über den hinteren Teil des Zellkörpers hinwegkroch, so daß zuletzt das Vorderende auswärts wies; und in dieser Lage glitt das Tier nun wiederum auswärts gegen das blinde Ende der Kapillare zu. So bestand die Möglichkeit, daß vorher auch die Tiere 5—8 es ebenso gemacht haben, bevor ich dazu kam, sie zu beobachten. Auf diese Weise hätte jedenfalls die paradoxe Lagerung der Tiere zustande kommen können, d. h. die Tiere 5—8 hätten die Umdrehung bereits vollzogen gehabt, die Kristalle aber ihre ursprüngliche Lage noch beibehalten, und eine andere Erklärung derselben erscheint mir nicht möglich. Ich habe nach Erhebung dieses Befundes sämtliche früheren Versuchsergebnisse verworfen und im folgenden nur Versuche berücksichtigt — auch die oben aufgezählten 72 Tiere stammen nur aus solchen —, in denen ich die Kapillare unmittelbar nach Anhalten der Centrifuge so abgebrochen hatte, daß sie auf ihrer ganzen Länge nirgends eine größere lichte Weite als  $60 \mu$  hatte. Hier war die genannte Fehlerquelle — Einwärtsgleiten von Tieren zu einer so weiten Stelle des Rohres, daß sie dort umdrehen können, Drehen und wieder auswärtsschwimmen — also mit Bestimmtheit ausgeschlossen, denn bei einer lichten Weite von  $60 \mu$  kann kein *Paramaecium* umdrehen. Diese Rücksicht machte die Ausführung der Versuche noch umständlicher und zeitraubender;

und es liegt auf der Hand, daß nur Ergebnisse berücksichtigt werden dürfen, bei denen strengste Kritik und genaueste Beobachtung aller Einzelheiten geübt wurde. Hingegen macht noch keine der bisher aufgezählten Fehlerquellen begreiflich, wie es in den älteren Versuchen immer zu einem Auswärtsliegen gerade der Vorderenden kommen konnte, während bei mir beide Körperenden sich ungefähr gleich verhielten.

Hier scheint mir nun die folgende Beobachtung nicht unwesentlich zu sein: Um die Frage zu entscheiden, wie sich die Tiere in der Zeit vom Verbringen in den weiten Rohrteil bis zum Beginn des Schleuderns verhalten, legte ich eine Pipette, von der bisher nur die Kapillare in der angegebenen Weise mit Knopplösung gefüllt worden war, wagerecht und so unter das Mikroskop, daß gerade die Grenzfläche der Knopplösung gegen die Luft eingestellt war. Dann füllte ich rasch, aber unter Vermeidung von Luftblasen die gereinigten Paramäcien in Knopplösung in das weite Rohrende ein, ohne es zu verschieben, und begann sofort zu beobachten. Während der folgenden 110 Sekunden drangen nacheinander vier Tiere, die Vorderenden voran, in die Kapillare ein und bewegten sich darin weiterhin verhältnismäßig rasch soweit auswärts, d. h. zum zugeschmolzenen Ende hin, bis die Kapillare endlich den Zelleib auf allen Seiten enganschließend umfaßte und die Tiere thigmotaktisch gelähmt liegen blieben. So entstand das Bild, wie LYON und KANDA es stets erhielten, schon vor Beginn des Schleuderns. Als ich weiter wartete, drangen einstweilen keine neuen Tiere mehr in die Kapillare ein, das innerste, vierte Tier aber bewegte sich rückwärts einwärts, bis es an eine weite Stelle kam, drehte dort um, so daß jetzt das Vorderende nach innen sah, und schwamm wiederum mit dem Hinterende voran auswärts in die Kapillare hinein. Jetzt befestigte ich die Kapillare schnell auf dem Centrifugenarm und schleuderte in der gewohnten Weise. Hinterher lagen die drei ersten Paramäcien mit den Vorderenden, das vierte mit dem Hinterende nach außen zu äußerst in der Kapillare. — Weiterhin bemühte ich mich die Ursachen festzustellen, die manchmal viele Tiere, oft nur wenige, manchmal aber gar keine in die ruhende Kapillare eindringen ließen, doch fand ich bei meiner Art des Vorgehens, d. h. bei stets möglichst gleicher Beschaffenheit der Knopplösung in der Kapillare und der Knopplösung, in der die gereinigten Paramäcien waren, keinerlei klare Beziehungen. Füllte ich jedoch die Kapillare mit destilliertem Wasser, das Rohr aber mit der gewöhnlichen Kulturflüssigkeit von Wildparamäcien, so begann alsbald eine sehr lebhaft e Einwanderung

von Tieren in die Kapillare, und natürlich schwammen alle Tiere mit dem Vorderende voran hinein.

Somit ist noch eine weitere Fehlerquelle aufgedeckt: das Eindringen von Tieren, die Vorderenden voran, in die Kapillare, bevor das Schleudern begonnen hat. Je länger die Zeit vom Einfüllen der Tiere in das Pipettenrohr bis zum Beginn des Schleuderns ist, um so wahrscheinlicher wird es, daß das Versuchsergebnis durch dieses vorzeitige Eindringen von Tieren, mit den Vorderenden voran, verfälscht wird. Es ist dabei gar nicht einmal gesagt, daß alle Tiere, die vor dem Schleudern eingedrungen sind, zur Zeit der mikroskopischen Beobachtung noch immer mit dem Vorderende nach außen liegen müssen. Sie können, wie mein viertes Tier lehrt, noch vor Beginn des Schleuderns sich umdrehen und dann in der in LYON'S Sinne verkehrten Lage hinausgeschleudert werden, und sie können auch noch nach dem Schleudern die Drehung in der oben beschriebenen Weise ausführen. Kurzum, alle Bilder, sowohl die, die LYON und seine Nachfolger veranlaßten, dem Vorderende größere Schwere zuzuschreiben, wie auch die abweichenden Einzelfälle, deren Erklärung soviel Kopfzerbrechen verursachte, könnten schon vor Beginn des Schleuderns zustande gekommen sein, und hätten vielleicht genau dasselbe Bild ergeben, wenn man überhaupt nicht geschleudert hätte. So schloß ich zumindest für meine bisherigen Versuche, denn die Zeit, die bei mir vom Einfüllen der Tiere bis zum Beginn des Schleuderns vergangen war, hatte nie unter 5, oft bis zu 15 Minuten betragen, da ich mir beim Festbinden der Röhrchen auf den Arm des Hämatokriten Zeit ließ. Wie lang diese kritische Zeitspanne bei den amerikanischen Autoren gewesen ist, ist nirgends angegeben. Da die Autoren die Kapillare mit destilliertem Wasser anfüllten, den weiten Rohrteil aber mit einer dichten Suspension von Tieren, die vielleicht verhältnismäßig noch ziemlich viel Kulturflüssigkeit enthielt, oder sich sonst irgendwie, z. B. durch den Reichtum an Kohlensäure von dem destillierten Wasser in der Kapillare unterschied, so ist die Möglichkeit durchaus nicht von der Hand zu weisen, daß längs der Pipette irgendein chemisches Konzentrationsgefälle bestand, das noch weit bessere Aussichten bot, die Tiere chemotaktisch in die Kapillare hineinzulocken, als es bei mir der Fall war. So naheliegend auch die Kontrollbeobachtung eines nichtgeschleuderten Röhrchens zu sein scheint, so findet sie sich in keiner der besprochenen Arbeiten erwähnt und ist offenbar tatsächlich unterlassen worden. Auch ich kam auf den Gedanken, sie zu machen, erst nach geraumer Zeit.

So erscheint es mir nicht zu vermessen, die Vermutung auszusprechen, daß LYON und seine amerikanischen Nachahmer ihr Ergebnis einfach dem Umstande verdanken, daß eine gewisse Zeit vom Einbringen der Tiere bis zum Beginn des Zentrifugierens verstrich — sie braucht nicht länger als etwa 1 Minute zu sein, um bereits einigen Tieren das Eindringen zu gestatten —, und daß vielleicht die Versuchsbedingungen bei ihnen einer verhältnismäßig starken chemotaktischen Anlockung in die Kapillare hinein besonders günstig waren. Jedenfalls haben sämtliche früheren Versuche, sowie meine eigenen, die ich bis zu der geschilderten unliebsamen Entdeckung anstellte, keinen erklärenden Wert mehr, da am nichtzentrifugierten Kapillarrohre die gleichen Erscheinungen sich auch beobachten lassen.

Um nun endlich auch diese letzte Fehlerquelle auszuschalten, begann ich nochmals mit neuen Versuchen, in denen ich die Kapillarpipetten erst, wenn sie fertig hergerichtet auf die Zentrifuge aufgebunden waren, mit den Tieren beschickte und dann sofort zu zentrifugieren begann. Die Zeit vom Ansetzen der Pipette bis zum Beginn des Schleuderns wurde mit der Stoppuhr gemessen, sie betrug niemals mehr als 30 Sekunden. Ich wählte ferner zu diesen Versuchen Pipetten, deren weiter Teil so lang war, daß er von normalen Tieren niemals schneller als in einer Minute durchschwommen wurde, und brachte die Tiere an das äußerste Ende des vorher mit der reinen Knopflösung fast vollgefüllten Rohres. Somit ist hier ein Eindringen von Tieren vor Beginn des Schleuderns in die Kapillare mit Bestimmtheit auszuschließen. In dieser letzten Versuchsserie lagen nun 22 Tiere mit den Vorderenden, 17 mit den Hinterenden nach außen. Wie sich also zeigt, ist nach Ausschaltung auch dieser letzten Fehlerquelle das Ergebnis meiner Versuche doch wieder das gleiche geblieben.

Diesem meinem endgültigen Versuchsergebnis steht nun aber LYON's endgültiges Resultat gegenüber (vgl. S. 11/12 dieser Arbeit), das an eisgekühlten Tieren erhoben wurde. Er bezeichnet seine Versuchstiere als sehr träge, und es muß zweifelhaft erscheinen, ob sie bei der Temperatur, die in LYON's Versuchen herrschte, imstande waren, vor Beginn des Schleuderns aktiv in die Kapillare einzuwandern. Ich habe die Versuche in der Form, wie LYON sie 1918 angibt, nicht nachprüfen können. Vorerst hielt ich es nicht für erforderlich, denn in meiner letzten Versuchsreihe war das aktive Eindringen von Tieren in die Kapillare vor dem Schleudern ebenfalls, wenn auch auf einem anderen Wege, unmöglich gemacht worden. Auch stand mir keine Zentrifuge zur Verfügung, die

kräftig genug gewesen wäre, die eisgefüllten Röhren, in denen die Kapillaren unterzubringen gewesen wären, mit genügender Geschwindigkeit zu schleudern. Ruhende Kapillaren in eisgefüllten weiten Röhren mikroskopisch zu beobachten war auch unmöglich. Doch habe ich eisgekühlte *Paramecien*, so wie es LYON angibt, in Kapillarpipetten gefüllt und diese sofort in eisgefüllte Röhren versenkt; nach 5, 10 und 15 Minuten holte ich sie heraus, brach sofort die Kapillaren ab und mikroskopierte diese. Dabei fand sich, daß in 2 von 7 Kapillaren, von denen die eine 10, die andere 15 Minuten nach dem Einfüllen der Tiere im Eise gelegen hatte, einmal 3, das andere Mal 2 Tiere aktiv in die Kapillare eingedrungen waren. LYON gibt niemals an, wie groß die Anzahl der Tiere war, die hintereinander mit den Vorderenden nach außen lagen. Ich muß es also einstweilen für nicht völlig ausgeschlossen halten, daß auch in den Versuchen mit eisgekühlten *Paramecien* das Ergebnis durch vorheriges Eindringen von Tieren in die Kapillare getrübt wurde.

Zum Schluß sei noch ein Fall besprochen, den ich seither bei fortgesetzten Zuchten von *Paramecien* in Knopflösung mit Zusatz lebender *fluorescens*-Bakterien von Zeit zu Zeit beobachtete, daß nämlich bei sämtlichen Tieren die SCHEWIAKOFF'schen Kristalle am Hinterende dicht gehäuft liegen, während der vordere Teil des Zellkörpers nahezu oder völlig frei von ihnen ist. Schleuderte ich nun solche Tiere in Kapillarpipetten, so zeigten sie sämtlich mit den Hinterenden nach außen. Diesem Versuchsergebnis zufolge ist es tatsächlich die Zentrifugalkraft, die die Tiere mit dem schwereren Ende nach außen dreht, und keine der vielen möglichen Fehlerquellen kann hier das Ergebnis getrübt haben. Bei diesen Tieren erscheint mir der Schluß zwingend, daß das Hinterende das schwerere ist. Und per analogiam neige ich damit auch der Ansicht zu, daß bei meinen Versuchen mit normalen Tieren, deren Kristalle sich unregelmäßig über den ganzen Körper verteilten, die Lageunterschiede tatsächlich auf Schwereunterschiede hinweisen, d. h. bei den Tieren, die mit dem Hinterende nach außen lagen, das Hinterende schwerer ist, bei denen aber, die das Vorderende nach außen wandten, das Vorderende.

Dieser Versuch mit physiologisch vollwertigen Tieren besitzt meines Erachtens mehr Beweiskraft als die in gleichem Sinne gedeuteten Ergebnisse KANDA SAKYOS an Eisentieren (vgl. S. 11 dieser Arbeit). Denn man könnte einwenden, daß zwar die schweren Eisenteile das Drehmoment eines Körperendes genügend groß machen, um der Zentrifugalkraft zu gestatten, die einseitig belasteten

Tiere mit dem schweren Ende auswärts zu drehen, während die normalen Einschlußkörper von *Paramaecium* dazu zu leicht seien. Trotzdem versuchte auch ich, KANDA'S Versuche nachzuahmen, ohne jedoch damit Erfolg zu haben. Schon 5 Minuten, nachdem ich die Paramaecien in die Eisensuspension gesetzt hatte, fand ich einzelne Tiere, bei denen die Eisenvakuolen regellos über den ganzen Körper verstreut waren, und nach 15 Minuten war das bei fast allen Tieren der Fall. Nun braucht man aber unbedingt eine gewisse Zeit, um die Flüssigkeit, in der man die Tiere in die Kapillare überträgt, frei von Eisenteilchen zu machen, die sonst beim Schleudern unweigerlich die Mündung der Kapillare verlegen, so daß keine Paramaecien hineingelangen können. Bis das erreicht ist, vergeht aber stets eine so lange Zeit, daß bei vielen Tieren das Vorkommen von Eisen nicht mehr auf das Hinterende beschränkt ist. Zentrifugierte ich dann doch noch, so lagen die Tiere teils mit den Hinterenden, teils mit den Vorderenden nach außen, und oft lag das Eisen auswärts vom äußeren Ende des Tieres, war also aus seinem Körper herausgeschleudert worden.

Nachdem ich alle Versuchsergebnisse wiedergegeben habe, möchte ich die Bemerkung nicht unterdrücken, daß es von vornherein sehr schwer ist, sich Ursachen auszudenken, aus denen das Vorderende durchweg schwerer als das Hinterende sein sollte. Bei jetzt über 6 Monate täglich genau beobachteten Zuchten zahlloser Paramaecien sind mir zwar Tiere vorgekommen, bei denen das Vorderende deutlich breiter und damit auch voluminöser war als das Hinterende. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle aber ist das Hinterende das umfänglichere, so wie es auch auf sämtlichen mir bekannten Abbildungen von *Paramaecium caudatum* und *aurelia* der Fall ist. Es müßten also, wenn LYON und seine Nachfolger recht hätten, die Massen des Vorderendes um so viel spezifisch schwerer sein, als die des Hinterendes, daß das für das Vorderende so ungünstige Volumenverhältnis nicht nur ausgeglichen, sondern sogar überkompensiert würde. Ferner denkt man wohl immer fast ausschließlich an die Einschlußkörper als Verursacher der Schwereunterschiede der einzelnen Körperbezirke; denn das Plasma selbst ruht ja nicht, sondern wird dauernd durcheinandergewirbelt, so daß hier etwa vorhandene Dichtigkeitsunterschiede sich stets bald ausgleichen müßten. Höchstens dem Periplast könnten Schwereunterschiede zugeschrieben werden, da er an der (Cyklose<sup>1)</sup>) ja nicht teilnimmt, aber auch dafür

<sup>1)</sup> Am deutlichsten läßt sich der Erfolg der Plasmadurchmischung nach starkem Zentrifugieren in Zwangslage feststellen. Zuerst liegen die SCHEWIAKOFF-

liefert die Beobachtung keine Anhaltspunkte. Viel wahrscheinlicher erscheint es mir von vornherein, daß etwa vorhandene Schwereunterschiede allein auf der verschiedenen Verteilung der Inhaltskörper beruhen. Diese sind nun bei manchen Tieren vorzugsweise in der vorderen, bei anderen in der hinteren Körperhälfte angehäuft, und so ist zu erwarten, daß bei manchen Tieren das Vorderende, bei anderen das Hinterende das schwerere ist.

Zu genau demselben Schluß führen aber meine Versuche, und zwar auch nach Ausschaltung all der zahlreichen Fehlerquellen. Die abweichenden Ergebnisse der amerikanischen Untersucher, nach denen stets das Vorderende das schwerere sein soll, glaube ich darauf zurückführen zu können, daß die Tiere vor Beginn des Schleuderns aktiv, das Vorderende voran, in die Kapillare eindringen. Nur in den Kälteversuchen LYON'S (1918) entbehrt diese Möglichkeit größerer Wahrscheinlichkeit. So muß ich es offen lassen, ob wirklich den amerikanischen Ergebnissen Versuchsfehler zugrunde liegen, oder ob der Unterschied im Verhalten meiner und der amerikanischen *Paramecien* auf wirkliche Verschiedenheiten im Körperbau hinweist. Mein Versuchsergebnis wird endlich noch durch Schleuderversuche in Röhren bekräftigt, die am äußeren Ende nicht zu Kapillaren ausgezogen, sondern stumpf wie Reagensgläser abgeschlossen waren. Unmittelbar nach dem plötzlichen Anhalten der Zentrifuge (es war möglich, die Handzentrifuge, wenn sie nicht gar zu schnell lief, durch energisches Bremsen des aufgesetzten Fingers fast augenblicklich anzuhalten), auf deren horizontalen Arm die Schleuderröhren aufgebunden waren, führte ich ein Becherglas mit 60grädigem Wasser so über das freihinausstehende äußere Rohrende, daß es tief ins heiße Wasser eintauchte. Brachte ich dann die Röhre vorsichtig in wagerechter Lage unter das Mikroskop, so lagen alle Tiere dichtgepreßt und tot am äußersten Rohrende, ohne auch nur im geringsten gelockert zu sein. Ich nehme also an, daß sie in derselben Lage fixiert wurden, wie sie sie noch während des Schleuderns einnahmen. Hierfür spricht ferner, daß bei sämtlichen Tieren die Kristalle auswärts lagen. Von diesen Tieren drehten nun manche das Vorderende, andere das Hinterende, zahlreiche aber auch die Seiten nach außen, und stets lagen die Kristalle zu äußerst,

.....  
schen Kristalle stets am Außenende des Körpers angesammelt. Bald aber, in einzelnen Fällen schon nach 5 Minuten, sehr oft 10—15 Minuten nach Aufhören des Schleuderns sind sie wieder vollkommen gleichmäßig im Körper verteilt, und zwar um so früher, je ausgiebigere metabolische Bewegungen die eingeklemmten Tiere ausführen.



sei es nun im Vorder- oder Hinterende oder in der Körperseite. Hätte LYON recht, so hätten alle Tiere parallel mit den Vorderenden nach außen liegen müssen. Über die Schwereverteilung auf dem Querdurchmesser konnten nun die Kapillarversuche nichts aussagen; der hier beschriebene Versuch lehrt, daß sich auch der Querdurchmesser in nichts von dem Längsdurchmesser unterscheidet. Ich wüßte keine andere Deutung des Ergebnisses als die, daß jedes Tier die Seite nach außen kehrt, in der gerade die meisten schweren Einschlußkörper lagen.

Das Ergebnis des ersten Abschnittes läßt sich in folgende Sätze zusammenfassen:

Bei den von mir verwendeten *Parameecien* ist die Massenverteilung im Zellkörper nicht für sämtliche Tiere übereinstimmend die gleiche; vielmehr ist der Körperteil, in dem gerade die Mehrzahl der schweren Einschlußkörper liegt, um sehr geringe Beträge schwerer als der Rest des Zelleibes. Daß dasselbe auch für die amerikanischen *Parameecien* gelte, erscheint mir schon jetzt einigermaßen wahrscheinlich. Jedenfalls — und das ist für den weiteren Gedankengang das Entscheidende — sind sich alle Untersucher darin einig, daß nicht das Hinterende bei allen *Parameecien* ausnahmslos das schwerere ist, und damit wird es unmöglich, die mechanische Theorie auf *Parameecium* anzuwenden. Einen weiteren Beweisgrund gegen sie werden wir auf S. 71 kennen lernen.

## II. Das Zustandekommen der negativen Ansammlung unter normalen Bedingungen.

Wie so oft das Nächstliegende versäumt wird, wenn man mit einer vorgefaßten Fragestellung an eine Untersuchung herangeht, so ist es auch bei den bisher vorliegenden Arbeiten über die Geotaxis gegangen. In keiner der Untersuchungen, die zur Aufstellung der besprochenen vier Geotaxistheorien führten, finden sich Beobachtungen darüber, wie die negative Ansammlung zustande kommt. Das Verhalten einer Menge von Tieren soll verstanden werden; die Theorien aber beschäftigen sich nur mit dem Verhalten des Einzeltieres, und dieses wird auch nicht direkt beobachtet, sondern durch Schlüsse aus Experimentaltatsachen abgeleitet, die manchmal mit der Geotaxis unmittelbar nur wenig zu tun haben. Nirgends ist aber davon die Rede, daß das Verhalten der Menge von Tieren

während der Bildung der negativen Ansammlung einfach beobachtet worden sei.

JENNINGS (1906, Übersetzung 1914, S. 113) ist der erste, der an die Massenbeobachtung heranging, indem er „die Linsen eines Mikroskopes mit langem Focus auf die Glasröhre richtete, in der die negative Ansammlung zustande kam“. Doch gibt auch er keine Beschreibung dessen, was hierbei zu sehen ist, sondern geht gleich zur Beobachtung unter abweichenden Bedingungen (U-rohr) über.

Wenn ich mit der binokularen Lupe die senkrechte Röhre betrachtete, in der sich die negative Ansammlung bildete, so war ich stets von neuem erstaunt, nichts anderes zu sehen, als ein scheinbar völlig regelloses Durcheinanderschwimmen. Keine einzige Richtung wurde irgendwie merklich vor anderen Richtungen bevorzugt. Ich versuchte oft, mittels verschiedener Hilfsmittel zur Erleichterung der Beobachtung festzustellen, ob nicht doch zahlreichere Tiere aufwärts, sei es nun senkrecht oder schräg aufwärts schwammen, als abwärts, aber es ergab sich kein Anhaltspunkt dafür. Eine andere Möglichkeit wäre die, daß zwar keine Richtung vor der anderen bevorzugt ist, daß aber die Tiere beim Verfolgen aller abwärts führenden Richtungen früher umkehren, als beim Aufwärtsschwimmen, so daß das Verhalten etwa {dem bei der sog. Springprozession zu vergleichen wäre, wo man langsam vorwärtskommt, indem man immer abwechselnd 7 Schritte vorwärts und 6 rückwärts macht. Aber auch das ließ sich in keiner Weise sicherstellen. Tatsache ist aber, daß die Tiere allmählich nach aufwärts rücken; es muß also in irgendeiner Weise eine Bevorzugung der aufwärts führenden Richtungen stattfinden, sei es vermittelt der ersten oder der zweiten Möglichkeit, oder mittels beider zugleich oder sonst irgendwie. Da also die Bewegung in Wahrheit gerichtet sein muß, auch wenn das Gerichtetsein sich der Beobachtung entzieht, so spreche ich von einer „scheinbar ungerichteten Bewegung“. Diese elementaren Tatsachen finden sich offenbar deshalb nirgends erwähnt, weil jeder Untersucher bald einsah, daß hier auf dem Wege der einfachen Beobachtung nicht weiterzukommen sei.

So beginnt auch JENNINGS sogleich mit einer Schilderung des Verhaltens in einem U-rohre (S. 113/4), dessen parallele Arme nach unten weisen, während das Verbindungsstück oben und wagerecht steht. Hatte er die Tiere am einen Armende eingefüllt und faßte dann die Umbiegestelle zum anderen Arm ins Auge, so sah er die im wagerechten Verbindungsstück heranschwimmenden Tiere, sobald sie sich in der Umbiegestelle befanden, nicht etwa reaktionslos in

den abwärtsführenden Arm, also abwärts hineinschwimmen, sondern vielmehr so oft nacheinander die Fluchtreaktion ausführen, bis das Tier wieder eine aufwärtsführende Stellung einnahm. Wie bei allen anderen Taxien auch — mit alleiniger Ausnahme der Galvanotaxis — hält JENNINGS, dieser Beobachtung zufolge, die Fluchtreaktion, d. h. ein Herumschwingen des Vorderendes in einem Kegelmantel, das die allgemeine Fortbewegungsrichtung um irgendeinen Winkel verschiebt und so oft wiederholt wird, bis die eingeschlagene Richtung dem reizlosen Zustande entspricht, für das Entscheidende beim Zustandekommen der negativen Ansammlung. Die Tiere schwimmen in allen beliebigen Richtungen durcheinander. Führt sie eine Richtung jedoch abwärts, so erfolgt Fluchtreaktion, die die Richtung verändert. Führt die neue Richtung wiederum abwärts, so wiederholt sich die Fluchtreaktion, und so fort, bis endlich einmal eine Richtung aufwärts führt, der reizlose Zustand eingetreten ist und Fluchtreaktionen unterbleiben. — Würde jemand von der Geotaxis der Paramaecien nichts anderes als die in den älteren Arbeiten begründeten Theorien, so würde er annehmen müssen, alle Tiere stiegen immer nur streng gerichtet parallel senkrecht aufwärts. Das den Ausführungen von JENNINGS entsprechende Bild kommt den Tatsachen schon viel näher. Eine jede Wendung kann ja als Fluchtreaktion aufgefaßt werden, und nur insofern kann ich JENNINGS Angaben nicht bestätigen, als negative Ansammlungen sehr wohl in Rohren zustande kommen können, in denen durchaus nicht jedesmal nach Einschlagen einer abwärts führenden Richtung sofort die Wendung erfolgt, sondern auch oft weite Strecken abwärts durchschwommen werden. Eben dadurch entsteht ja der Eindruck einer gänzlich ungerichteten Bewegung, während das, was JENNINGS beschreibt, etwa dem entspricht, was wir oben forderten und durch das Beispiel der Springprozession erläuterten, aber durchaus nicht durch Beobachtung sicherstellen konnten. Nicht nur im gewöhnlichen Steigrohre, sondern auch in den JENNINGS'schen U-röhren sah ich die Tiere an allen beliebigen Stellen Wendungen ausführen, ja auch sehr oft aus dem wagerechten Rohrteile in den abwärtsführenden tief oder gar bis zu seinem unteren Ende hinabschwimmen, und doch sammelten sie sich zuletzt alle oben an. Mit anderen Worten, die Bewegungen können viel ungerichteter sein, als JENNINGS angibt, und doch kann dabei die negative Ansammlung zustande kommen.

Da ich glaubte, die Erfolglosigkeit meiner Bemühungen sei durch die Schwierigkeit des Verfolgens der Einzeltiere im Massrohr bedingt, so versuchte ich mit isolierten Einzeltieren

weiterzukommen, in der Meinung, sie würden sich im abgesonderten Zustande genau so verhalten wie in der Masse der Artgenossen. Entsprechende Versuche älterer Autoren, so naheliegend sie auch erscheinen mögen, sind mir nicht bekannt geworden. Ich teile als Beispiel ein Versuchsprotokoll mit.

Aus einer negativen Ansammlung gereinigter Paramecien in Knopflösung brachte ich ein Tier in ein 8 cm langes, 300  $\mu$  weites Glasrohr, das beiderseits luftdicht verschlossen wurde. Ich stellte es senkrecht neben einen Zentimetermaßstab (0 cm unten) auf, ließ ein Metronom schlagen und schrieb auf, auf welcher Höhe und zu welchen Zeiten das Tier wendete. Während einer Stunde durchmaß es 16 mal die Röhre aufwärts, ebenso 16 mal abwärts in ihrer ganzen Länge, ohne auf dem Wege umzudrehen oder sich irgendwo aufzuhalten; 3 mal kehrte es bei cm 3, einmal bei cm 4, einmal bei cm 6, einmal bei cm 7, 6 mal bei cm 8 um. Am oberen Ende des Rohres hielt es sich im ganzen 41 Sek., am unteren Ende im ganzen 57 Sek. auf. Die mittlere Geschwindigkeit der Aufwärtsbewegung betrug 0,086 cm/Sek., die der Abwärtsbewegung 0,122 cm/Sek. — Nach einer Beobachtungspause von einer Stunde sah ich das Tier während 15 Minuten immer noch ruhelos auf- und abschwimmen, ebenso am nächsten Morgen. Die Geschwindigkeit war etwas langsamer geworden. Mittags saß es thigmotaktisch bei 4,5 cm fest, nachmittags schwamm es wieder die ganze Rohrlänge abwechselnd auf und ab. In entsprechender Form habe ich den Versuch mit vielen verschiedenen Einzeltieren wiederholt. Meist schwamm das der negativen Ansammlung entnommene Tier, in einem Steigröhrchen einzeln abgesperrt, unablässig auf und ab, und niemals ließ sich irgendeine Bevorzugung weder des oberen noch des unteren Rohrendes feststellen. Nur in der Geschwindigkeit unterschieden sich die einzelnen Tiere voneinander; zudem gingen nicht alle die ganze Länge des Rohres auf und ab, ohne auf dem Wege umzudrehen, welches Verhalten natürlich zur Geschwindigkeitsbestimmung am bequemsten ist, sondern kehrten schon nach kürzeren Wegstrecken um; auch sie bevorzugten aber in keiner Weise ein Ende des Rohres, d. h. sie kehrten ebenso oft in der oberen wie in der unteren Hälfte um. Bei einer dritten Gruppe von Tieren wurde tatsächlich ein Ende des Rohres bevorzugt. Hier ließ sich aber jedesmal zeigen, daß nicht die Schwerkraft den Reiz bildete, der das bevorzugte Rohrende zu unterscheiden gestattete, sondern vielmehr chemische vom Rohre oder seinem Inhalte ausgehende Reize; denn wenn beispielsweise das untere Ende bevorzugt wurde, und man drehte das Rohr um, so daß das Tier jetzt oben war, so blieb es oben, anstatt wieder nach unten zu gehen, wie es das bei vorhandener positiver Geotaxis getan haben würde, und ebenso bei Wiederholungen. Bei einer Zusammenfassung aller Fälle, die zur Geschwindigkeitsbestimmung günstig waren (12 Versuche), ergaben sich folgende Werte:

	Aufwärtsbewegung	Abwärtsbewegung
obere Grenze	0,127 cm/Sek.	0,125 cm/Sek.
Mittel	0,08 "	0,077 "
untere Grenze	0,046 "	0,051 "

Demnach sind sowohl die Geschwindigkeiten bei Auf- und Abwärtsbewegung gleich, als auch die abwärts und die aufwärts zurückgelegten Strecken gleich lang, und endlich die Aufenthalte am

oberen und unteren Ende ebenfalls gleich lang, nicht nur in dem als Beispiel wiedergegebenen Fall, sondern immer. Mit anderen Worten, es findet keinerlei Bevorzugung weder des jeweils oberen, noch des jeweils unteren Rohrendes statt, d. h. isolierte Einzeltiere zeigen in senkrechten Röhren keine Geotaxis.

Das gleiche galt, wenn ich mehrere, aber nicht zu zahlreiche Tiere (10—40) in nicht zu enge Röhren (3 mm lichte Weite) brachte und diese senkrecht stellte. Auch hier verhielten sich die Einzeltiere genau so, sie stiegen auf und ab, und niemals kam eine negative Ansammlung zustande. Wurden diese, nachweislich nicht geotaktischen Tiere aber in das große Rohr zurückversetzt, aus dem sie genommen waren, und wo sie sich an der Bildung der negativen Ansammlung beteiligt hatten, so schlossen sie sich von neuem der bestehenden negativen Ansammlung an und ordneten sich ihr ein d. h. sie schwammen kreuz und quer ungerichtet am oberen Rohrende herum und führten sowohl am Wasserspiegel, wie an der unteren Grenze der negativen Ansammlung ihre Fluchtreaktionen aus, so daß das untere Ende des Rohres gänzlich frei von Tieren blieb. Demnach zeigt *Paramecium* die negativ geotaktische Einstellung nur in dicht besiedelten Röhren, in spärlich besetzten oder nur von einem Einzeltiere bewohnten Röhren aber niemals. Es muß also im dichtbesetzten Rohre ein Faktor vorhanden sein, der für das Zustandekommen der geotaktischen Reaktion unerläßlich ist, und dieser Faktor muß im spärlich besiedelten Rohre fehlen.

Vergleichbare Fälle, in denen eine bestimmte Reizantwortung nur bei Tieren auftritt, die auf engem Raume beisammen sind, bei locker verteilten dagegen nicht, hat V. FRANZ (1914) bei Würmern, Krustern, Insekten, Fischen und Amphibien beschrieben. So zeigen diesem Autor zufolge junge Kaulquappen in engen, sehr dicht besetzten Glasgefäßen deutliche positive Phototaxis, die in weiten, spärlich bevölkerten Behältern sich nicht bemerkbar macht. Im dichtbesetzten, engen Glase wirken nun auf die Tiere zwei Reize ein, die im weiten Gefäße fehlen: erstens die mechanischen Reizungen der Tiere, die bald in große Unruhe geraten und sich aneinander und an den Glaswänden stoßen; zweitens die durch die Ausatmung der Tiere erhöhte Kohlensäurekonzentration des Wassers. Setzte ich einige Kaulquappen von *Rana esculenta* in CO<sub>2</sub>-gesättigtes Wasser, so erstickten sie sehr bald, ohne zuvor ans Licht zu schwimmen, und auch in Wasser mit erhöhter, aber nicht gesättigter CO<sub>2</sub>-Spannung bewegten sie sich zwar langsamer als in gutdurchlüftetem Wasser,

aber nicht zum Licht hin. Wenn ich jedoch wenige Kaulquappen in gutdurchlüftetes Wasser in weitem Behälter setzte, der einseitig belichtet war, so konnte ich sie durch Berühren an beliebigen Körperstellen mit einem Pinsel sehr bald alle zum Aufsuchen der Lichtseite veranlassen, während es vollkommen unmöglich war, sie durch dieselben mechanischen Reize an der Schattenseite des Gefäßes zu versammeln. Hier sind also die gleichzeitig mit dem Lichtreize einwirkenden Berührungen der Begleitreiz, der zum Zustandekommen der positiv phototaktischen Einstellung unerlässlich ist. Die Auffassung von FRANZ stimmt, bei anderer Formulierung, mit der hier vorgetragenen wesentlich vollkommen überein.

Ganz ähnlich verhalten sich Daphnien. Auch sie sind durch Konzentration auf sehr engen Raum zu deutlich positiv phototaktischer Einstellung zu bringen, auch wenn sie, in einem weiten Gefäße verteilt, keine Spur von Phototaxis zeigten. Hier ist aber nachweislich die erhöhte  $\text{CO}_2$ -Spannung der zum Zustandekommen der phototaktischen Einstellung unerlässliche Begleitreiz, wie zuerst LOEB (1906) zeigte und seither häufig bestätigt wurde (z. B. EWALD, BIERENS DE HAAN u. a.).

Die Vermutung liegt nahe, auch bei den *Paramecien* werde entweder die mechanische Reizung oder die Erhöhung der  $\text{CO}_2$ -Spannung den unerlässlichen Begleitreiz darstellen, ohne den die geotaktische Einstellung unterbleibt. An eine mechanische Reizung ist nun bei *Paramecium* kaum zu denken, da die Tiere niemals aneinander und nur sehr selten an die Glaswände stoßen, sondern diese Berührungen sehr geschickt vermeiden, auch wenn sie äußerst dicht zusammengedrängt sind. Daher lag es nahe, die durch die Ausatmung der Tiere erhöhte  $\text{CO}_2$ -Spannung in der Versuchsflüssigkeit als den wirksamen Begleitreiz anzusprechen, so daß die Verhältnisse denen bei *Daphnia* vergleichbar wären. Wie mich Versuche mit  $\text{CO}_2$ -gesättigtem Wasser lehrten, trifft diese Vermutung tatsächlich das Richtige.

**Zusammenfassung:** Beim Zustandekommen der negativen Ansammlung in dichtbesetzten senkrechten Röhren herrscht scheinbar völlig ungerichtete Bewegung der *Paramecien*. Da die negative Ansammlung sich tatsächlich bildet, so muß irgendeine Bevorzugung der aufwärtsführenden Richtungen stattfinden, sei es, daß häufiger aufwärtsführende Richtungen eingeschlagen werden, oder daß sie schneller durchlaufen werden als abwärts führende, oder daß die abwärtsführenden Strecken kürzer sind als die aufwärtsführenden, oder alle drei Möglichkeiten zugleich. Direkte Beobachtung lehrt darüber nichts. Einzeltiere und wenig zahl-

reiche Tiere in verhältnismäßig weiten Röhren zeigen niemals negative Geotaxis, obwohl dieselben Tiere, in ein dichtbesetztes Gefäß gebracht, sich der negativen Ansammlung der zahlreichen Tiere anschließen.

### III. Versuche über den Einfluß der Kohlensäure- und der Sauerstoffkonzentration auf das geotaktische Verhalten.

Über den Einfluß der  $\text{CO}_2$ -Konzentration auf die geotaktische Reizbeantwortung von *Paramecium* oder von anderen Protozoen sind mir Versuche anderer Autoren nicht bekannt geworden. Nur LYON scheint diesen Verhältnissen auf der Spur gewesen zu sein. Wie bereits in der Einleitung (S. 5 dieser Arbeit) besprochen wurde, zeigte er zur Widerlegung von JENSEN, daß die Erhöhung der geotaktischen Neigung, die JENSEN bei vermindertem Luftdruck über dem Steigrohr angegeben hatte, nicht auf der Druckverminderung beruht, sondern vielmehr auf der Abgabe von Gasen seitens der Versuchsflüssigkeit in das Vakuum. Um wieviel die Neigung zur Geotaxis durch die Entgasung der Versuchsflüssigkeit erhöht wurde, berichtet er nicht, und scheint die Ursachen der Erscheinung quantitativ und qualitativ nicht weiter verfolgt zu haben; insbesondere hat er über die Rolle, die die einzelnen Gase dabei spielen, keine Angaben gemacht.

Ich selbst stellte erstens Versuche mit erhöhter Kohlensäurekonzentration an, und zwar sowohl mit dichtbesetzten Röhren, wie auch mit Einzeltieren.

a) Massenversuche: Im KIRP'schen Apparate entwickelte ich aus Marmor und verdünnter Salzsäure Kohlensäure, die zuerst durch zwei Waschflaschen geleitet wurde, um mitgerissene Salzsäurespuren vom Versuchsgefäße fernzuhalten. Sie wurde mittels eines Glasrohres zum Grunde eines stehenden Reagensglases geleitet, das die gereinigten Paramecien in Knopflösung enthielt. Ich schickte durch die Flüssigkeit 1—5 Minuten Kohlensäure hindurch, und zwar so lange, bis ich bei Unterbrechungen der  $\text{CO}_2$ -Zufuhr im senkrecht gehaltenen Reagensglase nach Zurruhekommen der Strömungen eine deutliche Verlangsamung der Paramecien und gerichtetes Aufsteigen derselben bemerkte. Bei verschiedenem Tiermaterial dauert es verschieden lange, bis dieser Erfolg zu beobachten ist, und es ist nicht immer leicht, den Zeitpunkt genau abzapassen. Doch ist es mir nach einiger Übung bei allen untersuchten Paramecienstämmen gelungen.

Das Reagensglas enthielt beim Durchgasen meist 2—5 ccm Flüssigkeit. Ließ ich bei gleicher Anordnung durch 10 ccm Knopflösung, die mit etwas Phenolphthalein und so viel Alkali versetzt worden war, daß eine schwache rötliche Färbung soeben bemerkbar wurde, Kohlensäure strömen, so war nach 15—25 Sek. die Lösung völlig entfärbt, wenn ich durch Weiter- oder Engerstellen des zuführenden Hahnes die Stärke des  $\text{CO}_2$ -Stromes in denselben Grenzen abwandelte wie in den Versuchen. Um nun die Farbe wieder auftreten zu lassen, mußten

0,23 ccm einer  $\frac{1}{10}$  n KOH-Lösung zugesetzt werden. Entfärbte ich die Lösung nun von neuem durch einen diesmal 2—5 Minuten anhaltenden Strom von  $\text{CO}_2$ , so bedurfte es kaum größerer Mengen des Alkalis, um auf die ursprüngliche Farbintensität einzustellen. Der bei den gewöhnlichen Druck- und Temperaturverhältnissen zu erreichende Sättigungsgrad für die  $\text{CO}_2$  dürfte also schon nach 15—25 Sekunden wähernder Durchströmung erreicht sein. Das weitere Durchströmen der Flüssigkeit hält den Partialdruck der  $\text{CO}_2$  auf dem Sättigungsgrade fest, von dem er bei den folgenden Handgriffen des Einfüllens in die senkrechte Röhre um so tiefer herabsinkt, je längere Zeit bis zum völligen Luftabschlusse vergeht.

War die Reaktion der Tiere im Reagensglase befriedigend, so tauchte ich unter möglichster Vermeidung von Erschütterungen ein 6—12 cm langes, 3 mm weites Glasrohr in die Flüssigkeit und ließ es sich durch Schiefhalten des Reagensglases füllen. Sofort darauf wurde das wagerecht auf einem Gegenstand aufliegende Rohr beiderseits mit Plastilinpfropfen luftdicht abgeschlossen und dann senkrecht gestellt. Oft entnahm ich auch die Tiere aus dem Reagensglase mit einer langen spitzen Pipette und füllte sie, wieder unter strenger Vermeidung von Luftblasen und unnötiger Erschütterung, in ein einseitig zugeschmolzenes, so gleich senkrecht gehaltenes Steigrohr, dessen oberes Ende dann mit Plastilin verschlossen wurde. Die Ergebnisse waren in beiden Fällen die gleichen. Als Kontrollen dienten gleiche Glasröhren mit gleichen *Paramecien* in gut durchlüfteter Knopplösung (Schütteln und Umgießen der Knopplösung vor Versuchsbeginn). Gelegentlich überzeugte ich mich auch, indem ich Luft aus einer Druckflasche bei gleicher Stromstärke wie bei der  $\text{CO}_2$ -Durchströmung in ein Reagensglas mit *Paramecium* leitete, davon, daß nicht etwa die mechanische Reizung, die von den heftig aufsteigenden Gasblasen ausgeht, die zu beschreibenden Erscheinungen auslöst. Diese Tiere schwammen genau so ungerichtet wie unbehandelte, nur war meist ihre Geschwindigkeit größer als bei unbehandelten Tieren. — Oft goß ich auch nach Füllung des Steigrohres mit  $\text{CO}_2$ -Tieren den Rest des Reagensglases in flache offene Schalen, in denen sich die *Paramecien* sehr bald von ihrer Vergiftung erholten. Sobald sie die ursprüngliche Geschwindigkeit wieder erlangt hatten, füllte ich sie in senkrechte Steigröhren und verwandte auch diese als Kontrollen.

Der Erfolg war in mehr als 100 Einzelversuchen zu sehr verschiedenen Zeiten und mit allen mir während 5 Monaten zur Verfügung stehenden *Paramecien*stämmen stets und ausnahmslos der gleiche. In sämtlichen Kontrollen, die, wie gesagt, stets gut durchlüftete Knopplösung enthielten, bewegten sich die Tiere in der im zweiten Abschnitte beschriebenen Weise scheinbar gänzlich ungerichtet durcheinander, und zwar mit verhältnismäßig großen Geschwindigkeiten. Negative Ansammlungen kamen, wenn überhaupt, so nur recht langsam zustande, nämlich niemals früher als nach 40 Minuten, meist aber erst nach Stunden, und fast nie waren sie bei ihrer Entstehung recht deutlich. In den  $\text{CO}_2$ -Röhren aber stiegen alle Tiere nahezu völlig parallel und gerichtet senkrecht aufwärts, ohne nennenswert von der Geraden abzuweichen, und gelangten daher schon nach sehr kurzer Zeit (5—15 Minuten) sämt-



lich nach oben, obwohl die Geschwindigkeit der  $\text{CO}_2$ -Tiere gegenüber der von unbehandelten Individuen erheblich herabgesetzt war. Jetzt zeigt es sich erst deutlich, ob die Zeit der Durchströmung mit  $\text{CO}_2$  im Reagensglase richtig abgemessen wurde. Hat die  $\text{CO}_2$  bei Sättigungsdruck nicht genügend lange eingewirkt, so ist die Erscheinung unklar, da nur die empfindlichsten Tiere sie zeigen, während die Mehrzahl ungerichtet und mit kaum verminderter Geschwindigkeit durcheinanderschwimmt. Sind die Tiere umgekehrt etwas zu lange durchströmt worden, so heften sie sich gern thigmotaktisch an den Glaswänden an und kommen infolgedessen nicht nach oben; und auch bei den Tieren, die frei schwimmen, ist die Geschwindigkeit so herabgesetzt, daß sie nicht selten schon tot sind und nun passiv abzusinken beginnen, bevor eine negative Ansammlung hat entstehen können. Übrigens zeigen auch die thigmotaktischen Tiere deutlich die geotaktische Neigung insofern, als sie samt und sonders die Vorderenden genau senkrecht aufwärts richten<sup>1)</sup>. Nicht selten kommt es auch vor, daß sie sehr langsam längs der Glaswand senkrecht aufwärts gleiten, indem nur die dem Glase anliegenden Cilien gelähmt sind, während die dem Lumen des Rohres zugewandten schlagen. — Diese Versuche sind wohl von allen in dieser Arbeit beschriebenen die einfachsten und dankbarsten. Hat man erst einmal erlernt, den Zeitpunkt für das Abbrechen der Durchströmung mit  $\text{CO}_2$  richtig zu wählen, so sind Mißerfolge kaum mehr zu befürchten. Der Eindruck ist äußerst überzeugend, wenn alle Tiere langsam und stetig völlig parallel senkrecht aufwärts steigen, ohne auch nur im geringsten von der geradlinigen Bahn abzuweichen. Sind sie einmal alle oben angelangt, so bleiben sie dort so lange auf engstem Raume versammelt, ohne daß auch nur ein einziges abwärts schwimmt, bis sie sterben und tot absinken, oder bis man vorher das Rohr umdreht, so daß jetzt die Ansammlung unten ist. Dann löst sie sich sofort auf, und die Tiere wandern sämtlich genau in der gleichen Weise senkrecht und parallel auf-

<sup>1)</sup> JENNINGS (1906, Übersetzung 1914, S. 115) war diese Erscheinung bereits bekannt, ohne daß er freilich eine Erklärung dafür versucht hätte, daß sie nur so selten zu beobachten war. Er fand in manchen Paramaecienkulturen bis zu 50 Proz. der Tiere, die sich thigmotaktisch an der Glaswand seiner Steigröhren festhefteten, die Längsachse genau senkrecht eingestellt und das Vorderende aufwärts gekehrt. In anderen Kulturen fehlte jedoch jede Andeutung einer solchen Orientierung. Ich zweifle nicht daran, daß die Ursache für die gute Einstellung in einer besonders hohen  $\text{CO}_2$ -Spannung der betreffenden Kulturflüssigkeit zu suchen war. Bekanntlich kann die  $\text{CO}_2$ -Spannung in alten dichtbesiedelten Kulturgefäßen gelegentlich hohe Werte annehmen.

wärts, und das Spiel läßt sich so oft wiederholen, bis die Tiere sterben, in meinen Versuchen im besten Falle bis zu 50 Minuten Gesamtdauer des Versuches.

Im einzelnen wandelte ich die Versuchsbedingungen noch mannigfaltig ab, das Ergebnis blieb sich aber immer gleich. Die Geschwindigkeit war stets um so geringer, je länger die Tiere im Reagensglase mit  $\text{CO}_2$  behandelt worden waren, je länger sie sich im Steigröhrchen befanden und je vorsichtiger man beim Beschicken des Steigrohres gewesen war. Hier war es nun auch schon im Massenversuche möglich, die Geschwindigkeit zu bestimmen; ich ließ dazu zuerst eine negative Ansammlung zustande kommen, deren untere Grenze scharf sein mußte, und achtete darauf, daß die unteren Teile des Steigrohres wirklich ganz frei von *Paramecien* waren. Dann drehte ich das Rohr herum, so daß die gut konzentrierte negative Ansammlung unten war, und beobachtete die Zeit bis zum Eintreffen des ersten Tieres am jetzt oberen Ende. Die größte Geschwindigkeit, die ich bei ideal gerichtetem senkrechtem Aufsteigen sämtlicher Insassen eines Rohres beobachtete, betrug 0,05 cm/Sek. Solche von etwa 0,02 cm/Sek. waren am häufigsten, und eine untere Grenze der Geschwindigkeit ließ sich deshalb nicht angeben, weil bei zunehmendem Lähmungsgrade die immer langsamere werdende Aufwärtsbewegung allmählich und stetig in Stillstand übergeht. Die mittlere Geschwindigkeit normaler Kontrolltiere der gleichen Herkunft betrug 0,08 cm/Sek. Daß das dann bei noch längerem Verbleiben der Tiere in dem  $\text{CO}_2$ -reichen Rohre zu beobachtende Absinken der Tiere nicht etwa aktiv, sondern vielmehr passiv erfolgt, lehrt unzweideutig die mikroskopische Betrachtung der absinkenden Tiere. Sie sind allesamt tot, im Längsdurchmesser verkürzt, im Querdurchmesser vergrößert; der Makronucleus ist sehr deutlich, meist von einem großen Schrumpfraume umgeben, auch der Mikronucleus ist gelegentlich gut sichtbar. Das Plasma ist körnelig, gelb und, falls die Körner dicht beieinander liegen, ziemlich undurchsichtig. — Werden Tiere, die eben noch im  $\text{CO}_2$ -Wasser gerichtet und parallel senkrecht aufstiegen, ohne von der Geraden in ihrer Bahn abzuweichen, und deren Geschwindigkeit sich deutlich der Null näherte, herausgenommen und gut durchlüftet, so gewinnen sie nach 1—15 Minuten ihre normale Beweglichkeit wieder, schwimmen schnell und völlig ungerichtet durcheinander und zeigen vorerst keine Spur negativ geotaktischen Verhaltens.

Es lag nun nahe, umgekehrt die Wirkung einer erhöhten Sauerstoffkonzentration auf die *Paramecien* zu untersuchen. So

leitete ich Sauerstoff, den ich im erhitzten feuerfesten Reagensglase aus einer Mischung von Braunstein und  $\text{KClO}_3$  zu gleichen Teilen herstellte, durch Knopflösung mit gereinigten Paramaecien und füllte damit in der oben beschriebenen Weise senkrechte Steigröhren. Das Verhalten der Tiere in ihnen unterschied sich kaum von dem normaler Tiere in gut durchlüfteter Knopflösung. Die Bewegungen waren gänzlich ungerichtet, die Verteilung auf die Rohrlänge völlig gleichmäßig, es herrschte lebhaftes Auf und Ab, und Fluchtreaktionen erfolgten an jeder beliebigen Stelle des Rohres. Negative Ansammlungen kamen, wenn überhaupt, so nicht vor Ablauf von 4 Stunden zustande, und die Geschwindigkeit der ungerichteten Bewegungen war vielleicht noch höher, als in den nur gut durchlüfteten, aber nicht mit reinem Sauerstoff durchspülten Röhren.

#### b) Kohlensäure- und Sauerstoffversuche mit Einzeltieren.

Ich entnahm dem  $\text{CO}_2$ -gesättigten Reagensglase mit Paramaecien in Knopflösung, das ich schräg unter die binokulare Lupe hielt, mittels eines Kapillarröhrchens von  $\frac{1}{2}$ —1 mm Weite, ein einzelnes Tier und verschloß das Röhrchen beiderseits luftdicht durch Einstechen in einen Plastilinklotz, oder schmolz es einseitig zu und verschloß nur die andere Seite mit Plastilin. Dann stellte ich das 5—10 cm lange Röhrchen senkrecht auf. Hier kommt alles darauf an zu vermeiden, daß das sehr geringe Flüssigkeitsvolumen, das die Röhre enthält, möglichst gar nicht mit Luft in Berührung kommt. Bei Gebrauch einer Pipette, oder wenn ich den Inhalt des Reagensglases erst in ein Schälchen goß, um das Einzeltier bequemer herausfangen zu können, mißlingen die Versuche fast stets, offenbar weil die  $\text{CO}_2$ -Spannung der kleinen Flüssigkeitsmenge während der genannten Verrichtungen bereits zu sehr gesunken war. Auch empfiehlt es sich, das Tier aus der Tiefe des Reagensglases, nicht von seiner Oberfläche zu nehmen, und die Dauer der Durchspülung mit  $\text{CO}_2$  etwas länger zu wählen als bei den Massenversuchen. Ist das Präparat in dieser Weise geglückt, was bei einiger Übung bald zu erreichen ist, so bewegt sich das Einzeltier in seiner Röhre genau so wie es die Tiere in der Massentröhre getan hatten, d. h. es steigt sofort senkrecht und ohne irgendwelche seitliche Abweichungen, zu denen der Querdurchmesser des Rohres an sich Platz läßt, nach oben. Oben am Plastilin oder an der zugeschmolzenen Glaskuppe angelangt, dreht es, schwimmt vorwiegend in wagerechten Richtungen hin und her, macht aber stets die Flucht-

reaktion, wenn es sich abwärts mehr als höchstens 1—2 cm vom oberen Rohrende entfernt hat, und steigt sofort wieder zum oberen Ende auf. Kurz, es entfernt sich so lange nicht nennenswert vom oberen Rohrende, als es lebt und die Lage des Rohres nicht verändert wird. Dreht man aber das Rohr herum, so daß das Tier jetzt unten ist, so beginnt es sofort wieder in der gleichen Weise wie vorher senkrecht aufwärtszusteigen, und das Spiel läßt sich so oft wiederholen, als das Tier lebt (in meinen Versuchen bis zu anderthalb Stunden; währenddessen ich das Rohr im Maximum 7mal umkehrte). — Die Geschwindigkeit läßt sich naturgemäß bei den Einzeltieren noch leichter bestimmen als in den Massenversuchen. So fand ich in einem Fall bei 7maligem Drehen des Steigrohres folgende Geschwindigkeiten beim Aufsteigen: 0,06, 0,052, 0,048, 0,037, 0,021, 0,013, 0,008 cm/Sek. Jedesmal wenn das Tier oben angelangt war, wartete ich einige Minuten, während deren das Tier sich niemals weiter als 1 cm vom oberen Ende entfernte. Als es zum achtenmal aufwärts schwamm, starb es auf dem Wege und sank dann tot zu Boden. Ein Kontrolltier der gleichen Zucht bewegte sich in gut durchlüfteter Knopflösung bei sonst gleichen Bedingungen aufwärts mit 0,12 cm/Sek. im Mittel (obere und untere Grenzen 0,15 und 0,07), abwärts mit 0,124 cm/Sek. (obere und untere Grenzen 0,148 und 0,08). Ob ich einseitig zugeschmolzene, andererseits mit Plastilin verschlossene, oder beiderseits mit Plastilin abgedichtete Röhren verwendete oder den Durchmesser der Röhren bis zu 3 mm steigerte, machte im Versuchsergebnis keinen Unterschied. Die Tiere nützten den in diesem dargebotenen Platz für wagerechte Bewegungen nicht aus, sondern beharrten in ihrer gerade aufwärtsführenden Bahn.

Versetzte ich andererseits ein Einzeltier aus dem gut mit Sauerstoff vorbehandelten Reagensglase in ein Steigrohr, so ließ sich, genau wie in den Kontrollröhren mit gut durchlüfteter Knopflösung, niemals irgendeine Bevorzugung des oberen Rohrendes wahrnehmen. Vielmehr schwammen die Tiere manchmal ruhelos die ganze Rohrlänge abwechselnd auf und ab, manchmal aber machten sie an beliebigen Stellen des Rohres schon nach kürzeren Wegstrecken kehrt. Weder das obere, noch das untere Rohrende wurde längere Zeit hintereinander allein besucht, und wenn einmal ein Tier irgendeine Gegend des Rohres nicht mehr verließ, so ließ sich durch Drehen des Rohres jedesmal feststellen, daß es sich um Chemotaxis handelte. Wiederum war die Geschwindigkeit in den O<sub>2</sub>-Röhren am größten, in den luftreichen Röhren noch ziemlich groß, und in den CO<sub>2</sub>-Röhren,

wo außerdem keine Abwärtsbewegung stattfand, außerordentlich gering. Einmal erhielt ich bei 1 $\frac{1}{2}$  stündiger Beobachtung eines Sauerstoffrohres als Mittel der Aufwärtsbewegung den Wert 0,179, für die Abwärtsbewegung 0,193 cm/Sek.

**Zusammenfassung:** erhöhte Sauerstoffkonzentration erhöht, erhöhte Kohlensäurekonzentration erniedrigt die Geschwindigkeit der Bewegungen. Bei erhöhter Sauerstoffkonzentration wie auch in nur gut durchlüfteter Knopplösung zeigt ein Einzeltier niemals irgendwelche Anzeichen von negativ geotaktischer Einstellung; vielmehr sind hier die Bewegungen gänzlich ungerichtet. Bei erhöhter Kohlensäurekonzentration dagegen schwimmt das Einzeltier senkrecht aufwärts und bleibt so lange am höchsten Punkte seines Steigraumes, bis es stirbt. — In dichtbesetzten Röhren bildet sich die negative Ansammlung bei erhöhter Kohlensäurekonzentration sofort, indem alle Tiere gerichtet und parallel senkrecht aufwärts steigen und oben angelangt auch sofort oben bleiben. In gut durchlüfteter Knopplösung tritt die negative Ansammlung, wenn überhaupt, erst viel später ein, und im O<sub>2</sub>-angereicherten Rohre noch später. In beiden kommt sie mittels scheinbar gänzlich ungerichteter Bewegungen zustande. —

Aus diesen Befunden lassen sich meines Erachtens nur die folgenden Schlüsse ziehen: zum Zustandekommen der negativ geotaktischen Einstellung ist eine gewisse Kohlensäurekonzentration unerläßlich. Die erhöhte Kohlensäurespannung stellt einen Begleitreiz dar, der vorhanden sein muß, falls die geotaktische Reizbeantwortung überhaupt erfolgen soll. Bei starker CO<sub>2</sub>-Spannung ist ausschließlich der Schwerereiz wirksam, bzw. er kommt in voller Stärke zur Geltung, so daß die Bewegungen der Tiere sich ausschließlich nach ihm richten. Im gutdurchlüfteten Rohre und noch mehr im sauerstoffangereicherten Rohre ist die CO<sub>2</sub>-Spannung zu gering, und daher muß die geotaktische Reizbeantwortung vorerst unterbleiben. Erst wenn die Tiere selber durch ihre Ausatmung die CO<sub>2</sub>-Spannung so weit erhöht haben, daß die Schwerereize über die Schwelle treten, kann es zu einer, wenn auch zuerst meist undeutlichen Beantwortung des Schwerereizes kommen. Bei dieser niedrigen CO<sub>2</sub>-Spannung ist der Schwerereiz offenbar nur gelegentlich wirksam, wenn nämlich gerade andere stärkere Reize nicht hindernd dazwischentreten. Die anderen Reize, die auf die Tiere einwirken können, vermutlich mechanische, rheotaktische und

chemische der verschiedensten Art, rufen Bewegungen in allen möglichen Richtungen hervor, so daß das Bild der gänzlich ungerichteten Bewegung entsteht. Sei es nun, daß der Schwerereiz bei der niedrigen  $\text{CO}_2$ -Spannung nur dann beantwortet wird, wenn gerade keine anderen Reize einwirken, oder daß der Schwerereiz doch stärker ist als die schwächsten von jenen, so muß in jedem Falle allmählich doch Aufwärtsorientierung der ganzen Schar erfolgen, da der Schwerereiz der einzige dauernd gleich gerichtete ist. In diesem Sinne kann man sagen, die ungerichtete Bewegung sei nur scheinbar ungerichtet. Unterbleibt aber die Aufwärtsorientierung ganz, so ist entweder die  $\text{CO}_2$ -Spannung so gering, daß der Schwerereiz überhaupt nicht beantwortet wird, oder aber es sind auch von den anderen Reizen einige gerichtet und zwar nicht aufwärts, und diese sind stärker als der Schwerereiz. Am deutlichsten ist letzteres für chemische Reize, die vom Glase ausgehen, oder in einem irgendwie entstandenen chemischen Konzentrationsgefälle längs der Rohrlänge bestehen (vgl. z. B. S. 72). — Sind die Bedingungen für das Zustandekommen einer negativen Ansammlung nicht gar zu ungünstig, so werden sich im Laufe der Zeit allmählich eine Anzahl von Tieren oben ansammeln, so daß dort mehr Tiere beisammen sind als an anderen Stellen des Rohres. Damit steigt aber oben die  $\text{CO}_2$ -Spannung, es bildet sich hier eine spontane Ansammlung in einer Wolke  $\text{CO}_2$ -reicheren Wassers, und diese wirkt einerseits anziehend auf außerhalb befindliche Paramecien, andererseits hält sie die in ihr befindlichen Tiere zusammen, indem diese jedesmal bei Annäherung an die Grenze vor den Wasserschichten mit niedrigerer  $\text{CO}_2$ -Spannung die Schreckreaktion ausführen. So schließt sich die negative Ansammlung immer mehr zusammen, bis sie zuletzt ganz außerordentlich dicht und gut abgegrenzt sein kann.

Für die Richtigkeit dieser Auffassung spricht fernerhin, daß nicht selten die negative Ansammlung in folgender Weise zustande kommen kann: An irgendeiner Stelle des Steigrohres bildet sich eine spontane Ansammlung, sei es ausgehend von einigen thigmotaktisch gelähmten Tieren, die bald Zuzug erhalten, oder sonstwie. Sobald sie eine gewisse Größe erreicht hat, fängt sie an, als Ganzes langsam emporzusteigen, während die übrigen diffus über die ganze Rohrlänge verteilten Tiere noch regellos durcheinanderschwimmen. Offenbar ist in der Ansammlung die  $\text{CO}_2$ -Spannung schon genügend hoch, um die geotaktische Reizbeantwortung zu gestatten, an den dünner besetzten Stellen des Rohres aber noch zu gering. — Auch folgender nicht selten beobachteter Fall fügt sich

vortrefflich der Erklärung: Oft muß man stunden-, ja tagelang warten, bis eine negative Ansammlung zustande kommt, so daß man die Erscheinung nur schwer vorführen kann. Ist die negative Ansammlung aber erst einmal da, so wird man einen gut demonstrierbaren Erfolg haben, wenn man das Rohr umdreht, so daß sich die negative Ansammlung jetzt am unteren Rohrende befindet. Man darf dabei nicht allzu vorsichtig verfahren, sondern muß durch leichte Erschütterungen die Ansammlung ein wenig auflockern. Ist das geschehen, so steigen die Tiere jetzt ziemlich gut gerichtet und verhältnismäßig rasch aufwärts. Vermeidet man aber auch die leiseste Erschütterung beim Drehen, so bleibt die Ansammlung am unteren Ende bestehen, ohne sich aufzulösen. Offenbar verwischt sich im ersten Falle die Grenze der erhöhten  $\text{CO}_2$ -Spannung in der Ansammlung gegen die niedrigere der Umgebung etwas, so daß die Tiere jetzt nicht mehr an der oberen Grenze der Ansammlung chemotaktisch zurückschrecken; andererseits ist die  $\text{CO}_2$ -Spannung in der Ansammlung noch hoch genug, um die Beantwortung des Schwerereizes zu gestatten. Hat man das Rohr erschütterungsfrei gedreht, und die Ansammlung am unteren Ende des Rohres bleibt bestehen, so kann man die Tiere auch zum Steigen bringen, wenn man mittels eines vorsichtig von oben eingeführten Glasfädchens dicht oberhalb der Ansammlung etwas rührt. Auch so muß das starke  $\text{CO}_2$ -Gefälle etwas abgeflacht und ausgeglichen werden.

Die Kohlensäure hat also eine zweifache Wirkung, was die geotaktische Reaktion angeht, eine direkte und eine indirekte. Indirekt wirkt sie, indem sie alle Bewegungen verlangsamt. Wäre diese Wirkung allein vorhanden, so müßte sie die Bildung der negativen Ansammlung lediglich hinauszögern. Die direkte Wirkung aber besteht darin, daß sie die notwendige Bedingung für das Zustandekommen einer jeden geotaktischen Reizbeantwortung überhaupt darstellt. Sie ist der Begleitreiz, bei dessen Fehlen der Hauptreiz der Schwere unwirksam ist. Unterhalb einer gewissen  $\text{CO}_2$ -Spannung erweist sich der Schwerereiz als gänzlich unwirksam. Je mehr diese Schwellenkonzentration der  $\text{CO}_2$  überschritten wird, um so gerichteter und zielstrebigter werden die negativ geotaktischen Bewegungen, bis zu einer optimalen Konzentration, oberhalb welcher nun wiederum die indirekte Wirkung der  $\text{CO}_2$ , nämlich die Erniedrigung der Geschwindigkeit, sich allzu störend bemerkbar macht und den Erfolg des immer noch idealen Gerichtetseins der Bewegung vereitelt: die Tiere sind zwar ausgezeichnet parallel mit den Vorderenden aufwärts gerichtet, kommen aber nicht mehr voran, da sie

zu schwer gelähmt sind, und sterben ab, bevor sie ihr Ziel erreichen.

In der hier gegebenen Deutung des Zustandekommens negativer Ansammlungen bei normalen  $\text{CO}_2$ - und  $\text{O}_2$ -Spannungen blieb noch ein Punkt des Beweises bedürftig, nämlich die Annahme, die ungerichteten Bewegungen seien der gleichzeitigen Einwirkung verschiedener anderer Reize zuzuschreiben, die einzeln wirksamer seien als der Schwerereiz, solange eben die  $\text{CO}_2$ -Spannung normal ist. Bei übernormalen  $\text{CO}_2$ -Spannungen aber sollte sich das Kräfteverhältnis zwischen den anderen Reizen und dem Schwerereiz umkehren, so daß jetzt der Schwerereiz kräftiger einwirke als alle anderen. — Leider war es nicht möglich, diese Annahmen gerade für alle die Reize einzeln durchzuprüfen, die bei normalen Bedingungen wohl in Frage kommen, nämlich die chemischen, rheotaktischen und mechanischen. Doch konnte ich Versuche ausführen, in denen der Schwerereiz mit dem galvanischen Reize bei verschiedenen  $\text{CO}_2$ -Spannungen in Widerstreit gesetzt wurde.

JENNINGS (Übersetzung 1914, S. 146) schreibt, daß das Vorhandensein elektrischer Reize eine Beantwortung des Schwerereizes unter allen Umständen ausschließe. Leite man den elektrischen Strom durch eine senkrechte Röhre, „so reagieren die *Paramecien* ebenso wie unter anderen Bedingungen, indem sie stets der Kathode zuschwimmen, ob diese nun oben oder unten ist“. Sicherlich ist das richtig für die  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen der gewöhnlichen Versuchsfüssigkeiten, in denen die *Paramecien* sich aufhalten. Ich verwendete senkrecht stehende, 15 cm lange Röhren von 3 mm lichter Weite, die mit zahlreichen *Paramecien* in Knopflösung beschickt und oben und unten von den mit Knopflösung durchtränkten Tonpfröpfen zweier unpolarisierbarer Elektroden luftdicht verschlossen waren. Das Ganze war auf einem unbiegsamen Lineal befestigt, das nahezu erschütterungsfrei so gedreht werden konnte, daß abwechselnd die eine oder die andere Elektrode oben war. 3 Akkumulatoren lieferten den Strom, der durch eine eingeschaltete POHL'sche Wippe gewendet werden konnte. So ließ sich einerseits bei stehendem Rohre durch Umlegen der Wippe etwa der untere Pol aus einer Kathode zur Anode machen, andererseits bei ruhender Wippe durch Umdrehen des Lineales die Kathode von unten nach oben verlegen.

In sämtlichen Versuchen mit gewöhnlicher Knopflösung schwammen alle Tiere, genau wie JENNINGS es angibt, zur Kathode, gleichgültig ob sie oben oder unten lag. Die geotaktische Neigung, die die Tiere im stromlosen Rohre während 25 Minuten eine negative Ansammlung



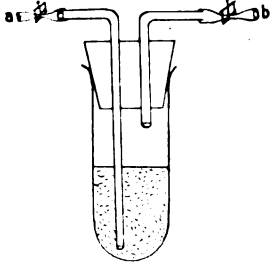
hatte bilden lassen, schien nach Stromschluß gänzlich verloren gegangen zu sein. Hier hat also die Galvanotaxis ausschließlich die Herrschaft über die Geotaxis. Füllte ich aber das Rohr mit Tieren in  $\text{CO}_2$ -gesättigter Knopflösung, die im stromlosen Rohre in der geschilderten Weise senkrecht und streng gerichtet parallel emporstiegen, so schwammen alle Tiere auch nach Schließen des elektrischen Stromes immer nur nach oben, gleichgültig ob die Kathode oben oder unten lag. Es machte auch keinen Unterschied, ob die Lage von Kathode und Anode im Raume mittels Stromwendens oder durch Drehung des Lineales bei unveränderter Stromrichtung vertauscht wurde. Nicht einmal die Geschwindigkeit des Aufstiegens veränderte sich merklich, wenn ich die Tiere abwechselnd stromlos, oder gegen die oben liegende Kathode, also im Sinne der Galvanotaxis, oder gegen die oben liegende Anode, entgegen der galvanotaktischen Richtung, aufsteigen ließ. Bei optimaler  $\text{CO}_2$ -Spannung also wird umgekehrt die galvanotaktische Reizbeantwortung durch die geotaktische vollkommen ausgelöscht. Bei unteroptimalen, aber noch überschwelligem  $\text{CO}_2$ -Spannungen jedoch konnte, je nach dem Stärkeverhältnis von  $\text{CO}_2$ -Konzentration und Stromstärke, sich ein deutlicher Wettstreit zwischen beiden Reaktionsweisen bemerkbar machen. Jetzt schwammen im stromlosen Rohre die Tiere langsamer und weniger gut gerichtet aufwärts als bei oben liegender Kathode, dagegen kamen sie im stromlosen Rohre schneller aufwärts voran, als wenn oben eine Anode lag. Im letzteren Falle, wo also die Geotaxis allein die Tiere aufwärts, die Galvanotaxis allein die Tiere kathodenwärts, d. h. abwärts geführt hätte, ließ sich durch geeignetes Abstimmen von Stromstärke und  $\text{CO}_2$ -Spannung ein Zustand hervorrufen, in dem manche Tiere trotz heftigsten Cilienschlages überhaupt nicht vom Fleck kamen und dort eine Umkehrreaktion nach der anderen ausführten. — So zeigt es sich also deutlich, wie bei der gewöhnlich im Wasser herrschenden niederen  $\text{CO}_2$ -Spannung die Galvanotaxis allein wirksam ist. Bei unten angebrachter Kathode schwimmt alles parallel und ausgezeichnet gerichtet abwärts, ohne irgendwie anzuhalten, zu wenden oder abzuweichen. Läßt man nun die  $\text{CO}_2$ -Spannung die Schwelle überschreiten, so wird die vorher einwandfrei gerichtete Abwärtsbewegung zur Kathode hin um so stärker gehemmt und um so ungerichteter, die Anzahl der Wendungen um so größer und das Bild des gänzlich ungerichteten Durcheinanders um so deutlicher, je mehr die  $\text{CO}_2$ -Spannung ansteigt; auf halbem Wege zum  $\text{CO}_2$ -Optimum ist das Durcheinander vollkommen; es kann sich ereignen, daß Tiere am Fleck eine Kehrtwendung der anderen

folgen lassen. Je mehr sich aber die noch weiter gesteigerte  $\text{CO}_2$ -Spannung dem Optimum nähert, um so deutlicher ordnet sich die Bewegung wieder, die Anzahl der Kehrtwendungen nimmt ab, die Aufwärtsbewegung gewinnt die Oberhand und wird immer gerichteter, bis endlich bei optimaler  $\text{CO}_2$ -Spannung alle Tiere genau parallel und ohne Wendungen, Aufenthalte und Abweichungen gerichtet senkrecht aufwärts steigen.

Es zeigt sich in diesen Versuchen auf das deutlichste, wie der Eindruck des ungerichteten Durcheinanders zustande kommt, wenn mehrere Reize gleichzeitig einwirken, die bei der herrschenden  $\text{CO}_2$ -Spannung auch alle beantwortet werden können. Steigt aber die  $\text{CO}_2$ -Spannung zu einem Werte an, bei dem nur ein Reiz beantwortet wird, so tritt Ordnung ein. Wie es hier für den galvanischen Reiz gezeigt wurde, so dürfte es sich auch für die mechanischen, rheotaktischen und chemischen Reize verhalten. So glaube ich, durch die geschilderten Versuche meine Auffassung über das Zustandekommen der scheinbar ungerichteten Bewegung und der Entstehung negativer Ansammlungen mittels dieser genügend gestützt zu haben.

Endlich muß noch ein Einwand widerlegt werden, der mir gesprächsweise entgegeng gehalten wurde. Man könnte auf den Gedanken kommen, die gerichtete Bewegung im  $\text{CO}_2$ -Rohre habe mit der Schwerkraft überhaupt nur indirekt zu tun, indem die schwerere Kohlensäure in tiefere Schichten der Flüssigkeitssäule absänke, der leichtere Sauerstoff aber sich in den oberen Wasserschichten ansammelte. So wäre die Aufwärtsbewegung nichts anderes als ein Aufsuchen sauerstoffreicherer Zonen, m. a. W. ein rein chemotaktischer Vorgang. Über die physikalische Denkmöglichkeit dieser Annahme will ich mich nicht verbreiten; es ist jedoch möglich, sie durch Versuche zu widerlegen. Erstens müßte die Schichtung bereits in dem Augenblicke, wo man das Rohr eben senkrecht aufgestellt hat, vollendet sein; ebenso müßte sie sich im Augenblicke des Umdrehens des Rohres sofort und mit einem Schlage umstellen, d. h. der nach unten gekehrte Sauerstoff müßte mit einem Schlage hinauffahren, und die nach oben gehobene Kohlensäure ebenso plötzlich hinunter. Denn in gelungenen Versuchen beginnen alle Tiere unmittelbar nach dem Senkrechtstellen des Rohres ihre gerichtete Bewegung. Da alle Diffusionsvorgänge aber Zeit brauchen, so ist die genannte Annahme völlig unmöglich. Ferner fand ich die Aufwärtsbewegung von *Paramecien* in einer  $\text{CO}_2$ -reichen Röhre in keiner Weise dadurch gestört, daß von dem die Röhre oben verschließenden Pfropfen, der aus bröckeligem, schlecht angemachtem

Ton bestand, unablässig Teilchen herunterfielen, die die Paramaecien oft recht lebhaft durcheinander wirbelten, und die also auch eine etwa bestehende Schichtung im Wasser gründlich zerstört haben müßten. Endlich aber ist es im folgenden Versuche gänzlich unmöglich, eine Schichtung der Gase im angegebenen Sinne anzunehmen, und doch schwimmen die Tiere gerichtet aufwärts (vgl. Textfig. 1). Ein halb mit ausgekochter Knopflösung und Paramaecien gefülltes, kurzes



Textfig. 1.  
Erklärung im Texte.

Reagenzglas wird mit doppelt durchbohrtem Gummistopfen verschlossen, durch den 2 verschließbare Glasröhren in der Anordnung wie bei den chemischen Waschflaschen hineinragen. Beide Hähne werden geöffnet, und man leitet bei *a* solange  $\text{CO}_2$  durch, bis die Paramaecien gut aufsteigen. Dann schließt man zuerst bei *b*, hernach bei *a* die beiden Röhren ab. Jetzt befindet sich über der Flüssigkeit, die mit  $\text{CO}_2$  gesättigt ist, nur  $\text{CO}_2$ , es kann sich also unmöglich ein Sauerstoff-Kohlensäuregefälle bilden, da Sauerstoff überhaupt nicht vorhanden ist, denn die Luft durch den Stöpsel abgeschlossen; und doch bewegen sich die Tiere gerichtet aufwärts und bilden oben an der Grenzfläche der Knopflösung gegen die Kohlensäureatmosphäre die negative Ansammlung. Freilich leben sie noch weniger lange als bei den oben beschriebenen  $\text{CO}_2$ -Versuchsanordnungen. Demnach ist die Auffassung der Aufwärtsbewegung der Paramaecien in einer  $\text{CO}_2$ -reichen Flüssigkeit als reine Chemotaxis gänzlich undurchführbar.

Die biologische Bedeutung der Tatsache, daß erhöhte  $\text{CO}_2$ -Spannung ein Aufwärtsschwimmen der Paramaecien zur Folge hat, ist leicht einzusehen. In der freien Natur werden  $\text{CO}_2$ -Spannungen von der Höhe, wie sie die geschilderte Wirkung haben, nur in tiefen Wasserschichten, etwa am Grunde eines Gewässers in der Nähe verwesender organischer Substanzen, sich längere Zeit halten können. Wird ein Paramaecium hier hingelockt, so ist ihm bei längerem Aufenthalte der Tod sicher. Vorher aber tritt die genannte Verknüpfung in Kraft, und das Tier schwimmt der Schwere entgegen, gelangt in die oberflächlicheren Wasserschichten, wo es sich dank dem aus der Luft hineindiffundierenden Sauerstoff bei erheblich niedrigerer  $\text{CO}_2$ -Spannung von der lähmenden Vergiftung erholen kann.

Nachwort: Nach Abschluß aller Versuche, und als die Niederschrift dieses Kapitels schon beendet war, lernte ich die Arbeiten

von Fox (1921) über die Ursachen der Bildung spontaner Ansammlungen bei *Bodo sulcatus* kennen. Nach JENNINGS' und MOORE'S Vorgänge sah man bisher allgemein — und auch ich bin dieser Ansicht hier gefolgt — als Ursache der spontanen Ansammlungen von Protozoen die erhöhte  $\text{CO}_2$ -Konzentration an, die infolge der Ansammlung der Tiere an einem bestimmten Orte herrscht. Fox gelang nun für sein Objekt der Nachweis, daß diese Erklärung nicht zutrifft, vielmehr wirkt als Reiz die gleichzeitig auftretende Erniedrigung der Sauerstoffspannung infolge der Einatmung der Tiere. Wenn Fox z. B. neben die Kulturflüssigkeit  $\text{CO}_2$ -gesättigtes Wasser schichtete, so entstand nahe bei der Berührungszone keine Ansammlung. Brachte er aber ein sauerstoffziehendes Reagens neben die Kulturflüssigkeit, so entstand sofort eine Ansammlung von Flagellaten an der Stelle des Diffusionsgefälles, wo die Sauerstoffspannung optimal vermindert war. Obwohl Fox bisher seine Schlüsse noch nicht auf die Ciliaten übertragen hat, erschien es doch ratsam zuzusehen, ob vielleicht auch in meinen Versuchen nicht der  $\text{CO}_2$ -Reichtum, sondern die relative Sauerstoffarmut der die Geotaxis verstärkende Faktor sei. Von vornherein war das freilich nicht wahrscheinlich, denn meine *Paramecien* bildeten, im Gegensatz zu BODO, nahe der Grenzfläche gegen eine  $\text{CO}_2$ -gesättigte Lösung schöne Ansammlungen (vgl. S. 56/7). Immerhin weist das auf S. 28 besprochene Ergebnis LYON'S, der durch Evakuieren des Raumes über der Versuchsflüssigkeit die geotaktische Neigung erhöhen konnte, auf die Möglichkeit hin, daß wirklich die Sauerstoffentziehung der wirksame Faktor sein könne. So habe ich nach Fox' Angaben auch den Gegenversuch nachträglich angestellt, und zwar sowohl im Deckglaspräparat, als auch in horizontalen Röhren. Ich setzte der die Tiere enthaltenden Knopflösung eine Spur Hämatoxylin zu, stellte die gut sichtbare Färbung auf den Neutralpunkt ein und beschickte damit das Deckglaspräparat oder die Hälfte der wagerechten Röhre. Dann führte ich seitlich ins Präparat  $\frac{1}{10}$  n KOH-Lösung ein bzw. unterschichtete die Hämatoxylinlösung im Rohre mit dem Alkali und legte das Rohr wieder wagerecht. Die an der Grenzfläche eintretende Blau- bis Violett färbung zeigte deutlich an, daß der Kulturflüssigkeit  $\text{O}_2$  entzogen worden war. Trotzdem bildete sich keine Ansammlung von *Paramecien* nahe der Grenzfläche: die Alkalilösung wurde streng gemieden, doch blieben die Tiere in der gefärbten Kulturflüssigkeit gleichmäßig verteilt. Die Verhältnisse liegen also bei *Paramecium* umgekehrt wie bei *Bodo*. Von *Paramecien* in hämatoxylingefärbter

neutraler Knoplösung wurde die eine Hälfte mit  $\text{CO}_2$  durchströmt, so daß die Lösung gelb wurde, und ein Steigrohr damit gefüllt. Alle Tiere stiegen streng parallel senkrecht aufwärts und zeigten überhaupt in allen Stücken das oben beschriebene völlig negativ geotaktische Verhalten. Die andere Hälfte wurde mit 0,05—0,1 ccm einer  $\frac{1}{100}$  n KOH-Lösung auf den Kubikzentimeter der gefärbten Knoplösung alkalisiert und ein zweites Steigrohr damit beschickt. Höhere Alkalikonzentrationen töteten die Paramecien zu rasch; setzte ich 0,4 ccm der  $\frac{1}{100}$  n KOH-Lösung auf 1 ccm Flüssigkeit zu, so starben sie auf der Stelle. Mehrmals gab ich das Alkali auch erst direkt in das mit der neutralen Farblösung und den Tieren gefüllte Steigrohr und schloß unmittelbar darauf die Luft ab. In beiden Fällen zeigte die schöne Blau- bis Violettfärbung des ganzen Rohres an, daß dem Kulturwasser tatsächlich  $\text{O}_2$  entzogen worden war. Trotzdem blieb die Geschwindigkeit der Tiere merklich unverändert, und ihre Bewegungen waren ebenso völlig ungerichtet wie in der Kontrolle bei normalem  $\text{O}_2$ -Gehalt. So fand ich einmal im  $\text{CO}_2$ -Rohre nach 10 Minuten alles oben, im alkalischen  $\text{O}_2$ -armen Rohre nach 10 Minuten alles diffus verteilt. Während der folgenden 40 Minuten konnte ich durch dreimaliges Umdrehen des  $\text{CO}_2$ -Rohres alle Tiere dreimal hintereinander die ganze Rohrlänge parallel und aufwärts gerichtet durchmessen und dreimal die negative Ansammlung in schönster Weise bilden lassen. Eine neutrale Hämatoxylinkontrollröhre zeigte nach 40 Minuten gerade beginnende Bildung einer negativen Ansammlung; im alkalischen  $\text{O}_2$ -armen Rohre war nach 40 Minuten sogar nicht einmal der Beginn der Aufwärtskonzentration zu bemerken. In der Kontrollröhre und der alkalischen Röhre waren die Bewegungen gleich ungerichtet. Ebensowenig vermochte ich die Erscheinung der gerichteten Geotaxis hervorzurufen, wenn ich dem Wasser den Sauerstoff durch alkalische Pyrogallussäure oder nach dem von Fox beschriebenen Verfahren mit Glukose, Pottasche und Indigkarmin entzog, auch wenn alle Konzentrationen so hoch gewählt wurden, daß die Tiere höchstens 1 Stunde lebten.

Demnach ist nicht die relative Verminderung des Sauerstoffgehaltes, sondern vielmehr die Erhöhung der Kohlensäurespannung der Faktor, der die gerichtete negative Geotaxis hervorruft, insbesondere auch die Erniedrigung der Geschwindigkeit zur Folge hat. Soweit meine Erfahrungen gehen, ist es also nicht möglich, die durch Fox an *Bodo* als richtig erwiesenen Anschauungen auf *Paramecium*

zu übertragen; vielmehr besteht die hier gegebene Darstellung zu Recht.

#### IV. Versuche zur Zentrotaxis von *Paramecium*.

Wenn man *Paramecien* zwecks Wasserwechsels in den gewöhnlichen Schleuderröhren zentrifugiert, die sich beim Anhalten der Zentrifuge senkrecht stellen, so sieht man unmittelbar nach dem Schleudern die Tiere fast stets senkrecht und parallel emporsteigen. Oft ist die Bewegung so gut gerichtet wie nur immer möglich, und stets erfolgt sie mit übernormaler Geschwindigkeit. Nachdem ich hierauf aufmerksam geworden war, habe ich das Schleuderverfahren niemals mehr zum Wasserwechsel bei Tieren angewandt, die ich zu den hier beschriebenen Versuchen benützte. Vielmehr dienten dazu ausschließlich mittels des Senkverfahrens und der eigenen negativen Geotaxis „gereinigte“ *Paramecien*.

Die genannte Erscheinung ist schon JENSEN (1893) bekannt gewesen, der auf S. 464 empfiehlt, die Tiere „kurz vor Gebrauch kräftig zu zentrifugieren, wodurch die Promptheit der negativ geotaktischen Reaktion in auffallender Weise erhöht wird“. Weiterhin kommt er auf diese Tatsache nicht mehr zurück. Auch LYON (1905, S. 431) fand bei dem auf S. 6 dieser Arbeit beschriebenen Schleuderversuche mit auswärts offenen Kapillarpipetten, daß „geotropism is intensified in a centrifuge tube“. Ob die Schleuderröhre nach dem Schleudern wagerecht oder senkrecht stand, gibt er freilich nicht an. Auch er spricht also ohne weiteres von einer Verstärkung der geotaktischen Reaktion. Die Berechtigung dafür erschien mir fraglich; zumindest bedarf es der Untersuchung, ob Geotaxis und Zentrotaxis wirklich dasselbe sind. Unter dem Ausdruck „positive Zentrotaxis“ sei die Neigung verstanden, nach Aufhören des Schleuderns zur Zentrifugenachse hin, d. h. „einwärts“ zu schwimmen, also sich aktiv entgegengesetzt der Richtung zu bewegen, in der die Tiere während des Schleuderns passiv geschleudert worden waren. Beim Schleudern sammeln sich die Tiere passiv am achsenfernsten, am meisten „auswärts“ liegenden Punkte der Röhre an. Würden sie nach Anhalten der Zentrifuge sich aktiv einwärts, also achsenwärts bewegen, so wäre das, der Definition zufolge, „positive Zentrotaxis“.

Zur Entscheidung, ob hier Geotaxis oder Zentrotaxis vorliegt, genügt es natürlich nicht, das soeben geschleuderte Rohr stets nur

senkrecht zu stellen, in welchem Falle die negativ geotaktische und die positiv zentrotaktische Bewegung gleicherweise nach oben führen, sondern man muß die soeben geschleuderten Röhren auch einmal „verkehrt senkrecht“ stellen, d. h. den Boden der Röhre mit der passiven Ansammlung der Tiere nach oben und das offene Ende nach unten, wobei denn die geotaktische Richtung (aufwärts) der zentrotaktischen (abwärts) entgegengerichtet ist; ferner ist zu erwarten, daß in wagerechten Röhren, wo den Tieren kein Platz verbleibt, um die etwa vorhandene geotaktische Neigung zu betätigen, die gesuchte zentrotaktische Reaktion unvermischt und klar zutage treten könne. Sollte JENSEN recht haben, d. h. eine Verstärkung des negativ geotaktischen Verhaltens durch das vorhergehende Schleudern bewirkt werden, so muß die passive Ansammlung im verkehrt senkrechten Rohre sofort oben bestehen bleiben: im wagerechten Rohre darf überhaupt keine Reaktion auftreten. Positive Zentrotaxis wäre andererseits nachgewiesen, wenn die Tiere im verkehrt senkrechten Rohre senkrecht abwärts, im wagerechten Rohre zum offenen, achsennahen Ende des Rohres hinschwämmen. Wie meine Versuche lehren, ist tatsächlich die zweite Möglichkeit verwirklicht. Durch das Schleudern wird also nicht die negativ geotaktische Reaktion verstärkt, sondern vielmehr die positiv zentrotaktische Reaktion hervorgerufen.

Ich verwandte einseitig reagensglasartig zugeschmolzene Glasröhren von 6—15 cm Länge und 3 mm lichter Weite, die, mit gereinigten Paramaecien in möglichst dichter Aufschwemmung beschickt, auf die wagerechten Arme des Hämatokriten der ULICH'schen Handzentrifuge aufgebunden wurden, und zwar das zugeschmolzene Ende nach außen. Das andere zur Zentrifugenachse hin gewandte Rohrende ließ ich entweder offen oder verschloß es luftdicht durch deckelartig übergreifende Metallplättchen, die außen mit Plastilin überklebt wurden, um ihr Herabfallen beim Verkehrtsenkrechtstellen der Röhre zu verhindern. Ich schleuderte 1—10 Minuten mit 240—3000 Umdrehungen in der Minute. Unmittelbar nach dem möglichst rasch erfolgenden Anhalten der Zentrifuge (Bremsen durch Aufsetzen des Fingers auf die halbkugelförmige Erhebung des Hämatokritenarmes unmittelbar über der Achse ist äußerst wirksam) hob ich rasch den Arm des Hämatokriten mit den Röhren ab und stellte ihn sofort senkrecht, so daß jetzt die passive Ansammlung der auswärts geschleuderten Tiere im unteren Rohre sich unten, im oberen Rohre oben befand, bzw. das offene Rohrende im unteren Rohre oben, im oberen unten war. Das untere Rohr stand also senkrecht, das obere verkehrt senkrecht. Im Augenblick, wo nach Bremsen der Zentrifuge der Hämatokritenarm endgültig zur Ruhe kam, ließ ich die Stoppuhr laufen und hielt sie in dem Augenblick an, wo das erste Tier in einer der beiden Röhren am achsennahen Ende ankam. Gleichzeitig schlug ein Metronom Sekunden, und diese zählte ich vom Augenblick des Anhaltens der Stoppuhr, d. h. vom Eintreffen des ersten Tieres am inneren Ende des einen Rohres, bis auch im anderen Rohr das

erste Tier am inneren Ende anlangte. Dann wurden die Längen der beiden Wassersäulen gemessen und die Geschwindigkeiten berechnet, mit denen beide Rohrlängen vom schnellsten Tiere durchmessen worden waren. Um in jedem Falle die zentripetale Beschleunigung berechnen zu können, wählte ich den Abstand des inneren Rohrendes von der Zentrifugenachse stets gleich, nämlich gleich 4 cm.

In allen Versuchen, wo die Umdrehungszahl hoch genug war, um sämtliche Tiere passiv zum äußeren Rohrende zu schleudern, bewegten sich die Tiere samt und sonders gerichtet und streng parallel, ohne irgendwelche Abweichungen und ohne Wendungen auszuführen, geradeswegs vom äußeren zum inneren Rohrende, d. h. bei senkrecht gestellten Röhren im unteren (senkrechten) Rohre aufwärts, im oberen (verkehrt senkrechten) Rohre aber abwärts. — Standen aber die Röhren unmittelbar nach dem Zentrifugieren wagerecht (ich beließ einfach den wagerechten Hämatokritenarm mit den aufgebundenen Röhren am Orte), so schwammen alle Tiere genau ebensogut gerichtet, parallel und ohne Abweichungen und Wendungen wagerecht einwärts zur Zentrifugenachse hin, d. h. in dem rechts von der Zentrifugenachse liegenden Röhre nach links, in dem links von der Achse liegenden Rohre nach rechts, in beiden zum offenen Rohrende. — Hielt ich endlich die Röhren nach dem Schleudern irgendwie schräg, so war das Ergebnis wiederum das gleiche. Immer war die Bewegung gleich gut gerichtet, und zwar gegen die Zentrifugenachse, unabhängig von der Richtung, die das System im Raume einnahm.

Somit ist es klar, daß JENSEN's Auffassung der Erscheinung irrig ist. Sie kann unmittelbar mit der Geotaxis nichts zu tun haben, vielmehr besteht lediglich das Bestreben, sich der Zentrifugenachse, von der die Tiere soweit wie möglich passiv entfernt worden waren, auf dem kürzesten Wege soweit wie möglich wieder zu nähern. Es handelt sich somit, soweit wir die Erscheinung bisher kennenlernten, um reine positive Zentrotaxis.

Die festgestellten maximalen Geschwindigkeiten, mit denen jeweils das erste Tier der ganzen Ansammlung die Rohrlänge durchmaß, sind für einen Teil der Versuche (Nachprüfungen im Mai, Juli, September und Oktober hatten das gleiche Ergebnis) in der folgenden Tabelle (S. 46) zusammengestellt.

Wie man sieht, sind die Geschwindigkeiten in beiden Röhren ganz ungewöhnlich hoch gegenüber denen nichtzentrifugierter Tiere unter sonst gleichen Verhältnissen. Zur Kontrolle in senkrechten Röhren aufgestellte Einzeltiere gleicher Herkunft wie in den Schleuderversuchen ergaben bei ruhigem Auf- und Abschwimmen als niedrigste



Tabelle A. Röhren nach Schleudern senkrecht gestellt.

Datum	Umdrehungen/Min.	Dauer des Schleuderns Min.	Länge des		Maximalgeschwindigkeit im		Dauernde Ansammlung oben bleibt bestehen nach x Min. im	
			oberen	unteren	oberen	unteren	oberen	unteren
			Rohres		Rohr		Rohr	
3./IV.	1870	2	6 cm	6 cm	0,12 cm/Sek.	0,137 cm/Sek.	8'	3'
	2486	1,5	6 "	6 "	0,175 "	0,186 "	5'	sofort
4./IV.	1650	1	7 "	6,5 "	0,176 "	0,184 "	5'	sofort
	1980	1	7,7 "	7,8 "	0,186 "	0,177 "	20'	12'
	2310	1	7,7 "	7,5 "	0,178 "	0,184 "	nach 15' beg.	5'
	2640	1	7,2 "	7,5 "	0,167 "	0,170 "	" 10' "	5'
	594	1	7,5 "	7,5 "	0,169 "	0,163 "	" "	5'
	880	1	7,5 "	7,5 "	0,174 "	0,189 "	" "	5'
5./IV.	880	1	7,5 "	7,2 "	0,148 "	0,126 "	" "	2'
	2200	1	7,2 "	7,2 "	0,139 "	0,143 "	nach 15' beg.	5'
	880	1	6,7 "	7,2 "	0,209 "	0,181 "	" "	15'
	990	1	7,0 "	6,5 "	0,220 "	0,217 "	nach 10' beg.	1'
	946	1	6,6 "	7,1 "	0,220 "	0,211 "	" "	1'
	814	1	6,9 "	6,5 "	0,211 "	0,199 "	" "	1'
	506	1	6,6 "	7,2 "	0,187 "	0,195 "	nach 15' beg.	1'
	1210	1	7,0 "	6,5 "	0,200 "	0,199 "	" 10' "	1'
	704	1	7,0 "	6,5 "	0,176 "	0,184 "	" "	1'
	880	1	6,5 "	7,1 "	0,167 "	0,171 "	" "	1'
	2310	1	7,0 "	6,4 "	0,185 "	0,196 "	" "	5'
6./IV.	1650	1	6,5 "	7,5 "	0,160 "	0,157 "	" "	1'

$$M = 0,175 \quad 0,177$$

Mittlere Geschwindigkeit aller Bewegungen = 0,176 cm/Sek.

Geschwindigkeit 0,41, als größte 0,11 cm/Sek.; im Mittel betrug die Geschwindigkeit der ungerichteten Bewegungen der normalen nichtgeschleuderten Tiere 0,084 cm/Sek. Wie die Tabelle lehrt, betrug demgegenüber unmittelbar nach dem Schleudern die niedrigste Geschwindigkeiten der gerichteten Bewegung 0,12, die höchste 0,22 cm/Sek. und das Mittel aller Geschwindigkeiten 0,176 cm/Sek. Demnach hat die gerichtete zentripetale Bewegung, wie sie im ruhenden Rohre durch das Aufhören des Schleuderns ausgelöst wird, etwas mehr als die doppelte Geschwindigkeit der Bewegungen nichtgeschleudelter Tiere unter sonst gleichen Bedingungen.

Man könnte nun erwarten, in den Geschwindigkeitsverhältnissen einen Hinweis darauf zu finden, ob die geschilderten als zentrotaktisch erkannten Bewegungen, die dem Schleudern unmittelbar folgen, ausschließlich zentrotaktisch sind, oder ob die Schwerkraft gleichzeitig eine wenn auch nur untergeordnete Rolle spielt. Sollte das der Fall sein, so müßte die Geschwindigkeit im unteren Rohre, wo geotaktische und zentrotaktische Bewegung gleichgerichtet sind und

sich verstärken, sicherlich höher sein als in dem oberen Rohre, wo die Zentrotaxis die Tiere abwärts führt, also dem geotaktischen Sinne entgegenwirkt. Die gerichtete Aufwärtsbewegung müßte also schneller erfolgen, als die gerichtete Abwärtsbewegung. In Wahrheit besteht, wie die Versuche lehren, ein solcher Unterschied nicht. Ich hatte durch mehrmaliges Wiederholen des Schleuderversuches an gleichen Tieren und bei genau gleichen Versuchsbedingungen die Fehlergrenzen der Geschwindigkeitsbestimmung experimentell auf  $\pm 0,0075$  cm/Sek. bestimmt. Wenn also in der Tabelle Unterschiede von Geschwindigkeiten mehr als  $0,015$  cm/Sek. betragen, so weisen sie auf wirklich bestehende Unterschiede hin. Solche finden sich nun für das untere und das obere Rohr im gleichen Versuche viermal, und zwar ist zweimal (Zeile 1 und 8) die Geschwindigkeit im unteren Rohre, zweimal (Zeile 9 und 11) die im oberen Rohre größer. In den übrigen 16 Versuchen liegen die Unterschiede innerhalb der Fehlergrenzen, und daß sie nach beiden Seiten gleichweit ausschlagen, lehrt die Übereinstimmung der beiden Mittelwerte: oberes Rohr  $0,175$  cm/Sek., unteres Rohr  $0,177$  cm/Sek. Die Geschwindigkeit der nach dem Schleudern zentripetal schwimmenden Tiere ist also gegen die nichtgeschleuderten Kontrolltiere um mehr als das Doppelte erhöht, wenn die zentripetale Bewegung die Tiere aufwärts führt, und um genau den gleichen Betrag erhöht, wenn sie gerichtet abwärts schwimmen. Also auch auf diesem indirekten Wege läßt sich kein Hinweis darauf finden, daß die genannte gerichtete Bewegung irgend etwas mit Geotaxis zu tun habe, vielmehr scheint sie rein zentrotaktisch zu sein.

In einer gleich angeordneten Tabelle folgen nun die Geschwindigkeiten für die Versuche, in denen die Röhren nach dem Schleudern in wagerechter Richtung stehen blieben.

Auch hier fällt die außerordentliche Erhöhung der gerichteten Bewegungen gegenüber den Kontrollwerten auf, den gleichen wie zur vorigen Tabelle (S. 46 oben). Im Mittel ergibt sich die Geschwindigkeit  $0,172$  cm/Sek., die mit dem bei den Versuchen mit senkrechten Röhren gefundenen Mittelwerte von  $0,176$  cm/Sek. vorzüglich übereinstimmt. Es ist also ganz gleichgültig, ob nach dem Schleudern die Röhren senkrecht, wagerecht oder — wie ohne weitere Zahlenangaben hinzugefügt sei — schräg geneigt stehen: immer ist die Geschwindigkeitserhöhung gegenüber nichtgeschleuderten Tieren die gleiche. Wie die Tabellen ferner lehren, ist die Geschwindigkeitserhöhung innerhalb ziemlich weiter Grenzen

Tabelle B. Röhren nach dem Schleudern  
wagerecht belassen.

Datum	Um- drehungen/ Min.	Dauer des Schleuderns Min.	Länge des		Maximalgeschwindigkeit in	
			linken Rohres	rechten	linken Rohr	rechten Rohr
6./IV.	1650	1	6,5 cm	7,5 cm	0,144 cm/Sek.	0,150 cm/Sek.
	1650	1	7,3 "	6,5 "	0,180 "	0,180 "
	1650	1	6,5 "	7,3 "	0,199 "	0,192 "
	1650	1	6,5 "	7,3 "	0,204 "	0,180 "
	1650	1	6,0 "	7,5 "	0,199 "	0,159 "
	1650	1	6,5 "	7,5 "	0,160 "	0,166 "
	1650	1	6,5 "	7,7 "	0,160 "	0,172 "
	770	1	7,3 "	6,5 "	0,207 "	0,209 "
	660	1	6,5 "	7,3 "	0,170 "	0,170 "
7./IV.	2530	1	6,5 "	—	0,194 "	—
	erst 770 dann 2520	} 2	6,5 "	—	0,199 "	—
	erst 350 dann 2016		} 2	6,5 "	—	0,175 "
	erst 350 dann 2160	} 2		6,5 "	—	0,145 "
	880		2	11,2 "	12,0 "	0,158 "
	1540	1	11,2 "	12,0 "	0,172 "	0,171 "
	1910	1	12 "	—	0,179 "	—
	660	1	12 "	11,2 "	0,152 "	0,151 "
	1650	1	10,5 "	11,2 "	0,138 "	0,158 "

M = 0,173 cm/Sek. 0,171 cm/Sek.

Mittlere Geschwindigkeit aller Bewegungen = 0,172 cm/Sek.

unabhängig von der Höhe der Umdrehungszahl. Diese darf nur, bei 4 cm Abstand des inneren Rohrendes von der Zentrifugenachse, nicht geringer sein, als etwa 400 Min. Bei geringeren Umdrehungszahlen kommt nämlich eine nur unvollkommene passive Ansammlung der Tiere am äußeren Rohrende zustande, da die zentrifugale Beschleunigung am inneren Rohrende zu gering ist, um Tiere, die sich gerade dort aufhalten, nach außen zu schleudern. Vielmehr findet man unmittelbar nach dem Schleudern einige Tiere ruhig am inneren Ende des Rohres hin- und herschwimmen. Die passiv zum äußeren Ende geschleuderten Tiere schwimmen zwar ziemlich rasch und gerichtet zum Zentrum wie bei höheren Umdrehungszahlen auch, aber man kann ihr Ankommen am inneren Rohrende nur schwer zeitlich festlegen, da die dort bereits umherschwimmenden Tiere das Bild stören. Von Umdrehungszahlen über 500 aber bis zu der oberen Grenze, die durch die Widerstandskraft der Tiere und die Leistungsfähigkeit der Zentrifuge gegeben ist, d. h. bei der gewählten Belastung etwa 3000 Umdrehungen/Min., ist die Geschwindigkeit offenbar unabhängig von der Umdrehungs-

zahl und wohl auch von der Zeit des Schleuderns, die ich von 1 bis zu 8 Minuten schwanken ließ. Ordnet man z. B. die beiden Tabellen nach steigenden Umdrehungszahlen um, so ergeben die Geschwindigkeiten keineswegs eine aufsteigende Reihe, sondern gehen vielmehr regellos durcheinander. Und wenn man aus beiden Tabellen die Geschwindigkeiten zu Mittelwerten zusammenfaßt, die den je 5 niedersten, bzw. den 5 höchsten, und endlich den 10 mittelgroßen Umdrehungszahlen zugehören, so ergibt sich als Mittelwert für die niedrigen Umdrehungszahlen (von 506—880) eine Geschwindigkeit von 0,173 cm/Sek., für die mittelgroßen (880—1980) eine solche von 0,177 cm/Sek., und für die höchsten (1980—2640) endlich 0,174 cm/Sek.; diese drei Werte aber stimmen völlig überein. Ist also die Umdrehungszahl groß genug, um alle Tiere passiv nach außen zu treiben, und nicht so groß, daß die Tiere beim Schleudern Schaden leiden, so ist innerhalb dieser Grenzen die Größe der Zentrifugalkraft für die Güte der Reaktion gleichgültig, sowohl was die Richtung als auch die Geschwindigkeit angeht.

Man könnte nun auf den Gedanken kommen, die zentripetale Bewegung der Tiere sei passiv und durch Wasserströmungen veranlaßt, wie sie tatsächlich in den Schleuderröhren der gebräuchlichen, unten trichterförmig verengten Form manchmal in beschränktem Maße vorkommen. In den Glasröhren fehlen aber solche Strömungen, wie sich leicht zeigen läßt, indem man abgetötete *Paramecien* oder irgendwelchen feinverteilten Detritus unter gleichen Bedingungen schleudert. Im verkehrt senkrecht gehaltenen Rohre sinkt dergleichen zwar abwärts, jedoch sinken die toten *Paramecien* viel langsamer als die lebenden und zudem nicht alle mit den Vorderenden voran, wie diese, sondern in allen möglichen Stellungen, wie es schon JENSEN beobachtete; und im wagerechten und im senkrechten Rohre bleiben sie alle am äußeren Ende des Rohres liegen.

Bevor wir an die Frage nach den Ursachen der zentripetalen Bewegung herantreten, muß noch das weitere Verhalten der Tiere beschrieben werden. Sind im senkrecht gestellten Rohre die Tiere bei ihrem parallelen Aufwärtssteigen am oberen Rohrende angelangt, so machen sie die Fluchtreaktion und schwimmen nun regellos durcheinander, manchmal aber nicht allzuweit abwärts, so daß sich gleich eine negative Ansammlung herausbildet. In anderen Fällen entsteht freilich nicht sofort eine deutliche untere Grenze, sondern die Tiere schwimmen ebenso gut abwärts wie in allen anderen Richtungen auch, so daß auf die Periode des gerichteten

Aufsteigens eine zweite folgen kann, die sich durch völlig gleichmäßige Verteilung der Tiere über die ganze Rohrlänge kennzeichnet. Dieser Zustand dauert aber nie lange an, vielmehr ziehen sich die Tiere stets zum oberen Rohrende hinauf und bilden nachträglich die negative Ansammlung aus. Die letzte Kolumne der Tabelle A gibt an, wieviel Minuten vom Aufhören des Schleuderns bis zur Bildung der negativen Ansammlung vergangen sind. „Sofort“ bedeutet, daß die einmal oben gerichtet angelangten Tiere gleich oben blieben; dieser Fall trat in den Versuchen, die in die Tabelle aufgenommen wurden, zweimal ein. In den übrigen Versuchen zerstreuten sich die oben angelangten Tiere erst mehr oder weniger, und bis zur endgültigen Ausbildung der negativen Ansammlung vergingen 1 Minute in 8 Versuchen, 2 Minuten in einem, 3 Minuten in einem, 5 Minuten in 6, 12 oder 15 Minuten in 2 von 20 Versuchen. — Im verkehrt senkrecht gestellten Rohre kehren die unten gerichtet angelangten Tiere sofort um, und es kommt hier niemals zu einer (positiven) Ansammlung; vielmehr verteilen sich die Tiere fast stets ziemlich regelmäßig über die ganze Rohrlänge, und erst dann beginnen sie, sich allmählich zum oberen Rohrende hinzuziehen. Wie die vorletzte Kolumne der Tabelle A (S. 46) zeigt, vergingen bis zum Beginn der Bildung einer negativen Ansammlung in den verkehrt senkrechten Röhren längere Zeiten als in den senkrecht gestellten, nämlich mindestens 5 Minuten, und oft wurde erst nach 20 Minuten der Beginn der negativen Ansammlung deutlich. — In den wagerecht belassenen Röhren endlich kehrten die Tiere, einmal am inneren Rohrende angelangt, alle ebenfalls alsbald um und verteilten sich dann stets regelmäßig über die ganze Rohrlänge, ohne irgendeine Region zu bevorzugen. In nichtgeschleuderten senkrechten Kontrollröhren bildete das gleiche Paramaecienmaterial negative Ansammlungen von einiger Deutlichkeit im besten Falle nach 25 Minuten, einige Male aber auch erst nach vielen Stunden.

Wie sich deutlich zeigt, tritt nach Ablauf der zentrotaktischen Reaktion die geotaktische in ihre Rechte. Werden im senkrechten Rohre die Tiere durch die Zentrotaxis zu dem Orte hingebacht, wo sie die geotaktische Ansammlung bilden sollten, so beschleunigt die vorhergegangene zentrotaktische Reaktion das Entstehen der negativen Ansammlung zumeist ganz erheblich. Auch im verkehrt senkrechten Rohre, wo die Tiere umgekehrt durch die zentrotaktisch gerichtete Bewegung an das dem geotaktischen Sinne entgegengesetzte Rohrende geführt werden, entsteht die negative

Ansammlung meist noch etwas gegenüber nichtzentrifugierten Kontrollen beschleunigt. Die wagerechten Röhren endlich gestatten naturgemäß über geotaktisch gerichtete Bewegungen keine Aussagen. Wie sich also nachträglich herausstellt, hat JENSEN mit seiner Aussage doch innerhalb gewisser Grenzen recht. Durch das Schleudern wird manchmal, aber nicht immer, die Neigung, negativ geotaktische Ansammlungen zu bilden bzw. die Geschwindigkeit, mit der sie zustande kommen, erhöht; doch erst, nachdem die zentrotaktische Reaktion völlig abgelaufen ist. Diese ist stärker als die geotaktische Neigung und schließt während der kurzen Zeit, die sie beansprucht, die geotaktische Einstellung vollkommen aus.

Weiterhin ist es von Bedeutung zu fragen, wann die zentrotaktische Reaktion aufhört und die darauffolgende geotaktisch gekennzeichnete Periode beginnt. In den bisher besprochenen Versuchen war offenbar die Berührung des *Parameciums* mit dem Wasserspiegel oder dem Metallplättchen am inneren Rohrende das gesuchte Ereignis, das das Ende des zentrotaktischen und den Beginn des geotaktischen bezeichnet. Als sich einmal in einem verkehrt senkrechten Rohre am unteren Ende eine Luftblase löste und den abwärtseilenden *Paramecien* aufwärts entgegenstieg, traf sie auf die ersten Tiere in der Mitte der Rohrlänge und warf sie etwas aus ihrer Bahn; die einmal abgelenkten *Paramecien* aber gaben sofort die gerichtete Bewegung auf und schwärmten in beliebigen Richtungen, und auch bei normaler Geschwindigkeit, auseinander. Weiterhin habe ich diesen Zufallsversuch vorsätzlich mehrmals wiederholt, indem ich in das soeben verkehrt senkrecht gestellte Rohr von unten her mit der Pipette eine Luftblase hineinblies, die je nach ihrer Größe und dem Zeitpunkt ihrer Ablösung die Tiere auf verschiedener Höhe des Rohres und in verschieden starkem Maße ablenkte. Jedesmal war im Augenblicke der Ablenkung der Tiere aus ihrer gerichteten Bahn die zentrotaktische Reaktion mit einem Schlage erloschen. Wäre ihnen keine Luftblase begegnet, so hätten sie offenbar ihren gerichteten Weg bis zum Rohrende mit erhöhter Geschwindigkeit fortgesetzt. So ist es wohl also auch in den gewöhnlichen Versuchen die Annäherung an den Wasserspiegel bzw. den festen Körper (Metallplättchen) oder die direkte Berührung mit ihnen, die das zentrotaktische Verhalten abschneidet. So war weiter zu fragen, wie lange die zentrotaktische Reaktion währen würde, wenn sich den Tieren kein mechanisches Hindernis in den Weg stellte. So wählte ich größere Rohrlängen als gewöhnlich,

und kam schon bei 15 cm langen Röhren zu dem gewünschten Ergebnis, daß die Tiere oftmals, wenn auch nicht immer, schon nach etwa 9—12 cm beschleunigten, zentrotaktisch gerichteten Schwimmens mit normaler Geschwindigkeit ungerichtet auseinanderschwärmten. Demnach führt der zentrotaktische Impuls die Tiere über eine Wegstrecke von nur beschränkter Länge (bei den von mir im April<sup>1)</sup> untersuchten Tieren beispielsweise 9 bis höchstens 12 cm) gerichtet und beschleunigt zentripetal geradeaus. Stellen sich ihnen schon vorher mechanische Hindernisse in den Weg, so hebt deren Dazwischentreten augenblicklich das zentrotaktische Verhalten auf. Der Impuls zur zentrotaktischen Reaktion kann also nicht stark sein. Er reicht hin, um die Tiere für eine nur beschränkte Wegstrecke zu richten, und auch hierzu nur dann, wenn auf dem Wege die Dazwischenkunft anderer Reize vermieden wird, die seine Wirksamkeit unter allen Umständen sofort aufheben würde.

Aus ähnlichen Erwägungen heraus wie bei den Kohlensäureversuchen stellte ich auch Schleuderversuche mit Einzeltieren an, deren Ergebnis sogleich mitgeteilt sei.

Das Einzeltier entnahm ich direkt dem Schleuderrohre, in dem kurz zuvor alle Tiere die zentrotaktische Reaktion gut und deutlich gezeigt haben mußten, überführte es in ein meist engeres Rohr, um es leichter auffinden zu können, manchmal aber auch in ein 3 mm weites, und schleuderte mit derselben Umdrehungszahl, wie im Vorversuche das Massenrohr. Unmittelbar nach Anhalten der Zentrifuge stellte ich das Rohr senkrecht, verkehrt senkrecht oder beließ es wagrecht auf der Zentrifuge und beobachtete wie immer mit der Handlupe, seltener auch mit der binokularen Lupe von ZEISS, die den Nachteil des kleineren Gesichtsfeldes hat. Längstens 10 Sek. nach dem Anhalten der Zentrifuge mußte das *Paramecium* in dem stehenden bzw. liegenden Rohre gefunden sein, falls der Versuch zählen sollte. In 30 solcher Versuche fand ich 5—10 Sek. nach Aufhören des Schleuderns das Einzeltier 0,5—1,8 cm vom Außenende, und zwar in 17 Fällen nach auswärts, in 13 Fällen nach einwärts schwimmend. In keinem der letztgenannten 13 Fälle entfernte das Tier sich weiter als 2,2 cm vom Außenende der 6—9 cm langen Röhre. Stets waren Umkehrbewegungen genau so häufig wie in Kontrollbeobachtungen am gleichen nichtgeschleuderten Röhrrchen. Die Einzeltiere zeigen also keine Spur von gerichtet zentrotaktischer Bewegung. Nach mehrfacher Wiederholung setzte ich das Tier manchmal in das Massenröhrrchen zurück und beobachtete nach dessen Schleudern wiederum die zentrotaktische Reaktion aller Tiere ohne Ausnahme auch nur eines einzigen. Ferner ließ sich auch zeigen, daß derselbe Tierbestand um so schlechter zentrotaktisch reagierte, je weniger Tiere im Röhrrchen beisammen waren.

<sup>1)</sup> Bei Wiederholungen des Versuches im Mai fand ich dieselben Werte, im September dagegen betrug die gerichtet zentripetal durchlaufene Strecke nur mehr 8 cm und weniger. Sollten die Tiere stets bis zum Rohrende gerichtet schwimmen, so durften die Schleuderröhren jetzt nicht länger als 5 cm sein.

Das völlige Fehlen der Reaktion beim Einzeltiere stellt also einen Grenzfall dar, und in dieser Hinsicht lassen sich die Verhältnisse gut denen beim geotaktischen Grundversuche vergleichen: Je dichter das Rohr besetzt ist, um so deutlicher fällt — *ceteris paribus* — sowohl die einfache negativ geotaktische Reaktion im ruhig stehenden Rohre, wie auch die positiv zentrotaktische im vorher geschleuderten Rohre bei beliebiger Stellung desselben im Raume aus, und in beiden Fällen unterbleibt das geschilderte Verhalten beim Einzeltiere. Auch das zentrotaktisch gerichtete Aufsuchen des Innenendes der Schleuderröhren ist eine reine Massenerscheinung, das Einzeltier zeigt sie nicht. So liegt der Analogieschluß nahe, auch für ihr Zustandekommen möchte eine bestimmte Kohlensäurespannung unerlässlich sein. Im Massenrohre wird sie dadurch gegeben, daß während der Zeit des Schleuderns die Tiere am Außenende des Rohres außerordentlich nahe zusammengedrückt sind, so daß dort durch die Ausatmung der *Paramecien* eine verhältnismäßig hohe Kohlensäurespannung entstehen muß. Im Röhrechen mit dem Einzeltiere dagegen kommt es auch am Außenende zu keiner erheblicheren Steigerung des  $\text{CO}_2$ -Gehaltes durch die Ausatmung von nur einem Tiere, und die Reaktion unterbleibt.

Ist dieser Schluß richtig, so muß ein in  $\text{CO}_2$ -reicher Knopplösung geschleudertes Einzeltier im Gegensatz zu solchen in gewöhnlicher Knopplösung doch die zentrotaktische Reaktion zeigen, und das ist tatsächlich der Fall.

Ich entnahm in diesem Versuche das Einzeltier unmittelbar nach Abheben des Plastilinpfropfes jedesmal dem oberen Ende eines mit  $\text{CO}_2$ -reicher Knopplösung gefüllten Steigrohres, in dem zuvor das streng parallel gerichtete Aufsteigen sämtlicher Tiere bei mehrfachem Umdrehen des Rohres immer wieder beobachtet worden war. Und zwar tauchte ich unter der binokularen Lupe ein Kapillarröhrechen in die dünn mit Tieren besiedelte Knopplösung, das sich dabei auf einen Zug und ohne Luftblasen bis fast zum Ende füllen mußte. Dann schmolz ich das nicht ganz gefüllte Ende an einer sehr kleinen Alkoholflamme vorsichtig zu, entfernte das winzige über der Schmelzstelle entstandene Luftbläschen durch Senkrechtstellen des Röhrechens und Ergreifen der Schmelzstelle mit den warmen Fingerspitzen, und beobachtete nun im senkrecht stehenden Röhrechen zuerst das Verhalten des Tieres. Stieg es unablässig aufwärts, so oft auch das Röhrechen umgedreht wurde, so maß ich die Geschwindigkeit des Aufsteigens, schleuderte das Rohr auf dem Hämatokriten und stellte es unmittelbar darauf senkrecht, verkehrt senkrecht oder



wagrecht. In allen Versuchen ging das Tier zur Innenseite des Rohres, und zwar bei beliebiger Stellung des Rohres im Raume (3mal senkrecht, 2mal wagrecht, 3mal verkehrt senkrecht). Ich hätte die Anzahl der Versuche gern noch erhöht, verzichtete aber darauf angesichts der guten Übereinstimmung der Ergebnisse; denn die Durchführung begegnet außerordentlichen Schwierigkeiten. Viel kommt auf genauestes Abpassen der Dauer der CO<sub>2</sub>-Vorbehandlung an, denn nur dann können die eigentlichen Versuche an den Vorversuch angeschlossen werden, wenn alle Tiere im Steigrohre senkrecht aufsteigen. Die zweite Schwierigkeit ist, beim Einfüllen des Einzeltieres in die Kapillare und dem Zuschmelzen den Zutritt von Luft soviel als möglich zu vermeiden, was nur durch schnelles Arbeiten und geschicktes Einschränken der Luftblasenbildung möglich ist. Hat man aber erst die Kapillare mit dem Einzeltier, das wirklich immer nur senkrecht emporsteigt, solange es Raum dazu vor sich hat, dann ist der Erfolg gewiß. Die Durchführung eines vollständigen Versuches mit einem Tiere, dessen Röhrchen jeweils nach dem Schleudern zuerst senkrecht, dann verkehrt senkrecht und endlich wagrecht (oder in anderer Reihenfolge) gestellt worden war, gelang nur 7mal einwandfrei. Stets schwammen die Einzeltiere zum Zentrifugenzentrum auch im verkehrt senkrecht gehaltenen Röhrchen, hier also abwärts. Unten angelangt kehrte es jedesmal sofort um und schwamm senkrecht aufwärts, um sich dann weiterhin dauernd oben aufzuhalten. Besonders lehrreich sind auch hier die Geschwindigkeiten. Folgende kleine Zusammenstellung gibt sie für 3 (in den ersten 4 Versuchen hatte ich unterlassen sie zu messen) der Versuche.

Tabelle C.

Geschwindigkeiten von Einzeltieren in kohlensäure-  
reichem Wasser.

	Versuch I	Versuch II	Versuch III
vor Schleudern im senkrechten Rohr	0,015 cm/Sek.	0,011 cm/Sek.	0,011 cm/Sek.
nach dem Schleudern, das Rohr gestellt:			
{ senkrecht	0,025 "	0,048 "	0,029 "
{ verkehrt senkrecht	0,036 "	0,052 "	0,021 "
{ wagrecht	0,031 "	0,038 "	0,020 "

Wie man sieht, sind die Geschwindigkeiten alle infolge der hohen CO<sub>2</sub>-Spannung außerordentlich verringert; aber auch hier

erhöht das vorhergegangene Schleudern für eine kurze Zeit die Geschwindigkeit auf das Doppelte bis Vierfache, ganz entsprechend den ohne  $\text{CO}_2$  geschleuderten Massenröhren. Es wäre sehr erwünscht gewesen, zum Vergleiche auch die Geschwindigkeiten bei den ohne  $\text{CO}_2$  geschleuderten Einzeltieren zu kennen, doch ist es mir nicht gelungen, sie genau zahlenmäßig festzulegen. Es ist ja um so leichter, die Geschwindigkeit zu bestimmen, je längere Strecken das Tier gerichtet geradeaus schwimmt, ohne seitwärts abzuweichen oder Wendungen auszuführen. Nun wurden die Einzeltiere in Wasser von normaler  $\text{CO}_2$ -Spannung durch das Schleudern nicht gerichtet, sondern schwammen regellos hin und her. In engen Röhren konnten zwar die seitlichen Abweichungen beschränkt werden, aber die vielen Kehrtwendungen nach sehr kurzen Wegstrecken blieben bestehen, und verboten die genaue zahlenmäßige Feststellung der Geschwindigkeit. Der Augenschein aber spricht mit voller Deutlichkeit dafür, daß auch bei den Einzeltieren, genau wie bei den Massenversuchen, das Schleudern eine Erhöhung der Geschwindigkeit zur Folge hat.

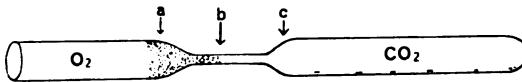
Daß also die Kohlensäure eine entscheidende Rolle beim Zustandekommen der zentrotaktischen Reaktion spielt, ist sicher. Denn im Massenrohre herrscht hohe  $\text{CO}_2$ -Spannung und die Reaktion erfolgt; das einzeln isolierte Tier steht nicht unter erhöhter  $\text{CO}_2$ -Spannung und zeigt die gerichtete Bewegung nicht (wenn auch die erhöhte Geschwindigkeit); wohl aber zeigt es sie, wenn man die  $\text{CO}_2$ -Spannung in seinem Rohre künstlich erhöht. — Wir fragen weiter, ob die erhöhte Kohlensäurespannung der allein wirksame Reiz sei, der die zentripetal gerichtete Bewegung auslöse, oder aber nur den Begleitreiz darstelle, so wie im Falle der normalen geotaktischen Reaktion. Ohne weiteres das letztere mittels eines Analogieschlusses anzunehmen, wäre voreilig; denn in manchen Hinsichten unterscheiden sich die beiden Reaktionsabläufe. So ist es bei der  $\text{CO}_2$ -Geotaxis unmöglich, die aufsteigenden Tiere durch herabregnende Partikelchen von ihrer gerichteten Bewegung abzubringen (vgl. S. 39/40), und sie dauert so lange an, als die Tiere leben, falls sie nur (so bei jedesmaligem Umdrehen des Rohres, nachdem die Tiere eben oben angekommen sind) genügend Steigraum vor sich haben. Bei der Zentrotaxis dagegen läuft sich die gerichtete Bewegung bald von selber tot, auch wenn mechanische Nebenreize fehlen, und der erste mechanische Reiz, der noch vor Abklingen der Hauptreaktion eingreift, schneidet diese augenblicklich ab. Da also die Verhältnisse in manchen Punkten verschieden liegen, erscheint es notwendig, die

Frage durch weitere Versuche zu entscheiden. Wäre die am Außende des Rohres herrschende hohe  $\text{CO}_2$ -Spannung der einzige die Zentrotaxis auslösende Faktor, so müßte es möglich sein, auch ohne vorheriges Schleudern die Reaktion hervorzurufen und in allen Stücken nachzuahmen, indem man im ruhenden Rohre auf irgendeine Weise ein  $\text{CO}_2$ -Spannungsgefälle anbringt, derart, daß die Tiere am  $\text{CO}_2$ -reichsten Rohrende versammelt sind und nach dem anderen Rohrende die  $\text{CO}_2$ -Spannung immer mehr abnimmt. Zu diesem Zwecke stellte ich folgende Versuche an:

Gereinigte Paramecien in Knopflösung wurden so lange mit  $\text{CO}_2$  durchströmt, bis sie alle senkrecht im Reagensglase emporstiegen. Dann füllte ich mit ihnen ein einseitig zugeschmolzenes wagerecht liegendes Glasrohr zur Hälfte voll. Schon vorher hatte ich etwas paramecienfreie Knopflösung aus dem Kohlensäurereagensglase gut mit Luft durchschüttelt, und mit dieser gut durchlüfteten Knopflösung füllte ich, unmittelbar nachdem die Tiere in der  $\text{CO}_2$ -reichen Lösung in die hintere Rohrhälfte verbracht worden waren, das Rohr bis zum Ende auf. Oft stellte ich auch das, meist 12 cm lange und 3 mm weite Rohr zum Einfüllen senkrecht und legte es erst hinterher wagerecht. Ich beobachtete vorzugsweise die Grenzschicht zwischen der  $\text{CO}_2$ -reichen Zone mit den Tieren und der von Tieren freien gut durchlüfteten Zone durch die binokulare Lupe. Sofort nach dem Wagerechtlegen (die  $\text{CO}_2$ -reiche Rohrhälfte lag rechts) begannen die Paramecien meist in dem Rohre, soweit es der geringe Durchmesser (hier 4 mm) zuließ, auf- und abzustiegen, wobei sie ebensooft nach rechts wie nach links abwichen. Wenn Tiere dabei an die Grenzfläche zum luftreichen Wasser gerieten, so schwammen sie reaktionslos in dieses hinein. Schon nach 5 Minuten ließ sich ein deutlicher Strom von Tieren bemerken, die zwar nicht deutlich gerichtet, aber doch ohne allzuvielen Umwege schräg von rechts unten nach links oben die Grenzschicht durchschwammen und so in die Luftzone abwanderten. Dort begann sich ihre Geschwindigkeit alsbald zu erhöhen, und ihre Bewegungen wurden wieder gänzlich ungerichtet. Gerieten die Tiere nun bei ihrem ungerichteten Durcheinanderschwimmen wieder an die Grenzfläche gegen das  $\text{CO}_2$ -reiche Wasser, so machten sie sämtlich ausgesprochene Fluchtreaktionen. Nach 30 Minuten waren fast alle Tiere aus der rechten  $\text{CO}_2$ -Hälfte des Rohres in dessen linke luftreiche Hälfte hinübergewandert. Nach 50 Minuten war alles, abgesehen von einigen Leichen am Boden der  $\text{CO}_2$ -Hälfte, in der Lufthälfte versammelt, wo nun ein lebhaftes und gänzlich ungerichtetes Durcheinander herrschte. — Sooft ich

den Versuch in dieser Form wiederholte, fiel er im wesentlichen so aus, wie hier beschrieben; meist war die Grenzfläche, kenntlich durch die ausgesprochenen Fluchtreaktionen der Tiere in der luftreichen Hälfte, schräg gerichtet, so daß die Spitze des Keiles von  $\text{CO}_2$ -reicher Flüssigkeit unten, die des Keiles von luftreichem Wasser oben lag. — Der Gegenversuch (Parameecien in luftreichem Wasser, überschichtet mit parameecienfreiem,  $\text{CO}_2$ -reichem Wasser, dann Rohr wagerecht gelegt) hatte das zu erwartende Ergebnis: die Tiere schwammen rasch und ungerichtet in ihrem luftreichen Wasser hin und her; an der Grenzfläche machten sie die Schreckreaktion, nur ganz wenige Tiere gerieten in die  $\text{CO}_2$ -Hälfte, fast alle blieben, dauernd ungerichtet, in der Lufthälfte.

Ich erwartete nun, vielleicht noch klarere Verhältnisse zu bekommen, wenn ich die Grenzfläche zwischen der  $\text{CO}_2$ - und der Lufthälfte möglichst verkleinerte. Zu diesem Zwecke verengerte ich das Glasrohr in seiner Mitte in der Weise, wie man es beim Beginn des Ausziehens eines Rohres zu 2 Pipetten tut (vgl. Textfig. 2), füllte mittels einer feinen, langen Pipette, die die enge Zone des Rohres



Textfig. 2. Anordnung der Parameecien 30 Minuten nach Versuchsbeginn.  
Buchstabenerklärung im Texte.

passieren konnte und bis zum geschlossenen Ende des Rohres reichte, die untere Rohrhälfte mit Tieren in  $\text{CO}_2$ -gesättigter Knopplösung, so daß die Grenzschicht gerade mitten im Rohre an dessen engster Stelle (*b*) zu liegen kam, und füllte mit luftreicher Knopplösung ohne Parameecien auf. Dann wurde das Rohr wieder wagerecht gelegt, die  $\text{CO}_2$ -Hälfte nach rechts. Bei der Füllung mußte natürlich genau darauf geachtet werden, daß sowohl Luftblasenbildung, als auch unnötiges Hin- und Hersaugen unterblieb, um die  $\text{CO}_2$ -Spannung auf der erforderlichen Höhe zu erhalten. Während in dem weiten rechten  $\text{CO}_2$ -Teile die Tiere langsam auf- und abstiegen, bildete sich im engen Mittelteile des Rohres sehr bald ein diesmal weit besser gerichteter Strom ( $c \rightarrow a$ ) von rechts nach links zur luftreichen Hälfte aus, als im überall gleich weiten Rohre. Wiederum erhöhte sich nach dem Durchsetzen der Grenzzone (*b*) in der luftreichen weiten Rohrhälfte die Geschwindigkeit der Tiere, ihre Bewegungen waren wieder ganz ungerichtet, und an der Grenzschicht gaben sie die Fluchtreaktion. Nach 4 Minuten begann nun ein allmählich immer deutlicher

werdendes, aber immer ungerichtetes Rückströmen der Lufttiere gegen die kleine Grenzfläche hin, in deren Nähe sich immer mehr Tiere ansammelten (links von *b*). Die Grenze gegen die  $\text{CO}_2$ -Hälfte (bei *b*) blieb stets haarscharf, indem dort alle Tiere ohne Ausnahme die Fluchtreaktion ausführten. Die andere gegen die weite Luft-hälfte gewandte Grenze der Ansammlung wurde dagegen nur allmählich deutlicher (von links her auf *a* zuwandernd); nach 30 Minuten endlich waren sämtliche lebenden Tiere auf engstem Raume in dem spitz pipettenartig zugehenden Teile der linken lufthaltigen Rohrhälfte, also unmittelbar an der Grenzzone gegen die Kohlensäure, versammelt ( $a-b$ ). — Die Würdigung dieser, von einer mittelgroßen  $\text{CO}_2$ -Spannung ausgelösten positiven Chemotaxis ist schon auf S. 41 erfolgt.

Wie die Versuche lehren, gelingt es also tatsächlich, allein durch Herstellung eines Konzentrationsgefälles von Kohlensäure im wagerechten nichtgeschleuderten Rohre, die Tiere in Richtung der abnehmenden Konzentration wandern zu lassen, und es scheint, daß die Wanderung innerhalb gewisser Grenzen um so gerichteter erfolge, je steiler das Gefälle ist, d. h. je rascher, auf je kürzerem Wege die  $\text{CO}_2$ -Konzentration um möglichst große Werte abnimmt. Dennoch bestehen aber gewichtige Unterschiede im Verhalten der Tiere im geschleuderten und im nichtgeschleuderten Rohre. Im nichtgeschleuderten Rohre erfolgt der Übertritt von der hohen zur niedrigen  $\text{CO}_2$ -Spannung eben nicht so deutlich gerichtet, wie nach dem Schleudern. Selbst in dem engen Rohrteile des an zweiter Stelle beschriebenen Versuches, wo die geringe Weite des Rohres allein schon gerichtete Bewegungen begünstigt, indem sie das seitliche Ausweichen der Tiere weitgehend verhindert, ist die Bewegung nicht so gut gerichtet wie in dem überall gleichweiten Schleuderrohre, dessen Durchmesser sehr wohl ungerichtete Bewegungen zulassen würde. In dem nicht verengten, nichtgeschleuderten Rohre vollends ist der ungerichtete Charakter der Bewegungen noch viel augenfälliger. Zudem bleibt der Unterschied bestehen, daß im vorher geschleuderten Rohre die Geschwindigkeit vom Augenblick des Beginnes der Bewegungen an weit mehr erhöht ist, als dem normalen Luftgehalt der Flüssigkeit entspricht, während im nichtgeschleuderten Rohre mit  $\text{CO}_2$ -Gefälle die Geschwindigkeit erst nach dem Übertritt in das lufthaltige Wasser ansteigt, und auch das nur allmählich, nicht mit einem Schlage; und endlich erreicht hier die Geschwindigkeit niemals die übernormalen Werte des vorher geschleuderten Rohres.

Das Ergebnis der Nachahmungsversuche der Zentrotaxis im nichtgeschleuderten Rohre ist also folgendes: Es gelingt nicht, im ungeschleuderten Rohre ein in allen Stücken der Zentrotaxis entsprechendes Verhalten zu erzielen. Nur die allgemeine Richtung der Bewegung, nämlich im Sinne des absteigenden  $\text{CO}_2$ -Gefälles, stimmt beidemale überein. Die Annahme, daß das  $\text{CO}_2$ -Gefälle eine notwendige Vorbedingung der gerichtet zentrotaktischen Bewegung sei, ist also mit dem Versuchsergebnis gut vereinbar, die entscheidende alleinige Ursache für die Einzelheiten des zentrotaktischen Verhaltens aber kann im Verhandensein des  $\text{CO}_2$ -Gefälles nicht erblickt werden; vielmehr muß diese in einer irgendwie beschaffenen Nachwirkung des Schleuderns auf die betroffenen Tiere bestehen. Die am Rohrende, wo die Tiere passiv zusammengeschleudert worden sind, erhöhte  $\text{CO}_2$ -Spannung stellt tatsächlich, genau wie beim normalen geotaktischen Verhalten auch, den unerläßlichen Begleitreiz dar, ohne den die zentrotaktische Reaktion nicht zustandekommen kann; der auslösende Reiz selbst aber ist in irgendeiner Veränderung der Tiere durch das soeben überstandene Schleudern zu suchen. Dem auslösenden Reize sind als unmittelbare Wirkungen erstens das streng parallele Gerichtetsein der zentrotaktischen Bewegung, zweitens deren übernormale Geschwindigkeit zuzuschreiben. Aus dem Vorhandensein der am äußeren Rohrende erhöhten  $\text{CO}_2$ -Spannung dagegen läßt sich nur die Möglichkeit, den auslösenden Reiz selbst zu perzipieren, sowie die allgemeine Richtung der Wanderung im Sinne des abnehmenden Konzentrationsgefälles herleiten. Von der Natur des auslösenden Reizes selbst aber soll erst die Rede sein, wenn die im folgenden Kapitel darzustellenden Tatsachen, die das Verhalten eisenbelasteter Tiere im elektromagnetischen Kraftfelde betreffen, in den Kreis der Betrachtungen miteinbezogen werden können.

#### V. Versuche mit Eisentieren im Kraftfelde des Elektromagneten.

Fassen wir das in den vorigen Kapiteln Erschlossene zusammen: Negative Geotaxis und positive Zentrotaxis sind verwandte, aber nicht identische Reaktionen. Beide haben gemeinsam, daß sie nur bei Darbietung eines Begleitreizes zustandekommen, der im Vorhandensein einer gewissen Kohlenensäurespannung besteht. Der auslösende Reiz selbst war bei der Geotaxis offenbar die Erdanziehung, bei der Zentro-

taxis die zentrifugale Beschleunigung. In beiden Fällen erfolgte die gerichtete Bewegung entgegen der Reizrichtung. Wie aber die beiden Reizkräfte in Erregung umgesetzt werden, und auf welche Weise die Erregung zur Reizbeantwortung führt, darüber lehrten die bisher besprochenen Versuche noch nichts Entscheidendes. Nur eines war sicher: Die mechanische Theorie ist bei *Paramaecium* undurchführbar; es muß sich demnach in Wahrheit um eine Reizperzeption und um deren Beantwortung bei den beiden gerichteten Bewegungen handeln. Ebenso mußten die Drucktheorie und die Widerstandstheorie, die beide hinsichtlich der Perzeptionsweise des Schwerereizes gewisse Annahmen machten, als widerlegt gelten. So bleibt nur die Statocystentheorie noch zu prüfen. Die folgenden Versuche sollen darüber Auskunft geben, ob sie auf *Paramaecium* anwendbar ist, und wenn ja, in welcher Weise sie im einzelnen auszubauen sein wird. Denn in der auf S. 7/8 dargestellten allgemeinen und unbestimmten Form, die ihr Begründer ihr gegeben hat, muß sie naturgemäß unbefriedigt lassen. Insbesondere ließ LYON (1905) es offen, was für Einschlußkörper des Plasmas benützt würden, um die Schwerkraft in Erregung des reizbaren Plasmas umzuwandeln, vor allem ob die Einschlußkörper von größerem oder von geringerem spezifischen Gewichte als das sie umgebende Protoplasma des Zelleibes seien.

Meine erste Absicht, die mich eigentlich zum Beginn der ganzen Untersuchung veranlaßte, war, die Richtigkeit der Statocystentheorie mittels der von EXNER vorgeschlagenen und von KREIDL (1893) an Krebsen durchgeführten Methode zu prüfen; d. h. ich wollte den Tieren Eisen zu fressen geben und dann ihr Verhalten im magnetischen Kraftfeld untersuchen. Als ich bei Durchsicht der Literatur auf HARPER'S Arbeiten stieß, der diese Aufgabe bereits in Angriff genommen hatte, glaubte ich zuerst, meine Untersuchung aufgeben zu müssen, fand dann aber bei genauerem Zusehen, daß HARPER, abgesehen von dem Verdienste, die technische Seite der Frage der Eisenaufnahme durch die Tiere gelöst zu haben, nichts Wesentliches zum wirklichen Verständnis des Problems beigetragen hat.

HARPER (1911) fütterte seine *Paramaecien* mit „iron by alcohol“, d. h. mit äußerst fein verteilten Eisenstäubchen, die durch Reduktion mit Hilfe von Alkohol gewonnen worden waren. Die Tiere nahmen bald Eisen in Nahrungsvakuolen auf, die sich zuerst am Hinterende des Körpers anhäuften. Solche Eisentiere sind also zweifellos hinten schwerer als vorn. HARPER gibt nun in seiner ersten Arbeit an, diese hinten schwereren Eisentiere hätten früher

negative Ansammlungen gebildet, als normale Kontrolltiere. Hieraus schloß er auf Richtigkeit der mechanischen Theorie; denn je schwerer das Hinterende sei, um so besser stelle sich das Tier passiv mit seiner Längsachse senkrecht, das schwerere Hinterende nach oben, entsprechend einem Aräometer, das unten durch Bleikugeln belastet ist. — Ich sah bald ein, daß dem Problem auf diese Weise nicht beizukommen ist. Es ist nämlich, soweit ich sehe, nicht ganz leicht, auf Grund der Geschwindigkeit, mit der sich die negative Ansammlung bildet, die Stärke der geotaktischen Neigung zweier verschiedener *Parameecien*stämme wirklich zwingend miteinander zu vergleichen. Man braucht nur von jedem der beiden zu vergleichenden Stämme etwa sechs anstatt nur einer Röhre senkrecht aufzustellen, um die Richtigkeit des hier eingenommenen zurückhaltenden Standpunktes anerkennen zu müssen. Häufig genug werden nämlich in den einzelnen, mit denselben Tieren beschickten Röhren die negativen Ansammlungen nach so stark verschiedenen Zeiten auftreten, daß die Unterschiede zwischen verschiedenen Röhren mit gleichen *Parameecien* nicht größer ausfallen, als sie sich auch beim Vergleich verschiedener *Parameecien*stämme herausstellen; mit anderen Worten, die Zeiten bis zur Bildung der negativen Ansammlung variieren beim Vergleich verschiedener Stämme so stark transgredierend, daß selbst die Mittelwerte, die man bei Verwendung vieler Steigröhren innerhalb jedes der Vergleichsstämme erhält, nur dann zuverlässige Unterschiede aufweisen, wenn die Einzelbeobachtungen sehr zahlreich sind. Es sprechen eben beim gewöhnlichen Geotaxisversuche so viele Umstände mit, die auf die Dauer bis zur Entstehung der negativen Ansammlung mitbestimmend einwirken, und die der Untersucher ständig genau zu beachten hat, daß immer wieder zufällige Unterschiede von beträchtlicher Größe die Feststellung des mutmaßlich vorhandenen wahren Unterschiedes erschweren. Eine entscheidende Rolle spielt z. B. der Kohlensäuregehalt der Kulturflüssigkeit, in der sich die *Parameecien* befinden; er schwankt bekanntlich in verschiedenen Kulturgefäßen außerordentlich, z. B. je nach der Häufigkeit des Wasserwechsels und nach der Dichtigkeit der Kultur. Die Steigröhren wird man nun niemals mit der Kulturflüssigkeit selbst anfüllen, da sonst die mitgeführten Nahrungsteilchen ständig spontan Ansammlungen an den verschiedensten Orten der Steigröhre zustande kommen lassen. Vielmehr überträgt man die Tiere in ein neues Medium, seit JENNINGS meist in destilliertes Wasser; ich verwendete Knopflösung in der Verdünnung wie in den Kulturen. Nun wird es eine entscheidende Rolle



spielen, wieviel Kulturflüssigkeit gleichzeitig mit den Tieren in die Versuchsflüssigkeit eingebracht wird, denn davon muß die Konzentration der Kohlensäure bei Versuchsbeginn abhängen, eine Größe, die den Ergebnissen des dritten Kapitels zufolge von größter Bedeutung für die Güte der geotaktischen Reaktion ist. Je dichter die Tiere in der Kulturflüssigkeit konzentriert sind, um so weniger Kulturflüssigkeit wird im allgemeinen in die Versuchsflüssigkeit eingebracht werden, und umgekehrt. — Ferner spielt, wie ebenfalls gezeigt wurde, die Dichtigkeit der Besetzung des Versuchsröhrchens eine entscheidende Rolle. Je zahlreichere Tiere im Steigröhrchen sind, und je geringer dessen Rauminhalt gewählt wird, um so schneller wird sich — *ceteris paribus* — die negative Ansammlung bilden. Weiterhin fand ich das Versuchsergebnis oft deutlich dadurch beeinflusbar, daß beim Einfüllen der Versuchsflüssigkeit mit den Tieren in die Steigröhrchen verschieden verfahren wurde. Eine einzige Luftblase, die im einen Rohre beim Einfüllen sich am Grunde bildet und dann nach längerem Bestehen auf die eine oder andere Weise entfernt wird, macht das Wasser des engen Rohres luftreicher, also relativ  $\text{CO}_2$ -ärmer und erniedrigt die geotaktische Neigung unter Umständen merklich. Ist das Rohr nicht sogleich ganz voll geworden, und der leere Raum am einen Ende wird mit reiner Versuchsflüssigkeit ohne Tiere, oder selbst mit der *Paramaecien* enthaltenden Versuchsflüssigkeit nachgefüllt, die aber ein Weilchen länger der freien Luft ausgesetzt war, so wird sich in diesem Bezirke nur schwer eine Ansammlung bilden; ist er beim Stellen des Röhrchens nach oben gekommen, so wirkt er also verzögernd, im umgekehrten Falle beschleunigend auf das Zustandekommen der negativen Ansammlung ein. Nicht nur die bereits aufgezählten Kleinigkeiten, sondern auch noch zahlreiche andere Umstände haben einen deutlich nachweisbaren Einfluß auf die Geschwindigkeit, mit der sich die negative Ansammlung bildet, und es leuchtet ein, daß die Aufgabe, Versuchs- und Kontrollröhrchen in allen Bedingungen außer der einen des Versuches selbst übereinstimmend zu machen, oft nicht leicht zu lösen ist. So habe ich den lange gehegten Plan aufgeben müssen, zu untersuchen, ob einzelne *Paramaecien*stämme sich in der Neigung zur normalen geotaktischen Einstellung wirklich unterscheiden oder nicht. Gewisse Anzeichen sprechen dafür, daß HARPER in dieser Hinsicht nicht mit genügender Vorsicht verfahren ist. Ich selbst vermochte sein Versuchsergebnis nicht zu bestätigen.

Entscheidend aber spricht gegen HARPER's Deutung eine weitere Tatsache. Sooft ich Eisentiere mikroskopisch betrachtete, fand ich

die Eisenvakuolen niemals länger als längstens 20 Minuten streng auf das Hinterende beschränkt. Oft waren sie schon bei einzelnen Tieren nach 5 Min. gleichmäßig über den ganzen Zelleib verteilt; bei manchen Tieren ist die Zeit bis zur völlig gleichmäßigen Verteilung der Eisenvakuolen über den ganzen Körper länger, bei anderen kürzer, aber niemals bleiben sie, soweit meine Erfahrung reicht, dauernd auf das Hinterende beschränkt. Der Versuch HARPER'S kann also nur dann in dessen Sinne ausgedeutet werden, wenn nach seinem Abschluß alle Tiere mikroskopisch untersucht werden, und man bei jedem Tiere feststellt, daß wirklich die Eisenvakuolen noch auf das Hinterende beschränkt geblieben sind. Diese Forderung ist unerfüllbar. Hätte HARPER recht, so müßten diejenigen Tiere zuerst oben ankommen, bei denen das Hinterende am stärksten belastet ist, die mit gleichmäßig verteilten Eisenvakuolen aber müßten zuletzt oben eintreffen. Im dichtbesiedelten Massenrohre kann man nun upmöglich einzelne Tiere unterscheiden und herausfischen, ohne Verwechslungen unterworfen zu sein. So ergäbe sich die Forderung, Einzeltiere in je einem Rohre zu untersuchen, die aber zeigen, wie gleich vorweggenommen sei, auch wenn sie Eisen gefressen haben, normalerweise keine Geotaxis, genau wie eisenfreie Normaltiere auch. HARPER selbst berichtet von einer systematischen mikroskopischen Kontrolle der Eisenverteilung seiner Versuchstiere nach Versuchsabschluß nichts. Ich selbst konnte bei nach seinen Angaben ausgeführten Vergleichen von Eisentieren und eisenfreien der gleichen Herkunft keine konstanten Unterschiede in der Geschwindigkeit aufdecken, mit der sich die negative Ansammlung bildete. Ich kann also dieses Ergebnis HARPER'S nicht bestätigen, und glaube zugleich gezeigt zu haben, daß sich auf diesem Wege nicht weiterkommen läßt.

In seinen späteren Arbeiten (1912) berichtet HARPER über das Verhalten der Eisentiere im magnetischen Kraftfelde. Er versetzte die Eisentiere in einen Glastrog von 7,6:3,8:1,9 cm mit abgekochtem Wasser und brachte den Eisenkern eines starken Elektromagneten in wagerechter Lage möglichst nahe an die Seitenwand des Troges. Nach Einschalten des Stromes sah HARPER die Eisentiere auf der magnetnahen Seite des Troges in schmalen parallelbegrenztem Strome senkrecht emporsteigen; oben angelangt, sanken die Tiere entweder gleich ab, um sich unten von neuem dem aufsteigenden Strome anzuschließen, oder sie zerstreuten sich parallel dem Wasserspiegel wagerecht nach allen Richtungen und sanken erst dann ab, um am Gefäßboden wieder zum Magneten hinzuschwimmen und dort den Anschluß an den aufwärts gerichteten

Strom zu erreichen. Andere Versuchsarrordnungen als diese eine beschreibt HARPER nicht. — Noch verwickelter als der Befund ist die Erklärung, die HARPER ihm gibt. Auf der magnetnahen Gefäßseite sollen die Tiere aufsteigen, weil der Magnet die Eisenteilchen anzieht, also sie tragen hilft und leichter macht. In Wahrheit schwimmen ja nun die Tiere am Magneten vorbei; demnach könnte HARPER nur auf der unteren Waghälfte, vom Boden des Gefäßes bis zur Höhe des Magneten, seine Erklärung mit Recht anwenden, denn hier werden wirklich die Eisenteilchen um so leichter, je mehr sich das Tier dem Magneten nähert. Davon, daß die Anziehungskraft des Magneten auf nahe Strecken sicher größer sein wird als das Eigengewicht der Eisenteilchen, so daß sie überhaupt nicht mehr fallen, sondern vielmehr aufwärts zum Magneten hinstreben, ist bei HARPER auch nicht die Rede. Hat das Tier aber den Magneten passiert und bewegt sich nun in der oberen Gefäßhälfte aufwärts, so werden die Eisenteile keineswegs, wie HARPER sagt, im magnetischen Kraftfelde leichter sein als allein im Felde der Erdschwere, sondern sie werden umgekehrt viel schwerer sein als bei ausgeschaltetem Magneten; denn nicht nur ihr Eigengewicht, sondern die gleichgerichtete Anziehungskraft des Magneten ziehen sie abwärts und verstärken einander. Trotzdem aber dauert das Aufsteigen nach HARPER ununterbrochen an, und der Augenblick, in dem sich die Schwereverhältnisse umkehren, läßt sich durch keinerlei Besonderheiten im Verhalten der Tiere erkennen. Das Abwärtschwimmen in den magnetfernen Gefäßteilen erklärt HARPER dadurch, daß die Schwerezunahme der Eisenkörner nach der Entfernung aus dem magnetischen Bereiche als Reiz wirke, daß die Reizbeantwortung in einem aktiven Ausschlagen des Vorderendes bestehe, und das Tier nun im labilen Gleichgewichtszustande, wie ein auf den Kopf gestelltes Aräometer, aktiv abwärts schwimme, weil es nicht mehr die Kraft habe, die schweren Eisenkörner aufwärts zu tragen.

Diese Hypothesen scheinen mir erstens unbewiesen zu sein und zweitens keinerlei erklärenden Wert zu haben. Es ließe sich Punkt für Punkt sehr viel dagegen sagen, doch halte ich das im Interesse der Raumerparnis nicht für angebracht. Ich habe auch unterlassen, die Versuche in der von HARPER angegebenen Weise nachzuprüfen, denn die Versuchsbedingungen sind hier zu unübersichtlich und komplex. Bekanntlich strahlen ja vom Pol des einpoligen Magneten die Kraftlinien divergierend, wie etwa der Wasserstrahl des Springbrunnens sich oben schirmartig aufteilt, nach allen Seiten in den

Raum hinein. Nur in der Verlängerung der Achse des Eisenkernes sind sie untereinander und dieser parallel. Je weiter man sich von der Achse des Eisenkernes gegen dessen Ränder entfernt, um so mehr strahlen die Kraftlinien nach auswärts auseinander. Falls HARPER'S Angaben sich bestätigen sollten, so würden also seine Tiere beim Aufsteigen in Magnetnähe die Kraftlinien zuerst, solange sie unterhalb des Magneten aufstiegen, in spitzen Winkeln, beim Vorbeischwimmen am Mittelpunkte der freien Endfläche des Eisenkernes in einem rechten, und endlich beim weiteren Aufsteigen in der oberen Gefäßhälfte in stumpfen Winkeln geschnitten haben. Wenn sie bei so erheblicher Änderung der Reizrichtung unbeirrt geradeaus schwimmen, so liegt eigentlich der Schluß am nächsten, es bestehe zwischen der Bewegungsrichtung und der angenommenen Reizrichtung gar keine Beziehung. Sollte aber doch eine solche bestehen, so ist die Versuchsanordnung so unglücklich wie möglich, indem an keinem Punkte des Gefäßes mit Sicherheit gesagt werden kann, in welcher Richtung der Reiz in ihm wirkt.

Ich selbst stellte mir vorerst die Aufgabe, Eisentiere nur in der Richtung der Kraftlinien, niemals aber in irgendeinem Winkel zu ihnen schwimmen zu lassen. So wählte ich als Behältnis für die Versuchstiere anstatt des Troges, der Bewegungen in allen drei Richtungen des Raumes gleich gut zuläßt, vielmehr nicht zu weite Röhren, die in allen Versuchen so mit dem Magneten <sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Als Elektromagnet diente in den hier mitgeteilten Versuchen eine sog. Drosselspule, d. h. wenn vom Unwesentlichen abgesehen wird, ein prismatischer Eisenkern mit quadratischer freier Endfläche von 3 cm Seitenlänge und 10 cm Länge, mit 3480 Windungen (30 Lagen von je 116 übereinanderliegenden Windungen) 0,6 mm dicken Kupferdrahtes umwunden. Für ihre Überlassung, sowie auch für ein genaues Ampèremeter bin ich dem Leiter des Elektrotechnischen Institutes der technischen Hochschule Breslau, Herrn Prof. Dr. HILPERT, zu großem Danke verpflichtet. Ob der Magnet als Nord- oder als Südpol wirkte, machte für die Versuchsergebnisse, bei denen es nur auf das Angezogenwerden der Eisenteilchen ankam, keinen Unterschied, falls die Stromrichtung nicht während des Einzelversuches selbst gewendet wurde. Ich schloß den Elektromagneten an die Kohlen der mit Starkstrom von 250 Volt gespeisten Bogenlampe des Projektionsapparates unseres Institutes an und erhöhte den Widerstand des Stromkreises, indem ich zu dem zur Bogenlampe gehörenden Widerstande eine bis sieben nebeneinandergeschaltete Kohlenfadenslampen hinzufügte. Das Ampèremeter zeigte bei drei eingeschalteten Lampen 1 Ampère, bei sieben Lampen 2 Ampère. — Leider wurde die Feldstärke des Elektromagneten nicht bestimmt. Bei 2 Ampère Stromstärke zog er, senkrecht über der Tischplatte aufgehängt, unter ihm auf Papier liegendes Eisenfeilicht auf 8,1 cm Entfernung, bei 1 Ampère auf 5,8 cm Entfernung frei durch die Luft zu sich hinauf. Eine handliche kleine Eisenstange von 270 Gramm Ge-

verbunden waren, daß nur parallele Kraftlinien<sup>1)</sup> sie in ihrer Längsrichtung, d. h. in der Richtung durchzogen, in der sie den Tieren ungehinderte Bewegungen gestatteten. Ich verhehle mir nicht, daß die Versuchsergebnisse auf den ersten Blick vielleicht einleuchtender erscheinen würden, wenn sie auch in einem Troge, also bei allseitig ungehinderter Bewegungsfreiheit der Tiere erhoben worden wären. Um aber dabei nicht in den Fehler HARPER's zu verfallen, wäre ein einpoliges genügend starkes Kraftfeld erforderlich gewesen, in dem alle auf breiter Basis ausstrahlenden Kraftlinien parallel gewesen wären. Ein solches stand mir nicht zur Verfügung; nur auf einer Breite von 4 mm, nämlich von je 2 mm diesseits und jenseits des Mittelpunktes der freien Endfläche des Eisenkernes, konnten die Kraftlinien als parallel gelten, und damit war auch das Höchstmaß der Breitendimension meines Versuchsraumes ein für allemal gegeben. Immerhin hätten auch die 4 mm genügt, um eine etwa vorhandene starke Neigung der Tiere, senkrecht zu den Kraftlinien zu schwimmen, mit genügender Deutlichkeit erkennen zu lassen, wie das Verhalten der Kohlensäuretiere im 4 mm breiten, wagenrechten Rohre lehrt (vgl. S. 56). Die Eisentiere jedoch zeigten niemals auch nur die geringste Neigung, sich parallel dem Querdurchmesser des Rohres, also senkrecht zu den Kraftlinien zu bewegen; vielmehr bevorzugten sie, wenn überhaupt eine Richtung, so immer nur die Längsrichtung des Rohres, wie noch ausführlich dargelegt werden soll. Endlich habe ich das genannte Prinzip auch ausnahmsweise durchbrochen und Röhren mit Eisentieren, die in

wicht zog er 4,5 cm frei durch die Luft aufwärts an sich heran. Saß sie mit ihrer Mitte am Eisenkerne fest, so hatte ich in einer Hand nicht die Kraft, sie abzureißen, obwohl sie gut anzufassen war; mit zwei Händen brachte ich es eben fertig.

<sup>1)</sup> Die Richtung der Kraftlinien wurde experimentell bestimmt, indem ich ein wagerecht angebrachtes Kartonblatt, das die freie Endfläche des wagerecht daneben liegenden Eisenkernes der Drosselspule gerade halbierte, mit Eisenfeilspänen beschüttete, die nach Einschalten des Stromes sich in Richtung der Kraftlinien anordneten. Es zeigte sich, daß die im Mittelpunkte der freien Endfläche des Eisenkernes entspringenden Kraftlinien als praktisch parallel angesehen werden können, wenn man sich auf einen Zylinder beschränkt, dessen Radius etwa 2 mm beträgt, und dessen Längsachse die Verlängerung der Längsachse des Eisenkernes bildet. Um also das Paramaecienrohr in seiner ganzen Länge nur von parallelen Kraftlinien durchsetzen zu lassen, genügte es, das Steigrohr ein für allemal genau auf die Mitte der freien Endfläche des Eisenkernes senkrecht aufzusetzen und seine lichte Weite nicht größer als 4 mm zu wählen. Beide Voraussetzungen waren in sämtlichen hier weiterhin beschriebenen Versuchen erfüllt.

der Richtung der Kraftlinien nachweislich auf die magnetische Anziehung reagierten, senkrecht zu der Richtung der Kraftlinien gestellt, d. h. Verhältnisse geschaffen, die denen in HARPER'S Versuche grundsätzlich ähnelten. In diesen Fällen sah ich niemals irgendeinen Unterschied im Verhalten bei ruhendem und bei arbeitendem Magneten, und besonders niemals ein gerichtetes Aufsteigen am Magneten vorbei, wie HARPER es als die Regel angab. Auch die zweite Angabe HARPER'S hat also in meinen Versuchen keine Bestätigung erfahren. Vielmehr richteten sich Eisentiere, wenn überhaupt, nicht senkrecht oder in Winkeln zur Richtung der Kraftlinien, sondern stets nur in der Richtung der Kraftlinien. Damit erscheint mir die ausschließliche Verwendung von verhältnismäßig engen Röhren, die senkrecht auf dem Mittelpunkte der freien Endfläche des Eisenkernes stehen, also in der Längsrichtung von nur parallelen Kraftlinien durchzogen werden, als die einzige Möglichkeit, klare Versuchsbedingungen zu erhalten (vgl. Textfig. 3a—c, S. 70)

„Eisentiere“ erhielt ich auf folgende Weise:

Gereinigte *Paramecien* wurden in ein Blockschälchen mit Knopplösung übertragen, in dem ich vorher etwas ferrum reductum, das in allen Apotheken käuflich ist, mittels eines porzellanenen Pistillstieles verrieben hatte. Nach Einbringen der Tiere sorgte ich durch unaufhörliches Rühren mit einem Glasstabe oder noch wirksamer durch ununterbrochenes Einsaugen und Ausblasen der Flüssigkeit in eine (aus einer) Pipette dafür, daß die Eisenteilchen, deren feinste die Größe von Bakterien nicht überschritten, nicht zu Boden sanken, sondern dauernd schwebten. In etwa 5 Proz. aller Versuche, zeitweise auch bis zu 20 Proz., strudelten alle *Paramecien* oder einzelne unter ihnen die Eisenteilchen zum Zellmunde hinein, und nach einer bis 5 Minuten hatten in den günstigsten Fällen alle Tiere, meist freilich nur einzelne, mit Eisen gefüllte Nahrungsvakuolen nahe dem inneren Ende des Zellmundes, d. h. im Hinterende. Nach weiteren 5 bis 15 Minuten waren die Vakuolen meist völlig regelmäßig über den ganzen Körper verteilt; und im Verlaufe von einer bis zwei Stunden war alles Eisen wieder ausgeschieden.

Leider war ich nicht imstande, die Bedingungen festzustellen, die die Aufnahme von Eisen begünstigen. Sicherlich spielt dabei die Herkunft der Tiere eine Rolle. Oft aber fraßen dieselben Tiere bei gleicher Behandlung und im gleichen Medium abwechselnd gut, schlecht oder gar nicht, ohne daß sich irgendwelche Regelmäßigkeit hätte beobachten lassen. Ähnlich unberechenbar verhält *Paramecium* sich ja auch gegenüber Karmin oder anderen Farbstoffen, wie jeder

weiß, der häufiger Fütterungsversuche dieser Art ausführte. So hilft nichts als große Geduld und immer erneutes Versuchen.

Schädigungen von Paramaecien durch die Aufnahme von Eisen in den Zellkörper habe ich niemals beobachten können. Oft hob ich die Tiere, die während eines Versuches 20 und mehr Eisenvakuolen enthalten hatten, nach Abschluß des Versuches auf und züchtete sie weiter, wobei sie sich dann wochenlang vermehrten, ohne irgendwie hinter nicht eisenbehandelten Tieren gleicher Herkunft zurückzustehen. Ebenso litten auch Tiere, die ich in dem Blockschälchen, in dem sie Eisen gefressen hatten, 24 Stunden lang über den in dicker Schicht am Boden liegenden Eisenteilen beließ, keinen Schaden, sondern vermehrten sich gut. Die einzige Ausnahme bilden Tiere, die kurz nach dem Einbringen in die Eisensuspension alsbald thigmotaktisch gelähmt werden, indem gröbere Eisenteile an den Cilien so fest ankleben, daß sie auch durch heftiges Pipettieren nicht abgerissen werden können. Solche Tiere fressen niemals Eisen und gehen stets in ganz kurzer Zeit zugrunde. Zu Versuchen konnten sie natürlich niemals dienen. Worauf dieses abweichende Verhalten beruht, vermag ich nicht zu sagen. Einmal ist es mir begegnet, daß derselbe Paramaecienstamm an drei aufeinanderfolgenden Tagen ganz gut Eisen fraß und ungeschädigt blieb, während 4 Tage später Tiere desselben Stammes, inzwischen unter gleichen Bedingungen gehalten, in der geschilderten Weise zugrunde gingen, ohne zuvor Eisen aufgenommen zu haben.

Wurde der Magnet bei 2 Ampère Stromstärke länger als 10 Minuten erregt, so erwärmte sich der Eisenkern so, daß man mit dem am freien Ende aufgelegten Finger die Erwärmung deutlich wahrnahm; bei 1 Ampère dauerte es wesentlich länger. Ich ließ nun stets den Strom so lange als irgend möglich ausgeschaltet und schob zwischen die einzelnen Versuche Ruhepausen bis zur völligen Abkühlung des Magneten ein. Zudem war das Steigrohr stets mittels eines dicken Plastilinpfropfes auf dem Eisenkerne befestigt. Für jeden Versuch nahm ich einen neuen Pfropf aus zimmerwarmem Plastilin. Betastete ich ihn nach 10 Minuten langem Erregen des Magneten, so verspürte ich an seiner äußeren Oberfläche keine deutliche Erwärmung. Endlich sah ich in Kontrollversuchen mit eisenfreien Tieren, die in gleicher Weise auf den erregten Magneten verbracht wurden, keinerlei Bevorzugung oder Vermeiden des dem Pole aufsitzenden Rohrendes, das irgendwie als Thermo-taxis hätte gedeutet werden können. So darf eine Fälschung der Versuchsergebnisse durch die Erwärmung des Magneten bei seiner Erregung als ausgeschlossen gelten.

#### a) Massenversuche mit Eisentieren.

Als Kontrolltiere verwendete ich in den Fällen, wo nicht alle Tiere Eisen gefressen hatten, eisenfreie Exemplare aus dem Eisenblockschälchen. Tiere, die mindestens 4 Eisenvakuolen enthielten, galten als „Eisentiere“, die Mehrzahl von ihnen hatte

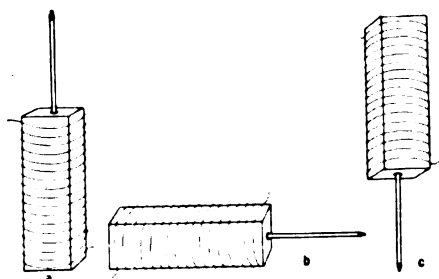
bedeutend mehr. 10 bildete den Durchschnitt, die höchste beobachtete Zahl war 27. Waren etwa 20 oder 40 Eisentiere gesammelt, so zog ich sie in eine Kapillare, die sich gleich beim ersten Ansetzen vollkommen und luftblasenfrei füllen mußte, und verschloß beide Enden luftdicht durch Einstechen in Plastilin. Genau ebensoviele eisenfreie Kontrolltiere sog ich in ein ebenso großes Haarrohr, das in der gleichen Weise verschlossen wurde. — Hatten aber alle Tiere Eisen gefressen, so füllte ich sie unmittelbar, ohne die langwierige Prozedur des Auseinandersuchens auf dem Objektträger auszuführen, in ein 3 oder 4 mm weites Glasrohr und beschickte ein ebenso großes Rohr mit einer hier nur schätzungsweise gleich großen Anzahl von Tieren gleicher Herkunft in derselben Knopplösung, die auch zum Füllen des Eisenblockschälchens verwendet worden war. In diesem Falle dürfte das Medium, in dem sich die Eisentiere befanden, durch das ausgiebige Rühren und Pipettieren während der Freßzeit erheblich besser durchlüftet gewesen sein als in der Kontrolle mit Tieren, die nicht durch das Eisenblockschälchen gegangen waren. Demnach war das Wasser in der Kontrolle vermutlich etwas  $\text{CO}_2$ -reicher als das der Eisentiere. Nach den Erfahrungen des Kapitels 3 hatten also die Kontrolltiere bessere Aussichten, die negative Ansammlung zu bilden, als die Eisentiere. Das Versuchsergebnis (verstärkte geotaktische Neigung der Eisentiere im Kraftfelde) kann also durch diesen Umstand nur gestört, nicht aber verstärkt bzw. nur vorgetäuscht worden sein. Bei den Versuchen, wo die Eisentiere einzeln ausgelesen wurden, waren alle Bedingungen außer dem Eisengehalt völlig übereinstimmend, soweit das überhaupt zu erreichen ist.

Die Ausführung dieser Versuche, besonders der mit ausgesuchten Eisentieren unter mikroskopischer Kontrolle, in den Fällen wo nicht alle Tiere Eisen gefressen hatten, ist, wie aus der gegebenen Beschreibung hervorgeht, äußerst mühsam und bedarf der größten Aufmerksamkeit. Einerseits ist schnelles Arbeiten erforderlich, damit nicht die zuerst ausgesuchten Tiere das Eisen schon wieder ausgeschieden haben, wenn man endlich mit dem Versuche selbst beginnt, zweitens auch um Schädigungen der Tiere durch das Eindunsten der offenen Tropfen von Knopplösung zu vermeiden, bevor sie in die feuchte Kammer getan werden. Andererseits aber kostet es sehr viel Zeit, die gleiche Anzahl von Tieren in das Versuchsröhrchen und in das Kontrollröhrchen luftblasenfrei einzubringen, ohne daß durch verschiedenes Vorgehen in beiden Kapillaren chemotaktische Unterschiede entstehen, die sich zwar leicht als solche



erkennen lassen, immerhin aber den Erfolg des Versuches völlig vereiteln. So wird man es entschuldbar finden, wenn die Anzahl einwandfrei gelungener Versuche nicht größer ist; zumal sie untereinander völlig eindeutig übereinstimmende Ergebnisse hatten.

Ich darf je acht Massenversuche als gelungen ansehen, in denen das Rohr mit den Eisentieren senkrecht auf dem aufrecht stehenden (Fig. 3 a) bzw. wagerecht neben dem wagerecht liegenden (Fig. 3 b) oder endlich senkrecht unter dem verkehrt senkrecht aufgehängten Magneten (Fig. 3 c) angebracht war.



Textfig. 3. Schema der Anordnung von Rohr und Elektromagnet im Raume.  
a senkrechte, b wagerechte, c verkehrt wagerechte Stellung.

In allen Versuchen, wo das Rohr senkrecht auf dem senkrechten Magneten stand (Fig. 3 a), bildete sich eine negative Ansammlung am oberen, d. h. magnetfernen Rohrende in kürzerer Zeit, als es im gleichen Rohre auf dem stromlosen Magneten, oder im Kontrollrohre mit eisenfreien Tieren auf dem erregten Magneten der Fall war. Und zwar betrug die Zeit bis zur Bildung der negativen Ansammlung in den hier stets 6 cm langen Röhren bei den Eisentieren im besten Falle  $3\frac{1}{2}$  Minuten, im schlechtesten 12 Minuten, während in den zugehörigen Kontrollen und in den Eisenröhren auf dem stromlosen Magneten die entsprechenden Zeiten im besten Falle 10 Minuten, im schlechtesten 45 Minuten betragen; in drei Versuchen kam es dort überhaupt nicht zu einer negativen Ansammlung. Es war nicht immer möglich, den Versuch zu wiederholen, indem man das Versuchsrohr mit den Eisentieren nach Bildung der negativen Ansammlung umdrehte. In den beiden Versuchen mit 4 mm weiten Röhren und sehr vielen Eisentieren zwar konnte ich das Versuchsrohr viermal nacheinander umdrehen. Jedesmal löste sich die Ansammlung, in die Polnähe gebracht, alsbald auf, und es entstand eine neue polferne Ansammlung; in den anderen sechs Versuchen mit je 20 bis 40 Tieren in Kapillaren dagegen war das gleiche nur in zwei Röhren der Fall, während bei weiteren vier die Ansammlung, durch das Umdrehen nach unten und zum Pole gebracht, bestehen blieb, ohne sich aufzulösen. Hier war also der Reiz stark genug, um die negative Ansammlung erstmalig zustande kommen zu lassen, nicht aber, um die

einmal entstandene und durch die erhöhte  $\text{CO}_2$ -Spannung zusammengehaltene Ansammlung wieder aufzulösen, wenn sie an die falsche Stelle gebracht worden war, in den vier ersten Fällen aber gelang auch dieses. Niemals war das Aufsteigen der Eisentiere, das zur Bildung der negativen Ansammlung führte, gerichtet, vielmehr schwammen die Tiere so, wie im normalen Geotaxisversuche auch, scheinbar ungerichtet und regellos durcheinander. In den Fällen, wo die negative Ansammlung schon nach  $3\frac{1}{2}$ , 4 oder 5 Minuten sich bildete, war es freilich deutlich, daß die aufwärtsführenden Richtungen im Durchschnitt längere Zeit beibehalten wurden, als die abwärts führenden. Wie ferner der Augenschein lehrte, ohne daß es in den Massenversuchen möglich war, es durch genaue Zahlenangaben zu belegen, liefen die ungerichteten Bewegungen schneller ab, nachdem der Strom eingeschaltet worden war, als bei nichterregtem Magneten.

Die Zeit, die vom Eisenfressen bis zum Versuchsbeginn verstrich, war in den zwei Versuchen mit 4 mm weiten Röhren kürzer als 5 Minuten, in den sechs anderen betrug sie 20 bis 60 Minuten. Nur in den ersten beiden Versuchen war also das Eisen bei Beginn des Versuches noch bei der Mehrzahl der Tiere am Hinterende konzentriert, in den anderen sechs Versuchen aber bereits bei der großen Mehrzahl der Tiere gleichmäßig über den ganzen Körper verteilt; ich habe mich davon jedesmal unmittelbar vor Versuchsbeginn durch eine rasche mikroskopische Beobachtung der Kapillare bzw. einer Probe von Eisentieren aus den weiten Röhren überzeugt. Trotz dieses Unterschiedes war in allen acht Versuchen die Bildung der negativen Ansammlung in derselben Weise gegenüber normalen Kontrolltieren beschleunigt. Eine Deutung der beschriebenen Erhöhung der geotaktischen Neigung bei Eisentieren im magnetischen Kraftfelde im Sinne HARPER'S ist also unmöglich: mochten die Hinterenden mit Eisen überlastet oder ebenso schwer sein wie der übrige Zellkörper, stets zeigte sich die Erhöhung der Geschwindigkeit, mit der sich im magnetischen Kraftfelde die negative Ansammlung bildete, in gleicher Weise. Die mechanische Theorie vermöchte auch diese Tatsache nicht zu erklären.

Die zweite Versuchsanordnung, wagerechtes Versuchsrohr neben dem wagerecht liegenden Magneten (Fig. 3 b, S. 70), wurde an die erste unmittelbar angeschlossen, wenn die Tiere noch gut beweglich waren und das Eisen noch nicht ausgeschieden hatten. Viermal war das nicht der Fall, und so ergänzte ich die Versuchszahl durch vier weitere Massenröhrchen mit Eisentieren. Natürlich

war das Versuchsrohr wieder genau im Mittelpunkte der freien Endfläche des Eisenkernes und senkrecht zu ihr angebracht, auch sonst war alles wie im vorigen Versuche angeordnet, nur die Lage des ganzen Systemes (Magnet + Versuchsrohr) war wagrecht anstatt senkrecht. In allen Kontrollen, d. h. sowohl in den Röhren mit Eisentieren am stromlosen Magneten, wie auch in Röhren mit eisenfreien Tieren am erregten Magneten, kam niemals eine Ansammlung am einen oder anderen Rohrende zustande, außer in zwei Fällen, wo es sich jedoch beidemale um chemotaktische Ansammlungen handelte (einmal entstand sie magnetnah, einmal magnetfern. Drehte man das Rohr um, so daß die magnetnahe Ansammlung jetzt magnetfern wurde, so blieb sie wo sie war, zerstreute sich auch nicht im senkrecht aufgestellten Rohre usw.). In allen 8 wagerechten Röhren mit Eisentieren am erregten Magneten aber kam, wiederum bei scheinbar regellosem Durcheinanderschwimmen und erhöhter Geschwindigkeit, eine Ansammlung am magnetfernen, äußeren Rohrende zustande, die bei ein- bis dreimaligem Umdrehen des Rohres (so daß jetzt die Ansammlung dem Magneten anlag) sich jedesmal wieder auflöste und sich von neuem am polfernen Rohrende bildete. Die Zeiten vom Stromschluß bis zur Bildung der polfernen Ansammlung betragen im horizontalen Rohre 7 bis 22 Minuten. In den längerdauernden Versuchen benützte ich nur geringere Stromstärken, um störende Erwärmung des Magneten zu vermeiden.

Die dritte Versuchsanordnung endlich — senkrecht unter dem verkehrt senkrecht aufgehängten Magneten (Fig. 3c, S. 70) — ließ sich nur in zwei Fällen mit demselben Röhrchen ausführen, das bereits zu den ersten beiden Versuchen gedient hatte. Bei drei Röhrchen konnte ich sie wenigstens an die zweite Versuchsanordnung unmittelbar anschließen, und dreimal verwendete ich frisch hergestellte Massenröhrchen mit Eisentieren. Jetzt hing der Magnet verkehrt senkrecht über dem Versuchstisch, mit der freien Endfläche des Eisenkernes nach unten gewandt, und das Versuchsrohr hing, mit dem oberen Ende in einen Plastilinpfropf eingespießt, senkrecht unter dem Mittelpunkte des Eisenkernes. Sonst entsprachen alle Einzelheiten dem bereits oben Gesagten. In den Kontrollen (Eisentiere unter dem stromlosen Magneten, normale Tiere unter dem erregten Magneten) kam in 7 von 16 Fällen eine negative Ansammlung unmittelbar am Magnetpole zustande. In den Versuchsröhren mit Eisentieren unter dem erregten Magneten dagegen bildete sich niemals eine negative polnahe Ansammlung aus; dreimal trat nach 8, 12 oder 14 Minuten eine

Ansammlung am unteren, polfernen Ende auf, 5 mal blieben die Tiere verhältnismäßig regellos verteilt, nur begannen sie bald die Polnähe zu meiden. In allen drei Fällen, wo polferne Ansammlungen entstanden, drehte ich die Röhren um, so daß die Ansammlungen jetzt am Pole lagen, und jedesmal löste sich die Ansammlung alsbald auf. Eine neue polferne Ansammlung bildete sich nur noch einmal, die Polnähe aber wurde stets wieder von allen Tieren geräumt. Auch hier war, wie in den beiden vorigen Versuchsanordnungen auch, die Erhöhung der Geschwindigkeit am erregten Magneten bemerkbar.

Um endlich die Frage der Geschwindigkeitserhöhung genauer zu verfolgen, dienten Versuche mit abgesonderten Einzeltieren.

#### b) Versuche mit abgesonderten Eisentieren.

Versuche mit einzeln in Haarröhrchen abgesonderten Eisentieren habe ich in größerer Anzahl ausführen können. Ich nutzte auf diese Weise die vielen mißglückten Versuche aus, in denen zu wenige *Paramecien* Eisen gefressen hatten, um für einen Massenversuch zu genügen.

Wurden Einzeltiere, die 6 bis 27 Eisenakuolen enthielten, unter strenger Vermeidung von Luftblasen in Haarröhrchen eingesogen und die Röhrchen senkrecht auf der Mitte der freien Endfläche des Eisenkernes bei senkrecht stehendem, wagerecht liegendem oder verkehrt hängendem Magneten angebracht, so erwiesen sich die Bewegungen der Eisen führenden Einzeltiere in erster Linie als ungerichtet, genau wie im normalen Geotaxisversuche die Einzeltiere auch ungerichtet herumschwammen. Die Engigkeit des Röhrchens verbot ausgiebigere Bewegungen im Querdurchmesser und beschränkte die Tiere im wesentlichen auf Bewegungen in der Längsrichtung des Rohres. In dieser aber waren die Bewegungen stets und ausnahmslos ungerichtet. An jeder beliebigen Stelle des Rohres konnten Kehrtwendungen vorkommen; oft schwammen die Tiere auch abwechselnd die ganze Rohrlänge auf und ab, keines der beiden Rohrenden wurde irgendwie bevorzugt, gleichgültig ob das Rohr senkrecht, wagerecht oder verkehrt senkrecht am Magneten angebracht war. Das Verhalten der Tiere war also von der Lage des Systemes (Magnet + Röhre) vollkommen unabhängig. Dagegen zeigte sich ein deutlicher Unterschied im Verhalten, je nachdem ob der Magnet eingeschaltet war oder nicht. Die ungerichteten Bewegungen führten die Tiere nämlich im magnetischen Kraftfelde schneller vom einen Rohrende

zum anderen oder überhaupt über eine Strecke von bestimmter Länge als bei stromlosem Magneten, und zwar kam die Beschleunigung im magnetischen Kraftfelde zustande, indem erstens die Geschwindigkeit der Bewegung größer und zweitens die Bahn des Tieres geradliniger war. Bei stromlosem Magneten schwammen die Tiere nicht selten in flachen Spiralen von so großem Durchmesser, als die Engigkeit des Rohres es irgend zuließ. Zudem hielten sie oft an beliebigen Stellen der Rohrlänge an und führten gewisse taumelnde Bewegungen aus, die bei Eisentieren nicht selten auftreten. Am erregten Magneten aber wurde die Spirale steiler, ja gelegentlich verlief die Bahn völlig geradlinig in der Längsachse des Steigrohres; ferner fielen hier die Aufenthalte auf dem Wege fort. So kam das Tier im magnetischen Kraftfelde schneller um die Rohrlänge voran als am stromlosen Magneten, weil es eine kürzere Wegstrecke, und diese zudem mit größerer Geschwindigkeit durchschwamm als das Tier am stromlosen Magneten. Am geeignetsten zur Geschwindigkeitsmessung waren naturgemäß wieder solche Tiere, die abwechselnd die ganze Rohrlänge durchmaßen, ohne auf dem Wege zu wenden oder auch nur anzuhalten, was gelegentlich auch schon am stromlosen Magneten vorkommt. An solchen Tieren sind die in den folgenden drei Tabellen zusammengestellten Geschwindigkeitsmessungen ausgeführt. Tabelle D gibt die Geschwindigkeiten für die senkrechten Röhren, Tabelle E die für die wagerechten, Tabelle F endlich die für die verkehrt senkrechten Röhren. Stets sind vier Geschwindigkeiten berechnet, nämlich sowohl im magnetischen Kraftfelde als auch am stromlosen Magneten erstens die der Bewegung zum Pol hin, zweitens die vom Pole weg. Bei senkrechtem Rohre (Tab. D) ist die polwärts gerichtete Bewegung also zugleich abwärts, die vom Pol wegführende Bewegung zugleich aufwärts gerichtet; im verkehrt senkrechten Rohre (Tab. F) ist es umgekehrt, hier bedeutet polwärts aufwärts, vom Pole weg aber abwärts. Die letzte Zeile gibt jedesmal die Mittelwerte der Geschwindigkeiten. In Tabelle G sind endlich die Mittelwerte der drei Tabellen D—F nochmals zusammengestellt und aus ihnen in der letzten Zeile die Gesamtmittelwerte berechnet.

## Geschwindigkeiten von abgesonderten Eisentieren.

Tabelle D. Bei senkrechtem Magneten:

Datum	Anzahl der Eisen- vakuolen		Geschwindigkeit				insgesamt Sek. am	
	vor dem Versuche	nach dem Versuche	im magnetischen Felde		bei stromlosem Magneten		polnahen	polfernen
			vom Pol weg cm/Sek.	polwärts cm/Sek.	vom Pol weg cm/Sek.	polwärts cm/Sek.	Rohrende	
21./IV.	26	12	0,116	0,134	0,086	0,116	300	270
22./IV.	18	14	0,137	0,148	0,095	0,134	226	210
23./IV.	19	13	0,095	0,107	0,045	0,083	110	90
24./IV.	14	8	0,113	0,148	0,062	0,070	264	980
25./IV.	21	17	0,112	0,143	0,053	0,090	105	560
1./V.	17	10	0,114	0,121	0,084	0,076	270	245
6./V.	12	10	0,124	0,075	0,028	0,034	50	35
M	18	12	0,116	0,125	0,065	0,086	175	341

Tabelle E. Bei wagerechtem Magneten:

Datum	Anzahl der Eisen- vakuolen		Geschwindigkeit				insgesamt Sek. am	
	vor dem Versuche	nach dem Versuche	im magnetischen Felde		bei stromlosem Magneten		polnahen	polfernen
			vom Pol weg cm/Sek.	polwärts cm/Sek.	vom Pol weg cm/Sek.	polwärts cm/Sek.	Rohrende	
21./IV.	22	18	0,124	0,120	0,075	0,069	115	270
23./IV.	13	7	0,132	0,128	0,091	0,095	70	35
26./IV.	8	7	0,121	0,130	0,078	0,090	25	40
30./IV.	15	6	0,100	0,091	0,052	0,057	470	520
2./V.	14	9	0,117	0,131	0,085	0,033	231	245
M	14,4	9,4	0,119	0,120	0,078	0,081	142	222

Tabelle F. Bei verkehrt senkrechtem Magneten:

Datum	Anzahl der Eisen- vakuolen		Geschwindigkeit				insgesamt Sek. am	
	vor dem Versuche	nach dem Versuche	im magnetischen Felde		bei stromlosem Magneten		polnahen	polfernen
			vom Pol weg cm/Sek.	polwärts cm/Sek.	vom Pol weg cm/Sek.	polwärts cm/Sek.	Rohrende	
3./V.	18	10	0,151	0,148	0,120	0,118	180	230
4./V.	9	6	0,137	0,140	0,096	0,087	410	390
6./V.	24	18	0,103	0,110	0,063	0,066	30	27
M	17	11	0,130	0,133	0,093	0,090	207	216

Tabelle G. Mittlere Geschwindigkeiten der Tabellen D—F.

	im magnetischen Felde		bei stromlosem Magneten		Stellung des Systems im Raume
	vom Pol weg	polwärts	vom Pol weg	polwärts	
Geschwindigkeiten in cm/Sek.	0,116	0,125	0,065	0,086	senkrecht
	0,119	0,120	0,078	0,081	wagrecht
	0,130	0,133	0,093	0,090	verkehrt senkrecht
M	0,122	0,126	0,079	0,086	

Beginnen wir mit der Betrachtung der Mittelwerte, so ergibt sich für alle polwärts führenden Bewegungen, gleichgültig ob im magnetischen Kraftfelde oder nicht, indem man den zweiten mit dem vierten Werte der letzten Zeile von Tabelle G zusammenfaßt, die Durchschnittsgeschwindigkeit 0,106 cm/Sek., und ebenso für die vom Pol wegführenden Bewegungen durch Vereinigung der ersten und der dritten Ziffer derselben Zeile, der Durchschnittswert 0,100 cm/Sek. Beide Ziffern sind innerhalb der Fehlergrenzen genau gleich; es machte hierin also keinen Unterschied, ob der Magnet eingeschaltet war (0,126:0,122), oder nicht (0,086:0,079) in beiden Fällen wurde die Rohrlänge in der Richtung zum Pol hin oder vom Pol weg gleich schnell durchlaufen. — Faßt man jedoch, ohne auf die Richtung zum oder vom Pole Rücksicht zu nehmen, einerseits die Ziffern 1 und 2, d. h. die Bewegungen im magnetischen Kraftfelde zusammen und stellt sie den Ziffern 3 und 4, d. h. den Bewegungen am stromlosen Magneten gegenüber, so ergibt sich als mittlere Geschwindigkeit aller Bewegungen im magnetischen Kraftfelde 0,124 cm/Sek., und für alle Bewegungen am stromlosen Magneten 0,083 cm/Sek. Dieser Unterschied liegt weit außerhalb der Fehlergrenzen, und die Durchschnittswerte bestätigen in vollem Maße den auch an jedem Einzelfalle ausnahmslos zu bestätigenden Sachverhalt: Im magnetischen Kraftfelde ist die Geschwindigkeit der ungerichteten Bewegungen der Eisentiere gegenüber deren Bewegungen außerhalb des magnetischen Feldes erhöht, und zwar verhalten sich die Geschwindigkeiten im Durchschnitt wie 3:2.

Die an den Eisentieren gewonnenen Tatsachen lassen sich, wie folgt, zusammenfassen:

Daß Eisentiere an sich erhöhte Neigung besäßen, negativ geotaktische Ansammlungen zu bilden, ließ sich nicht bestätigen. Im Kraftfelde des Magneten jedoch bilden sie die negative Ansammlung früher als normale Tiere, wenn der Magnet mit dem Röhrchen senkrecht steht. Sind Magnet und Röhrchen dagegen verkehrt senkrecht

gestellt, so wird die Bildung der negativen Ansammlung verhindert. Am wagerechten Magneten, wo die Richtung des wagerechten Rohres keine deutliche Reaktion auf die Erdschwere zustande kommen läßt, sammeln sich die Eisentiere am polfernen Rohrende an. Unter allen Umständen ist die Geschwindigkeit der Bewegungen der Eisentiere erhöht, solange die magnetische Kraft auf sie einwirkt, wie auch immer das die Eisentiere enthaltende Rohr im Raume orientiert sein mag.

## VI. Besprechung der Versuchsergebnisse.

Wie ich glaube, sind die Ergebnisse des letzten Kapitels geeignet, das Verständnis der geotaktischen Reaktionsweise von *Paramecium* einigermaßen zu fördern.

Daß die mechanische Theorie auf *Paramecium* nicht anwendbar ist, lehrten erstens die Gewichtsverhältnisse im lebenden *Paramecium*-Körper (Kap. 1), zweitens der Umstand, daß die durch den Magnetismus hervorgerufene Verstärkung der negativ geotaktischen Reaktion unabhängig davon ist, ob die Eisenvakuolen das Hinterende des Körpers allein beschweren oder regelmäßig über den ganzen Körper verteilt sind (vgl. S. 71). So bleibt, nachdem bereits von älteren Autoren die Unhaltbarkeit der Druck- und der Widerstandstheorie — wenigstens was *Paramecium* angeht — dargetan wurde (vgl. S. 5–7), allein die Statocystentheorie LYON'S zu prüfen.

Wie die Versuche lehrten, kann die negative Ansammlung auf zweierlei Weise zustande kommen. Der erste Weg ist der denkbar einfachste: Alle Tiere schwimmen parallel senkrecht aufwärts, ohne nennenswert von der Vertikalen abzuweichen; das ist in mit Kohlensäure nahezu gesättigtem Wasser der Fall. Oder aber, und dieser Fall ist, außer bei der Zentrotaxis, überall da verwirklicht, wo die  $\text{CO}_2$ -Spannung unteroptimal ist, die Bewegungsrichtungen laufen scheinbar regellos durcheinander. Wenn sich trotzdem die Tiere aufwärts konzentrieren, so muß unbedingt irgendeine Bevorzugung der aufwärtsführenden Richtungen stattfinden, auch wenn diese sich der unmittelbaren Beobachtung entzieht. Hier kann nun die Bildung der negativen Ansammlung auf zweierlei Weise beschleunigt werden, nämlich erstens durch eine Erhöhung der Geschwindigkeit, mit der die in unregelmäßiger Zickzackbahn aufwärtsführende Wegstrecke durchlaufen wird, und zweitens durch Abkürzung der Wegstrecke, indem weniger Wendungen gemacht werden, indem die



Anzahl der abwärtsführenden Bewegungen sich verringert, die aufwärtsführenden Bewegungen steiler werden, oder endlich alles dieses gleichzeitig stattfindet, kurzum durch ein besseres Gerichtetsein der Bewegungen.

Man kann also hinsichtlich der Ursachen der Beschleunigung der negativ geotaktischen Reaktion zwei Fragen stellen und beantworten; nämlich erstens, warum in gewissen Fällen die Geschwindigkeit der Bewegungen sich erhöhe, und zweitens warum die Bewegung, ganz abgesehen von der Geschwindigkeit, gerichteter werde.

Um mit der Erhöhung der Geschwindigkeit zu beginnen, so wurde sie in zwei Gruppen von Versuchen aufgedeckt, nämlich bei der Zentrotaxis und bei den Eisentieren im magnetischen Kraftfelde. Die Statocystentheorie vermag beide Erscheinungen zusammenfassend verständlich zu machen. Nach Lyon's ursprünglicher Fassung wirkt als Reiz der gerichtete Druck oder Zug von Einschlußkörpern auf das sie umgebende Plasma, die entweder leichter oder schwerer als das Plasma sind. Beim Schleudern werden nun die schweren Körper zentrifugen-achsenaußwärts, die leichten achsen einwärts getrieben; die schwereren drücken also auf das achsenfernste Plasma oder ziehen am achsennäheren; die leichteren umgekehrt ziehen am achsenfernen oder drücken auf das achsennächste Plasma. Unter allen Umständen aber muß der Druck oder Zug, der unter dem Einfluß allein der Erdschwere von den Einschlußkörpern ausgeht, beträchtlich geringer sein, als bei heftigem Schleudern. So liegt es nahe, die Erhöhung der Geschwindigkeit, die sich vorübergehend unmittelbar nach starkem Schleudern bei *Paramaecium* zeigt, auf die Verstärkung von Druck- oder Zugkräften zu beziehen, die auf das reizbare Plasma während des Schleuderns einwirkten.

Etwas anders ist es bei den Eisentieren im magnetischen Kraftfelde. Auch bei ihnen ist die Geschwindigkeit erhöht, und zwar nur eben so lange, als sie sich im Kraftfelde des Magneten befinden. Der Magnet kann nun offenbar nur auf die Eisenteile wirken. Diese lasten außerhalb des magnetischen Feldes auf dem Plasma nur mit ihrem eigenen Gewichte; befindet sich aber unter ihnen ein magnetischer Pol, so addiert sich zu ihrem Eigengewichte noch die magnetische Anziehung. Der Druck, den die Eisenteilchen auf das Plasma ausüben, ist also im magnetischen Felde größer als allein im Felde der Erdschwere, und die Erhöhung der Geschwindigkeit im Augenblick des Einschaltens des Magneten läßt sich auf diese Erhöhung des Druckes auf das Plasma zurückführen. Genau

so gut kann die Erregung natürlich wieder auch durch den Zug ausgelöst werden, den die Körper auf das Plasma ausüben, oder endlich sowohl durch Druck und Zug zugleich. Diese Frage wird sich nicht entscheiden lassen, und so spreche ich fortan, nur der Kürze halber, ausschließlich vom Drucke der Einschlußkörper auf das Plasma, ohne damit ablehnen zu wollen, daß nicht ebensogut auch die Zugkräfte, die von ihnen ausgehen, oder beide zugleich die Erregung des Organismus auslösen könnten. Dagegen ist es hier klar, daß nur die Eisenteilchen mit ihrem Druck die Geschwindigkeitserhöhung bewirken können, denn sie allein werden vom Magneten angezogen, sie allein erfahren sozusagen eine Gewichtszunahme, sobald der Magnet unter ihnen eingeschaltet wird. Während also bei der Zentrotaxis über die Schwere der Einschlußkörper, mittels deren Druck die Erdschwere perzipiert wird, sich nichts aussagen ließ, ist das in den Eisenversuchen möglich. Hier geht der Reiz nachweislich von Eisenteilchen aus, die im Plasma eingeschlossen sind, also von Einschlußkörpern des Protoplasmas, die schwerer als dieses sind.

Wie geeignet die Statocystentheorie ist, um die Geschwindigkeitserhöhung in zwei so verschiedenen Versuchsgruppen (Zentrotaxis und das Verhalten von Eisentieren im magnetischen Kraftfeld) einheitlich zu erklären, lehren ferner einige Einzelheiten der Versuchsergebnisse. Im Falle der Zentrotaxis dauerte die Geschwindigkeitserhöhung nur kurze Zeit an. So wurden in den Versuchen im April 8 cm regelmäßig mit vergrößerter Geschwindigkeit durchlaufen, 14 cm aber nicht mehr, sondern hier sank die Geschwindigkeit bereits auf den Normalwert herab. Bei den Eisentieren dagegen war die Geschwindigkeit so lange um einen gleichbleibenden Wert erhöht, als der Magnet einwirkte. Dem entspricht, daß der während des Schleuderns von den Einschlußkörpern ausgeübte große Druck im Augenblicke des Einstellens des Schleuderns alsbald aufhört. Während des Schleuderns sind die Tiere nur passiv festgehalten; erst sobald die Zentrifuge steht, gewinnen sie ihre Bewegungsfähigkeit wieder. Im gleichen Augenblick aber sinkt der erhöhte Druck der Einschlußkörper auf die Norm herab. Dieser ist also zur Zeit der Beantwortung des erhöhten Druckreizes gar nicht mehr erhöht, und die Geschwindigkeitserhöhung entspricht dem Abklingen einer starken vorhergegangenen Erregung des Plasmas, der neue Erregungen von dieser Größe nicht mehr folgen. So ist nichts anderes zu erwarten, als daß nach Erlöschen des starken Reizes auch die von ihm ausgelöste starke Erregung alsbald ge-

dämpft abklinge, was tatsächlich der Fall ist. Bei den Eisentieren dagegen zieht der Magnet die Eisenteilchen ununterbrochen an, solange die Beobachtung andauert; dem Dauerreize muß eine Dauererregung entsprechen, und tatsächlich bleibt die Geschwindigkeit dauernd so lange erhöht, als der Magnet eingeschaltet ist.

Ein zweiter Unterschied zwischen beiden Reaktionen liegt in dem Grade der Geschwindigkeitserhöhung. Die Geschwindigkeit geschleuderter Tiere ist im Mittel 2,07mal größer als die der nichtgeschleuderten Kontrolltiere (0,174 : 0,084 cm/Sek.). Bei den Eisentieren jedoch beträgt die Geschwindigkeit im magnetischen Felde nur das 1,49fache der Geschwindigkeit im Felde allein der Erdschwere (0,124 : 0,083 cm/Sek.). Zweifellos wird ganz entsprechend der Druck, den die Eisenteilchen auf das Plasma ausüben, durch das Schleudern bei hohen Umdrehungszahlen viel stärker erhöht, als durch die Anziehung des Magneten<sup>1)</sup>. Der größeren Druck-

<sup>1)</sup> Zahlenmäßig habe ich leider die Stärke der Anziehung der eisernen Einschlusskörper nicht bestimmen können, da die Feldstärke des Magneten nicht bekannt war. Immerhin lassen die Versuche eine Schätzung zu. Die Anziehung ist nicht groß genug, um nicht durch die Kraft der lebenden Flimmerzelle überwunden zu werden. Denn das Eisentier vermag sich aktiv vom Pole fortzubewegen und tut das stets im Verlaufe der Zeit, so oft man es auch unmittelbar an den Pol heranbringt. Man möchte so fast auf den Verdacht kommen, die Eisenteilchen verlören im Plasma ihre Fähigkeit, angezogen zu werden, vollkommen. Daß das Eisen, in Knopflösung suspendiert, der Anziehung unterliegt, läßt sich leicht zeigen. Füllte ich die Steigröhre von 7 cm Länge mit Knopflösung und suspendierten Eisenteilchen und brachte das Röhrchen unter dem verkehrt senkrechten Magneten in der gleichen Weise an wie in den Versuchen, so fuhren die Eisenteilchen nach Einschalten des elektrischen Stromes alsbald mit gleichförmiger Geschwindigkeit aufwärts gegen den Pol, wo sie freischwebend festgehalten wurden, um nach Ausschalten des Stromes wieder abzusinken. Im wagerecht neben dem liegenden Magneten angebrachten Rohre bewegten sie sich mit annähernd gleicher Geschwindigkeit vom polfernen Rohrende bis unmittelbar an den Pol heran. Und auch der letzte Einwand, die zwar in der Flüssigkeit noch anziehbaren Eisenteilchen hätten im Plasma doch ihre magnetischen Eigenschaften verloren, läßt sich widerlegen, indem man getötete Eisentiere in das wagerechte Röhrchen bringt. Ich hatte nur dafür zu sorgen, daß die bei 50 Grad abgetöteten, klebrigen Tiere nicht mit den Wänden des Rohres in Berührung kamen, was ich durch Drehen der Röhre um ihre Längsachse erreichte. Wurde dann der Magnet mit 2 Ampère Stromstärke in einem Augenblicke eingeschaltet, wo ein freischwebendes Tier gerade nicht weiter als  $1\frac{1}{2}$  cm vom polnahen Rohrende entfernt war, so sank es nicht gerade abwärts, sondern fiel in einer Parabel gegen den Pol hin. Das ganze Tier wurde also an seinem Eisen zum Pole hingezogen. Sicherlich wird es möglich sein, durch Verwendung von erheblich stärkeren Elektromagneten, als sie mir zur Verfügung standen, auch lebende Eisentiere zum Pole hinzuziehen, entgegen ihrem aktiven Bestreben, sich vom Pole zu entfernen. Kennte man dann die

erhöhung entspricht also die größere Erhöhung der Geschwindigkeit. So scheinen mir die Versuchsergebnisse in allen Einzelheiten der Annahme äußerst günstig, daß die unmittelbare Ursache der Geschwindigkeitserhöhung in einer Verstärkung des Druckes liegt, den Einschlußkörper von größerem spezifischen Gewichte als dem des Protoplasmas auf dieses ausüben.

Vielleicht erscheint es auf den ersten Blick unwahrscheinlich, wenn die Geschwindigkeitserhöhung auf die Stärke des Druckes von Einschlußkörpern bezogen wird, während doch die Erniedrigung der Geschwindigkeit nachweislich auf dem  $\text{CO}_2$ -Reichtum des Wassers beruhte. Hier handelt es sich jedoch um einen schwer pathologischen Vorgang; es tritt eine Lähmung auf, die Vergiftungserscheinungen sind nach längerem Bestehen nicht wieder gut zu machen, so daß das Tier abstirbt, auch wenn es in noch beweglichem Zustande in sauerstoffreiches Wasser zurückgebracht wird. Bei der Geschwindigkeitserhöhung aber liegt eine in hohem Maße aktive Reaktion des Körpers vor, deren Ablauf den Gesundheitszustand der Tiere, die sie zeigen, in keiner Weise beeinflußt. So würde, um eine grobe Analogie zu gebrauchen, auch niemand daran Anstoß nehmen, wenn beim Menschen als Ursache einer Herabsetzung der Bewegungsgeschwindigkeit nebeneinander materielle und psychische Faktoren genannt würden, wie etwa einerseits die Anwesenheit von Stickoxyd,

Feldstärke des Magneten, das leicht zu bestimmende Volumen der Eisenvakuolen und das spezifische Gewicht des *ferrum reductum*, so wäre es möglich, auf diesem Wege auch die lebendige Kraft der *Parameecien* zu berechnen. Denn in dem Augenblicke, wo das Tier bei seinem Bestreben, sich aktiv vom Pole zu entfernen, am Fleck passiv festgehalten wird, muß die berechenbare magnetische Kraft, die die gesamte Eisenmasse im Tierkörper zum Magneten hinzieht, der lebendigen Kraft der Zelle gleich sein. Leider war es mir aus den genannten Gründen nicht möglich, die Bestimmung auszuführen. Es ergäbe sich so die Möglichkeit, die von JENSEN auf anderem Wege gewonnene Zahl mittels einer neuen Methode nachzuprüfen.

Daß endlich die zentrifugale Ablenkung der Eisenteile weit größer ist als die durch die magnetische Anziehung, wird dem, der es nicht von vornherein als selbstverständlich betrachtet, dadurch bewiesen, daß beim Zentrifugieren nicht selten die Eisenteilchen aus dem *Parameecienkörper* auswärts herausgeschleudert werden. Die Kraft, die sie auswärts treibt, ist also groß genug, um die Adhäsionskräfte im *Parameecienkörper* zu überwinden und die *Pellicula* durchzureißen. Dagegen trat niemals der Fall ein, daß selbst bei unmittelbar an den Pol gebrachten Eisentieren die Eisenteilchen aus dem Plasma herausgezogen worden wären. Ja ich sah nicht einmal die Vakuolen sich im Körperinnern deutlich gegen den Pol hin verlagern.

andererseits das Auftreten von Angst. Zumindest wird niemand anzunehmen geneigt sein, im Chemismus der Knopröhre ändere sich etwas, wenn man abwechselnd den Elektromagneten aus- und einschalte. So ist es also nicht möglich, die Geschwindigkeitszunahme, ebenso wie ihre Abnahme, durch chemische Veränderungen im Medium erklären zu wollen.

Damit ist die Ursache des ersten, die geotaktische Reaktion beschleunigenden Faktors, nämlich der Geschwindigkeitserhöhung, bekannt. Eine irgendwie hervorgerufene Zunahme des Druckes, den schwere Körper auf das Plasma ausüben, wirkt als Reiz, die Reizbeantwortung besteht in einer Erhöhung der Geschwindigkeit, mit der sich das Tier fortbewegt. Wichtiger ist nun die Beantwortung der zweiten Frage: Warum sind die geotaktischen und zentrotaktischen Bewegungen gerichtet?

Um mit den zentrotaktischen Bewegungen zu beginnen, so ist das Vorhandensein von Kohlensäure in einer bestimmten Konzentration im Schleuderrohre Vorbedingung für das Zustandekommen der zentrotaktischen Bewegung, jedoch nicht ihre alleinige Ursache. Versetzt man nichtgeschleuderte Tiere in ein entsprechendes  $\text{CO}_2$ -Spannungsgefälle, so verlassen sie zwar die Zone der größten  $\text{CO}_2$ -Spannung und wandern gefälleabwärts, aber nicht mit der erhöhten Geschwindigkeit, die nach dem Schleudern zu beobachten war, und nicht so gut gerichtet. Die Geschwindigkeitserhöhung ist bereits als eine Nachwirkung des gesteigerten Druckes erklärt worden, den die schweren Einschlußkörper während des Schleuderns auf das Plasma ausübten. So bleibt noch die Verbesserung des Gerichtetseins bei der zentrotaktischen Bewegung zu erklären; und auch hierfür kann, nach dem oben Gesagten, nichts anderes in Frage kommen als irgendeine Begleiterscheinung des Schleuderns selbst. Die Richtung der zentrotaktischen Bewegung führt nun stets zur Zentrifugenachse hin, ganz unabhängig von der Richtung, die das Schleuderrohr nach dem Schleudern einnehmen mag. Die Tiere durchlaufen also den Weg, den sie beim Schleudern passiv in Richtung von der Zentrifugenachse weg durchmaßen, nach Aufhören des Schleuderns noch einmal in umgekehrter Richtung zur Zentrifugenachse hin, diesmal aber aktiv. Die Lage, die sie im Augenblick, wo das Schleudern aufhört, am äußeren Ende des Schleuderrohres einnehmen, kann nun jede beliebige sein. Wie meine Versuche (Kap. 1) zeigten, liegen in der Kapillare manche Tiere mit dem Vorderende, andere mit dem Hinterende nach außen; hier verbietet der enge Röhrendurchmesser Querstellung des Zell-

leibes. In einer weiten Röhre aber können die Tiere auch Querstellungen einnehmen, und daß sie es wirklich während des Schleuderns auch tun, lehrte die unmittelbare Beobachtung (vgl. S. 21). Im Augenblick, wo die Zentrifuge angehalten wird, liegen also die Tiere in allen beliebigen Richtungen durcheinander am Rohrende und doch sieht man sie unmittelbar darauf samt und sonders gerichtet und parallel einwärts schwimmen. Beim Anhalten des Rohres bildeten also die Längsachsen der einzelnen Tiere sehr verschiedene Winkel mit der Rohrlängsachse, nach dem Anhalten aber schwimmen alle Tiere parallel der Längsachse einwärts. Jedes Tier hat sich demnach um einen anderen Winkel gedreht, bevor es mit seiner gerichteten Bewegung begann. Fragt man nun, auf welchem Wege der die Richtung auslösende Reiz perzipiert werde, was also jedes Tier veranlaßt, um denjenigen Winkel zu drehen, den seine Längsachse beim Schleudern mit der Rohrlängsachse bildete, so stößt man wiederum auf nichts anderes allen Tieren Gemeinsames als eben die Richtung, in der die Einschlußkörper beim Schleudern den Körper durchsetzten. Jedes Tier schlägt nach dem Schleudern diejenige Richtung ein, die der Richtung entgegengesetzt ist, in der während des Schleuderns die schweren Einschlußkörper auf die äußerste Körperzone drückten. Lag z. B. während des Schleuderns ein Tier mit dem Vorderende nach außen, so findet man (vgl. S. 7, 15) die SCHEWIAKOFF-Kristalle beim fixierten Tiere im Vorderende, also am äußersten Körperende. Das nichtfixierte Tier aber dreht nach dem Schleudern auf eine nicht näher beobachtete Weise offenbar sein Vorderende nach innen und schwimmt dann geradeaus, d. h. entgegengesetzt der Richtung, in der während des Schleuderns die Einschlußkörper seinen Zelleib durchsetzten. Hat das Tier beim Schleudern die rechte Körperseite nach außen gewendet, so liegen die Einschlußkörper, wie die Beobachtung lehrt, in der rechten Körperhälfte, sie haben also den Körper von links nach rechts durchsetzt. Das Tier dreht wiederum auf nicht näher zu beobachtende Weise das Vorderende nach innen und schwimmt dann geradeaus in der Richtung von rechts nach links, d. h. wiederum entgegengesetzt der Richtung, in der die Einschlußkörper seinen Zelleib während des Schleuderns durchwandert haben. Dasselbe gilt entsprechend für jede beliebige Lage, die der Zellkörper während des Schleuderns eingenommen hat. Ich nehme also an, daß neben der Stärke des Druckes, den die Einschlußkörper auf das Plasma ausüben, auch die Richtung dieses Druckes perzipiert werde.

Von der Stärke des Druckes hängt die Geschwindigkeit der ausgelösten Bewegungen ab: Je größer der Druck, um so geschwinder die Bewegung. Die Richtung des Druckes aber bestimmt die Richtung der Bewegung: die Tiere wandern entgegengesetzt der Richtung, in der die Einschlußkörper ihr Plasma durchsetzten.

Genau die gleiche Deutung läßt sich nun auch bei den Eisenversuchen durchführen. Hier geht die Betrachtung am besten von den Versuchen im wagerechten Rohre aus. In ihm verbietet der geringe Querdurchmesser ausgiebige Bewegungen in senkrechter Richtung; die etwa vorhandene geotaktische Neigung kann also nicht zur wirksamen Erscheinung kommen. So läßt sich die Wirksamkeit der magnetischen Anziehung rein und ungestört beobachten. Die Tiere sammeln sich nun nach Einschalten des Magneten mittels scheinbar ungerichteter Bewegungen am polfernen Rohrende an, während sie nach Ausschalten des Magneten sich gleichmäßig über die ganze Rohrlänge verteilen. Wiederum erfolgt also die Orientierung der Tiere in einer Richtung, die der entgegengesetzt ist, in der die Einschlußkörper auf das Plasma drücken. Die Eisenteilchen werden zum Pole hingezogen, die Tiere bewegen sich vom Pole fort, also entgegen der Anziehungsrichtung des Magneten. Der Weg, den die Einschlußkörper im Zellkörper nehmen, ist dem entgegengerichtet, den das Tier einschlägt.

Genau entsprechend ist auch die einfache geotaktische Reaktion zu bewerten, und zwar bei normalen und bei Eisentieren in gleicher Weise. Die Einschlußkörper werden von der Schwerkraft abwärts gezogen und drücken abwärts auf das umgebende Protoplasma, die Tiere aber bewegen sich aufwärts, d. h. wiederum der Druckrichtung der Einschlußkörper auf das Plasma entgegen.

Endlich sind noch die beiden Fälle zu betrachten, in denen das Rohr mit den Eisentieren senkrecht über oder unter dem Magneten steht. Steht es über dem Magneten, so wirken die Anziehung des Magneten und die der Erdschwere in gleicher Richtung, nämlich abwärts, und verstärken einander. Auch hier bewegen sich die Tiere aufwärts, d. h. der Druckrichtung der schweren Einschlußkörper entgegen, und die negative Ansammlung erscheint demzufolge im magnetischen Kraftfelde früher als allein im Felde der Erdschwere, weil der Druck der Eisenteilchen hier nicht nur gleichgerichtet, sondern auch größer ist als allein im Erdschwerefeld; wobei es unentschieden bleiben mag, ob allein die erhöhte Geschwindigkeit den Ausschlag gibt, mit der die gleicherweise schlecht

gerichtete Zickzackbahn durchlaufen wird, oder ob vielleicht daneben die Bewegungen auch etwas besser gerichtet sein mögen. —

Steht andererseits das Rohr senkrecht unter dem Magneten, so zieht die Erdschwere die Eisenteile nach unten, die magnetische Kraft zieht sie nach oben, beide Kräfte wirken also gegeneinander. Wie der Versuch mit den Eisenteilchen in Knopflösung (vgl. S. 80, Anm.) lehrt, ist die magnetische Anziehungskraft größer als das Gewicht der Eisenteilchen; demnach drücken die Eisenteilchen hier nur aufwärts. So wäre also, wenn die Tiere stets der Druckrichtung entgegengesetzt schwimmen sollen, zu erwarten, daß sich jedesmal Ansammlungen am unteren, polfernen Rohrende bildeten. In den Versuchen war das nun manchmal, aber nicht immer der Fall; nur insofern entsprachen die Ergebnisse ausnahmslos der Erwartung, als das Zustandekommen einer polnahen Ansammlung am oberen Rohrende sich stets durch Einschalten des Magneten verhindern ließ, während sie am stromlosen Magneten von den gleichen Tieren gebildet wurde. Daß die Erdschwere dennoch einen erkennbaren Einfluß ausübt, indem sie zwar nicht immer, aber doch manchmal die Bildung einer polfernen positiven Ansammlung verhinderte, erkläre ich mir dadurch, daß außer den Eisenteilchen auch andere Einschlußkörper im Plasma niemals fehlten, auf die nur die Erdschwere, nicht aber der Magnet einwirkt. Auch diese Versuche sind demnach mit der gegebenen Erklärung wohl vereinbar.

In allen Fällen orientieren sich also die Tiere in einer Richtung, die der Druckrichtung schwerer Einschlußkörper auf das Zellplasma entgegengesetzt ist. Hieraus leitet sich der Schluß ab, die Ursache des Gerichtetseins der Bewegungen von *Paramecium* sei gegeben in der Richtung des Druckes schwerer Einschlußkörper auf das Zellplasma, und zwar seien Druckrichtung der Einschlußkörper und Bewegungsrichtung der Tiere einander entgegengesetzt. Der adäquate Reiz, der Aufwärtsbewegung auslöst, ist Druck der schweren Einschlußkörper abwärts, Abwärtsbewegung wird durch Aufwärtsdruck, Rechtsseitwärtsbewegung durch Druck nach links seitwärts ausgelöst usw.

Die letzte Frage ist die nach der Güte des Gerichtetseins. Warum unterbleibt im senkrechten, CO<sub>2</sub>-reichen Steigrohre wie auch in der soeben geschleuderten Röhre jede noch so geringe Abweichung von der Geraden, während andererseits die Bewegungen in fast allen anderen Fällen so durcheinandergehen, daß die unmittelbare Beobachtung keinerlei Gerichtetsein erkennen läßt, vielmehr nur der Enderfolg darüber belehrt, daß die Bewegung tatsächlich gerichtet



war, daß also die in einer bestimmten Richtung führenden Bewegungen irgendwie bevorzugt wurden? Offenbar wirken (vgl. S. 34—37) gleichzeitig mit dem Schwerereize noch andere Reize auf das Tier, die untereinander sehr verschiedene Richtung haben, und bei normaler  $\text{CO}_2$ -Spannung sämtlich stärker sind als der Schwerereiz. Wenn zufällig einmal alle diese ungerichteten Reize in einem und demselben Augenblick nicht auf das Tier einwirken, so kommt allein der einseitig gerichtete Schwerereiz, d. h. der einseitig abwärts gerichtete Druck der schweren Einschlußkörper, zur Geltung, der das Tier jedesmal in der ihm entgegengesetzten Richtung führt. Die anderen Reize lösen Bewegungen in allen beliebigen Richtungen aus, die sich in ihrem endgültigen Richtungsergebnis zumeist aufheben werden. So kommt das Tier trotz scheinbar ungerichteter Bewegung doch endgültig nur in der einen Richtung voran, der allein ein ständig gleichgerichteter Reiz entspricht, selbst wenn es der schwächste von allen anderen ist, nämlich aufwärts, entsprechend dem abwärts gerichteten Druck der schweren Einschlußkörper. Je mehr nun die  $\text{CO}_2$ -Spannung steigt, um so mehr verschiebt sich das Kräfteverhältnis zwischen den ungerichteten Reizen einerseits, andererseits dem gerichteten Schwerereize, zugunsten dieses. Bei einer gewissen, der Sättigung unter Normalbedingungen nahen Kohlensäurespannung endlich überwiegt der Schwerereiz alle anderen, und so wird die völlig gerichtete, ungestörte Aufwärtsbewegung ausgelöst. Dieselbe Rolle spielt die Kohlensäure auch bei der Zentrotaxis. Diese läßt sich nur dann beobachten, wenn genügend zahlreiche Tiere am Ende des Rohres zusammengeschleudert werden, um die Kohlensäurespannung auf einen genügend hohen Wert zu bringen. In allen Fällen also wirkt die Kohlensäure als Begleitreiz, indem sie das Plasma gewissermaßen zur Perzeption der gerichteten Druckreize empfindlicher macht, die von den schweren, im Felde der Erdschwere abwärts gezogenen Einschlußkörpern ausgehen; die Rolle der Kohlensäure ist der eines Sensibilisators zu vergleichen.

Eine höchst erwünschte Bestätigung der hier entwickelten Theorie würde darin liegen, daß Tiere, die keine Einschlußkörper im Plasma führen, auch keine Geotaxis zeigen. Es sind mir aber niemals einschlußfreie Tiere zu Gesicht gekommen, und ich glaube auch nicht, daß es jemals möglich sein wird, solche zu erhalten. Wildparamaecien enthalten stets Nahrungsvakuolen, oft außerdem noch SCHEWIAKOFF'sche Kristalle. Genau so verhielten sich die Tiere aus meinen bakteriengefütterten Zuchten in Knopflösung. Ich versuchte nun, durch andauerndes Hungernlassen die Tiere von ihren

Einschlußkörpern zu befreien. Vollkommen steriles Arbeiten ist hierzu ein selbstverständliches Erfordernis. Tatsächlich gelang es nach 5- bis 7-tägigem Aufenthalte in der nahrungsfreien sterilen Knopflösung, Tiere ohne Nahrungsvakuolen aufzufinden. Dafür wurde ihr Plasma meist grobvakuolig, und stets enthielt es SCHEWIAKOFF'sche Kristalle in großer Anzahl. Solange die Tiere nicht zu entkräftet waren, um ausgiebigere Bewegungen ausführen zu können, reagierten sie auch noch negativ geotaktisch, wenn nicht normalerweise, so doch im  $\text{CO}_2$ -Versuche. Bei noch länger andauerndem Hungern aber starben sie regelmäßig, noch bevor sie ihre Kristalle eingebüßt hatten. Den gelegentlichen Angaben früherer Untersucher, Hungertiere hätten nicht negativ geotaktisch reagiert, stehe ich zweifelnd gegenüber, da erstens genauere Angaben über die Gewinnung der Hungertiere, ihr Aussehen und ihre sonstige Reaktionsfähigkeit nicht mit der genügenden Genauigkeit, oder oft auch gar nicht gemacht wurden, und da es ferner, wie auf S. 61/62 ausgeführt wurde, recht schwer ist, allein auf Grund der Schnelligkeit, mit der die negativen Ansammlungen sich bilden, bei verschiedenen Paramaecienbeständen die Güte ihrer geotaktischen Reaktionen zu vergleichen.

Welche Einschlußkörper nun unter natürlichen Verhältnissen durch ihren gerichteten Druck als reizauslösende Fremdkörper, d. h. als Statolithen wirken, läßt sich nicht mit Sicherheit feststellen. Aus meinen Versuchen folgt nur, daß die Nahrungseinschlüsse dazu nicht erforderlich sind. Das will natürlich nicht sagen, daß sie nicht doch mitwirken, falls sie vorhanden sind. Wo sie fehlen, muß wohl bestimmt an die SCHEWIAKOFF'schen Kristalle gedacht werden, die tatsächlich erheblich schwerer als Protoplasma sind. Fehlen auch diese, so könnten noch die Kerne oder deren Zerfallsprodukte als Statolithen wirken, denn auch sie sind nachgewiesenermaßen schwerer als Plasma. Daß die Natur der Statolithen nicht spezifisch sein kann, sondern daß vermutlich jeder schwere Körper diese Aufgabe zu erfüllen vermag, lehren überdies die Eisenversuche. So hat es, meiner Meinung nach keinen rechten Sinn, bestimmten Einschlußkörpern die Aufgabe der Statolithen zu-, anderen sie abzusprechen; vielmehr dürften alle Einschlußkörper, sofern sie nur schwerer als Plasma sind, die Rolle der Statolithen zu spielen vermögen.

Die letzte Frage ist endlich die, mittels welches Mechanismus die negativ geotaktische Einstellung vom Einzeltiere bewirkt wird. Auf welchem Wege der Schwerereiz perzipiert wird, glaube ich gezeigt zu haben. Doch muß gefragt werden, in welcher

Weise sich die Erregung des Protoplasmas auf den Bewegungsapparat überträgt und damit zur gerichteten Bewegung führt. Hierüber lassen sich völlig bestimmte Aussagen zurzeit noch nicht machen. Ohne weiteres verständlich ist die Zunahme der Bewegungsgröße entsprechend der Zunahme des Druckes der Einschlußkörper: dem stärkeren Reize entspricht der größere Reizerfolg. Weit schwerer ist es, sich im einzelnen Vorstellungen darüber zu machen, wie die Perzeption der Richtung des Druckes dazu führt, daß sich der Organismus in der dem Drucke entgegengesetzten Richtung bewegt. Man wird hierbei niemals ohne die Annahme einer irgendwie gearteten lokalen Verschiedenheit des Plasmas hinsichtlich der perzipierenden Fähigkeiten auskommen können, und die Schwierigkeit liegt darin, daß die Annahme solcher lokaler Verschiedenheiten mit der Tatsache schwer zu vereinigen ist, daß das Plasma im Zellkörper nicht dauernd ruht, sondern vielmehr in dem als Cyklose bezeichneten Strome umhergeführt wird. Wie können sich lokale Verschiedenheiten in einem wirbelartig durcheinanderfließenden Medium erhalten? Es möchte wohl einen gangbaren Ausweg darstellen, wenn man den der Pellicula unmittelbar anliegenden festeren Plasmaschichten, die bei der Cyklose in Ruhe bleiben, die Reizempfindlichkeit zuschreibt. Auch auf diesem Wege ließe es sich vielleicht erklären, daß die Tiere nicht in jedem Augenblicke auf die stets gleich gerichteten Druckreize antworten, sondern bei scheinbar ungerichteter Bewegung nur in manchen Augenblicken. Auf S. 34—37 und 86 hatte ich die Hypothese aufgestellt, die scheinbar ungerichtete Bewegung komme zustande, indem gleichzeitig mit dem stets gleich gerichteten Schwereize auch andere von nicht übereinstimmender Richtung auf das Tier einwirkten, die zumeist stärker seien als der Schwereize. Die soeben ausgesprochene Hypothese von der Lokalisation der reizempfindlichen Substanz vermag die scheinbar ungerichtete Bewegung auch ohne Zuhilfenahme anderer, ungerichteter Reize zu erklären.

Wenn wirklich allein die der Pellicula innen unmittelbar anliegende, festere Plasmaschicht, die bei der Cyklose in Ruhe bleibt, imstande ist, die Druckreize zu perzipieren, die unaufhörlich von den schweren Einschlußkörpern ausgehen, so würde nur dann eine Perzeption der Druckreize erfolgen, wenn ein schwerer Einschlußkörper der Zellperipherie nahe kommt. Je weiter er nämlich von ihr entfernt ist, d. h. je weiter im Zellinneren er liegt, um so mehr unempfindliches Entoplasma schiebt sich zwischen ihn und die perzipierende Außenschicht. Das Entoplasma aber ist eine zäh-

flüssige, leicht bewegliche Masse, die nach Art eines Wasserkissens die Druckstöße der Einschlusskörper dämpfen dürfte. So wäre es wohl denkbar, daß es nur dann zur Perzeption des Druckreizes kommt, wenn sich Einschlusskörper im Verlaufe der cyklotischen Strömungen des Entoplasmas der Zellperipherie soweit nähern, daß jetzt die Entoplasmaschicht zwischen ihm und der reizempfindlichen subpelliculären Plasmaschicht nicht mehr dick genug ist, um den Druck abzdämpfen. Sowie sich der Einschlusskörper wieder etwas mehr zelleinwärts begibt, muß der Druckreiz alsbald aufhören. So wäre es denkbar, daß auch, wenn gleichzeitig mit dem Schwere-reize keine andersartigen Reize auf das Tier einwirken, dennoch eine scheinbar ungerichtete Bewegung ausgelöst würde, da eben infolge der veränderlichen Lage der Statolithen der Dauerreiz, den die Schwere darstellt, für die perzipierende Plasmazone in eine Reihe von mit Unterbrechungen einwirkenden Einzelreizen zerlegt würde. Daß der Schwere-reiz nun wirklich einzig und allein zur Zeit des Versuches auf die Tiere einwirke, ist sicher unrichtig; bestimmt sind neben ihm Strömungsreize, mechanische und chemische Reize wirksam; man möchte also mit einer Kombination der ersten und der zweiten Hypothese den Tatsachen vielleicht am nächsten kommen. Sicherlich sind sie jedenfalls gut miteinander vereinbar, und schließen sich gegenseitig keineswegs aus.

Ferner erlaubt die Annahme, daß allein die subpelliculäre Plasmazone reizempfindlich sei, sich auch ein Bild davon zu machen, auf welchem Wege die Kohlensäure das Plasma zur Perzeption der Druckreize geeigneter macht, die von den Einschlusskörpern ausgehen. Die Beobachtung lehrt, daß unter dem Einfluß der Kohlensäure das Plasma fester und brüchiger wird. Zerschneidet man mit dem feinen Skalpell ein unter dem Einfluß der Kohlensäure unbeweglich gewordenes *Paramecium*, so findet man sein Plasma viel weniger teigig zäh und dafür brüchig fester als das des nichtbehandelten Tieres. Damit wird aber das Entoplasma viel von seiner die Druckstöße der Einschlusskörper dämpfenden Wirkung verlieren. Wäre das Entoplasma genügend fest geworden, um alle Druckwirkungen der an beliebigen Körperstellen liegenden Einschlusskörper auf die Peripherie zu übertragen, so müßte eine ununterbrochene Perzeption des Dauerreizes der Schwere stattfinden, und ihr würde endlich die ununterbrochene Reizbeantwortung entsprechen, die in der streng aufwärts gerichteten Bewegung im senkrechten Kohlensäurerohre so klar zutage tritt.

Schreibt man nun beispielsweise den auf der inneren Peripherie

der Pellicula des Hinterendes aufliegenden Plasmapartien eine erhöhte Druckempfindlichkeit zu, so würde der reizlose Zustand dann gegeben sein, wenn der auf sie ausgeübte Druck ein Maximum ist. (Sollten nicht die Druckwirkungen, sondern vielmehr die Zugwirkungen die Erregung auslösen, so entspräche der reizlose Zustand dem Zugminimum der besonders zugempfindlichen Zone.) Die durch diesen maximalen Druckreiz ausgelöste Cilienbewegung wäre allseitig, d. h. rund um jeden Körperquerschnitt herum gleichartig und würde also zu einer gerade aufwärts gerichteten Bewegung führen, ohne daß seitliche Abweichungen statträden. Eine jede Entlastung des druckempfindlichen Hinterendes aber würde als Reiz wirken und die von JENNINGS so eingehend beschriebene Fluchtreaktion auslösen, die solange wiederholt würde, bis wieder der maximale Druck auf dem Hinterende lastet und somit der reizlose Zustand von neuem hergestellt wäre. — Wohl noch näherliegend wäre es, zufolge unseren sonstigen Kenntnissen über die örtliche Verteilung der Reizempfindlichkeit in der Protozoenzelle (z. B. *Euglena*, Lichtreize: *Paramecium*. Berührungsreize), umgekehrt den Innenschichten, die der Pellicula des Vorderendes anliegen, eine erhöhte Druckempfindlichkeit zuzuschreiben, und der reizlose Zustand würde dann gegeben sein, wenn der auf sie von Einschlußkörpern ausgeübte Druck gleich Null wäre. Ich sehe keinen Weg, um durch Versuche zwischen diesen Möglichkeiten zu entscheiden. Dennoch erschien es mir nicht überflüssig, das auf Grund der Versuchsergebnisse gewonnene Bild durch experimentell noch nicht begründete weitere Annahmen abzurunden, um dadurch die Vorstellbarkeit dessen darzutun, das ich auf Grund der Versuchsergebnisse als sicher erwiesen betrachten möchte.

### Zusammenfassung.

1. Von den vier Theorien zur Erklärung des negativ geotaktischen Verhaltens von *Paramecium* sind die Drucktheorie und die Widerstandstheorie durch ältere Autoren bereits endgültig widerlegt. Die mechanische Theorie hat neue Anhänger gefunden, die Statocystentheorie bedarf in ihren Einzelheiten näherer Ausführung.

2. Bei den von mir untersuchten Tieren (*Paramecium caudatum*) hängt die Massenverteilung wahrscheinlich von der Anordnung der

schweren Einschlußkörper im Plasma ab. Es ließ sich nicht bestätigen, daß stets eine und dieselbe Körperzone, bei allen Tieren in gleicher Weise, die schwerste sei. Sicherlich ist nicht das Hinterende bei allen Tieren am schwersten. Damit wird es unmöglich, die mechanische Theorie auf *Paramecium* anzuwenden.

3. Während die *Paramecien* sich im senkrechten Steigrohre allmählich zum oberen Rohrende hinziehen, sieht man ihre Bewegungen völlig ungerichtet durcheinander gehen; trotzdem kommen die Tiere allmählich aufwärts voran. Demnach muß irgendeine Bevorzugung der aufwärts führenden Bewegungsrichtungen stattfinden, auch wenn sie sich der unmittelbaren Beobachtung entzieht. In diesem Sinne nenne ich die zur negativen Ansammlung führende Bewegung „scheinbar ungerichtet“.

4. Erhöhte Sauerstoffkonzentration erhöht, erhöhte Kohlensäurespannung erniedrigt die Geschwindigkeit aller Bewegungen. Diese sind bei normaler  $\text{CO}_2$ -Spannung und normalem oder erhöhtem Sauerstoffgehalt der Versuchsflüssigkeit in Massenröhren scheinbar ungerichtet, in Röhren mit nur wenigen oder einem einzigen Tiere gänzlich ungerichtet (Fehlen der geotaktischen Reaktion). Bei stark erhöhter Kohlensäurespannung aber sind sie unübertrefflich gerichtet: alle Tiere schwimmen, im Massenrohre, sowie einzeln abgesondert, auf dem kürzesten Wege senkrecht und parallel aufwärts, ohne nur im geringsten seitlich abzuweichen. Sie schwimmen so lange aufwärts, als sie Raum vor sich haben, es sei denn, daß sie vorher absterben. Erniedrigte Sauerstoffspannung bei nicht erhöhter  $\text{CO}_2$ -Konzentration ist wirkungslos.

5. Die scheinbar ungerichtete Bewegung, die unter normalen Verhältnissen fast unmerklich zur Bildung negativer Ansammlungen führt, erklärt sich aus dem Verhältnis der Empfindlichkeiten einerseits für den gerichteten Schwerereiz, andererseits für die verschieden gerichteten anderen Reize, die gleichzeitig auf das Tier einwirken. Der Sinn dieses Verhältnisses ändert sich mit der Stärke des Begleitreizes, d. h. der Kohlensäurespannung. Bei normaler  $\text{CO}_2$ -Spannung ist der Schwerereiz der schwächste unter allen anderen Reizen; er wird nur beantwortet, wenn gerade im Augenblick keine anderen stärkeren Reize das Tier in andere Richtungen, als die senkrecht aufwärts führende, abdrängen. Diesem Zustande entspricht die scheinbar ungerichtete Bewegung. Je mehr die Kohlensäurespannung ansteigt, um so empfindlicher wird das Tier für den Schwerereiz, und um so unempfindlicher für die übrigen Reize. Bei einer Kohlensäurespannung, die dem Sättigungsgrade sehr nahe liegt,

überwiegt endlich der Schwerereiz alle anderen, so daß streng gerichtete Aufwärtsbewegung zustande kommt.

6. Im soeben geschleuderten Rohre schwimmen alle Tiere unmittelbar nach dem Anhalten gerichtet einwärts zur Zentrifugenachse hin (positive Zentrotaxis), unabhängig von der Lage des Rohres im Raume, und in weiten Grenzen unabhängig von der Stärke der vorher verwandten Zentrifugalkraft. Die gerichtete zentrotaktische Bewegung ist 2—3mal schneller als ungerichtete Bewegungen nichtgeschleuderter Tiere. Einzeltiere geben in einer Versuchsflüssigkeit von normalem Gasgehalte niemals, in CO<sub>2</sub>-reicher Flüssigkeit aber stets die zentrotaktische Reaktion. Die zentrotaktische Reaktion ist von sehr kurzer Dauer; durch das Dazwischentreten mechanischer Reize kann sie noch weiter abgekürzt werden. Wie bei der Geotaxis, so ist auch bei ihr die Kohlensäure der zum Zustandekommen der Reaktion unerläßliche Begleitreiz. Nach Ablauf der zentrotaktischen Reaktion erweist sich manchmal, aber nicht immer, die geotaktische Reaktion als etwas beschleunigt.

7. Tiere, die feinverteiltes Eisen in den Körper aufgenommen haben, bilden normalerweise die negative Ansammlung nicht schneller als eisenlose Tiere. Im Kraftfelde des Elektromagneten orientieren sie sich, wenn überhaupt, so stets nur in der Richtung der Kraftlinien, niemals senkrecht zu ihnen. Daher verwandte ich nur Röhren, die der Länge nach von nur parallelen Kraftlinien durchzogen wurden. — Im senkrechten Rohre bilden Eisentiere die negative Ansammlung im magnetischen Kraftfelde früher als allein im Felde der Erdschwere (in dieser Tatsache liegt, da sie unabhängig von der Verteilungsweise der Eisenvakuolen über den Tierkörper ist, ein zweites Beweisstück gegen die mechanische Theorie). Im wagerechten Rohre kam stets am polfernen Rohrende eine Ansammlung zustande, im verkehrt senkrechten unterblieb stets die Bildung einer polnahen negativen Ansammlung, einige Male bildeten sich polferne positive Ansammlungen. Isolierte Eisentiere bewegten sich auch im magnetischen Kraftfelde stets ungerichtet. Die Geschwindigkeit der Bewegung von Eisentieren im magnetischen Kraftfelde ist gegenüber der von Eisentieren am stromlosen Magneten, oder von eisenlosen Tieren am erregten Magneten, im Verhältnis von 3:2 erhöht, und zwar so lange, als der Magnet erregt ist.

8. Allein die Statocystentheorie vermag die Tatsachen erklärend zusammenzufassen. Die Ursache der Geschwindigkeitserhöhung ist stets eine Vergrößerung des Druckes, den Einschlußkörper von größerem spezifischem Gewichte als das Plasma auf dieses ausüben.

Die Ursache des Gerichtetseins der Bewegungen ist gegeben in der Richtung, in der die schweren Einschlußkörper auf das Plasma drücken. Die allgemeine Richtung der endgültigen Orientierung ist der Druckrichtung der schweren Einschlußkörper entgegengesetzt. Die Güte des Gerichtetseins aber hängt von der Kohlensäurespannung ab, d. h. von der Stärke des Begleitreizes, der das Plasma zur Perception der Druckreize gewissermaßen sensibilisiert.

9. Die gerichtete Einstellung kommt vermittels Fluchtreaktionen zustande, die das Tier, falls es nicht gerade auf andere Reize antwortet, so lange fortsetzt, bis der reizlose Zustand eingetreten ist. Es wird die Hypothese aufgestellt, eine bestimmte Körperzone, z. B. das subpelliculäre Plasma des Vorderendes, sei besonders druckempfindlich. Der reizlose Zustand wäre dann gegeben, wenn der Druck der schweren Einschlußkörper auf diese Zone gleich Null ist. Auf Grund dieser Hypothese kann scheinbar ungerichtete Bewegung auch ohne Zuhilfenahme fremder, ungerichteter Reize erklärt werden. Ebenso gibt sie die Möglichkeit, die sensibilisierende Wirkung der Kohlensäure auf einfachste mechanische Vorgänge zurückzuführen.

### Literaturverzeichnis.

- BAUNACKE, W.: Die statischen Sinnesorgane bei den Nepiden. Zool. Jahrb. f. Anat. Bd. 34, 1912 S. 179—342, Taf. 10—13.
- BIERENS DE HAAN, J. A.: Phototaktische Bewegungen von Tieren bei doppelter Reizquelle. Versuche an Littorinen und Daphnien. Biol. Centralbl. Bd. 41 1921 S. 395—413.
- DAVENPORT, CH. B.: Experimental morphology. N. Y. The Macmillan Co. Pt. 1 S. 114—125, 1897.
- EWALD, W. E.: Versuche zur Analyse der Licht- und Farbenreaktionen eines Wirbellosen (*Daphnia pulex*). Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. der Sinnesorgane Abt. 2 Bd. 48, 1914.
- FOX, H. M.: An investigation into the cause of the spontaneous aggregations of flagellates and into the reactions of flagellates to dissolved oxygen, Teil 1 u. 2. Journ. of gen. physiol. Bd. 3, 1921 S. 483—511.
- FRANZ, V.: Die phototaktischen Erscheinungen im Tierreiche und ihre Rolle im Freileben der Tiere. Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool. Bd. 33 1914 S. 259—286.
- HARPER, E. H.: The geotropism of *Paramecium*. Journ. of morph. Bd. 22, 1911 S. 993—1000.
- : Magnetic control of the movements of *Paramecia* which have ingested iron. (Vorl. Mitt.) Science (N. S.) Bd. 35, 1912 S. 939—940.
- : Magnetic control of geotropism in *Paramecium*. Journ. of animal behavior Bd. 2, 1912 S. 181—189.



- JENNINGS, H. S.: The behavior of Paramecium. Journ. of compar. neurol. and psychol. Bd. 14, 1904 S. 441—510.
- : The behavior of lower organisms 1906, übersetzt von MANGOLD 1914: Die niederen Organismen, ihre Reizphysiologie und Psychologie. Leipzig (Teubner) S. 113 ff.
- JENSEN, P.: Über den Geotropismus niederer Organismen. PFLÜGER's Archiv f. d. ges. Physiol. Bd. 53, 1893 S. 428—480.
- : Die absolute Kraft einer Flimmerzelle. PFLÜGER's Arch. Bd. 54, 1893 S. 537—551.
- KANDA SAKYO: On the geotropism of Paramecium and Spirostomum. Biol. bull. of the marine biological laboratory Woods Hole, Mass. Bd. 26. 1914 S. 1—24.
- : Further studies on the geotropism of Paramecium caudatum. Ebenda Bd. 34, 1918 S. 108—120.
- KREIDL, A.: Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinthes. II. Versuche an Krebsen. Sitz.-Ber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Bd. 102 Abt. 3 1893 S. 149—174.
- LOEB, J.: Über die Erregung von positivem Heliotropismus durch Säure, insbesondere durch Kohlensäure, und von negativem Heliotropismus durch ultraviolette Strahlen. PFLÜGER's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 115, 1906 S. 564—581.
- LYON, E. P.: On JENSEN's theory of geotropism in Paramecium. Amer. Journ. of Physiol. Bd. 13, 1904 S. 15—16.
- : On the theory of geotropism in Paramecium. Ebenda Bd. 14, 1905 S. 421—432.
- : Note on the geotropism of Paramecium. Biol. bull. of the marine biological laboratory Woods Hole, Mass. Bd. 34, 1918 S. 120.
- MASSART, J.: Recherches sur les organismes inférieurs. La sensibilité à la gravitation. Bull. de l'Acad. royale des sciences de Belg. Bd. 22, 1891 S. 158—167.
- McCLENDON, J. F.: Protozoan studies. Journ. of exper. zool. Bd. 6, 1909 S. 265—284, 2 Tafeln.
- PLATT, J. B.: On the specific gravity of Spirostomum, Paramecium, and the tadpole in relation to the problem of geotaxis. American naturalist Bd. 33, 1899 S. 31—38.
- SCHEWIAKOFF, W.: Über die Natur der sog. Excretkörner der Infusorien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 57, 1894 S. 32.
- VERWORN, M.: Psychophysiologische Protistenstudien. Jena (G. Fischer) 1889, 219 S., S. 121—123.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

(Aus dem Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten, Hamburg.  
Direktor: Ober-Med.-Rat Prof. Dr. NOCHT.)

## **Intracelluläre Symbionten bei blutsaugenden Milben und Egel.**

Von  
**Eduard Reichenow.**

(Hierzu 8 Textfiguren.)

Das Vorkommen niederer pflanzlicher Organismen als intracelluläre Symbionten bei Tieren ist eine Erscheinung, deren Untersuchung sich in den letzten Jahren zu einem umfangreichen Forschungsgebiet entwickelt hat. Davon legt das kürzlich erschienene Werk BUCHNER'S (1921 a) Zeugnis ab. Wir ersen daraus, wie außerordentlich häufig derartige Beziehungen sind, deren Hauptformen uns in der Algensymbiose bei Protozoen, Schwämmen, Coelenteraten und Würmern, in der Symbiose niederer Pilze bei Insekten und in der Symbiose von Leuchtbakterien bei verschiedenen Tiergruppen entgegnetreten. Bei der Lechtsymbiose leuchtet die biologische Bedeutung der Einrichtung ohne weiteres ein; bei der Algensymbiose können wir es wohl als erwiesen betrachten, daß die Bedeutung auf ernährungsphysiologischem Gebiete liegt; das gleiche ist auch für die Insektensymbionten höchst wahrscheinlich, obwohl noch wenig Beweismaterial hierfür zutage gefördert worden ist.

Am besten nachgewiesen ist die Rolle der Symbionten bei der Verdauung für einige blutsaugende Dipteren durch eine Arbeit ROUBAUD'S (1919). Er untersuchte die Frage eingehend bei Glossinen, bei denen die Symbionten zuerst von ROBERT KOCH entdeckt und

bereits von STUHLMANN (1907) näher beschrieben worden waren. ROUBAUD wies das Vorkommen einer solchen Symbiose dann noch bei einigen systematisch fernstehenden, aber durch ihre Ernährung und Entwicklung (Pupiparität) biologisch übereinstimmenden Dipterenarten nach, nämlich bei *Melophagus orinus*, wo es schon vorher von SIKORA (1918) erwähnt worden war, bei *Lipoptena cervi* und bei *Hippobosca equina*. Weitere Befunde bei blutsaugenden Insekten sind die Nachweise bei verschiedenen Pediculidenarten durch SIKORA (1919) und BUCHNER (1920) und bei der Bettwanze durch BUCHNER (1921 b). Zweifellos von gleicher Bedeutung sind die schon 1904 von SCHAUDINN beschriebenen, in besonderen Aussackungen des Ösophagus bei *Culex pipiens* vorkommenden Hefepilze, obgleich diese nicht intracellulär liegen; aber alle den anderen Symbionten wesentlichen Eigentümlichkeiten kommen ihnen zu: daß sie stets vorhanden und in besonderen, nur diesem Zwecke dienenden Organteilen gelegen sind und daß sie durch die Eier auf die Nachkommenschaft übertragen werden. Schließlich gehören offenbar die teils extra-, teils intracellulär gelegenen sog. Rickettsien der Pediculiden, von denen eine Art als Erreger des Flecktyphus betrachtet wird, und die mit ihnen morphologisch übereinstimmenden Gebilde einiger anderer Arthropoden hierher. Wir kommen auf diese Gebilde noch besonders zurück. Bei meinen Untersuchungen über die Blutparasiten der Eidechsen habe ich intracelluläre Symbionten bei der blutsaugenden Milbe *Liponyssus saurarum*, einer Gamaside, festgestellt, und ich habe diesen Befund bereits (1920, 1921 a) kurz erwähnt. Kürzlich konnte ich an einer zweiten Art derselben Gattung, dem an Mäusen schmarotzenden *Liponyssus musculi*, dessen Bestimmung ich Herrn Dr. OUDEMANS verdanke, den gleichen Befund erheben. Bei der Beschäftigung mit diesem Gegenstand entsann ich mich, daß ich Ähnliches schon früher (1910) bei dem vom Blute der Sumpfschildkröte lebenden Rüsselegel *Placobdella catenigera* gesehen hatte, und eine Durchsicht meiner alten Präparate bestätigte, daß auch dieser Egel intracelluläre Symbionten besitzt. Damit treten zwei neue Tierklassen, die Arachnoideen und die Hirudineen in den Kreis der Symbiontenträger ein.

Wie wir sehen werden, sind es ganz analoge Einrichtungen, wie bei den Insekten, die bei Milben und Egel eine erbliche Symbiose mit pflanzlichen Organismen gewährleisten, und dieser Befund bei Tieren ganz verschiedener Klassen, die nur das Gemeinsame haben, daß sie Blutsauger sind, ist sicher geeignet, uns dem Verständnis dieser Zusammenhänge näherzubringen. Daneben kommt

aber noch ein zweiter Gesichtspunkt in Betracht, von dem aus die Symbionten gerade der blutsaugenden Tiere unsere Aufmerksamkeit beanspruchen. Angesichts der weiten Verbreitung dieser Einrichtung erhebt sich die Frage, ob die Pilze nicht bei der Nahrungsaufnahme des Blutsaugers in den Körper des Wirbeltieres gelangen und dort eine pathogene Wirkung entfalten können. Ich werde zunächst meine Beobachtungen mitteilen und dann auf diese Punkte eingehen.

Bei den symbiontenführenden Insekten ist es eine allgemeine Erscheinung, daß besondere Zellgruppen vorhanden sind, deren einzige Aufgabe darin besteht, den symbiontischen Pilzen als Wohnsitz zu dienen und die als Mycetome bezeichnet werden. Die Lage im Körper ist bei den einzelnen Insektengruppen sehr verschieden. Auch bei der Milbe *Liponyssus saurorum* begegnen wir solchen Mycetomen. Damit uns hier die Zusammenhänge verständlich werden, müssen wir kurze Bemerkungen über einige anatomische Verhältnisse vorausschicken (vgl. REICHENOW, 1918, 1920, 1921 a).

Der Darmkanal beginnt mit einem muskulösen Pharynx (Fig. 1, *ph*) und durchbohrt dann das Gehirn als enger Ösophagus (*oe*), der in den Mitteldarm (*md*) mündet. Der Mitteldarm ist, wie das allgemein

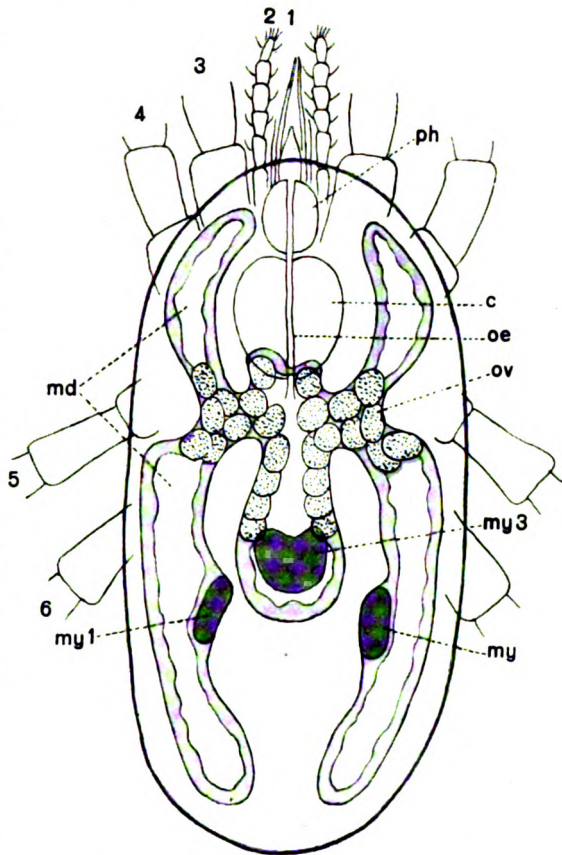


Fig. 1. Junges Weibchen von *Liponyssus saurorum*. Vergr. 140. 1 Cheliceren, 2 Pedipalpen, 3—6 erstes bis viertes Beinpaar; *ph* Pharynx, *c* Gehirn, *oe* Ösophagus, *ov* Ovar, *md* Mitteldarm, *my* 1—3 die drei Mycetome.

anatomische Verhältnisse vorausschicken (vgl. REICHENOW, 1918, 1920, 1921 a).

bei den Arachnoideen 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. Der zentrale Abschnitt des Mittelteiles zieht sich trichterförmig nach der Ventralseite hinunter, wo er nach hinten in den Enddarm übergeht, der in eine mit der Afteröffnung versehene Rectalblase mündet. Enddarm und Rectalblase sind in der Figur nicht dargestellt.

Histologisch besteht der Mitteldarm aus einer Schicht von Epithelzellen, die einer strukturlosen Membran aufsitzen, und einer Muscularis. Diese letztere bildet keine zusammenhängende Schicht, sondern die einzelnen Muskelfasern verlaufen in erheblichen Abständen voneinander, umgeben also gitterförmig den Darm. Sehr wichtig für die uns hier beschäftigenden Fragen ist der Umstand, daß die im Mitteldarme vor sich gehende Verdauung des Reptilienblutes rein intracellulär erfolgt. Die Blutflüssigkeit wird unverändert resorbiert; die Blutkörperchen werden von den Epithelzellen mittels Pseudopodien aufgenommen und werden im Innern der Zellen verdaut. Als unverdauliche Reste speichern sich große braune Pigmentkörner in den tätigen Epithelzellen auf (vgl. Fig. 4). Sind die Zellen ganz mit diesen Körnern erfüllt, dann sind sie verbraucht, werden in das Darmlumen abgestoßen und später aus dem Darmlumen entleert. Zum Ersatz dienen kleinere, noch nicht an der Phagocytose beteiligt gewesene Epithelzellen, die heranwachsen und sich in die Lücken schieben. Eine Zellvermehrung findet bei der erwachsenen Milbe nicht mehr statt, so daß die Zahl der Darmepithelzellen immer kleiner wird.

Die Muscularis des Mitteldarmes umschließt nicht nur die Epithelschicht, sondern auch die Mycetome und merkwürdigerweise auch die paarigen Ovarien, so daß diese Organe geradezu wie Teile des Darmes erscheinen. Die Eier sind ursprünglich wohl unterhalb der Epithelzellen gelegen, 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. Wie Fig. 1 zeigt, bedecken die Ovarien (*ov*) 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.

Die Mycetome sind in der Dreizahl vorhanden. Zwei von ihnen liegen symmetrisch in der Wandung des linken und rechten hinteren Blindsackes (*my 1* und *my 2*). Zwischen dem mittleren und den seitlichen hinteren Blindsäcken erstrecken sich mehrere dorso-ventral verlaufende Muskelstränge. Hinter dem letzten von diesen haben die seitlichen Blindsäcke Raum, sich etwas auszubuchten; und in der auf diese Weise entstehenden Verbreiterung des Organs liegen die beiden Mycetome. Das dritte Mycetom (*my 3*) liegt in der ventralen Wand des mittleren hinteren Blindsackes; es übertrifft die anderen beiden an Umfang. Welche Bedeutung dieser Lagerung der drei Mycetome, die bei beiden Geschlechtern die gleiche ist, bei der weiblichen Milbe zukommt, wird uns klar werden, wenn wir auf die erbliche Übertragung der Symbionten zu sprechen kommen.

Bei jungen Milben, die noch kein Blut gesogen haben, zeigt sich, daß die Mycetome zwischen die Muscularis und das Darmepithel eingelagert sind. Vielfach ist auch noch nach der ersten Blutaufnahme, die im Nymphenstadium erfolgt und an die sich dann die Verwandlung in die geschlechtsreife Milbe schließt, das Mycetom von flach ausgebreiteten Epithelzellen überdeckt, wie wir dies in der Figur bei den beiden seitlichen Blindsäcken sehen. Doch kann auch schon jetzt der Verbrauch von Epithelzellen bei der Verdauung dazu geführt haben, daß die Zellen des Mycetoms — ebenso wie die Ovarien — das Darmlumen unmittelbar begrenzen. Bei älteren Milben treffen wir diesen Zustand regelmäßig an.

Wenn wir bezüglich der Lage der Mycetome die Verhältnisse bei den symbiontenträgenden Insekten zum Vergleich heranziehen, so finden wir bei den Blutsaugern unter diesen fast durchweg enge Beziehungen zum Mitteldarm. Bei der Bettwanze liegt nach einer kurzen Angabe BUCHNER'S (1921 a) ein symbiontenführendes Organ im Abdomen dicht unter dem Darm<sup>1)</sup>. Es entspräche also etwa dem mittleren der drei Mycetome von *Liponyssus*. Ähnlich verhält es sich bei dem Mycetom der meisten Pediculiden, das unter dem Namen „Magenscheibe“ schon lange bekannt war, dessen wahre Natur aber erst durch SIKORA (1919) und BUCHNER (1920, 1921 a) erkannt wurde. Nur bei den Arten der Gattung *Haematopinus* (mit

<sup>1)</sup> Nach einer neueren Veröffentlichung BUCHNER'S (1921 b) ist dieses Organ, dessen Hauptbedeutung in der Resorption überschüssiger Spermatozoen besteht und das daher nur dem Weibchen zukommt, nicht das eigentliche Mycetom. Vielmehr findet sich je ein Mycetom zu beiden Seiten des Darmes in der Nachbarschaft der Geschlechtsorgane. (Anmerkung bei der Drucksicht.)

Ausnahme von *H. piliferus* des Hundes) findet sich kein zusammenhängendes Mycetom, sondern einzelne pilzführende Zellen, die über den ganzen Mitteldarm verstreut sind und die tief zwischen die gewöhnlichen Epithelzellen eingelagert sind, so daß manchmal nur eine schmale Brücke sie vom Darmlumen trennt. Bei den Glossinen sind besonders große zu Gruppen vereinigte Epithelzellen die Symbiontenträger, hier ist also gar keine Scheidung vom Darmlumen vorhanden. Diese Gruppen sind in größerer Zahl über den Mitteldarm verteilt.

Ziehen wir noch die sog. Rickettsien heran, die aus verschiedenen noch zu erörternden Gründen eine Sonderstellung einnehmen, so finden wir diese im Mitteldarm entweder in Epithelzellen oder frei an der Darmwand. Ersteres ist bei dem vermutlichen Flecktyphuserreger *R. prowazeki* (ROCHA-LIMA 1916), letzteres bei der für den Menschen offenbar harmlosen *R. pediculi* der Fall (SIKORA 1920). Die bei der Schaflausfliege vorkommende *R. melophagi* sitzt im Mitteldarm meist frei, seltener intracellulär (NÖLLER 1917 a, b, JUNGSMANN 1918). Dagegen lebt eine von SIKORA (1918) in Katzenflöhen entdeckte Art, *R. ctenocephali*, in der Leibeshöhle.

Bezüglich der Symbiose bei den nichtblutsaugenden Insekten schließen sich an die besprochenen Verhältnisse am engsten die bei der Ameisengattung *Camponotus* an (vgl. BUCHNER 1921 a). Hier ist ein Teil der Darmepithelzellen Symbiontenträger; diese werden aber von den größeren symbiontensfreien Zellen überdeckt, so daß sie nicht unmittelbar an das Darmlumen grenzen. Es wird sich bei der Besprechung der erblichen Übertragung der *Liponyssus*-Symbionten zeigen, daß wir auch hier die Mycetomzellen sehr wahrscheinlich von Darmepithelzellen herzuleiten haben.

Wenn wir die Histologie der *Liponyssus*-Mycetome betrachten, so finden wir diese aus einer geringen Zahl großer Zellen (Fig. 2) zusammengesetzt (vgl. auch Fig. 4), die ein-



Fig. 2.

kernig sind und deren Protoplasma mit den Symbionten in regelloser Lagerung angefüllt ist. Was die Symbionten selbst anbetrifft, so ist es eine Eigentümlichkeit der Milbensymbiose, daß die gleiche Wirtsart von einer großen Zahl morphologisch deutlich unterschiedener Pilzarten be-

Fig. 2.

Einzelne Mycetomzelle von *Liponyssus saurorum*.  
Vergr. 1800.

wohnt wird. Nicht selten finden wir zwei Symbiontenarten in der gleichen Milbe; ein solcher Befund ist auch bei Insekten mehrfach erhoben worden (BUCHNER 1922). Was aber bei Insekten bisher nicht beobachtet worden ist, ist die Tatsache, daß bei verschiedenen Individuen der gleichen Art ganz verschiedene Symbionten gefunden werden können. Daß es sich hierbei nicht etwa um verschiedene Formzustände des gleichen Pilzes handeln kann, beweist der Umstand, daß die Nachkommenschaft einer Milbe immer die gleichen Symbionten besitzt wie das Muttertier und daß man die Arten im Ei ebenso gut unterscheiden kann, wie in der erwachsenen Milbe.

Bei den von mir in Spanien, in der Umgebung von Madrid, gesammelten Milben, habe ich weitaus am häufigsten eine Symbiontenart angetroffen, die der aus dem Fettgewebe von *Periplaneta* bekannten, als *Bacillus cuenoti* beschriebenen Art außerordentlich ähnelt (Fig. 2 u. 3 a—f). Es sind dies gewöhnlich schwach gebogene ziemlich plumpe Stäbchen mit abgerundeten Enden von 2,5—7  $\mu$  Länge und etwa 1  $\mu$  Breite, die bei stärkster Vergrößerung einen feinwabigen Bau, gelegentlich auch eine etwas größere Vakuole (a, b) erkennen lassen. Polare Anschwellungen, wie sie bei *B. cuenoti* beschrieben worden sind, kommen nicht vor; Bilder von Querteilungen sind gelegentlich zu beobachten (f).

In der Mehrzahl der Fälle war diese Symbiontenform allein vorhanden; bei einigen Milben fand sich aber mit ihr vergesellschaftet ein schlanker typischer Bazillus, bei dem gleichfalls Querteilungsbilder zur Beobachtung kamen (Fig. 3 g, h). Stets lagen in diesen Fällen beide Symbiontenarten getrennt in verschiedenen Zellen, und zwar waren sie beide in allen drei Mycetomen vorhanden. Unter den Insekten begegnet uns eine Symbiose mit zwei Pilzarten bei den Cicaden; bei den Psylliden scheinen sogar drei Arten vorzukommen.

Eine dritte Symbiontenform, die ich nur bei wenigen Milben gefunden habe, ähnelt der erstbeschriebenen, indem die Individuen von gleichmäßiger Breite und an den Enden abgerundet sind (Fig. 3 i—l). Sie ist etwas breiter (etwa 1,5  $\mu$ ), der Hauptunterschied besteht aber darin, daß die Individuen von sehr verschiedener Länge und z. T. fadenartig sind. Während bei der ersten Form die größten Individuen etwa doppelt so lang sind wie die kleinsten, finden wir bei dieser Längen von 7—40  $\mu$ . Die kleinsten sind also von der anderen Art kaum zu unterscheiden, die größten können aber etwa die sechsfache Länge erreichen. Am Körperbau dieser Form erkennt man auch nichts weiter, als einen feinwabigen Bau.

Die vierte Symbiontenform schließlich, die ich etwas häufiger



als die vorige angetroffen habe, weicht in ihrem Aussehen besonders stark ab. Sie besteht aus dünnen — etwa  $\frac{1}{2} \mu$  breiten — sehr langen Fäden, die im gefärbten Präparat (DELAFIELD'S Hämatoxylin) aus abwechselnden helleren und dunkleren Streifen zusammengesetzt erscheinen, ähnlich wie eine quergestreifte Muskelfaser (Fig. 3 m, n). Eine ganz ähnliche Streifung beschreibt BUCHNER bei den stäbchenförmigen Symbionten der Blattlaus *Phylloxera quercus*. Über die größte Länge dieser fädigen Symbionten kann ich keine genauen Angaben machen. In den Mycetomzellen bilden sie ein wirres Knäuel,

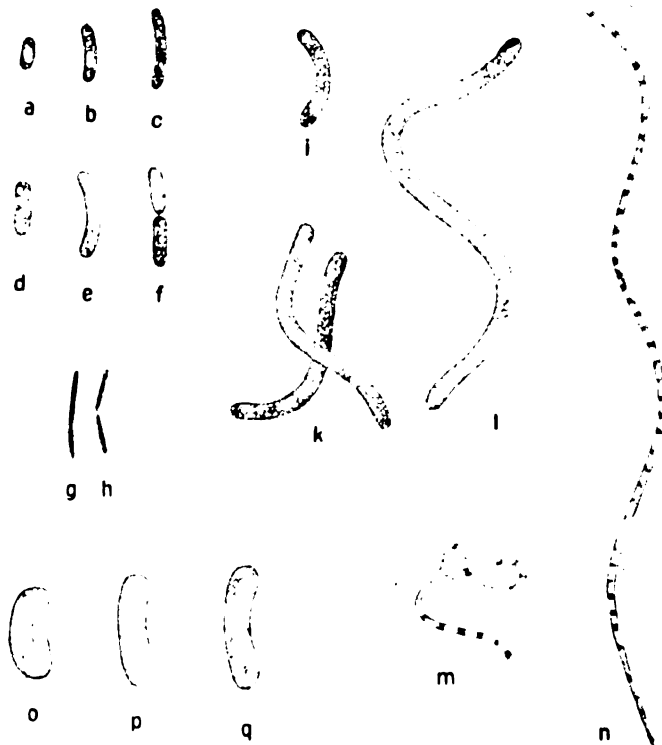


Fig. 3. a—f, g—h, i—l, m—n vier Symbiontenarten von *Liponyssus saurarium*; o—q Symbionten von *Liponyssus muscoli*. Vergr. 1800.

so daß man den einzelnen Faden nur ein Stück weit verfolgen kann. In Zupfpräparaten, in denen Mycetomzellen zerrissen sind, bleiben auch die Symbionten wegen ihrer großen Länge nie ganz vollständig; das längste Stück, das ich gefunden habe und das in Fig. 3 n, abgebildet ist, mißt  $57 \mu$ .

Das Vorkommen von wenigstens vier deutlich unterschiedenen

Symbiontenarten bei der gleichen Milbenart in der Umgegend von Madrid veranlaßte mich, meine alten Präparate von der gleichen Milbe, die ich früher in Rovigno in Istrien angefertigt hatte, in dieser Hinsicht zu prüfen. Tatsächlich fand ich auch hier zwei verschiedene Symbionten, die mit keiner der bisher beschriebenen Arten übereinstimmen. Am häufigsten waren Symbionten von spindelförmiger Gestalt mit etwas abgestumpften Enden (Fig. 5 d), die 6—10  $\mu$  lang waren und eine größte Breite von etwa 1,5  $\mu$  hatten. Bei einigen Milben waren statt dieser fädige Gebilde (Fig. 5 e) vorhanden, die am meisten den in Fig. 3 i—l dargestellten Symbionten ähnelten. Wie diese waren sie von gleichmäßiger Breite und an den Enden abgerundet, und sie entsprachen diesen auch ungefähr in ihrer sehr wechselnden Länge. Sie unterschieden sich von ihnen durch ihre wesentlich schlankere Gestalt; bei einer Breite von nur  $\frac{1}{2}$   $\mu$  bildeten sie gewissermaßen eine Übergangsform zu den oben beschriebenen langen dünnen Fäden (Fig. 3 m, n).

Die Symbionten der Insekten werden teils für Bakterien, teils für Saccharomyceten gehalten. Die ganze Frage der systematischen Stellung ist noch wenig geklärt, und die Untersucher haben daher auch meist darauf verzichtet, den verschiedenen Symbionten systematische Namen zu geben. Ich sehe bezüglich der oben beschriebenen Formen gleichfalls hiervon ab. Welche Bedeutung dem Auftreten zahlreicher Symbiontenarten bei ein und demselben Wirt vielleicht zukommen mag, muß dahingestellt bleiben. *L. saurarum* saugt das Blut sehr verschiedener Eidechsenarten, auch die Aufnahme von Schlangenblut habe ich beobachtet. Es lohnt sich vielleicht zu untersuchen, ob zwischen der Anpassung an eine Wirtstierart und dem Vorhandensein einer bestimmten Symbiontenart Beziehungen bestehen.

Wir wollen nun zur Erörterung der Frage übergehen, auf welche Art und Weise die Übertragung der Symbionten auf die Nachkommenschaft der Milbe erfolgt. Die Lage der Ovarien (Fig. 1) habe ich bereits beschrieben. Aus diesen treten in Zeitabständen von mehreren Stunden die Eier einzeln heraus, um dann zunächst frei in der Leibeshöhle zu liegen. Hier wachsen sie stark heran, teils durch Aufnahme gelöster Nahrung, teils durch Verschmelzen mit mehreren Dotterzellen, die in dem am Eingang des Uterus mündenden paarigen Dotterstock entstehen; hier erfolgt auch die Befruchtung durch ein aus dem *Receptaculum seminis* heraustretendes Spermatozoon. Hat das Ei seine endgültige Größe erreicht, dann tritt es in den Uterus über, wo die Embryonalentwicklung beginnt und eine Schale ge-

bildet wird, ehe die Ablage erfolgt. Der Platz in der Leibeshöhle wird durch ein neues aus dem Ovar hervortretendes Ei eingenommen. In der Leibeshöhle nun liegt das Ei unterhalb des mittleren hinteren Darmblindsackes und zwischen den beiden seitlichen hinteren Blindsäcken. Es berührt diese drei Blindsäcke unmittelbar und zwar genau an den Stellen, an denen die drei Mycetome liegen. Die Symbionten können also auf die denkbar einfachste Weise geradeswegs aus ihren Wohnzellen in das noch hüllenlose Ei übertreten.

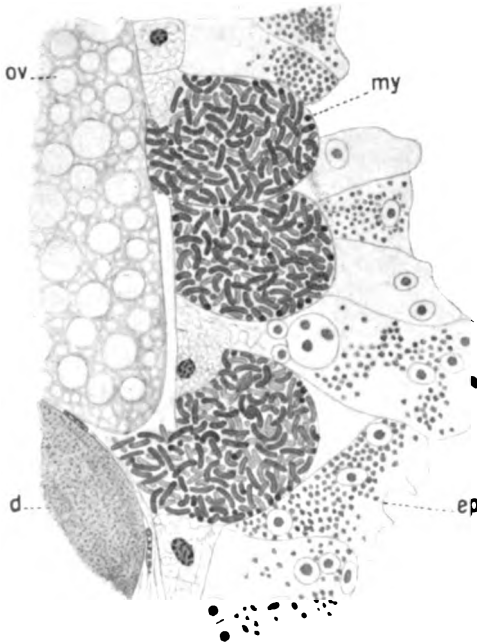


Fig. 4. Teil eines Schnittes durch *L. saurorum*, den Übertritt der Symbionten aus dem Mycetom in das Ei zeigend. Vergr. 500. ov Eizelle, d Dotterzelle, my Mycetomzellen, ep Darmepithelzellen mit Pigmentkörnern und phagocytisierten Eidechsenblutkörperchen.

Der Übergang der Symbionten auf die Nachkommenschaft verwirklicht sind. Auf sie einzugehen, würde viel zu weit führen; sie sind von BUCHNER (1921, p. 316) übersichtlich zusammengestellt. Unter den zahlreichen Fällen findet sich aber kein einziger, bei dem der Vorgang in so einfacher Weise verläuft, wie bei der Milbe *Liponyssus saurorum*.

Im Ei und im Embryo der Milbe finden wir die Symbionten

Daß dies tatsächlich der Fall ist, zeigen uns solche Bilder, wie der in Fig. 4 dargestellte Schnitt. Hier sehen wir aus zweien der drei getroffenen Mycetomzellen einen Teil der Symbionten in die Leibeshöhle vorgequollen und der Eioberfläche aufsitzend. Eindringen ist noch keiner; auch besitze ich kein Präparat, daß den Augenblick des eben erfolgten Eindringens zeigt. Wenn das Ei im Uterus liegt, dann sind die Pilze bereits tief im Innern im Dotter verstreut. Die Einwanderung kann also nach der Lage der Mycetome an drei verschiedenen Stellen erfolgen.

Bei den Insekten begegnen wir einer erstaunlichen Fülle von Möglichkeiten, die bei der Über-

regellos in der Dottermasse verstreut, und zwar liegen sie ausnahmslos im Innern von Dotterschollen (Fig. 5). Naturgemäß ist nur ein ganz kleiner Bruchteil der Dotterschollen mit ihnen behaftet, fast stets sind in einer Scholle aber mehrere, oft zahlreiche Symbionten vereinigt. Dies ist besonders in vorgerückten Entwicklungsstadien

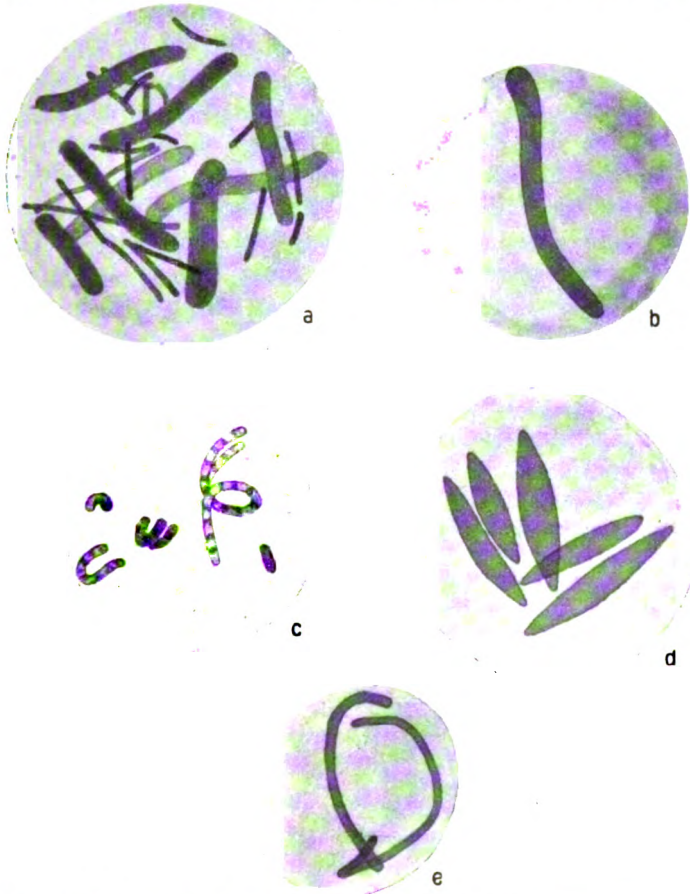


Fig. 5. Einzelne Dotterschollen aus Eiern von *L. saurorum*, verschiedene Symbiontenarten beherbergend. Vergr. 2500.

der Milbe der Fall, woraus sich ergibt, daß während der Embryonalentwicklung der Milbe eine Vermehrung der Symbionten erfolgt. Die Pilze sind auch im frischen Präparat leicht nachzuweisen, sie heben sich als farblose Gebilde von der gelben Dottermasse ab. In mit DELAFIELD'S Hämatoxylin gefärbten Präparaten nehmen sie allein den Farbstoff an, während der Dotter ungefärbt bleibt (Fig. 5).

Wie die Bilder der Fig. 5 zeigen, begegnen uns die Symbionten in den Dotterschollen des Embryo wesentlich in der gleichen Gestalt wie in den Mycetomen der Muttermilbe. Kamen in den Mycetomen zwei Symbiontenarten nebeneinander vor, so finden wir auch beide im Embryo wieder, und zwar innerhalb der gleichen Dotterscholle vereint. In Fig. 5 a enthält die Scholle die beiden in Fig. 3 a—f u. g—h dargestellten Arten, in Fig. 5 b die in Fig. 3 i—l dargestellte Art. Fig. 5 c zeigt uns das Aussehen der langen fadenförmigen Symbionten (Fig. 3 m—n) im Dotter des Embryos; und dies ist die einzige Art, bei der wir eine wesentliche morphologische Verschiedenheit finden. An die Form in den Mycetomen der Muttermilbe erinnert eigentlich nur noch die quere Streifung des Körpers; sonst sind die einzelnen Stücke zum Teil sehr kurz und alle an den Enden breit abgestumpft. Es macht den Eindruck, als wenn die langen Fäden bei der Übertragung auf das Ei in zahlreiche kurze Stücke zerfallen, die dann später wieder auswachsen. Die in Fig. 5 d u. e von den Dotterschollen beherbergten beiden Symbiontenarten aus Rovigno stimmen wieder völlig mit den Individuen in den Mycetomen überein; ich habe mich daher auf die Beifügung je einer Abbildung aus den Milbeneiern beschränkt.

Die Milbe verläßt das Ei als sechsbeinige Larve, bei der der Darm noch nicht organisiert ist, sondern noch eine einheitliche Dottermasse darstellt; auch hier finden wir die Symbionten noch wie auf den Embryonalstadien in den Schollen. Die Larve kann natürlich noch keine Nahrung aufnehmen; sie verwandelt sich bereits nach einem bis zwei Tagen durch Häutung in eine achtbeinige Nymphe. Erst jetzt bildet sich das Darmepithel aus den dotterreichen Zellen, worauf die letzten Dotterreste schnell verbraucht werden. Gleichzeitig mit dem Darmepithel werden auch die Mycetome angelegt. Da deren Zellen also offenkundig aus dem gleichen Material stammen, haben wir wohl ein Recht, sie als ursprüngliche Epithelzellen zu betrachten, die basal verlagert und von den übrigen überwachsen sind.

Wie die Symbionten in die Mycetome gelangen, habe ich aus meinem Material von Schnittpräparaten dieser Entwicklungsstadien nicht ersehen können. Solange der Darm noch von Dotter erfüllt ist, liegen die Symbionten noch ganz regellos verstreut in den Dotterschollen; sobald aber Darmepithel und Mycetome angelegt sind und der Dotter aufgebraucht ist, findet man sie nur noch in den Mycetomen und hier bereits in großer Zahl. Nicht unbedingt notwendig ist die Annahme, daß sie alle dort hinwandern. Es könnte

sich auch so verhalten, daß nur die Symbionten in denjenigen Dotterteilen, die zu den Mycetomzellen werden, erhalten bleiben und sich dann schnell vermehren, während die gewöhnlichen Epithelzellen die Pilze verdauen.

Wie ich schon eingangs kurz erwähnte, habe ich bei einer zweiten Art derselben Gattung, *L. musculi*, gleichfalls Symbionten gefunden. Diese Milbenart, die in den Zuchten weißer Mäuse des Instituts für Schiffs- und Tropenkrankheiten auftrat, stimmt, soweit ich aus meinen Schnittpräparaten ersehe, anatomisch völlig mit der vorigen Art überein. Um so merkwürdiger ist es, daß der Sitz der Symbionten ein vollkommen abweichender ist. Bei *L. musculi* haben wir nicht drei Mycetome, sondern nur ein einziges, dafür bedeutend größeres, und dieses befindet sich weitab von der Stelle, wo das reifende Ei in der Leibeshöhle liegt. Wir finden es dorsal vom Darm und zwar ziemlich weit vorn, nämlich dem vorderen mittleren Blindsack und dem Mittelteil aufgelagert, so daß es auch den der Körpermitte genäherten Teil der beiden Ovarien überdeckt (vgl. Fig. 1).

Aus dem in Fig. 6 dargestellten Mikrophotogramm eines Schnittes mitten durch das Mycetom ist ersichtlich, daß dies in entsprechender Weise aus einer geringen Anzahl großer Zellen zusammengesetzt ist, wie ich es bei *L. saurorum* beschrieben habe. Durch die Lagerung der Symbionten und einige helle Streifen sind die Zellgrenzen

einigermaßen deutlich, und wir können etwa elf Zellen zählen, die auf dem Schnitte getroffen sind. Die Gesamtzahl der Zellen des Mycetoms mag etwa 30 betragen. Das Präparat zeigt übrigens, was auf dem Mikrophotogramm nicht zum Ausdruck kommt, daß ein starker sich verzweigender Tracheenast in das Organ eindringt, wie das auch bei den Mycetomen der Insekten vielfach beobachtet worden ist.

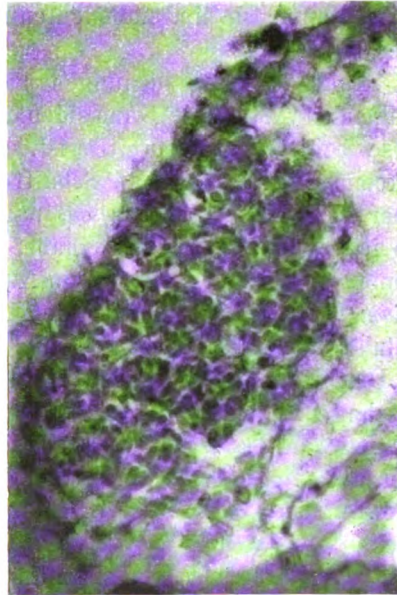


Fig. 6. Mikrophotogramm eines Schnittes durch das Mycetom von *Liponyssus musculi*. Vergr. 600.

Es ist klar, daß die Übertragung auf die Eier in diesem Falle in ganz anderer Weise als bei *L. saurarum* erfolgen muß; offenbar dringen die Symbionten bereits in die Eierstockeier ein. Mit Hilfe des vorhandenen Materials kann ich diese Frage noch nicht entscheiden; da die Milben aus den Mäusezuchten plötzlich wieder verschwanden, kann ich die Untersuchungen vorläufig nicht fortsetzen. In den zur Ablage reifen Eiern finden wir die Pilze ganz wie bei *L. saurarum* in den Dotterschollen wieder.

Die Symbionten von *L. musculi* (Fig. 30—q) ähneln am meisten denjenigen, die ich bei *L. saurarum* in Spanien am häufigsten gefunden habe (Fig. 3a—f). Wie diese sind sie etwas gebogene plumpe Stäbchen mit abgerundeten Enden, an deren Körperbau man nichts weiter als eine feinwabige Struktur erkennt. Sie erscheinen aber viel plumper; sie sind unbedeutend länger (6—10  $\mu$ ), aber bedeutend breiter (2—3  $\mu$ ).

Künftige Untersuchungen an anderen der zahlreichen blut-saugenden Arten der Gamasiden müssen zeigen, die weit die Symbiose bei diesen verbreitet ist. Allgemein scheint sie nicht vorzukommen. Ich habe an Schnittpräparaten einiger Individuen von einer Art der dem *Liponyssus* nahestehenden Gattung *Dermanyssus*, die ich an Tauben gefunden habe, keine Mycetome feststellen können. NÖLLER (1920) gibt an, daß er in Ausstrichpräparaten von *Dermanyssus avium* Rickettsia-artige Gebilde gefunden hat, die anscheinend intracellulär lagen. Bei dem von mir untersuchten *Dermanyssus* habe ich im Darne nur eines von vier Individuen kleine coccenartige Gebilde gesehen die in großen Massen teils frei, teils intracellulär lagen und die man als Rickettsia ansprechen könnte; regelmäßig scheinen sie hier also nicht vorzukommen. Erwähnt sei noch, daß nach Angabe STUHLMANN'S (1907) ROBERT KOCH im Darm und in den Ovarien von Zecken der Gattung *Rhipicephalus* schon früher Symbionten beobachtet hat. Es wären also vor allem auch die Zecken nach dieser Richtung zu untersuchen.

Die Tatsache, daß bei zwei nahe verwandten Arten die Mycetome eine ganz verschiedene Lage besitzen, ist gewiß merkwürdig, sie erscheint uns aber minder erstaunlich, wenn wir der großen Mannigfaltigkeit gedenken, die die Lage der Mycetome bei den Insekten beherrscht. Unter den Läusen gibt uns die Gattung *Haematopinus* ein Beispiel, daß sich solche Verschiedenheit auch bei nahestehenden Arten finden kann. Während wir bei verschiedenen *Haematopinus*-arten einzelne Mycetocyten finden, die über den ganzen Mitteldarm verstreut sind und sich zwischen die Epithelzellen eindringen,

besitzt die Art *H. piliferus* des Hundes ein zusammenhängendes Mycetom, das sich unterhalb des Mitteldarmes erstreckt.

Unter den verschiedenen Lageverhältnissen der Symbionten bei den Insekten findet sich auch der Sitz in besonderen blindsackartigen Ausstülpungen des vorderen Darmteiles. Wir haben schon die allerdings extracellulären Symbionten der Culiciden erwähnt, die in drei Aussackungen des Ösophagus liegen, ferner finden sich bei gewissen Käfern, den Anobiinen, am Anfang des Mitteldarms eine größere Anzahl Blindsäcke, in denen intracelluläre Hefepilze liegen. Diese Tatsachen brachten mir ein eigentümliches Organ wieder in Erinnerung, das ich bei einer früheren Untersuchung (1910) über *Haemogregarina stepanowi*, den Blutparasiten der Sumpfschildkröte, in dem wirbellosen Wirt des Parasiten, dem Rüsselegel *Placobdella catenigera*, angetroffen hatte. Es handelt sich um ein Paar schlauchförmiger, nach dem Ende zu verdickter Blindsäcke des Ösophagus (Fig. 7 *oed*), die KOWALEVSKY (1901), dem wir eine eingehende Untersuchung dieses Egels ver-

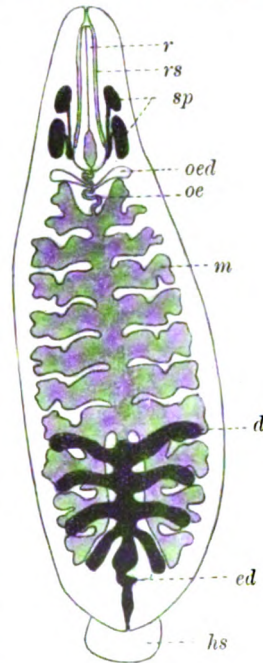


Fig. 7.

Fig. 7. Verdauungssystem des Rüsselegels *Placobdella catenigera*. r Rüssel, rs Rüsselscheide, sp Speicheldrüsen, oed Ösophagusdrüsen (Mycetome), oe Ösophagus, m Magendarm, d resorbierender Darm, ed Enddarm, hs hinterer Saugnapf.

danken, als „Ösophagusdrüsen“ bezeichnet hat. Von den in den unteren erweiterten Teil des Rüssels mündenden Speicheldrüsen (*sp*) unterscheiden sich diese Gebilde nicht nur durch ihre Lage, sondern vor allem durch ihr ganz abweichendes Aussehen. Über die „Ösophagusdrüsen“ habe ich in der erwähnten Arbeit folgendes angegeben:

„Bei ganz jungen, noch von Dotter lebenden Egeln stellen die Anlagen dieser Drüsen sich als zwei cylindrische Ausstülpungen des Ösophagus dar. Ihre Zellen zeigen noch genau die gleiche Größe und das gleiche Aussehen wie die der Ösophaguswandung. Schon bei dem reifen Egel, noch vor dem ersten Blutsaugen, hat sich aber der drüsige Charakter dieser Gebilde entwickelt. Eine Anzahl der Epithelzellen ist stark herangewachsen; die zwischen ihnen gelegenen Zellen sind dadurch ganz flach zusammengedrückt worden und stellen



so gewissermaßen Scheidewände zwischen den großen Drüsenzellen dar. Im Innern der herangewachsenen Zellen bilden sich eigentümliche fädige Gebilde aus, die in so großer Menge auftreten, daß sie das ganze Protoplasma der Zelle zusammensetzen scheinen. Diese feinen Fäden sind nur mit den stärksten Vergrößerungen zu erkennen. Sie sind von sehr mannigfaltiger Länge und färben sich mit Hämatoxylin nur sehr schwach, da sie keine chromatischen Elemente enthalten. Man findet sie auch häufig in Hohlraum der Drüse, wo sie mehr oder weniger gestreckt, gewunden oder spirallig aufgerollt erscheinen. Die physiologische Bedeutung dieser Bildungen

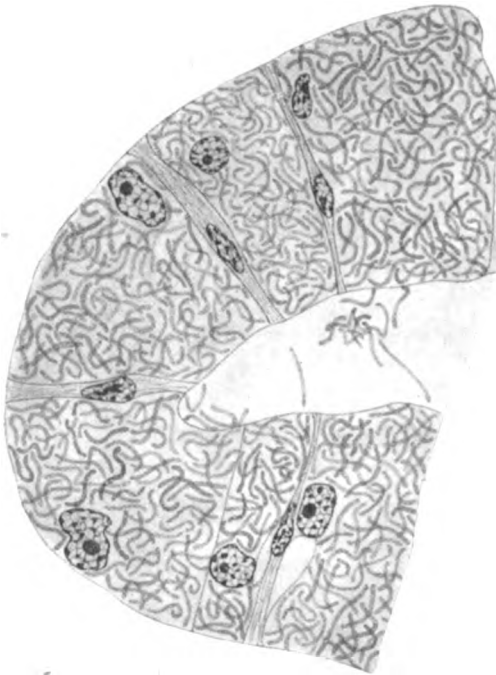


Fig. 8. Schnitt durch einen Teil des Mycetoms von *Placobdella catenigera*. Vergr. 1050.

ist nicht klar. Wenn man Egel kurz nach dem Blutsaugen untersucht, so findet man in dem Anfangsteile des Magendarmes diese Fäden in großen Mengen. In den hinteren Teile des Magens habe ich sie nicht beobachten können. Der Inhalt der Ösophagusdrüse wird also augenscheinlich nach beendeter Nahrungsaufnahme in den Magen hinein entleert. Diese Fäden, über deren Eigenschaft als Zellprodukte gar kein Zweifel herrschen kann, hat SIEGEL merkwürdigerweise für die Sporozoitien der Hämogregarine gehalten. Da er sie auch bei den

jüngsten von ihm untersuchten Egel bereits vorfand, so schloß er daraus auf eine Erbllichkeit der Infektion.“

Die in den obigen Ausführungen gegebene histologische Beschreibung, zu der ich nichts hinzuzufügen habe, veranschaulicht die Fig. 8, die einen Schnitt durch das Ende des Blindsackes darstellt. Wenn ich früher so nachdrücklich dafür eingetreten bin, daß die fädigen Gebilde Zellprodukte sein müßten, so kommt das daher, weil

ich damals nur Protozoen im Auge hatte und nicht an pflanzliche Symbionten dachte, von deren weiter Verbreitung damals ja noch nichts bekannt war. Als ich jetzt die Schnittpräparate von den Egel wieder vornahm, zeigte sich auf den ersten Blick, daß die sog. Ösophagusdrüsen nichts anderes als Mycetome sind. Übrigens ist SIEGEL (1903) der erste, der die Fäden in den Blindsäcken gesehen hat; KOWALEVSKY gibt an, daß die Zellen der Ösophagusdrüsen teils ein körniges, teils ein ganz klares Protoplasma besitzen. SIEGEL hat auch zuerst diese Gebilde für selbständige Organismen, wenngleich für Protozoen, gehalten, und dadurch, daß er sie bereits in Egel, die noch keine Nahrung aufgenommen hatten, vorfand, hat er den Beweis für die erbliche Übertragung erbracht.

In welcher Weise diese Symbionten auf die Nachkommenschaft übertragen werden, kann ich nach meinen Präparaten nicht entscheiden. Wie schon bemerkt, habe ich die Fäden in den ersten Anlagen der Mycetome bei den noch dotterhaltigen Jungen nicht bemerkt. Vielleicht sind sie zunächst so spärlich, daß sie bei ihrer schwachen Färbbarkeit leicht übersehen werden. Es ist aber auch möglich, daß sie erst später in die ausgebildeten Mycetome eindringen.

Was die Beimengung der Fäden zu dem Nahrungsbrei betrifft, so habe ich bei der neuerlichen Durchsicht der Präparate, besonders bei Egel mit stark vorgeschrittener Verdauung, die Symbionten auch in den hinteren Teilen des Magens gefunden. Sie liegen teils einzeln teils zu knäuelartigen Haufen vereinigt; in ihrer Umgebung sehen wir die Blutkörperchen der Schildkröte zu einem homogenen Brei aufgelöst, während an anderen Stellen noch wohl erhaltene Blutkörperchen vorhanden sind. In diesem Falle kommt also die Bedeutung der Symbionten für die Verdauung sehr deutlich zum Ausdruck. Sie beruht auf einer vorbereitenden Tätigkeit, die in der Auflösung der geformten Teile der Nahrung besteht. Da wir in dem resorbierenden Darm (Fig. 6 d) keine geformten Elemente antreffen, so treten offenbar nur die durch die Symbionten homogenisierten Mengen des Schildkrötenblutes aus dem Magen in den Darm über.

Soweit ich aus den Angaben von KOWALEVSKY entnehmen kann, finden wir solche Ösophagusblindsäcke wie bei *Placobdella catenigera* auch bei anderen Wirbeltierblut saugenden Rüsselegeln, z. B. bei *Hemiclepsis marginata*, die sich von Fisch- und Batrachierblut, und bei *Protoclepsis tessellata*, die sich von Wasservogelblut ernährt. Da-

gegen scheinen sie den von den Körpersäften Wirbelloser lebenden *Glossosiphonia*-Arten völlig zu fehlen<sup>1)</sup>.

Die weite Verbreitung der Symbionten bei Blutsaugern, die zum Teil einander systematisch gar nicht nahestehen und die ganz verschiedenen Klassen angehören können, weist darauf hin, das zwischen der Symbiose und der besonderen Ernährungsweise der betreffenden Tiere irgendeine Beziehung vorhanden sein muß. Von den Hefepilzen in den Ösophagusblindsäcken von *Culex pipiens* hat SCHAUDINN nachgewiesen, daß sie beim Stich des Insekts in die Wunde geraten und hier die Veranlassung zu der Quaddelbildung und damit der gesteigerten Blutzufuhr sind. Das hat BUCHNER zu der Vermutung Anlaß gegeben, daß den Symbionten der Blutsauger ganz allgemein die Rolle zukomme, Encyme zu erzeugen, die in die Stichwunde geraten und hier eine lokale Hyperämie hervorrufen. Eine solche Rolle erscheint mir in den meisten der uns bekannten Fälle nach der Lage der Symbionten höchst unwahrscheinlich, ganz ausgeschlossen ist sie bei der Milbe *Liponyssus saurorum*. Ist es schon bei den blutsaugenden Fliegen, bei Läusen und Wanzen schwer vorstellbar, daß Stoffe, die zunächst nur in den Mitteldarm ausgeschieden werden, von dort nach vorn bis in die Wunde gelangen, so sprechen die Befunde bei der Milbe durchaus dagegen, daß hier irgendwelche Stoffe von der Darmwand aus in das Darmlumen abgesondert werden; denn das Eidechsenblut bleibt im Darm völlig unverändert bis zum letzten Blutkörperchen, das von den Pseudopodien der Epithelzellen erfaßt und diesen einverleibt wird.

Dagegen steht es in verschiedenen Fällen außer Zweifel, daß die Symbionten eine Rolle bei der Verdauung spielen. Bei dem Egel *P. catenigera* habe ich diesen Zusammenhang schon eben geschildert. Bei den Glossinen hat bereits STUHLMANN festgestellt, daß die in gewissen Darmepithelzellen vorkommenden Pilze auch stets in großen Massen dem Darminhalt beigemischt sind, und ROUBAUD hat beobachtet, daß die Verdauung des Blutes erst an derjenigen Darmstelle beginnt, wo sich die Symbionten befinden. Ihre Rolle ist also hier offenkundig die gleiche wie bei dem Egel. Auch von den Symbionten bei *Culex* hat übrigens SCHAUDINN festgestellt, daß sie beim Blutsaugen in großer Zahl in den Magen gelangen und

<sup>1)</sup> Was die Kieferegel betrifft, so habe ich mich inzwischen bei dem medizinischen Blutegel, *Hirudo medicinalis*, gleichfalls von dem Vorhandensein symbiontischer Pilze überzeugen können. Die hier bestehenden Verhältnisse, die von denen bei den Rüsselegeln ganz abweichend sind, werde ich in einer späteren Arbeit behandeln. (Anmerkung bei der Drucksicht.)

daß sie sich dort, anfangs noch hefeartig, dann mycelbildend, vermehren und dann eine winzige Fruchtform hervorbringen, die man auch in den Eiern wiederfindet; sie müssen also, da sie sich im Magen ernähren, an der Zersetzung des aufgenommenen Blutes beteiligt sein. Das ist kein Einwand gegen die Rolle dieser Pilze bei der Quaddelbildung, die durch sehr gründliche Experimente SCHAUDINN'S erwiesen ist; in diesem einen Falle können eben die Symbionten ihren Wirten einen doppelten Nutzen bringen.

Weniger klar ist der Zusammenhang mit der Ernährung in den anderen Fällen, in denen die symbiontenführenden Zellen das Darm-lumen nicht unmittelbar berühren, sondern durch das Darmepithel von jenem getrennt sind. Am leichtesten verständlich sind die Verhältnisse noch bei *Liponyssus*, wo ja sowohl die geformten wie die flüssigen Bestandteile des als Nahrung aufgenommenen Blutes unverändert von der Darmwand aufgenommen werden. An der verdauenden Tätigkeit sind auch die Mycetome beteiligt, wie man an deren Zellen bei alten Weibchen von *L. saurorum* nachweisen kann. Diese Zellen enthalten dann nämlich dasselbe Pigment, das in den Epithelzellen als unverdaulicher Rest des Hämoglobins entsteht (vgl. S. 98), und zwar umhüllt dies in sehr bezeichnender Weise als ein brauner Mantel jedes einzelne Individuum der Symbionten, was deutlich für deren Beteiligung am Verdauungsvorgang spricht.

Die intracelluläre Verdauung ist zweifellos im Tierreich viel weiter verbreitet, als man allgemein annimmt; auch wo man keine Aufnahme geformter Nahrungsteile durch das Epithel beobachtet, wird vielfach der flüssige Darminhalt in noch wenig verdaulichem Zustande resorbiert. Die subepitheliale Lage der Symbionten bei Läusen und Wanzen (und bei zahlreichen nicht blutsaugenden Insekten) ist also kein Hinderungsgrund, daß diesen Stoffe zugeführt werden, die sie durch ihre Stoffwechselforgänge verändern. Daneben kommt noch die Möglichkeit in Betracht, daß von den Pilzen erzeugte Fermente durch das Darmepithel in das Darmlumen übertreten.

Weshalb dürfen nun gerade die Blutsauger der Symbionten so häufig zu ihrer Verdauung? Von ROUBAUD wurde festgestellt, daß, während die Glossinen Symbiontenträger sind, die ihnen nahe verwandten Stomoxiden, die gleichfalls Blut saugen, keine Symbionten besitzen. Diese unterscheiden sich aber dadurch, daß sie nicht ausschließlich von Blut leben, sondern daneben auch die Aufnahme von Wasser benötigen. Dagegen sind systematisch ferner stehende Fliegen, wie *Melophagus ovinus*, *Lipoptena cervi* und *Hippobosca equina*,

die alle Symbiontenträger sind, auch reine Blutsauger. ROUBAUD vermutet nun, daß nur die Mitwirkung der Symbionten bei der Verdauung den Insekten ermöglicht, aus dem Blute allein die nötige Flüssigkeitsmenge zu gewinnen und daß das Vorhandensein der Pilze daher die Vorbedingung für den Verzicht auf die Aufnahme andersartiger Flüssigkeiten sei.

Ich glaube nun nicht, daß das Flüssigkeitsbedürfnis der springende Punkt ist, vielmehr scheint mir eine andere Hypothese die Fragen der Insektensymbiose in einem weiteren Umfange zu erklären. Offenbar bedürfen die Insekten ganz allgemein, ebenso wie die Wirbeltiere, der Mitwirkung niederer Pilze bei ihrer Verdauung, und das gleiche ist wohl auch bei anderen Wirbellosen der Fall. Bei denjenigen Arten, deren Nährstoff an sich steril ist, wie es bei dem Wirbeltierblut der Fall ist, sind aber die Aussichten gering, daß gleichzeitig mit der Nahrung auch für deren Verdauung geeignete Mikroorganismen in den Darm gelangen; es kommt hier ja höchstens eine Verunreinigung durch etwa an der Einstichstelle haftende Bakterien in Frage. Deshalb ist es also eine Vorbedingung für die ausschließliche Anpassung an eine solche Nahrungsquelle, daß die betreffenden Arten einen Mikroorganismus, dessen Mitwirkung sie bei der Verdauung brauchen, von vornherein in Reinkultur besitzen. Anders liegt der Fall bei denjenigen Arten, die nicht ausschließlich Blutsauger sind, sondern, wie die Stomoxiden, daneben auch Wasser aufnehmen, denn mit dem Wasser bietet sich ihnen Gelegenheit, allerlei Keime in ihren Darm zu bekommen.

Von dem gleichen Gesichtspunkt aus können wir die Symbiose bei der großen Mehrzahl der Insekten betrachten, bei denen diese Einrichtung besteht, denn die große Mehrzahl sind Pflanzensäfte saugende Formen, ihre Nahrung ist also gleichfalls steril. Wenn wir ferner bei einigen holzfressenden Käfern, den Anobiinen, und bei Schmetterlingsraupen Symbionten finden, so ist deren Nahrung allerdings nicht steril, aber wir wissen, daß die Celluloseverdauung ein besonders schwieriges Problem im Tierreiche ist und daß Tiere, die auf cellulosereiche Nahrung angewiesen sind, die mannigfaltigsten Hilfseinrichtungen besitzen. Das bezeichnendste Beispiel unter den Wirbeltieren bieten uns ja die Wiederkäuer, denn das Wiederkauen ist solch eine Hilfseinrichtung. Abgesehen davon kommen die Wiederkäuer aber auch mit den cellulosespaltenden Bakterien allein nicht aus, sondern ziehen auch Protozoen in großen Massen zur Celluloseverdauung heran. Das letztere finden wir auch bei Insekten, nämlich bei den Termiten; es ist deshalb nicht überraschend, wenn

auch die intracelluläre Symbiose diesem Zwecke dienstbar gemacht wird.

Unter den uns bis jetzt bekannten symbiontenführenden Insekten befinden sich schließlich noch die allesfressenden Blattiden und einige Ameisenarten. Auch bei diesen mögen die Symbionten die Ursache sein, daß sie neben anderer Nahrung cellulosereiche Stoffe verdauen können und daß sie vielleicht im Notfalle mit letzteren allein auskommen, was sich ja durch Fütterungsexperimente feststellen ließe.

Unter den Symbionten der Blutsauger nehmen die als Rickettsien beschriebenen Organismen, wie ich schon betonte, eine gewisse Sonderstellung ein. Ich habe bereits die bei menschlichen Kleiderläusen, beim Katzenfloh, bei der Schaflausfliege und bei einer *Dermanyssus*-Art vorkommenden Formen erwähnt. Ferner hat SIKORA (1918) sie bei Mausflöhen in den MALPIGHI'schen Gefäßen gefunden und sollen sie bei der Kedanimilbe (*Leptus akamushi*), dem Überträger des Herbstfiebers in Japan, beobachtet worden sein (vgl. SIKORA 1920). Nur bei *Melophagus ovinus* ist bisher nachgewiesen, daß sie stets vorhanden sind, auch ist hier die erbliche Übertragung festgestellt. Bei den Läusen und Flöhen zeigt sich dagegen, daß sie nur in einem gewissen Prozentsatz vorkommen, und die Vererbung ist bisher nur beim Katzenfloh nachgewiesen. Es handelt sich also um Organismen, bei denen die Symbiose noch unvollkommen entwickelt ist.

Die Kenntnis der Symbionten bei Blutsaugern ist vor allem deshalb auch von praktischer Bedeutung, weil sich die Frage erhebt, welche Rolle diese Organismen spielen können, wenn sie in das Blut desjenigen Wirbeltieres geraten, von dem ihr Wirt seine Nahrung bezieht. Der Fall der *Rickettsia prowazeki*, des wahrscheinlichen Flecktyphuserregers, weist uns ja nachdrücklich auf diesen Punkt hin. Die Beobachtungen SCHAUDINN's über die Quaddelbildung beim Mückenstich sind ein zweites Beispiel dieser Art. Wir werden besonders bei Infektionskrankheiten unbekannter Ätiologie auch die Symbionten der blutsaugenden Evertibraten ins Auge fassen müssen.

### Literaturverzeichnis.

- BUCHNER, P. (1920): Zur Kenntnis der Symbiose niederer pflanzlicher Organismen mit Pediculiden. Biol. Centralbl. Bd. 39 p. 535.
- (1921 a): Tier und Pflanze in intracellulärer Symbiose. Berlin (Gebr. Bornträger).
- (1921 b): Über ein neues, symbiontisches Organ der Bettwanze. Biol. Centralbl. Bd. 41 p. 570.
- (1922): Rassen- und Bakteroidenbildung bei Hemipterensymbionten. Biol. Centralblatt Bd. 42 p. 38.
- JUNGMANN, P. (1918): Untersuchungen über Schaflausrickettsien. Deutsche med. Wochenschr. Bd. 44 p. 1346.
- KOWALEVSKY, A. (1901): Etude biologique de l'Haemateria costata MÜLLER. Mém. Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg Ser. 8 T. 11.
- NÖLLER, W. (1917 a): Blut- und Insektenflagellatenzüchtung auf Platten. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 21 p. 53.
- (1917 b): Neue Züchtungsergebnisse bei Blut- und Insektenparasiten. Berl. klin. Wochenschr. Bd. 54 p. 346.
- (1920): Die neueren Ergebnisse der Haemoprotens-Forschung. Arch. f. Protistenk. Bd. 41 p. 149.
- REICHENOW, E. (1910): Haemogregarina stepanowi. Die Entwicklungsgeschichte einer Hämogregarine. Arch. f. Protistenk. Bd. 20 p. 251.
- (1918): Digestion intracelular en un ácaro. Bol. R. Soc. Esp. Hist. Natural T. 18 p. 258.
- (1920): Los Hemococcidios de los Lacertidos, 1ª Parte. Trabajos Mus. Nac. Cienc. Nat., Ser. Zoologica No. 40. Madrid.
- (1921 a): Die Hämococcidien der Eidechsen. I. Teil. Arch. f. Protistenk. Bd. 42 p. 179.
- (1921 b): Über intracelluläre Symbionten bei Blutsaugern. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 25 p. 366.
- DA ROCHA-LIMA, H. (1916): Beobachtungen bei Flecktyphusläusen. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 20 p. 17.
- ROUBAUD, E. (1919): Les particularités de la nutrition et la vie symbiotique chez les mouches tsétsés. Ann. Inst. Pasteur T. 33 p. 489.
- SCHAUDINN, F. (1904): Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochäte. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 20 p. 387.
- SIEGEL (1903): Die geschlechtliche Entwicklung von Haemogregarina stepanovi im Rüsselegel Placobdella catenigera. Arch. f. Protistenk. Bd. 2 p. 339.
- SIKORA, H. (1918): Beiträge zur Kenntnis der Rickettsien. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 22 p. 144.
- (1919): Vorläufige Mitteilung über Mycetome bei Pediculiden. Biol. Centralbl. Bd. 39 p. 287.
- (1920): Beobachtungen an Rickettsien. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 24 p. 347.
- STUHLMANN, F. (1907): Beiträge zur Kenntnis der Tsetsefliege. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 26 p. 301.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Aus dem physiologischen Institut der Universität Wien,  
Vorstand: Hofrat Prof. Dr. DURIG.

## **Weiterer Beitrag zur Biologie von *Chlamydothryx* auf Agarkulturen.**

Von  
**Rudolf Breuer.**

(Hierzu Tafel 1 und 4 Textfiguren.)

### **Inhaltsübersicht.**

1. Einleitung. Material und Versuchstechnik.
2. Vegetative Stadien. Kernteilung.
3. Plasmogamie und Degeneration.

### **1. Einleitung.**

Die vorliegende Untersuchung wurde an einer *Chlamydothryx*-Form durchgeführt, welche ich am Ende meiner früheren <sup>1)</sup> kurz beschrieben und seitdem jahrelang weitergezüchtet habe. Erst im Beginn dieses Jahres fand ich die nötige Zeit, um die Verhältnisse der Kernteilung, -verschmelzung, der Plasmaverschmelzung = Plasmogamie und der Degeneration vollständig klarzulegen und zusammenzustellen. Ich war mit der Fertigstellung der Zeichnungen beschäftigt, als die Arbeit von BÉLAŘ (Arch. f. Protistenk. 1921 Bd. 43 Heft 1/2) mir zu Gesicht kam und mich zweifeln ließ, ob es noch einen Zweck habe, mich weiter um die Arbeit zu bemühen. Ein genauer Vergleich der

<sup>1)</sup> Arch. f. Protistenk. 1917 Bd. 37. Heft 1.



beiderseitigen Befunde und Zeichnungen ließ aber doch gewisse Verschiedenheiten erkennen, andererseits schien eine Bestätigung der neuen Ergebnisse der Arbeit von BÉLAŠ auch von Wert zu sein, so daß ich mich entschloß, die vorliegende Zusammenstellung meiner Befunde abzuschließen.

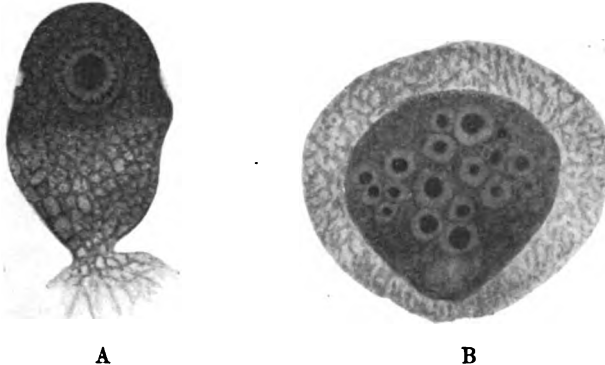
### Material und Untersuchungstechnik.

Die untersuchte *Chlamydothryx*-Form wurde, wie schon früher angegeben, aus dem Wasserbehälter eines Schlangenkäfigs des Zoologischen Institutes in Wien auf Agarplatten kultiviert, da es mir darauf ankam, die auf Agarplatten bei *Chlamydothryx*-Kulturen gefundenen und beschriebenen Erscheinungen wieder zu finden und zu ergänzen. Ich benutzte daher wieder 1 Proz. Agar enthaltende Platten, die ich wie früher zum Zwecke der Eindämmung des Bakterienwachstums möglichst arm an organischen Nährstoffen machte, indem ich die Agarfäden in fließendem Wasser quellen ließ und zum flüssigen Agar wenige Tropfen einer Heuabkochung hinzufügte, so daß der Nährboden eine ganz zarte weingelbe Färbung aufwies. Die Bakterien gediehen dabei in so ausreichendem Maße, daß auch die *Chlamydothryx* sich überreichlich vermehrten und jahrelang erhalten werden konnten. Versuche, im hängenden Tropfen zu kultivieren, gelangen nicht. Die Präparate waren Abklatschpräparate und wiesen immer eine ungeheure Menge an dem Deckglase haftender Tiere auf; fixiert wurde mit Sublimat-Alkohol nach SCHAUDINN, mit oder ohne Essigsäurezusatz, gefärbt mit Hämatoxylinlösungen nach HEIDENHAIN, DELAFIELD und BÖHMER und mit Hämateinlösung nach DOBELL. Nach der ersten und letzten Färbungsmethode erhielt ich die schönsten Präparate und verwandte sie ausschließlich für die vorliegenden Zeichnungen.

### 2. Vegetative Stadien.

Die Größe der Tiere schwankte um den Mittelwert von 20  $\mu$ , nur die durch Verschmelzung aus mehreren entstandenen können etwas mehr als doppelt so groß werden. Die Gestalt ist einfach birnförmig, doch dies nur in der Aufsicht, da die vom Deckglase bei der Fixierung wegschwimmenden Tiere meist eine starke Abflachung zeigten, so daß die Höhe ein Drittel der Breite beträgt,

was wohl auf das Wachstum auf dem ziemlich wasserarmen Nährboden zurückzuführen ist. Die zonare Gliederung des Protoplasmas in vordere vegetative Zone und rückwärtige Chromidialkappe ist ziemlich scharf ausgesprochen; über das sonstige Verhalten, über Filopodien, Ortsbewegung, Nahrungsaufnahme usw. ist nichts Wesentliches zu dem Bekannten hinzuzufügen. An der Grenze der beiden Zonen, oft auch in der Chromidialkappe selbst, befinden sich 1–3 kontraktile Vakuolen, die sich in Zwischenräumen von 20–40 Sekunden entleeren. Das Auffällige dabei ist, daß sie nicht das ganze Tier durchwandern, von der Chromidialkappe durch das ganze vegetative Plasma bis zur Mundöffnung der Schale, sondern ganz in der Nähe ihrer Bildungsstätte ausgeschieden werden. Oft waren zwei oder drei gleichzeitig vorhanden und die Textfig. A, C2, 3 zeigen deutlich ihre Lage. Vielleicht ist diese typische Lage an den Seiten des Kerns auf die Abplattung der Tiere infolge des Wachstums auf dem Nähr-



Textfig. A. Normales vegetatives Individuum. B. Mehrkernige Cyste.  
Vergr. ca. 1600fach.

boden zurückzuführen, da für eine Entleerung an den Seiten dann natürlich der meiste Raum ist. Der Kern dürfte als Beherrscher der vegetativen Zellvorgänge wohl auch mit für das Auftreten der Vakuolen an seiner Seite verantwortlich gemacht werden. Ich vermute auch, daß die „ringförmige Zone im Kernäquator“ von *Chl. minor* und die „zwei hellen Stellen an der Peripherie seitlich von Kern bei *Chl. schaudinni* (BĚLAŘ)“, desgleichen die hellen Stellen im Plasma zu Seiten des Kerns bei der von mir früher beschriebenen Form die Anfangsstadien der Vakuolen sind. Diese Entleerungsweise verlangt natürlich, daß die Schale an diesen Stellen entweder vorgebildete Öffnungen besitzt oder besonders leicht für Vakuolen zu durchdringen ist. Eine dahingehende Struktur konnte ich aber

nicht feststellen, da sich die Schale ja nicht mitfärbt und am lebenden Tiere zu schwach ist, um eine so feine Struktur wie einen kleinen Excretporus zeigen zu können.

Über das Verhalten der „Excretkörner“ kann ich nichts Neues berichten. Ihre Aufteilung auf die Tochterzelle vollzieht sich hier ebenso wie bei den von BĚLAŘ beschriebenen Formen; seiner Ansicht, daß diese Körnchen nicht Ausscheidungsprodukte, sondern Reservestoffe seien, möchte ich mich anschließen, wenn es auch noch nicht gelungen ist, ihre chemische Natur zu erkennen.

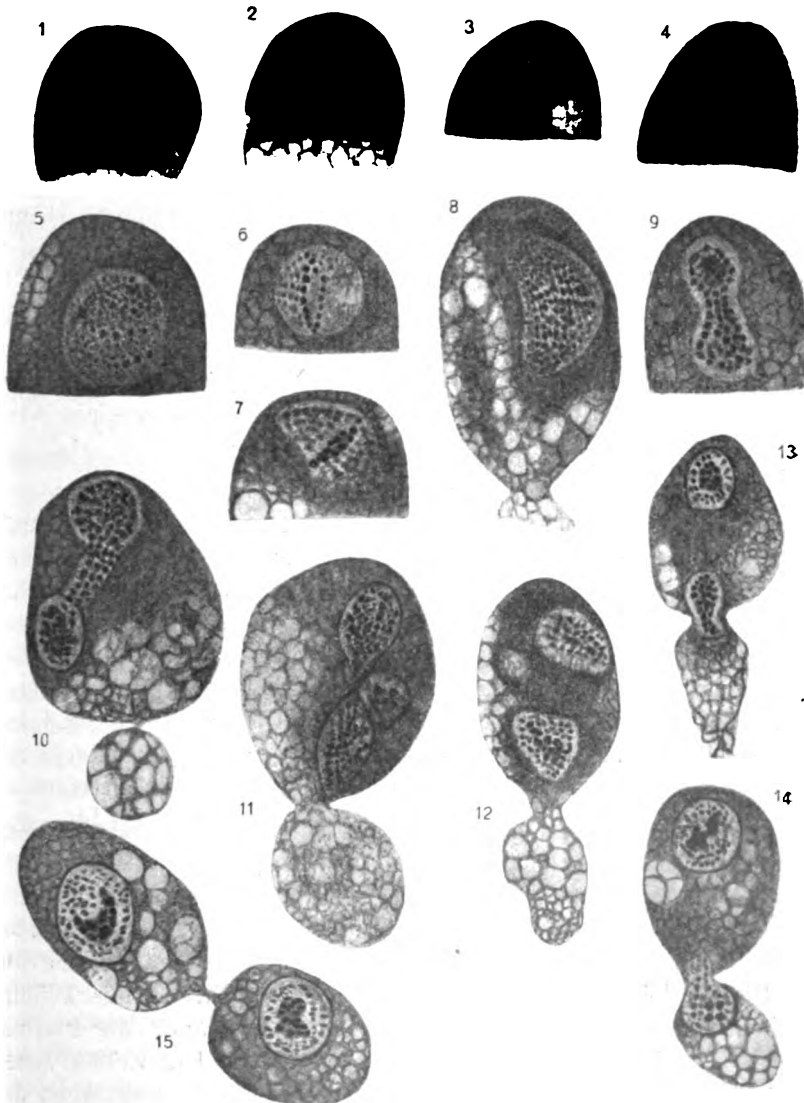
Daß eine baldige Encystierung die Tiere auf wasserarmen Nährboden eintritt, habe ich im Gegensatz zu BĚLAŘ nicht finden können. Auf den Platten traten nach einigen Tagen die noch näher zu besprechenden Plasmaverschmelzungs- und Degenerationserscheinungen auf, daneben finden sich aber meist noch immer eine gewisse Zahl von normalen Zellen, die sich lange nach dem großen Sterben um sie herum erhalten und auf neue Platten überimpft rasch zu den normalen Kulturen entwickeln. Unter den absterbenden Zellmassen befanden sich oft kleine gelbliche Cysten, deren weiteres Schicksal ich leider nicht verfolgt habe; da sie auf den Präparaten aber immer mehrere Kerne (Textfig. B) zeigten, vermute ich, daß in ihnen die bis jetzt vergebens gesuchten gametischen Vorgänge bei *Chlamydo-phrys* verlaufen.

### Kernteilung.

Der Kern zeigt ein Caryosom, das manchmal 1—3 hellere Stellen von vakuolenartigem Charakter aufweist, und einen schwach färbaren alveolaren Außenkern, auf dessen Gerüstwerk eine Ansammlung von kleinen Chromatinkörnchen festzustellen ist, die den Binnenkörper in Form eines zarten Ringes umgeben.

Vor der Teilung vergrößert sich die Zahl und Färbbarkeit dieser Chromatinkörnchen im Außenkern, während der Binnenkörper allmählich sich in einzelne Körner auflöst (Textfig. C 1—4). Er verliert dabei nicht immer mehr an Färbbarkeit, so daß er schließlich als schwach färbbarer, homogener Körper in Hantelform erhalten bleibt und durchgeschnürt wird. Ich konnte auf den zahlreich vorhandenen Stadien der Prophase immer nur eine allmählich immer dichter werdende Ansammlung von Chromatinkörnchen, beginnend im Außenkern, und schließlich den ganzen Kernraum erfüllend, feststellen, wobei auf dem Höhepunkte dieses Vorganges kleinere und größere Körnchen in großer Menge ohne eine charakteristische Anordnung

zusehen sind (Textfig. C 5). Die größeren und stärker färbbaren ordnen sich dann zu einem Äquatorialring an, während die kleineren, schwächer färbbaren sich mehr an den Kernpolen ansammeln



Textfig. C. Kern-Zellteilungsstadien. Vergr. ca. 1600fach.

(Textfig. C 6, 7). In diesem Stadium beginnt der Kern meist sich zu strecken, er nimmt eine spindelförmige Form an (C 8) und die

ursprünglich quer zur Zellachse gelegene Teilungsachse stellt sich immer schräger und zuletzt vollständig parallel zur Zellachse ein, in welchem Zeitpunkte auch der Kern aus der Spindelform in die Hantelform über zu gehen pflegt (Textfig. C9). Die dichte Füllung des Kerns mit einer so überaus großen Zahl von Körnchen macht es schwer, die Zahl der Chromosomen festzustellen; auch eine ausgesprochene Spindelfaserung läßt sich während keiner Phase der Kernteilung deutlich erkennen.

Die Kernmembran bleibt während der Kernteilung erhalten, nur während der Metaphase ist sie sehr undeutlich, wenn überhaupt vorhanden. An den Polen der Hantel sammeln sich die färbbaren Massen an (Textfig. C10) und es erfolgt eine Durchtrennung in zwei gleich große Hälften. Auffällig ist die große Menge von färbbarer Substanz, die sich zwischen den auseinanderweichenden Kernhälften ansammelt und die Textfig. C10, 11 lassen es für möglich halten, daß nicht alles davon in die neuen Kerne aufgenommen wird.

Der neue Kern wandert rasch auf die Brücke zwischen Muttertier und Tochterknospe zu und wird durch die enge Verbindungsbrücke hindurch gepreßt. Dabei erleidet er an seiner Form deutliche Veränderungen (Textfig. C12—14), was darauf schließen läßt, daß an der Mundöffnung der Schale keine Erweiterung oder Erweichung eingetreten ist, andererseits auch bedeutende Kräfte bei diesem Vorgange beteiligt sein müssen. Das Chromatin in beiden Kernen ordnet sich, oft noch vor dem Kernübertritt, zu größeren Brocken, die immer mehr untereinander verschmelzen (Textfig. C15), bis schließlich das ursprüngliche Kernbild des Karyosomkerns mit dem geringen Außenchromatin auf dem alveolären Netzwerk erreicht ist.

Während der Teilung zeigt das Protoplasma die Veränderungen, wie sie von BÉLAR schon beschrieben wurden: Drehung der Chromidialkappe bei Drehung der Spindelachse, Durchmischung der Plasmabezirke, Übertritt von Phaeosomen in die Tochterzelle, Durchspritzen von Plasma durch die Brücke usw. Alle diese Vorgänge sind auf den Platten leicht zu verfolgen, da die Tiere während der Teilung ein helleres, grobvakuoläres Plasma zeigen und auch die Plasmaknospe die sich teilenden Tiere sofort verrät. Die Zellen sehen ziemlich amöbenähnlich aus während der Teilung; erst, wenn der wandernde Kern am Ende der Knospe angekommen, das Plasma sich in Zonen gliedert und so nach Ausbildung der neuen Schale an der Oberfläche des jungen Tieres die beiden Zellen auch die gleiche Größe haben, unterscheiden sie sich nur wenig von den

anderen Tieren. Wenige Minuten nach der Teilung trennen sie sich immer, was bei den plasmogamischen Tieren ja nicht der Fall ist.

Das Hellerwerden der Tiere und ihre grobvakuoläre Struktur scheint für eine Aufnahme von Flüssigkeit während der Teilung zu sprechen, was unterstützt wird durch den Umstand, daß das Muttertier in seiner alten Schale verbleibt und diese voll ausfüllt, so daß das Gesamtvolumen beider Tiere nach der Teilung um das Volumen des Tochtertieres größer ist als vor der Teilung, was man sich nur durch die angenommene Flüssigkeitsaufnahme während der Teilung erklären kann. Diese Flüssigkeitsaufnahme würde auch die bedeutenden Kräfte erzeugen können, die man aus der Deformierung des wandernden Kernes annehmen muß. Bezüglich der Möglichkeiten, von diesen Beobachtungen ausgehend zu theoretischen Vorstellungen über den Kern- und Zellteilungsmechanismus zu gelangen, will ich nur auf die ausführlichen Erörterungen in der Arbeit von BĚLAŘ verweisen.

Ich zweifelte, wie gesagt, daran, die hier beschriebene Form als selbständig neben die anderen zu stellen, da die Übereinstimmung in der Kernteilung mit ihnen auf den ersten Blick ziemlich auffallend ist. Doch ist es eigentlich nur die Metaphase, die sich mit der von *Chl. minor* und *maior* (BĚLAŘ) vergleichen läßt, während die Prophase ausgesprochen verschieden ist. Da es aber schon bei *Chl. schaudinni* zwei voneinander ziemlich stark abweichende Kernteilungsreihen gibt, halte ich es für durchaus möglich, daß die hier beschriebene Form eine von den schon bekannten ist und nur die Verschiedenheiten des Nährbodens die Abweichungen in den Kernteilungsbildern erzeugen.

Daß die hier beschriebene Kernteilung nicht ganz normal ist, dafür spricht auch der Umstand, daß sich zu jeder der beiliegenden Abbildungen andere bringen lassen, die ein wenig von ihnen abweichen und doch sicher wegen der anderen gleichzeitig vorhandenen Kennzeichen der Zellteilung als Kernteilungen aufgefaßt werden müssen. Das Herausgreifen einer bestimmten Zahl und ihre Anordnung zu einer kontinuierlichen Reihe ist daher in gewissem Sinne etwas willkürlich. So würde man nach Auftreten des Äquatorialringes des Chromosomen erwarten, daß sich der Kern zur Spindel streckt, die Chromosomen sich teilen und auseinanderweichen. Gerade hier schieben sich aber zahlreiche Stadien ein, die eine Gestaltsveränderung im Sinne der Spindel ohne Ordnung der färbbaren Massen, andererseits Trennung von Chromatinringen ohne Spindelbildung zeigen (Textfig. D). Man muß daher eine gewisse Unbeständig-

keit oder leichte Veränderlichkeit des Verlaufs der Kernteilung annehmen, die zu weitgehenden Verschiedenheiten wie bei *Chl. schaudinni* führen kann. Es müßte ein leichtes sein, den Einfluß verschiedener Faktoren in einer Kulturflüssigkeit auf die Kernteilung bei Tieren mit nicht zu einfachen Mitosen zu untersuchen. Die Mitose dürfte nicht zu einfach sein, weil sonst die Möglichkeiten der Veränderung zu



Textfig. D. Abnormale Bildung des Äquatorialringes und der Spindel.  
Vergr. ca. 1600 fach.

gering sind und die verschieden wirkenden Faktoren ein zu wenig verschiedenes Ergebnis zeigen würden. Ich will dabei nur kurz auf die verschiedenen Kernteilungsbilder, wie sie von *Arcella* bekannt sind (KHAJNSKY, Untersuchungen über Arcellen, Arch. f. Protistenk. Bd. 21 1911), hinweisen, sowie auf die experimentelle Beeinflussung der Kernteilung durch Chinin bei Seeigeln von HERTWIG und anderer mehr.

Mehrpulige Mitosen habe ich bei genauem Durchsehen der Kernteilungsstadien nicht finden können, was natürlich keinen Gegenbeweis für ihr Vorkommen bei den anderen *Chlamydomorphys*-Arten ist. Aus den mir vorliegenden Bildern von abnormer Bildung der Äquatorial- und Tochterringe glaube ich nicht so weitreichende Schlüsse ziehen zu dürfen.

### 3. Plasmogamie und Degeneration.

Die Erscheinungen der Plasmogamie bei *Chlamydomorphys* sind durch BELAR vollständig klargestellt worden und ich möchte mich seiner Meinung anschließen, daß die Akten darüber zu schließen seien. Nach seiner Aufstellung haben dann als Plasmogamie zu gelten: 1. die vorübergehende oder dauernde Verschmelzung der gesamten Protoplasten zweier oder mehrerer Rhizopoden, 2. die auf Verschmelzung der Pseudopodien beschränkt bleibende Vereinigung, z. B. die Freßgemeinschaften der Heliozoen, 3. die Entstehung eines mehrkernigen Tieres durch gleichzeitige Knospungsteilung von zwei oder mehreren in Pseudopodiengemeinschaft befindlichen Rhizopoden.

Allen diesen Vorgängen ist gemeinsam die Vereinigung vorher selbständiger Individuen zu neuen, in gewissem Sinne unselbständigen, welcher Umstand bei *Chlamydomorphys* besonders bedeutungsvoll ist, wenn wir finden, daß die neugebildete Vereinigung so lebensunfähig ist, daß sie fast immer degeneriert und zugrunde geht. Auf den frühen Stadien ist es möglich, daß die Tiere sich wieder trennen und normal weiter leben; sobald die Plasmogamie aber längere Zeit gedauert hat, ist die Degeneration unvermeidlich. Dieselbe Tatsache der unentrinnbaren Degeneration findet man nun auch bei den rosettenförmigen Gruppen, die entstehen durch Unterbleiben der Zellteilung nach vorangegangener vielfacher Kernteilung. Sie unterscheiden sich von den anderen Plasmogamie genannten Prozessen allerdings in dem wesentlichen Punkte, daß sie nicht durch Vereinigung, sondern durch Unterbleiben der Trennung entstehen, das Merkmal des gemeinsamen Schicksals der Degeneration steht aber so im Vordergrund, das gleichzeitige Auftreten auf den Agarkulturen unter den Schädigungen des Nährbodens läßt so sicher auf die gemeinsame Ursache schließen, daß sie wohl als zusammengehörig betrachtet werden müssen, obwohl man die Gruppenbildung eher als syncytialen denn als Verschmelzungsvorgang bezeichnen könnte.

Unrichtig scheint mir aber die Bezeichnung Kolonienbildung für diese Gruppen zu sein, denn nach unseren bisherigen biologischen Vorstellungen bedeutet eine Kolonie immer eine Ansammlung von gleichartigen homomorphen Individuen, für welche die Vereinigung einen Vorteil hat, die für die einzelnen Glieder so wertvoll sein kann, daß sie ihre Individualität mehr oder weniger aufgeben und sich zu verschieden gebauten Gliedern mit besonderen Funktionen heraus differenzieren (Volvocales). Außerdem gehört zum Begriffsinhalt der Kolonie doch auch eine gewisse Regelmäßigkeit des Vorkommens im Leben der betreffenden Tiere unter normalen Verhältnissen, so daß das Kolonienstadium zum Lebenszyklus gehört oder das fast am längsten dauernde oder meist gesehene im Leben der Art ist.

Dies alles ist nun bei *Chlamydomorphys* durchaus nicht der Fall, da die Gruppen doch immer unter den abnormen Bedingungen des Nährbodens auftreten, das regelmäßige Auftreten ebenso regelmäßig zu Degeneration und nicht zur Rückkehr zu einem Einzelleben führt, somit die nur für das normale Leben brauchbare Bezeichnung der Kolonie hier nicht anwendbar ist. Ich meine daher, daß die Gruppenbildung eher zu den sog. plasmogamischen Prozessen zu rechnen ist und nicht zur Kolonienbildung, was ich im Gegensatz zu BÉLAÏ hervorheben möchte.



Wenn aber auch die bisherigen Untersuchungen keinen Zweifel an der pathologischen Natur dieser Vorgänge bei *Chlamydomphrys* lassen, wenn sie feststellen, daß es sich nicht um gametische Prozesse handeln kann, sie nicht als sexuell irgendwelcher Art angesprochen werden dürfen, so kann man dagegen wohl kaum behaupten, daß es überhaupt unmöglich sei, daß plasmogamische Vorgänge bei anderen Rhizopoden nicht doch eine sexuelle Bedeutung haben können. Die von SWARCZEWSKY (Arch. f. Protistenk. Bd. 12 1908) bei *Arcella* gefundene Verschmelzung zweier Tiere mit Degeneration der Primärkerne und Entstehung von Nucleariatieren aus der vereinigten Chromidialmasse kann durch Untersuchungen an *Chlamydomphrys* weder bestätigt noch widerlegt werden. Auch die Abbildungen, die GOETTE (Arch. f. Protistenk. Bd. 37 1917) von den Verschmelzungen bei *Diffflugia lobostoma* bringt, vermögen nicht, die weitgehenden theoretischen Überlegungen zum Zweck der Plasmogamie zu stützen. Da somit die SWARCZEWSKY'schen Ergebnisse bei der *Arcella*-Untersuchung die einzigen sind, nach denen man die Plasmogamie mit Recht zu den gametischen Prozessen rechnen kann, für den Vorgang dort aber der Name Chromidiogamie verwendet wurde, der vollkommen zutreffend ist, wäre es doch besser, das Wort Plasmogamie — obwohl es schon so eingebürgert ist — bei den künftigen Untersuchungen so lange zu vermeiden, als man nicht wirklich sexuelle Vorgänge damit nachweisen kann, und für die anderen Erscheinungen einfach Wörter wie Pseudopodienverschmelzung, oder Plasmaverschmelzung anzuwenden. Man sagt dann über den Vorgang nicht mehr aus, als man tatsächlich aussagen kann und vermeidet es Prozesse, die zum Absterben, führen mit solchen, die die Erhaltung des Lebens, das Auffrischen der Lebenskräfte bezwecken, mit einem Worte zu bezeichnen, was doch gewiß unlogisch ist.

Ich bin mit meinen Ergebnissen nur in der Lage, die sonstigen Befunde und Zusammenstellungen BELAR'S zu bestätigen, in wenigen Punkten zu ergänzen. Ich isolierte die mehrkernigen Tiere durch Herausschneiden der kleinen Agarstückchen aus der Platte und Übertragen auf neue Kulturböden, so daß ich das Schicksal jeder einzelnen Zelle genau verfolgen konnte, wobei sich leicht bei den isolierten Einzeltieren einer solchen Kultur ebenso wie bei den mehrzelligen Gruppen nach Unterbleiben der Zellteilung die Vereinigung zu mehrkernigen Tieren feststellen ließ. Mitten unter den Kern- und Zellteilungen einer in lebhafter Vermehrung begriffenen Kultur finden sich große Rosetten und weitergehende Verschmelzungen, besonders nach drei bis viertägigem Bestehen der Kultur, was auf ge-

ringe Hindernisse bei den Zellen gegen den schließlich zur Degeneration führenden Vorgänge schließen läßt.

Selten kommt es zur Abtrennung einkerniger lebensfähiger Individuen bei den polyenergiden Zellen. In den anderen, bis zu 10 Kernen zählenden Tieren (Fig. 1, 2) verschmelzen dann die Kerne häufig zu den sog. Riesenkernen (Fig. 3—6), in welchen die einzelnen dunkel färbbaren Caryosome langsam miteinander zusammenbacken oder nach und nach aufgelöst werden. Bei der Auflösung dieser Kerne zeigen sich oft Strukturen, die an die Kernteilungsbilder erinnern, was um so auffallender ist, als die Durchmischung der Plasma-bezirke unter Verlust der zonaren Gliederung sehr ausgesprochen ist, so daß die oft großvakuoligen Zellen Teilungsstadien sehr ähnlich sehen. Daneben kommen in den durch Pseudopodienverschmelzung verbundenen Tieren auch wirkliche Zellteilungen vor, mit deutlich atypischen Bildern der sich teilenden Kerne neben normalen, so daß in einer Zellgruppe alle möglichen Stadien des normalen und pathologischen Geschehens vereinigt sein können (Fig. 8—11). Die Kerne verschmelzen nicht immer, sie können auch im Plasma isoliert bleiben und durch die fortschreitende Auflösung immer kleiner werden; die Kernmembran wird immer undeutlicher, während das kleine Caryosom stark färbbar bleibt, bis der Rest des Kerns von den dunklen Wabenwänden der Chromidialklappe nicht mehr zu unterscheiden ist. Oder die Kerne verlieren ihre Färbbarkeit immer mehr und mehr und gleichen zuletzt Vakuolen mit großen Inhaltskörpern, bis auch diese verschwinden und nur die auffallenden Vakuolen auf den früheren Kern noch schließen lassen (Fig. 13). Dabei verliert die Zelle immer mehr ihre birnförmige Gestalt, das Protoplasma wölbt sich stellenweise vor — ein Verlassen der Schale konnte ich nicht feststellen —, im Innern dringt das Vegetativplasma in die Chromidialklappe und zwischen diese und die Schale vor (Fig. 2, 5, 10), so daß auch im Plasma die Desorganisation der Zelle deutlich sichtbar wird. An den Vorwölbungen der unregelmäßig gewordenen Zelle treten Pseudopodien auf, der „amöboide“ Charakter, wie BĚLAŘ sagt, wird immer ausgesprochener (Fig. 12, 13), die Kerne verschwinden immer mehr und schließlich ist die untergehende Zelle auf den Präparaten nicht mehr von Bakterienmassen, Farbstoffanhäufungen usw. zu unterscheiden.

Die Degenerationserscheinungen bei der vorliegenden Art stimmen somit ganz überein mit den von BĚLAŘ an *Chlamydothryx* und *Pamphagus* gemachten Befunden und den von mir früher beschriebenen Vorgängen. Wir finden immer Unterbleiben der Zell-

teilung nach vollzogener Kernteilung, Verlust der zonaren Gliederung, Zell- und Kernverschmelzung, Kernfragmentation, Pyknose, Kariolyse, Ausbildung von amöboiden Formen und schließlich Untergang der Zelle. Die Ursachen dieser Degeneration, die in ihren Anfangsstadien noch rückgängig gemacht werden kann durch Überpflanzen auf neue Nährböden, sind in der zu dichten Besiedlung der Platten und der daraus sich ergebenden Ansammlung von Stoffwechselprodukten zu suchen, denn es ist auffallend, daß auf schwach besiedelten Kulturböden mit der gleichen Zusammensetzung wie die anderen die Verfallserscheinungen lange ausbleiben, während sie auf den dicht besiedelten Platten schon nach 2 Tagen sehr häufig sind und mit dem zunehmenden Alter der Kultur immer stärker hervortreten zwischen den normalen Tieren. Es ist begreiflich, daß wasserarmer Agarnährboden, wie auch BĚLAŘ hervorhob, die Plasmaverschmelzung außerordentlich begünstigt.

Es wäre nur zu wünschen, daß auch an anderen Rhizopoden Untersuchungen unter den verschiedenen Kulturbedingungen bald zustande kämen, damit die Faktoren, welche die Kernteilung modifizieren, und die anderen, die die Plasmaverschmelzungen und Degeneration zur Folge haben, genauer erkannt werden und damit auch eine genauere Kenntnis von dem Wesen dieser Vorgänge gewonnen würde.

### Tafelerklärung.

#### Tafel 1.

Sämtliche Figuren sind nach mit Sublimat-Alkohol fixierten und mit Hämatoxylin (HEIDENHAIN) oder Hämatein (DOBELL) gefärbten Präparaten bei  $\frac{1}{12}$  "homog. Immers. REICHERT Comp. Oc. 18 in Objektischhöhe mit dem ABBE'schen Zeichenapparat gezeichnet. Die Vergrößerung beträgt ca. 2400, bei der Reproduktion auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert, daher ca. 1600.

Fig. 1—3. Durch Plasmaverschmelzung entstandene polyenergide Tiere auf verschiedenen Stadien der Kernverschmelzung.

Fig. 4. Tier mit Riesenkern.

Fig. 5—7. Anflösung von Caryosomen in verschmolzenen Kernen.

Fig. 8—9. Teilung von verschmolzenen Tieren in eine gemeinsame Knospe.

Fig. 10. Pathologische Formen der Kernteilung in verschmolzenen Tieren mit anderen degenerativen Kernformen.

Fig. 11. Weitgehende Desorganisation des Plasmas mit Degenerationszeichen an den Kernen.

Fig. 12—13. Amöboide Formen der degenerierenden Zellen.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Über eine neue *Strombidium*-Art aus Helgoland (*Str. clavellinae*).

Von  
W. v. Buddenbrock.

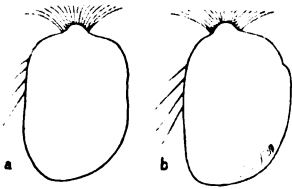
(Hierzu 3 Textfiguren.)

Im Sommer 1920 entdeckte ich in Helgoland in einigen Kulturschalen, in denen sich von den Felsen abgekratzte Kolonien von *Clavellina lepadiformis* befanden, ein mir unbekanntes Infusor, das sich bei näherem Zusehen als eine neue, aberrant gestaltete *Strombidium*-Art herausstellte. Im Sommer 1921 fand ich es an der gleichen Fundstelle wieder, das Tier scheint also mit *Clavellina* in irgendeiner Weise vergesellschaftet zu sein. Ich nenne es daher *Strombidium clavellinae*. Es soll im folgenden kurz beschrieben werden.

Die bisher bekannt gewordenen Strombidien sind rastlose Schwimmer. Sie rasen in unermüdlicher Bewegung durch das Wasser, ohne sich jemals festzusetzen. Im Gegensatz hierzu ist *Strombidium clavellinae* ein kriechendes Infusor, das sich nur selten zu freiem Schwimmen entschließt. Wahrscheinlich kriecht es normalerweise auf der Manteloberfläche seines Wirtstieres umher. In Verbindung mit dieser Lebensweise hat sich sein Körperbau in verschiedener Richtung von dem der übrigen Strombidien entfernt. Das Infusor bewegt sich gewöhnlich auf dem Boden des Schälchens mit ruckweisen Bewegungen, welche an die der Hypotrichen erinnern. Manchmal liegt es völlig regungslos längere Zeit da. Beim Schwimmen dreht es sich fortwährend um seine Längsachse.

Das Tier ist relativ ansehnlich, nämlich 70–80  $\mu$  lang und von ovaler Gestalt; es ist etwa  $\frac{2}{3}$  mal so breit als lang. Es ist dorso-

ventral ein wenig zusammengedrückt, so daß es im Querschnitt, besonders in der vorderen Körperhälfte, nicht kreisrund, sondern ein wenig elliptisch erscheint. In der Mitte der abgestutzten Vorderfläche erhebt sich ein zapfenartiger Vorsprung, wie er bei den meisten Strombidien zu sehen ist. Die linke Seite verläuft nahezu geradlinig bis zum Hinterende, die rechte hat einen bogigen Verlauf.



Im übrigen ist die Körpergestalt ziemlich variabel, wie die drei Umrißskizzen (Fig. 1) zeigen, die nach lebenden, ungequetschten Tieren entworfen wurden. Eine scharfe Einbiegung im ersten Drittel der rechten Seite ist bei vielen Individuen sichtbar.



Fig. 1. Nach dem Leben entworfene Umrißskizzen dreier verschiedener Individuen. Rückenansicht.

Die adonale Zone umzieht in einer Spirale dorsalwärts den Zapfen. Sie beginnt etwa am rechten Körperende und erstreckt sich, allmählich in die Zone der oralen Membranellen übergehend, ventralwärts bis etwa über das erste Drittel der Körperlänge. Sie besteht aus etwa 32—35 Membranellen, die auf deutlichen Basalleisten aufsitzen (Fig. 2). Entsprechend der mehr kriechenden Lebensweise des Infusors ist die einzelne Membranelle bedeutend schwächer entwickelt als bei den frei schwimmenden Strombidien. Dieselbe mißt beispielsweise bei *Str. testaceum* ANIGST.  $\frac{3}{4}$  der Körperlänge, bei *Str. sulcatum* nach eigenen Beobachtungen etwa  $\frac{2}{5}$ , bei *Str. clavellinae* dagegen dürfte die Länge der adoralen Membranellen nur  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$  von derjenigen des Körpers betragen.

Natürlich sind sie entsprechend schmaler; ihre Basalleisten gehen kontinuierlich in die Reihe der oralen Membranellen über, während bei *Str. testaceum*, der wohl am genauesten untersuchten Form, die Basalleisten der adoralen Membranellen scharf von den oralen abgesetzt und bedeutend länger und breiter sind.

Vier Membranellen, die etwa in der Mitte der adoralen Zone entspringen, sind bedeutend länger als alle übrigen. Sie bilden das charakteristischste Organ des Infusors, an dem es bereits bei schwächerer Vergrößerung mit Leichtigkeit zu erkennen ist. Sie dienen offenbar der kriechenden Lebensweise, indem sich das Tier mit ihrer Hilfe von der Unterlage abstößt. Ihre Basalleisten sind doppelt so lang als die anderen, sie scheinen nicht überall gleich dick zu sein, vielmehr auf der Innenseite des Peristoms sehr dünn zu beginnen und nach außen hin keulenartig anzuschwellen. Diese Membranellen selbst sind sehr

schmal; manchmal erscheinen sie völlig starr und gerade, mitunter aber haben sie einen deutlich geschwungenen Verlauf. Häufig sind sie leicht aufgefaserter, und zwar nicht nur am Ende, sondern über ihre ganze Länge hin. Sie scheinen sich demnach aus einer Reihe ungleich langer Cilien zusammensetzen. Für den Transport der Nahrungskörper zum Schlunde scheint durch diese vier Membranellen, die ja aus dem Verbande der übrigen ausgeschieden sind, eine Lücke zu entstehen. Ich vermag nicht anzugeben, ob sie in irgendeiner Weise überbrückt wird.

Sog. parorale Membranellen wurden nicht beobachtet. Das Peristomfeld insgesamt hat eine sichelförmige Gestalt, an seinem rechten Rande befindet sich eine undulierende Membran.

Der Macronucleus liegt unmittelbar hinter dem Peristom, er ist zuweilen kugelig, zuweilen bohnenförmig. Er wurde bei absterbenden Tieren deutlich sichtbar. Der Micronucleus gelangte

nicht zur Beobachtung, weil ein jeder Versuch, das zarte Tier zu fixieren, mißlang. Osmiumsäure, die vielleicht zum Ziel geführt hätte, stand mir nicht zur Verfügung. Eine kontraktile Vakuole fehlt.

Das Infusor besitzt auch Trichocysten, falls man mit diesem Namen stäbchenartige Gebilde bezeichnen darf, die senkrecht zur Oberfläche, einander parallel angeordnet liegen. Ihr Ausschleudern wurde nicht beobachtet. Ich habe sie nicht bei allen Tieren gefunden und bei den übrigen in sehr verschiedener Ausdehnung. Häufig scheinen sie nur auf der rechten Körperseite entwickelt zu sein (Fig. 1 b), in einem Falle umzogen sie die ganze hintere Körperhälfte (Fig. 2). Bei der Teilung entstehen sie in der letzten Periode, in welcher die Trennung der beiden Individuen einsetzt (Fig. 3 d).

Das Plasma von *Str. clavellinae* ist grau und ziemlich undurchsichtig. Es birgt eine große Anzahl verschiedener Einschlüsse in sich, kleinere und größere Granula, stark lichtbrechende Körperchen

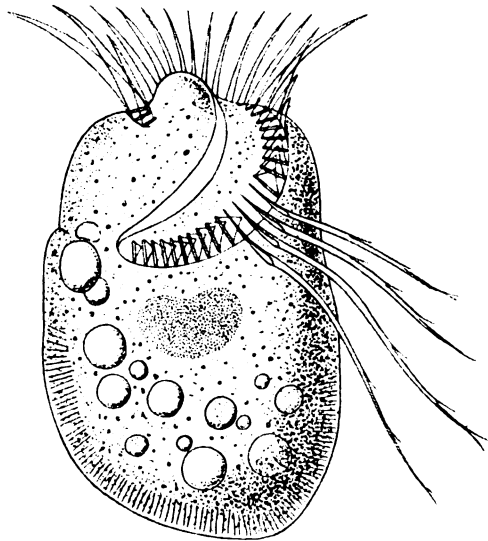


Fig. 2. Gesamtübersicht über die Organisation. Kombiniert nach verschiedenen Zeichnungen.

und Flüssigkeitsvakuolen, deren Inhalt sich mit Neutralrot intensiv rötlich färbt. Die Nahrung des Infusors besteht vornehmlich aus

kleinen Flagellaten, die man mitunter in Anzahl in seinem Innern findet.

Eine Teilung wurde zweimal beobachtet. Sie verläuft nach dem Peritrichentypus (Fig. 3), also derart, daß die Tochterindividuen zuletzt mit den Hinterenden aneinander hängen, und ihre Peristome um  $180^\circ$  gegeneinander versetzt sind. Dieser Teilungsmodus wurde bisher nur bei einem *Strombidium* beobachtet, nämlich *Str. testaceum*. Es scheint mir aber gar nicht zweifelhaft zu sein, daß alle Vertreter dieser Gattung, ja alle Oligotrichen sich in diesem Punkte gleich verhalten. Die anders lautenden Angaben, z. B. von ENTZ über *Str. sulcatum*, dürften ganz einfach auf fehlerhaften Beobachtungen beruhen. Einige Einzelheiten der Teilung, die sich auf die Verlagerung des neugebildeten Peristoms beziehen, sind aus den beistehenden schematischen Figuren ohne weiteres ersichtlich.

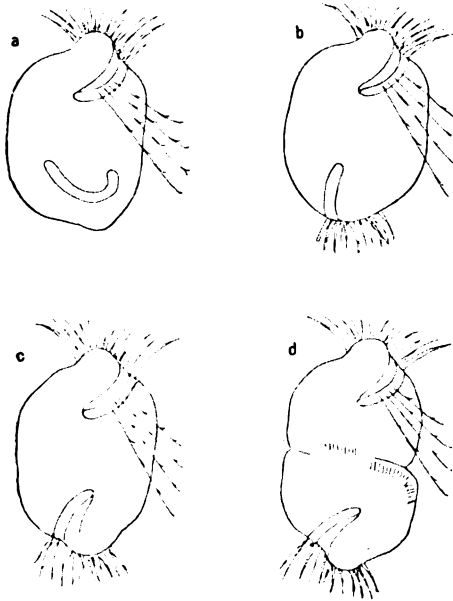


Fig. 3. Vier verschiedene Phasen des Teilungsvorganges. (Nach Beobachtungen von G. v. ROHR.)

Besonders bemerkenswert ist, daß das Peristom, das sich auf der Ventralseite anlegt, nicht nur an das Hinterende verlagert wird, sondern auch dabei gleichzeitig eine Drehung um ca.  $90^\circ$  ausführt.

Berlin, im Dezember 1921.

### Literaturverzeichnis.

- Die beste morphologische Beschreibung eines *Strombidiums* bietet die Arbeit von L. ANIGSTEIN: Über *Str. testaceum* n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 32 1913. Auch bezüglich der älteren Literatur verweise ich auf diese Abhandlung. Die neue Literatur des Auslandes konnte nicht berücksichtigt werden.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Kleinere Mitteilungen.

### Neue oder wenig bekannte Protisten. IV.

#### Neue oder wenig bekannte Flagellaten. IV.

(A. Pascher, Prag.)

(Hierzu 21 Abbildungen mit vielen Einzelfiguren.)

#### Neubeschriebene Dinoflagellaten. <sup>1)</sup>

WOLOSZYNSKA, JADWIGA, Polnische Süßwasserperidineen. Bull. Acad. d. Sciences de Cracovie. Class. math. nat. Serie B: Scienc. nat. (Okt.—Nov.—Dez. 1915), erschienen 1916.

#### *Peridinium Godlewskii* WOLOSZYNSKA.

WOLOSZYNSKA, J. a. a. O., p. 274. Fig. 31—36 der Tafel 18.

Die breit eiförmigen, wenig abgeplatteten Zellen haben eine auffallend weite Apikalöffnung. Die Querfurche windet links, die Längsfurche greift nur wenig auf die Epivalva über, verbreitert

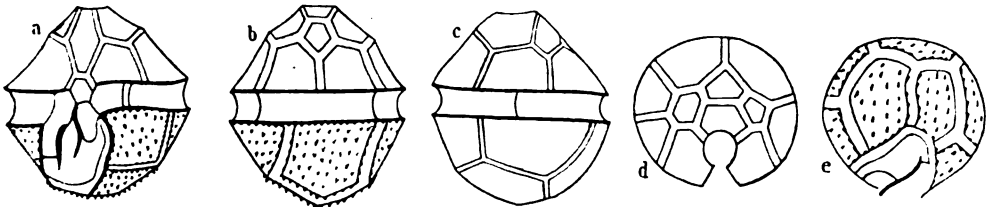


Fig. 1. *Peridinium Godlewskii*. a Ventralansicht. b Dorsalansicht. c linke Seitenansicht. d Epivalva. e Hypovalva.

<sup>1)</sup> Ich gebe hier die von JADWIGA WOLOSZYNSKA beschriebenen Peridiniaceen wieder, die für die Peridineenforschung der heimischen Süßwässer wichtig sind. Die neuen Gymnodiniaceen der gleichen Forscherin, wie auch neubeschriebene



sich hinten, ohne bis an das Basalende zu reichen. Epivalva der Hypovalva gleich groß oder etwas kleiner, mit  $7pr + 1r + 2vap + 1map^1) + 2sap + 1dap$ . Die Apikalplatten sind klein. Hypovalva:  $5pst + 2at$ . Antapikalplatten gleich groß oder die rechte etwas kleiner als die linke. Epivalva fein areoliert, Hypovalva und speziell die Antapikalplatten mit kleinen Stacheln besetzt. Interkalarstreifen eng. Chromatophoren zahlreich, klein. Kern oval, zentral.

Zellen  $30\ \mu$  lang,  $25\text{--}30\ \mu$  breit. (Fig. 1.)

Galizien: Bialogorski-Teich (M. Koczwara).

### *Peridinium Dybowskyi* WOLOSZYNSKA.

WOLOSZYNSKA, J., a. a. O. p. 273. Fig. 9—14 der Tafel 13.

Zellen rundlich bis oval, dorsiventral abgeplattet. Apex deutlich. Querfurche links windend, Längsfurche auf die Hypovalva beschränkt verbreitert, nicht bis an das Basalende reichend. Epivalva

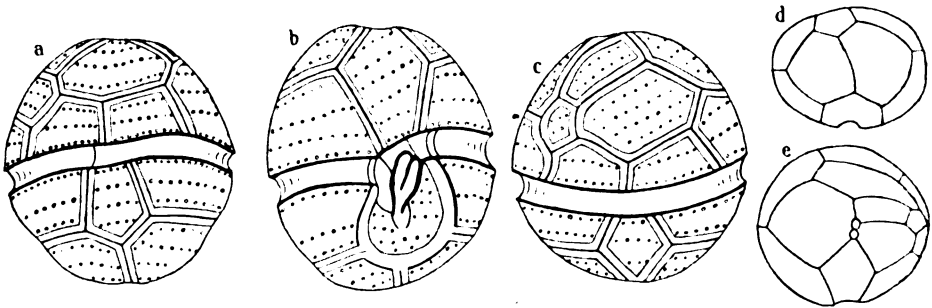


Fig. 2. *Peridinium Dybowskyi*. a Dorsalansicht. b Ventralansicht. c linke Dorsalansicht. d Hypovalva. e Epivalva.

so groß wie die Hypovalva mit  $6pr + 1r + 2vap + 1map + 2sap$ . Rautenplatte sehr groß. Apikalplatten sehr unsymmetrisch angeordnet, die linke seitliche Apikalplatte klein, fünfeckig. Hypovalva:  $5pst + 2at$ . Rechte Antapikalplatte etwas größer als die linke; dorsale Postäquatorialplatte klein, fünfeckig, symmetrisch. Junge Zellen glatt. Nähte deutlich, Tafelränder oft breit, glatt. Zahl-

australische und amerikanische (marine) Dinoflagellaten anderer Forscher kommen später. Die überaus genauen Diagnosen von J. WOLOSZYNSKA sind größtenteils fast wörtlich wiedergegeben.

<sup>1)</sup> Es bedeuten hier und in den nachfolgenden Diagnosen dieses Beitrages  $pr$  = Prääquatorialplatte,  $r$  = Rautenplatte,  $vap$  = ventrale Apikalplatte,  $map$  = mediane Apikalplatte,  $sap$  = seitliche Apikalplatte,  $dap$  = dorsale Apikalplatte,  $pst$  = Postäquatorialplatte,  $at$  = Antapikalplatte.

reiche Chromatophoren, scheinchenförmig, bräun. Kern in der Mitte oder in der Vorderhälfte liegend.

Länge 25—35  $\mu$ , bei ovalen Zellen 40  $\mu$ , Breite 35  $\mu$ . (Fig. 2.)  
Galizien: Krakau (Bialogorski-Teich).

*Peridinium Kulczynskii* WOLOSZYNSKA.

WOLOSZYNSKA, J., a. a. O. p. 272. Taf. XII Fig. 25—31.

Zellen dorsoventral abgeplattet, mit Apex, linkswindender Querfurche, ein wenig auf die Epivalva übergreifender, auf der Hypovalva verbreiteter, bis ans Basalende reichender Längsfurche. Beide Valven gleich groß. Die abgerundete Epivalva aus 6 pr + 1 r + 2 vap + 1 dap bestehend. Dorsale Apikalplatte klein, viereckig. Hypovalva abgerundet: 5 pst + 2 at. Antapikalplatten fast gleich groß.

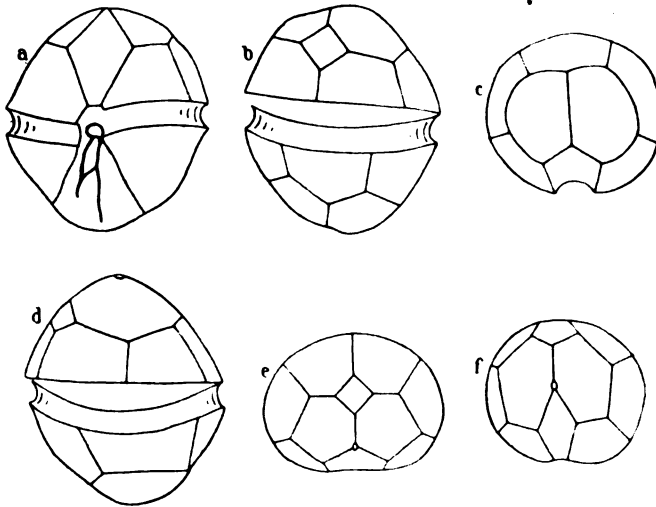


Fig. 3. *Peridinium Kulczynskii*. a Ventralansicht. b Dorsalansicht. c Hypovalva. d rechte Seitenansicht. e, f Epivalva.

Membran glatt. Epivalvanähte deutlich, Hypovalvanähte undeutlich. Interkalarstreifen selten entwickelt. Chromatophoren scheinchenförmig. Kern zentral. Die Hülle öffnet sich längs der Querfurche.

Länge ca. 35  $\mu$ , Breite 30  $\mu$ . (Fig. 3.)

Galizien (Jaworow-Teich).

*Peridinium lubientense* WOLOSZYNSKA.

WOLOSZYNSKA, J., a. a. O. p. 272. Taf. XII Fig. 21—24.

Zellen dorsoventral abgeplattet, mit Apex, linkswindender Querfurche, wenig auf die Epivalva übergreifender, hinten fast nicht

verbreiteter Längsfurche. Epivalva:  $7\text{ pr} + 1\text{ r} + 2\text{ vap} + 1\text{ map} + 2\text{ sap}$ ; die mediane Apikalplatte nur von den übrigen Apikalplatten umgeben. Hypovalva kegelförmig:  $5\text{ pst} + 2\text{ at}$ . Beide Apikalplatten gleich groß. Membran fein areoliert; Antapikalplatten mit Papillen

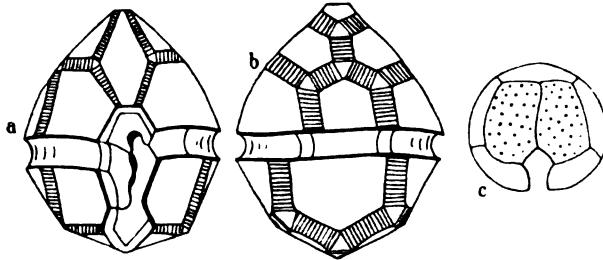


Fig. 4. *Peridinium lybieniense*. a Ventralansicht. b Dorsalansicht. c Hypovalva.

versehen. Interkalarstreifen breit. Chromatophoren braun, scheibchenförmig. Kern zentral. Die Hülle öffnet sich auf der Hypovalva, die Antapikalplatten abwerfend.

Länge  $35\text{--}45\ \mu$ , Breite  $30\text{--}32\ \mu$ . (Fig. 4.)

Galizien: Krakau (Lubien Maty, Teich Dlugie).

### *Peridinium Dzieduszyckii* WOLOSZYNSKA.

WOLOSZYNSKA, J., a. a. O. p. 271. Taf. XII Fig. 1—10.

Zellen dorsoventral abgeplattet, mit Apex, linkswindender Querfurche, wenig auf die Epivalva übergreifender, hinten wenig verbreiteter Längsfurche. Epivalva größer als die Hypovalva, diese mit konkaven Platten. Antapikalplattenränder bei älteren Zellen leistenartig verdickt. Epivalva:  $7\text{ pr} + 1\text{ r} + 2\text{ vap} + 1\text{ map} + 2\text{ sap}$ .

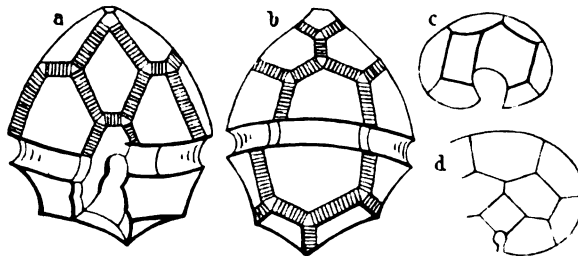


Fig. 5. *Peridinium Dzieduszyckii*.

a Ventralansicht. b Dorsalansicht. c Hypovalva. d Epivalva.

Mediane Apikalplatte von den übrigen Apikalplatten umgeben. Hypovalva  $5\text{ pst} + 2\text{ at}$ . Rechte Antapikalplatte größer als die linke. Die Naht zwischen beiden Antapikalplatten liegt an der linken Seite

der Längsfurche. Epivalva deutlich areoliert; Hypovalva, speziell die beiden Antapikalplatten, fast ganz glatt. Chromatophoren scheidchenförmig. Dauerzellen oval. Die Hülle öffnet sich auf der Hypovalva, die Antapikalplatten abwerfend.

Länge 34—40  $\mu$ , Breite 30—32  $\mu$ . (Fig. 5.)

Galizien: Krakau (Parchacz).

*Peridinium polonicum* WOLOSZYNSKA.

WOLOSZYNSKA, J., a. a. O. S. 271. Taf. XII Fig. 1—10.

Zellen dorsoventral abgeplattet, mit Apex, linkswindender Quersfurche, auf die Hypovalva beschränkter, hinten wenig verbreiteter, bis ans Basalsende reichender Längsfurche, deren Ränder verdickt, deren linker Rand mit einer hinten zahnförmig verlängerten Flügel- leiste versehen ist. Beide Valven abgerundet und gleich groß.

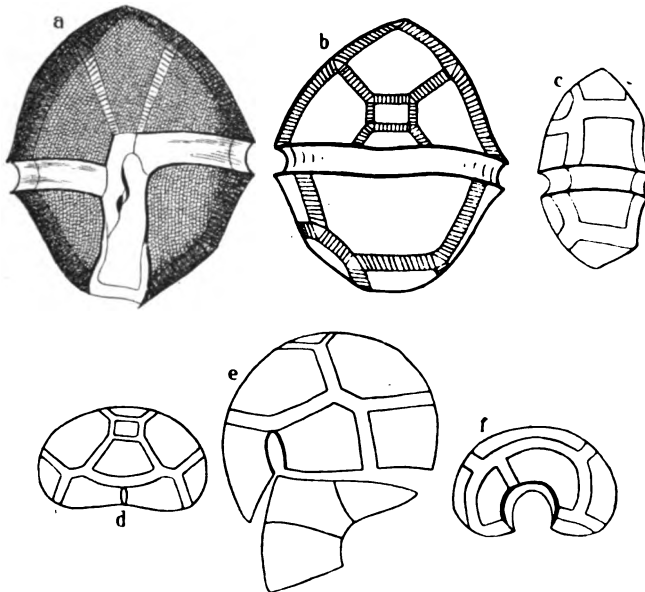


Fig. 6. *Peridinium polonicum*. a Ventralansicht. b Dorsalansicht. c Hülle, rechte Seitenansicht. d Epivalva. e Hypovalva.

Epivalva: 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 map + 1 dap. Mediane Apikalplatte sehr groß, fünfeckig, dorsale sehr klein, rechteckig. Hypovalva: 5 pst + 2 at. Rechte Antapikalplatte größer als die linke. Membran dicht areoliert. Interkalarstreifen breit. Chromatophoren scheidchen-

förmig. Kern basal links. Dauerzellen oval. Hülle sich auf der Epivalva öffnend, die dorsalen Platten abwerfend.

Länge ca. 40  $\mu$ , Breite 35  $\mu$ . (Fig. 6.)

Galizien: Krakau (Chodaz-See, Teich in Založce).

*Peridinium tatricum* WOŁOSZYŃSKA.

WOŁOSZYŃSKA, J., a. a. O. p. 269. Taf. 11 Fig. 10—18.

Zellen dorsoventral abgeplattet, mit Apex, linkswindender Querfurche, wenig auf die Epivalva übergreifender, hinten stark verbreiteter, bis ans Basalende reichender Längsfurche. Epivalva kegelförmig, etwas größer als die Hypovalva, bestehend aus: 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 map + 2 sap. Mediane Apikalplatte rings von Apikalplatten umgeben. Hypovalva tief ausgerandet: 5 pst + 2 at. Rechte

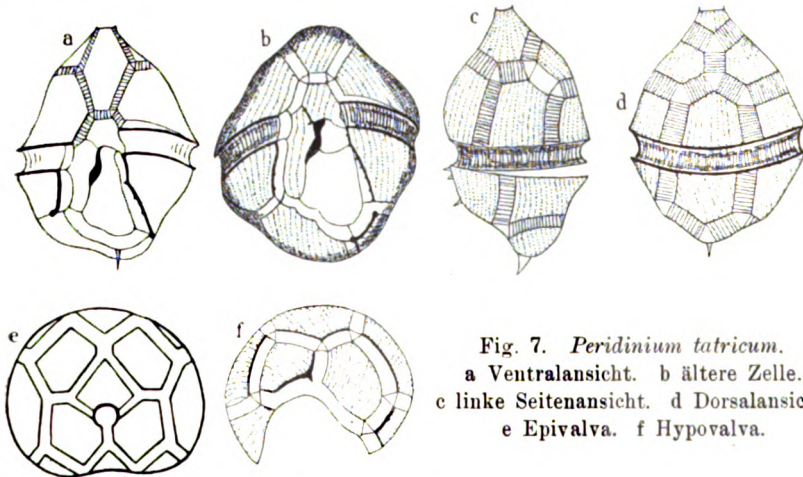


Fig. 7. *Peridinium tatricum*.  
a Ventralansicht. b ältere Zelle.  
c linke Seitenansicht. d Dorsalansicht.  
e Epivalva. f Hypovalva.

Antapikalplatte viel größer als die linke, welche am ventralen Rande eine Leiste mit langem Stachel hat. Auf der Hypovalva der linke Rand der Querfurche mit einigen (4) zarten Stacheln besetzt. Der rechte Rand der Längsfurche ebenfalls mit einem größeren Stachel, der linke mit einigen kleineren. Nicht selten fehlen diese Stacheln teilweise oder ganz. Membran der Epivalva deutlich, der Hypovalva undeutlich areoliert. Interkalarstreifen breit. Chromatophoren zahlreich. Kern zentral. Die Hülle öffnet sich auf der Hypovalva. Dauerzellen oval.

Länge 35—40  $\mu$ , Breite 30  $\mu$ . (Fig. 7.)

Tatra. Plankton der Teiche.

var. *spinulosa* WOLOSZYNSKA.

WOLOSZYNSKA, J., a. a. O. p. 270. Taf. XI Fig. 19—25.

Zellen platter, Epivalva kegelförmig, größer als die Hypovalva, diese basal tief ausgerandet. Mediane Apikalplatte nicht ausschließlich von Apikalplatten, sondern auch von der dorsalen Prääquatorialplatte umgeben. Interkalarstreifen sehr stark entwickelt. Hypovalva

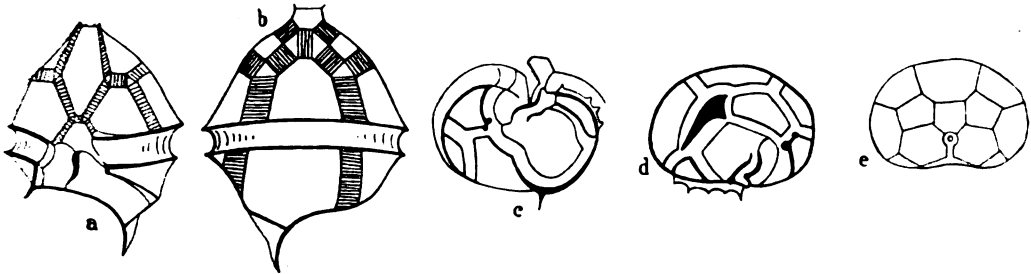


Fig. 8. *Peridinium tatricum* var. *spinulosa*. a Ventralansicht. b Dorsalansicht. c Hypovalva in der Ventralansicht. d Hypovalva. e Epivalva.

wie beim Typus, die linke Antapikalplatte wegen der stärker ausgebildeten Stachelleiste sehr klein, oft nicht bemerkbar. Alle Stacheln sehr kräftig.

Länge 30  $\mu$ , Breite 30  $\mu$ . (Fig. 8.)

Tatra: nur im Plankton des Smreczynski-Teiches.

*Peridinium Wierzejskii* WOLOSZYNSKA.

WOLOSZYNSKA, J., a. a. O. p. 269. Taf. XI Fig. 11—18.

Zellen rundlich, dorsiventral nicht abgeplattet, mit Apex, links-windenden Querfurchen, auf die Hypovalva beschränkter, hinten

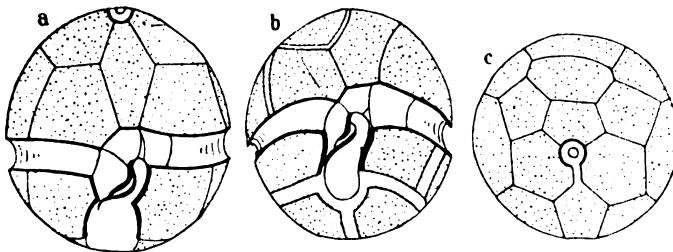


Fig. 9. *Peridinium Wierzejskii*. a, b Ventralansicht. c Epivalva.

wenig verbreiteter, nicht bis ans Ende reichender Längsfurche. Beide Valven gleich groß. Epivalva: 7 pr + 1 r + 2 vap + 2 sap + 1 dap. Zwei Typen der Apikalplattenordnung. Hypovalva: 5 pst + 2 at.

Rechte Antapikalplatte kleiner als die linke. Membran mit zarten Papillen dicht bedeckt. Interkalarstreifen oft sehr breit. Chromatophoren scheinbar scheibchenförmig. Kern zentral. Hüllen sich längs der Querfurche öffnend.

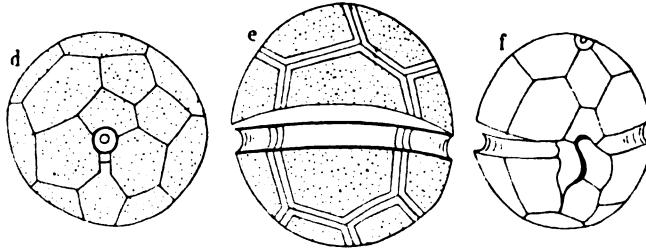


Fig. 9. *Peridinium Wierzejskii* d Epivalva. e Ventralansicht. f Hypovalva.

Länge 30—35  $\mu$ . (Fig. 9.)

Tatra: Smreczinski-Teich.

Die var. *minor* WOLOSZYNKA, a. gl. O. Taf. XI Fig. 9, ist kleiner (20—25  $\mu$ ), ihre Längsfurche greift auf die Epivalva über; ist ist hinten wenig verbreitert. Membran glatt. (Fig. f.)

Tatra: Zakopane, in Moorsümpfen.

### *Peridinium Lomnickii* WOLOSZYNKA.

WOLOSZYNKA, J., a. a. O. p. 267. Taf. X Fig. 18—24.

Zellen schwach abgeplattet, mit Apex, glockenförmiger Epivalva, die viel größer ist als die abgerundete, basal etwas ausgerandete Hypovalva, mit linkswindender Querfurche und einer Längsfurche, die auf die Hypovalva beschränkt, hinten wenig verbreitert ist und nicht bis zum Basalende reicht. Epivalva: 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 map + 2 sap + 1 dap. Hypovalva: 5 pst + 2 at.

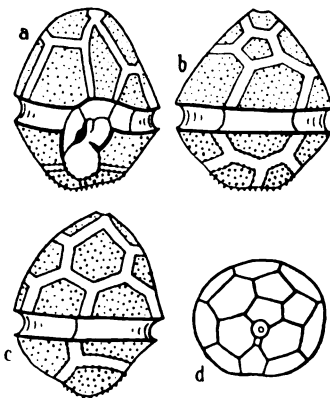


Fig. 10. *Peridinium Lomnickii*. a Ventralansicht. b Dorsalansicht. c rechte Seitenansicht. d Epivalva.

Rechte Antapikalplatte kleiner als die linke. Membran dicht mit Papillen und Stacheln bedeckt. Nähte deutlich; Interkalarstreifen oft vorhanden. Hülle längs der Querfurche sich öffnend.

Länge 35—40  $\mu$ , Breite 22—35  $\mu$ . (Fig. 10.)

Lemberg: Hotosko Wielkie. Teichplankton. Perennierend, im Sommer seltener und kleiner, im Winter das Maximum.

var. *splendida* WOLOSZYNSKA (a. gl. O. p. 268 Taf. X Fig. 30—40) ist größer, hat eine breite Querfurche, deren Ränder außerordentlich verdickt sind und die deutlich links windet. Die auf der Hypovalva beobachtete Längsfurche hat ebenfalls dicke Ränder. Epivalva kegelförmig, größer als die Hypovalva, die ebenfalls kegelförmig und am Hinterende ausgerandet ist. Zahl und Ordnung der Tafeln wie

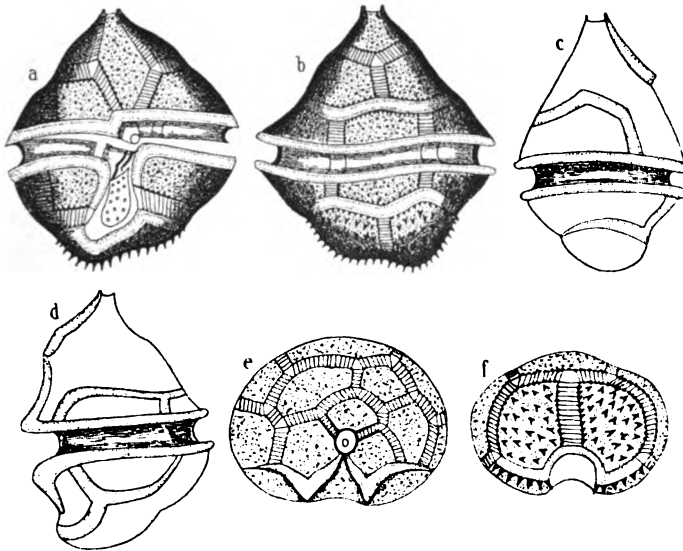


Fig. 11. *Peridinium Lomnickii* var. *splendida*. a Ventralansicht. b Dorsalansicht. c rechte und linke Seitenansicht. e Epivalva. f Hypovalva.

beim Typus. Die ganze rechte Seite der Zelle viel kräftiger als die linke, besonders auf der Hypovalva, wo die Wölbung der rechten Antapikalplatte größer ist als die der linken. Bei älteren Zellen sind die der Querfurche parallelen Tafelränder ringförmig verdickt, diese Verdickungen bilden auf der Epivalva, auf beiden Seiten der Rautenplatte, zwei zahnartige Hörner. Membran dicht mit Stacheln (besonders auf den Antapikalplatten sehr kräftig) bedeckt. Zwischen den Stacheln feine Poren. Interkalarstreifen breit. Dauerzellen unregelmäßig mit sehr derber Membran.

Länge 40—50  $\mu$ , Breite 28—40  $\mu$ . (Fig. 11.)

Lubien Maly. Teichplankton.



*Peridinium Goslaviense* WOLOSZYNSKA.

WOLOSZYNSKA, J., a. a. O. p. 267. Taf. X Fig. 18—24.

Zellen dorsiventral wenig abgeplattet, mit Apex, breiter links-  
windender Querfurche und wenig auf die Epivalva übergreifender,  
hinten verbreiteter, bis zum Basalende reichender Längsfurche.  
Epivalva glockenförmig, bedeutend größer als die fast halbkugelige  
Hypoalva. Epivalva: 7 pr + 1 r — 2 vap + 1 map + 2 sap. Hypoalva  
mit 5 pst + 2 at. Rechte Antapikalplatte größer als die linke. Ventraler

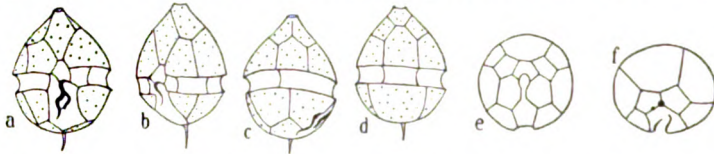


Fig. 12. *Peridinium goslaviense*. a, b Ventralansicht. c rechte Seitenansicht,  
d Dorsalansicht. e Epivalva. f Hypoalva.

Rand der beiden at mit zwei Stacheln versehen, davon der eine lang  
und gekrümmt, der andere sehr klein, oft undeutlich. Membran mit  
zerstreuten Papillen bedeckt, Nähte deutlich. Interkalarstreifen  
kamen nicht zur Beobachtung. Chromatophoren wahrscheinlich  
fehlend. Kern zentral, klein. Die Hülle öffnet sich auf der Hypo-  
valva, die Antapikalplatten abwerfend.

Länge 20—25  $\mu$ , Breite 16—18  $\mu$ . (Fig. 12.)

Galizien: Goslaw-See.

*Peridinium marchicum* LEM. var. *simplex*.

WOLOSZYNSKA, J. a. a. O. p. 266 Taf. X Fig. 10—17.

Zellen fünfeckig, dorsiventral abgeplattet, mit Apex, deutlich  
linkswindender Querfurche, wenig auf die Epivalva, auf die Hypo-

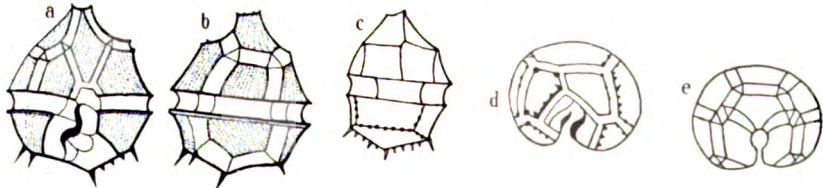


Fig. 13. *Peridinium marchicum* var. *simplex*. a Ventralansicht. b Dorsalansicht.  
c linke Seitenansicht. d Hypoalva. e Epivalva.

valva stark verbreiteter und bis zum Hinterende reichender Längs-  
furche. Epivalva kegelförmig, mit 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 dap. Die  
gleich große Hypoalva kegelförmig, basal schräg ausgerandet, mit

5 pst + 2 at. Beide Valven gleich. Die rechte Antapikalplatte viel größer als die linke. Platten etwas konkav, mit verdickten Rändern, Interkalarstreifen stark ausgebildet. Tafelränder der Hypovalva mit zahlreichen Stacheln besetzt. Platten deutlich areoliert. Chromatophoren zahlreich. Kern länglich zentral oder links im hinteren Teile der Zelle liegend. Die Hülle öffnet sich am Hinterende, die Antapikalplatten abwerfend.

Länge 32  $\mu$ , Breite 30  $\mu$ . (Fig. 13.)

Galizien: Chodacz-See, im Plankton.

*Gonyaulax polonica* WOLOSZYNSKA.

WOLOSZYNSKA, J., a. a. O. p. 265. Taf. X Fig. 1—9.

Zellen länglich, dorsoventral schwach abgeplattet, mit Apex, gleich großen Valven. Epivalva kegelförmig, in ein kurzes apikales Horn ausgezogen, Hypovalva abgerundet, basal etwas gestutzt.

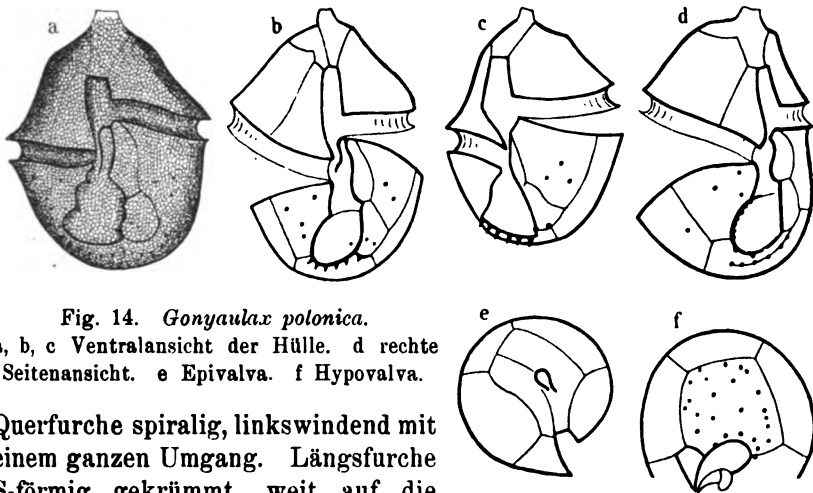


Fig. 14. *Gonyaulax polonica*.  
a, b, c Ventralansicht der Hülle. d rechte  
Seitenansicht. e Epivalva. f Hypovalva.

Querfurche spiralig, linkswindend mit einem ganzen Umgang. Längsfurche S-förmig gekrümmt, weit auf die Epivalva übergreifend, doch nicht an die beiden Zellenden reichend. Epivalva mit 5 pr + 2 ap. Hypovalva mit 5 pst + 1 at + 1 akzes-sorische Platte. Längsfurche ohne Flügelleisten, am Hinterende mit einer Reihe winziger Stacheln besetzt. Membran, mit Ausnahme der Gegend um die Apikalöffnung, stark areoliert, auf der Hypovalva und besonders auf der Antapikalplatte mit mehreren Stacheln be-deckt. Nähte der Platten undeutlich; Interkalarstreifen fehlen an-scheinend.

Ohne Chromatophoren; Hüllplasma durchsichtig, farblos; inneres Plasma kugelig, braun mit großen vorne gelegenen Öltropfen. Links

im hinteren Teil der Zelle ein großer, länglicher, etwas gekrümmter, schief gelegener Kern. Die Hülle öffnet sich längs der Querfurche.

Länge 50  $\mu$ , Breite 40  $\mu$ . (Fig. 14.)

Galizien: Goslaw-See, Plankton.

*Chalubinskia* WOLOSZYNSKA nov. gen.

WOLOSZYNSKA, J., a. a. O. p. 276. Taf. XIII Fig. 1—8.

Dinoflagellate: Peridiniacee.

Querfurche und Längsfurche deutlich ausgebildet; Hypovalva mit drei Postäquatorialplatten und einer Antapikalplatte.

*Chalubinskia tatrca* WOLOSZYNSKA.

WOLOSZYNSKA, J., a. a. O.

Zellen dorsoventral, fast nicht abgeplattet, mit Apex, breiter, schwach linkswindender, auf der linken Seite auf die Hypovalva übergreifender Querfurche. Längsfurche weit auf die Epivalva

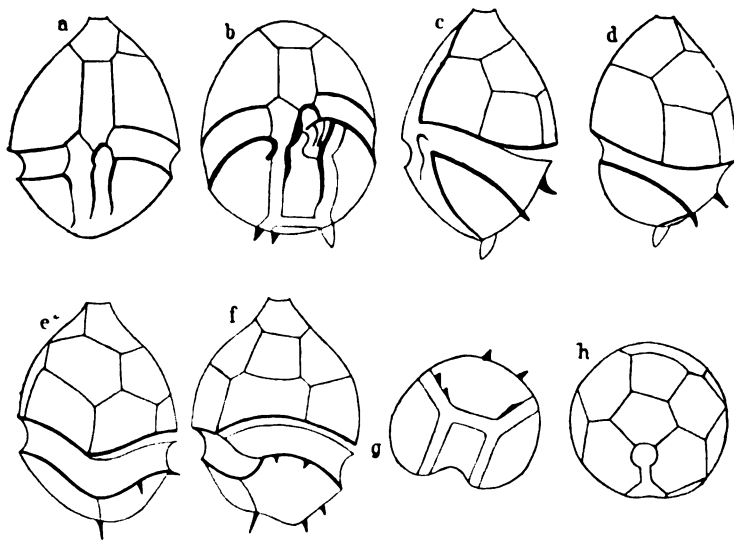


Fig. 15. *Chalubinskia tatrca*. a Ventralansicht. b Ventralansicht der Hypovalva. c, d linke Seitenansicht. e, f Dorsalansicht. g Hypovalva. h Epivalva.

reichend, hintere wenig verbreitert. Epivalva glockenförmig, größer als die abgerundete Hypovalva. Epivalva: 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 map + 2 sap + 1 dap. Hypovalva: 3 pst + 1 at. Antapikalplatte viereckig. Ränder der dorsalen Postäquatorialplatte mit Stacheln

besetzt. Membran glatt. Nähte und Interkalarstreifen deutlich. Hülle längs der Quersfurche sich öffnend.

Länge ca. 40  $\mu$ , Breite ca. 30  $\mu$ . (Fig. 15.)

Tatra: Plankton des Fischsees.

*Staszicella* WOLOSZYNSKA nov. gen.

WOLOSZYNSKA, J., a. a. O. p. 277.

Zellen kugelig oder oval. Längs- und Quersfurche deutlich. Epivalva im Vergleich zur Hypovalva auffallend klein, wie bei *Amphidinium*.

*Staszicella dinobryonis* WOLOSZYNSKA.

WOLOSZYNSKA, J., a. a. O. p. 278. Taf. XII Fig. 32–40.

Zellen kugelig, mit Apex; breiter, fast kreisförmiger, etwas linkswindender Quersfurche. Längsfurche ein wenig auf die Epivalva übergreifend. Epivalva klein, flach abgeplattet, 7pr + 5ap + 1r.

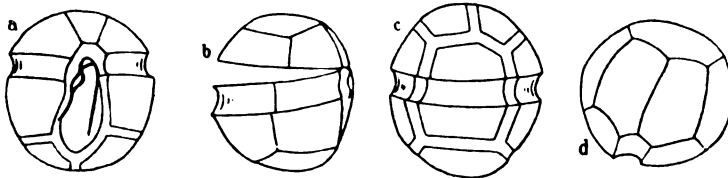


Fig. 16. *Staszicella dinobryonis*. a Ventralansicht. b rechte Seitenansicht. c linke Seitenansicht. d Hypovalva. e Epivalva.

Hypovalva groß, abgerundet, 5pst + 2at. Antapikalplatten gleich groß. Membran anscheinend glatt, Nähte und Interkalarstreifen oft sehr un- deutlich. Bei älteren Zellen die Tafelränder der Epivalva mit kleinen Papillen besetzt. Kern zentral. Hülle längs der Quersfurche sich öffnend. Augenfleck wahrscheinlich vorhanden.

Zellen 25  $\mu$  lang. (Fig. 16.)

Galizien: Zalocze-Teich, im Plankton.

Biologisch dadurch interessant, daß sich die Tochterzellen nach der Teilung am Gehäuse von *Dinobryon* (*Dinobryon cylindricum* oder *Dinobryon sertularia*) anheften und sich mit einer klebrigen, durchsichtigen, schwer wahrnehmbaren Masse ankleben. Ich sah diese Peridinee häufig im Plankton. Eine sehr gute Abbildung gibt in seiner Arbeit

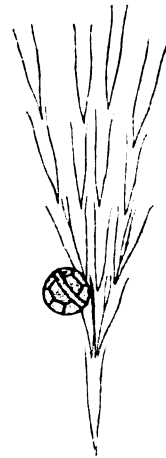


Fig. 16. St. an einer Kolonie von *Dinobryon* (nach BR. SCHRÖDER).

über mazedonisches Plankton BRUNO SCHRÖDER an Material von DOFLEIN gesammelt. Er gibt ein gutes Habitusbild, das ich hier wiedergebe (A. P.).

***Glenodintopsis* WOLOSZYNSKA nov. gen.**

WOLOSZYNSKA, J., a. a. O. p. 278.

Quer- und Längsfurche deutlich ausgebildet; Hypovalva mit sechs Postäquatorialplatten und zwei Antapikalplatten.

***Glenodiniopsis Steinii* WOLOSZYNSKA.**

WOLOSZYNSKA, J., a. a. O. p. 278. Taf. XI Fig. 30–36.

Zellen oval, dorsiventral stark abgeplattet, ohne Apex, deutlich linkswindender Querfurche. Längsfurche auf die Epivalva wenig und auf die Hypovalva nicht übergreifend. Epivalva größer und breiter als die Hypovalva, diese etwas schief mit der Querfurche verbunden.

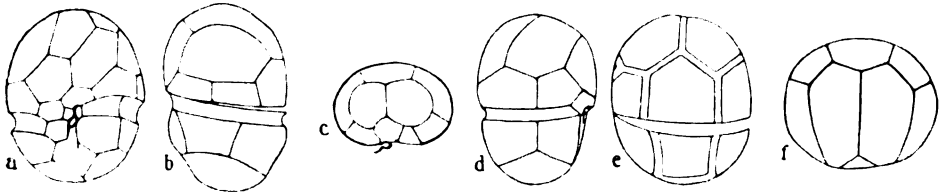


Fig. 17. *Glenodiniopsis Steinii*. a Ventralansicht. b linke Seitenansicht. c Hypovalva der rechten Seitenansicht. e Dorsalansicht. f Epivalva.

Epivalva  $8pr + 3vap + 2sap + 2dap$ . Dorsale Apikalplatten groß und länglich, seitliche Apikalplatten etwas kleiner, ventrale Apikalplatten klein und unsymmetrisch. Hypovalva:  $6pst + 2at$ . Membran glatt, Interkalarstreifen oft breit. Längsfurche von sechs Platten gebildet. Chromatophoren klein, scheinchenförmig. Kern länglich, leicht gekrümmt, rechts in der Vorderhälfte der Zelle gelegen. Die Hülle öffnet sich längs der Querfurche.

Länge  $40 \mu$ , Breite  $30 \mu$  (Epivalva),  $28 \mu$  (Hypovalva). (Fig. 17.)  
Tatra: Moorsümpfe bei Witow.

***Glenodinium polonicum* WOLOSZYNSKA.**

WOLOSZYNSKA, J., a. a. O. p. 279. Taf. XIII Fig. 15–21.

Zellen oval, selten rundlich, dorsiventral nicht abgeplattet, mit stark linkswindender Querfurche. Längsfurche hinten wenig verbreitert. Hülle aus zahlreichen kleinen, sechseckigen Platten zusammengesetzt. Jede Platte mit einer zentralen Verdickung, welche besonders stark, fast stachelartig auf der Hypovalva ausgebildet ist. Verdickungen auf der Epivalva schwächer, in der Apikalgegend

fast nicht bemerkbar. Kern oval, in der vorderen Hälfte gelegen.  
Augenfleck?

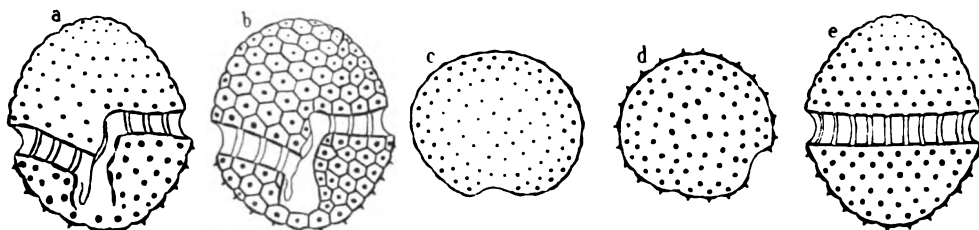


Fig. 18. *Glendodium polonicum*. a Ventralansicht. b Hülle aus zahlreichen sechseckigen Platten zusammengesetzt, jede Tafel zentral verdickt; Ventralansicht. c Epivalva. d Hypovalva. e Dorsalansicht,

Länge 30—40  $\mu$ , Breite 30—35  $\mu$ . (Fig. 18.)  
Galizien: Wolicki-Teich.

### *Sphaerodinium* WOLOSZYNSKA.

WOLOSZYNSKA, J., a. a. O. Jp. 279.

Quer- und Längsfurche deutlich. Epivalva: 7 Prääquatorialplatten, 1 Rautenplatte, 7 Apikalplatten; die mediane Apikalplatte sechseckig. Hypovalva mit 6 Postäquatorialplatten und 2 Antapikalplatten. Gesamtzahl der Platten 25; Epivalva mit 15, Hypovalva mit 8.

### *Sphaerodinium polonicum* WOLOSZYNSKA.

WOLOSZYNSKA, J., a. a. O. p. 280. Taf. XIV Fig. 1—22.

Zellen meist kugelig, dorsiventral nicht abgeplattet, mit Apex, linkswindender Querfurche, wenig auf die Epivalva übergreifender, hinten verbreiteter, nicht bis zum Hinterende reichender Längsfurche. Valven gleich, halbkugelig. Epivalva: 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 map + 2 sap + 2 dap. Hypovalva 6 pst + 1 at. Rechte Apikalplatte kleiner als die linke. Membran zart, mit kleinen Papillen bedeckt. Interkalarstreifen deutlich, auch am Rande mit Papillen besetzt. Chromatophoren zahlreich, scheibenförmig, lebhaft braun. Kern zentral; gestreckt und hufeisenförmig gekrümmt. In der Längsfurche großer, hufeisenförmiger Augenfleck. Hülle sich längs der Querfurche öffnend.

Länge 30—40  $\mu$ , Breite 75  $\mu$  und mehr. Beide Geißeln sehr schwankend. (Fig. 19.)

Galizien: Dublany, im Teichplankton des Botanischen Gartens.

Die var. *tatrica* WOLOSZYNSKA a. gl. O. (Taf. XIV Fig. 23) hat eine weiter in die Epivalva reichende Längsfurche, die etwas anders

schaffen ist als beim Typus. Die Verdickung an der rechten Seite der Längsfurche fehlt hier. Zellen von Gallerte umgeben.

Tatra: Moorsumpf bei Zakozane.

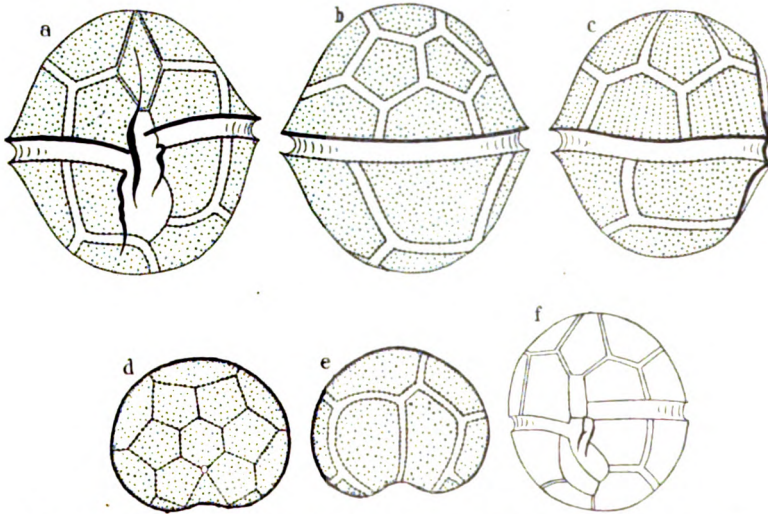


Fig. 19. *Sphaerodinium polonicum*. a Ventralansicht. b Dorsalansicht. c rechte Seitenansicht. d Epivalva. e Hypovalva. f *Sphaerodinium polonicum* var. *tatica* in Ventralansicht.

### *Sphaerodinium limneticum* WOLOSZYNSKA.

WOLOSZYNSKA, J., a. a. O. p. 281. Taf. XIV Fig. 24, 25.

Zellen kugelig, mit Apex, linkswindender Querfurche, auf die Epivalva übergreifender Längsfurche, die nicht verbreitert ist und bis zum Hinterende reicht. Rechte Randverdickung der Längsfurche fehlt. Valven gleich. Epivalva: 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 map + 2 sap + 2 dap. Rautenplatte von der von *Sphaerodinium polonicum*

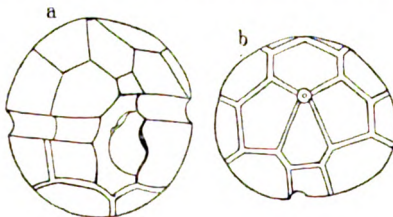


Fig. 20. *Sphaerodinium limneticum*. a Ventralansicht. b Epivalva in Ventralansicht.

verschieden. Hypovalva: 6 pst + 2 at. Membran glatt, dick; selten mit Papillen bedeckt. Interkalarstreifen vorhanden. Chromatophoren zahlreich, scheibchenförmig. Kern klein, rundlich zentral. Zellen ohne Gallerthülle. Augenfleck? Hülle sich längs der Querfurche öffnend.

Länge 25–35  $\mu$ . (Fig. 20.)

Galizien: Bialogorski-Teich.

Bei dieser Art ist die Membran dicker als bei der vorhergehenden Art.

*Sphaerodinium cracoviense* WOLOSZYNSKA.

WOLOSZYNSKA, J., a. a. O. p. 281. Taf. XIV Fig. 28—30.

Zellen kugelig oder oval, mit Apex, linkswindender Querfurche, auf die Epivalva übergreifender, auf die Hypovalva sich verschmälernder und schließlich spitz zulaufender Längsfurche. Längsfurchenränder ohne Verdickungen. Die halbkugeligen Valven gleich groß. Epivalva: 7 pr + 1 r + 2 vap + 1 map + 2 sap + 1 dap. Hypovalva: 6 pst + 2 at. Antapikalplatten ungleich. Membran dick, meist ganz glatt. Interkalarstreifen oft undeutlich. Zahlreiche braune Chromatophoren.

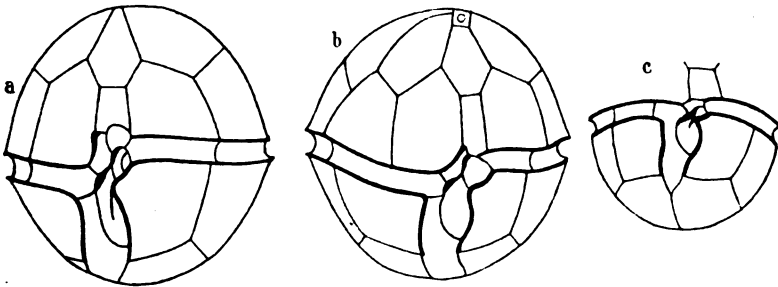


Fig. 21. *Sphaerodinium cracoviense*. a Ventralansicht. b dasselbe etwas geneigt. c Hypovalva in Ventralansicht.

Kern dick, wenig gestreckt, sehr leicht oder nicht gekrümmt, fast zentral. Zellen ohne Gallerthülle. Augenfleck? Hülle sich längs der Querfurche öffnend. Dauerzellen kugelig oder oval.

Länge 30—50  $\mu$ . (Fig. 20.)

Galizien: Debniki bei Krakau; Sambocek bei Krakau, im Plankton.



Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Besprechungen.

**Doflein, F.:** Die Gattung *Chloramoeba* BOHLIN und ihre Stellung im Reiche der Organismen. *Acta zoologica* II p. 431—443, Taf. I, II, dazu eine Textfigur.

DOFLEIN beschreibt hier eine amöboid formveränderliche Flagellate mit zwei ungleichen Geißeln, von denen die eine körperlang, die andere doppelt so lang ist. An der Geißelbasis befindet sich eine kontraktile Vakuole. Der Kern, vorn gelegen, hatte eine dünne Membran, manchmal einen Binnenkörper und ließ stets eine große Anzahl Körner erkennen, die zwischen Binnenkörper und Kernwand gleichmäßig verteilt waren. Beide Geißeln inserieren mit einer gemeinsamen Wurzel: sie finden im Plasma eine dünne stabartige Fortsetzung, die direkt mit dem Kern in Verbindung zu stehen scheint. Bei der Bewegung geht die kleine Geißel voran, die längere betätigt sich als Schleppgeißel. Animalische Ernährung wurde festgestellt. Im leicht beweglichen Plasma der Monade finden sich mehrere scheibchenförmige, gelbgrüne Gebilde, die den Eindruck gelbgrüner Chromatophoren machen. Sie besitzen aber nach DOFLEIN eine dünne Membran, ein zentrales kernartiges Gebilde, das sehr häufig nachzuweisen ist. Manchmal schien es, als ob ein Kern mit Binnenkörper vorhanden sei. Im gefärbten Präparat zeigt sich das umgebende Plasma manchmal vakuolenartig von ihnen abgehoben. DOFLEIN erörtert nun die Wertigkeit dieser Gebilde. Nach Membranbesitz und dem Auftreten kernartiger Gebilde in der Mitte läge die Möglichkeit nahe, daß es sich um eine endosymbiontische, durch die Symbiose reduzierte Grünalge, ähnlich den Zoochlorellen von *Convoluta*, die ebenfalls bereits Reduktionserscheinungen in ihrem Körperbau zeigen, handle, die mit der farblosen, amöboiden Flagellate zusammenlebt. Dafür spräche der allerdings auffallende Umstand, daß DOFLEIN in seinen Präparaten Teilungsstadien dieser grünen Gebilde, Zweier- und Viererteilung, aufzeigt, die allerdings von Chromatophoren abweichend aussahen und tatsächlich an Grünalgenteilungen erinnern. DOFLEIN erörtert im Anschluß daran die SCHIMPAR'sche Symbiosentheorie zur Erklärung der hohen Selbständigkeit der Chromatophoren der höheren Pflanzen und die Möglichkeiten, die sich theoretisch aus HABERLANDT's Untersuchung an der Zoochlorelle der *Convoluta* ableiten lassen.

DOFLEIN entscheidet sich aber doch mehr für die Auffassung der grünen Gebilde als Chromatophoren und nähert sich dem Standpunkt BOHLIN's, der bei seiner *Chloramoeba* sie als Chromatophoren anspricht.

DOFLEIN's Befunde an seiner Flagellate sind sehr dankenswert, sie weisen auf meist vernachlässigte Denkmöglichkeiten hin. Ref. kann sich ebenfalls keine abschließende Meinung bilden, meint aber, daß es richtiggehende Chromatophoren seien. Die „Membran“ der grünen Gebilde, sowie die zentrale kernartige Differenzierung in ihnen wertet er anders als DOFLEIN. Der sichere Nachweis, ob tatsächlich eine Membran vorliegt, ist sehr schwer; membranartige Strukturen werden gerade hier durch Fixation (Gerinnung der peripheren Schichten) ganz sekundär gebildet, oft auch rein optisch vorgetäuscht. Das zentrale Gebilde kann ein Pyrenoid sein; über die Morphologie der Pyrenoide wissen wir auch bei Algen fast nichts, und ganz dieselben pyrenoidartigen Gebilde kann man bei Heterokonten in jungen Chromatophoren von *Botrydium*, manchmal bei *Vaucheria* finden. Nun aber die Teilungsstadien: ich möchte aber nicht verschweigen, daß bei rasch wachsenden Algen oder Monadezellen mit scheibchenförmigen Chromatophoren ebenfalls Zweier, ja sogar beschleunigte Zweerteilungen, also Vierergruppen durchgeteilter Chromatophoren vorkommen. Ich sah ähnliches bei *Glocomonas* KLEBS und anderen Monaden mit scheibchenförmigen Chromatophoren, die die Chromatophoren rasch ergänzen. Nun hat *Chloramoeba* keine Stärke. Leider hat DOFLEIN keine Salzsäurereaktion auf den Karotingehalt der grünen Gebilde gemacht; da er aber angibt, daß die Gebilde gelbgrün waren, so wäre sicher Blaufärbung eingetreten. Es würde sich also, falls es sich um endosymbiontische Algen handelt, um Heterokonten handeln, die keine Stärke, hohen Karotingehalt, manchmal pyrenoidartige Gebilde und niemals Stärke, doch „Öle und Fette“ haben. Die Angaben, die aber DOFLEIN über diese Chromatophoren macht, stimmen gut mit Heterokontenchromatophoren<sup>1)</sup> überein, wenn sie auch bei den Heterokontenalgen meist nicht so wohlgeformt sind. So werden wir uns vorderhand also bescheiden müssen, die grünen Gebilde als Chromatophoren anzusprechen. Die DOFLEIN'sche Arbeit zeigt aber, daß genaue Nachprüfung auf jeden Fall auch in anscheinend klaren Fällen nötig ist, und ein solches Studium wird wohl noch auf diesen Organismus verwendet werden müssen.

Was die Monade anbelangt, so ist sie mit der BOHLIN'schen *Chloramoeba* gewiß nicht identisch. Die BOHLIN'schen Angaben haben sich trotz der nicht befriedigenden Zeichnungen immer als verläßlich erwiesen und die Begeißelung seiner *Chloramoeba* ist grundverschieden von der der DOFLEIN'schen Monade. Ich halte sie sogar für generisch verschieden.

Einige Bemerkungen zu einzelnen Stellen der DOFLEIN'schen Arbeit seien noch gemacht: die Heterochloridalen umfassen nicht nur *Chloramoeba*, *Stipitiococcus*, *Heterochloris*, sondern auch eine Reihe anderer Monaden.

*Chloramoeba* ist auch nicht die niederste Form der Heterokontenflagellaten, gerade durch die Amöboidie erweist sie sich als abgeleitet. Und auch der Satz ist nicht zutreffend, daß hier bei den Heterokonten

<sup>1)</sup> Ich sah bei ganz jungen Botrydien ganz ähnliche, nur unregelmäßigere Chromatophoren, ein zentrales Gebilde, oft auch Zwei- oder Vierteilung.

noch der Fall vorläge, daß das Flagellat, von dem eine Algenreihe den Ausgang genommen habe, noch rezent sei. In dem absoluten Sinne, wie es hier gesagt wird, trifft dies wohl für keine Algenreihe überhaupt mehr zu. Ref. meint nicht, daß irgendwo noch die Ausgangsflagellaten einer Algenreihe vorhanden seien. Andererseits ist die Beziehung, wie sie zwischen den Heterochloridalen (*Chloramoeba* und die anderen Monaden) und den darauf sich aufbauenden Heterokonten existiert, noch viel ausgesprochenener, viel klarer auch bei manchen anderen Algenreihen und ihren Flagellatenreihen vorhanden.

Doch haben diese Bemerkungen mit dem von DOFLEIN angeschnittenen Hauptproblem, ob Chromatophor, ob endosymbiontische Alge, nichts zu tun.

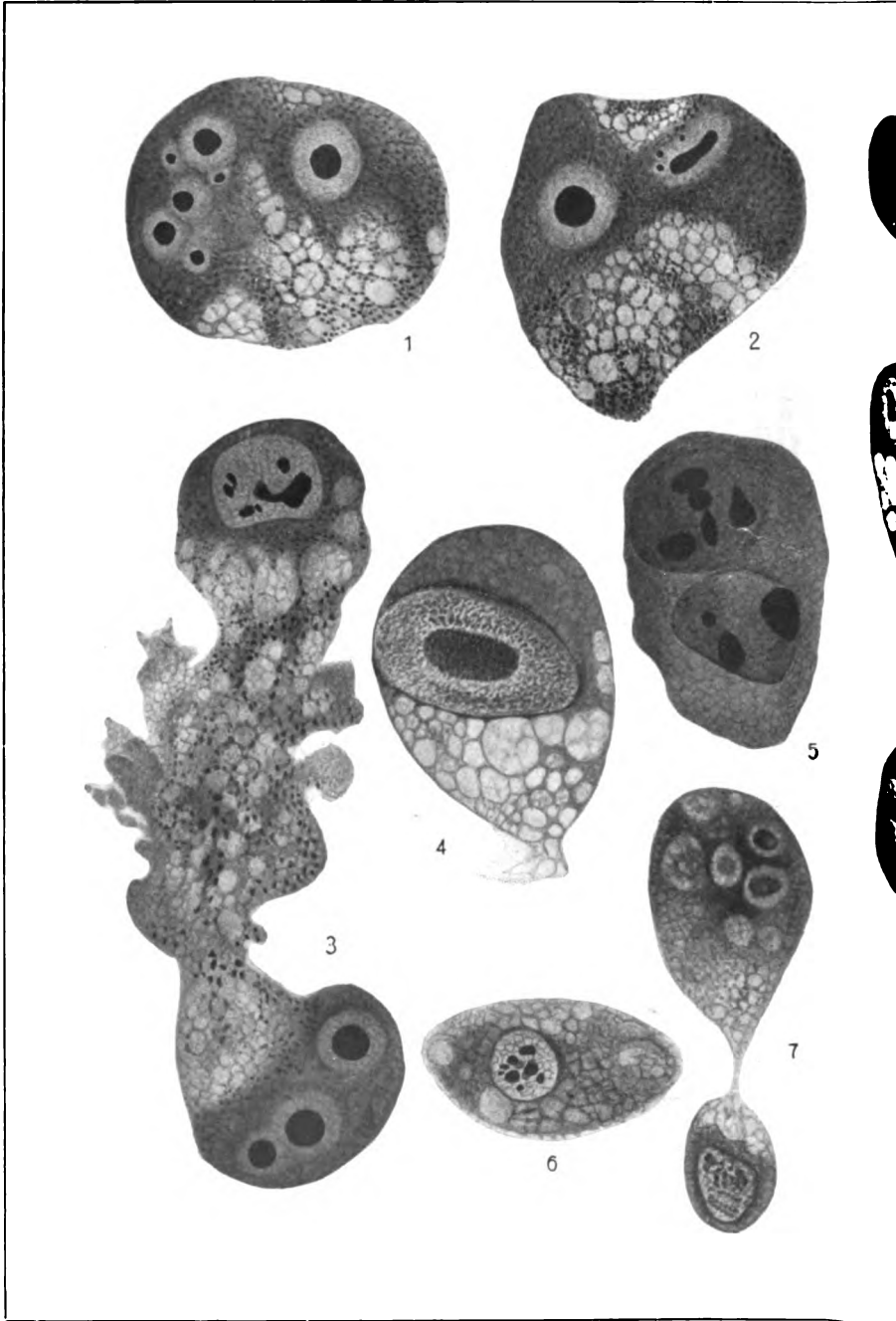
A. PASCHER.

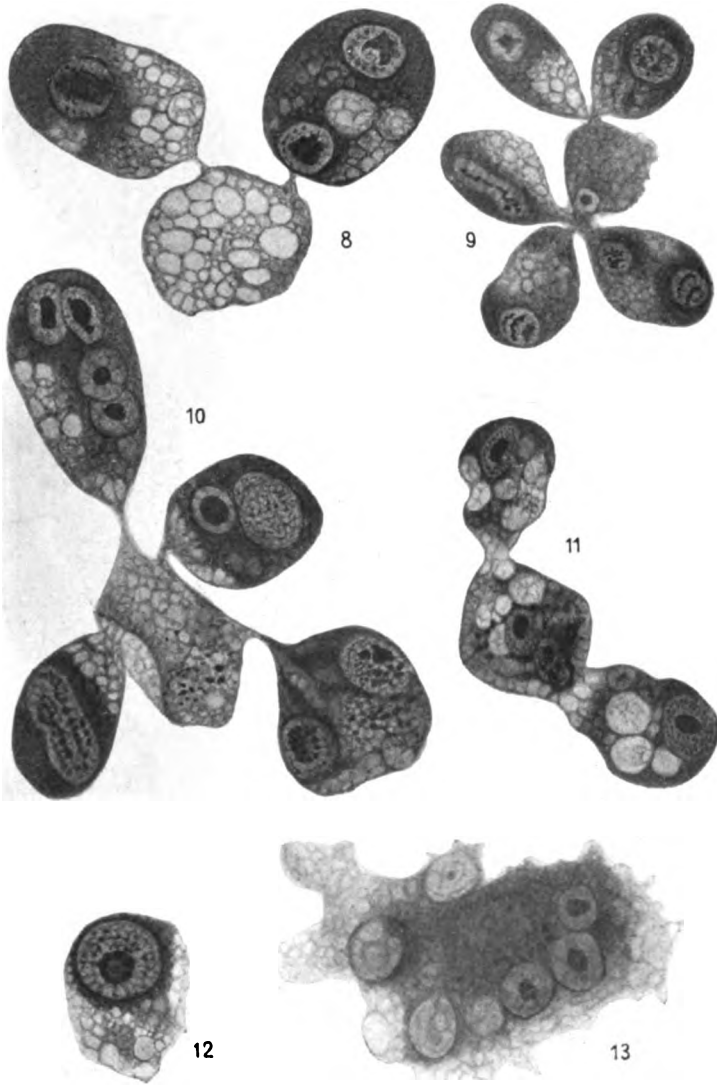
**D. Keylin:** On a new Saccharomycete — *Monosporella unicuspidata* — parasitic in the body of a Dipterous larva (*Dasyhelea obscura* WINNERTZ). Parasitology XII No. 1 (1920) p. 83—91.

Verf., der den METSCHNIKOFF'schen Namen für den *Daphnia*-Parasiten *Monospora* in *Monosporella* umändert, weil der Name *Monospora* bereits einigemal im Pflanzenreich vergeben ist, hat eine neue Form dieses interessanten endoparasitischen Hefepilzes in der Leibeshöhle der Larve von *Dasyhelea* gefunden, nachdem die bis jetzt bekannte Art *bicuspidata* METSCHNIKOFF nur aus *Daphnien* und eine ungenügend beschriebene Art durch BÜTSCHLI aus einer freilebenden Nematode *Tylenchus pellucidus* bekannt waren. Infizierte Larven dieser Diptere, die in der dicken braunen Flüssigkeit infizierter Wunden der Ulmen oder Roßkastanien leben, sind speziell in den hinteren Segmenten mehr durchscheinend. Der Parasit vermehrt sich sehr stark in ihnen, die Larven gehen bald zugrunde. Junge Zellen sind ellipsoidisch und 4—10  $\mu$  lang und vermehren sich reichlich durch Sprossung, wobei die Sproßglieder gelegentlich eine Zeitlang beisammen bleiben. Anscheinend bei Nahrungerschöpfung tritt dann Sporulation ein, die Zellen verlängern sich sehr stark, im Innern differenziert sich eine Spore, die an einem Ende breit abgerundet, gegen das andere Ende lang und schmal verschmälert ist. Die Sporen werden bis 35  $\mu$  lang, und die Asci, in denen sie gebildet werden, übertreffen die vegetativen Zellen bis zum Vierfachen an Länge.

Die Arbeit enthält noch einen Vergleich mit dem der Gattung *Monosporella* nahestehenden Saccharomyceten *Nematospora* PEGLION und gibt am Schlusse eine Übersicht über die Saccharomycetaceengenera in Form der kurzen morphologischen Diagnosen. Bei der Gattung *Monosporella* sind auch die bis jetzt gefundenen Arten behandelt, von den *Monosporella bicuspidata* (METSCHNIKOFF) KEYLIN aus *Daphnia*, *Monosporella unicuspidata* KEYLIN aus *Dasyhelea* ziemlich vollständig bekannt sind, während die BÜTSCHLI'sche Form aus *Tylenchus* unvollständig bekannt, und die aus der Polychaete *Potamilla*, von CAULLERY und MESNIL beobachtet, in ihrer Zugehörigkeit zu *Monosporella* überhaupt fraglich ist. A. PASCHER.









*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## **Kerntellung und Pyrenoidvermehrung bei *Mougeotia*.**

**(Zur Cytologie der Chlorophyten. I.)**

Von  
**Franz Peterschilka.**

(Hierzu Tafel 2.)

### **Material und Untersuchungsmethoden.**

Das Material stammt aus dem „finsternen Graben“ am Fuße des Pfaffenberges bei Pernartitz im nördlichen Böhmerwalde und wurde am Standorte um 12 Uhr nachts mit 1,5proz. Chromessigsäure fixiert, nach 24 Stunden in Filtrierpapier gebunden, im fließenden Bachwasser 2 Stunden ausgewaschen und in Glycerinkampferwasser konserviert. Vor der Bearbeitung wurde das Konservierungsmittel durch dest. Wasser verdrängt und Proben mit WEIGERT- (modifiziert<sup>1)</sup>) und HEIDENHAIN-Hämatoxylin gefärbt. Für letzteres ergab sich: Beizen 3 Stunden, Färben 8 Stunden, Differenzieren 3 Minuten und 15 Minuten auswaschen.

Die ausgewachsenen Zellen unserer nicht näher bestimmbaren Spezies — es fehlten die Zygoten sowohl in dem in den Sommerferien 1920 als auch 1921 gesammelten Materiale, weshalb, um die

<sup>1)</sup> Stammlösung I: 10proz. Hämatoxylinlösung in abs. Alk., Stammlösung II: 4 ccm 10proz. wässrige Lösung von Eisenchlorid + 1 ccm Salpetersäure + 95 ccm dest. Wasser. Vor Gebrauch Stammlösung I mit Wasser verdünnen 1:9 und mit gleichem Volum der Stammlösung II mischen. Einwirkung 5—15 Minuten, bläuen 15 Minuten, über Alkoholstufen durch Senkverfahren in Kanadabalsam.



Arbeit nicht noch ein zweites Jahr zurückzuhalten, mit den vorläufigen Resultaten trotz einiger Bedenken über den Mangel einer genauen Diagnose hervorgetreten wird — sind meist  $22 \mu$ , seltener  $24$ — $25 \mu$  dick, ihre Länge variiert zwischen dem 2—5fachen. Die einschichtige Membran ist  $1,5 \mu$  dick und wie bei *Spirogyra* von einer dünnen Gallerthülle umgeben, die, wie BENECKE (1899) nachwies, allein den Zusammenhalt der fädigen, leicht zerbrechlichen Kolonie bewerkstelligt. Abgerissene Fäden zeigen eine auffallende Endzelle mit vorgewölbter Querwand (Taf. 2 Fig. 20). Die Alge bildet an versumpften Stellen hellgrüne Watten.

Die Innenseite der Membran kleidet eine Plasmaschicht aus, die durch feine, den farblosen Zellsaft durchsetzende Brücken mit dem Plasmamantel des Chromatophors verbunden ist (Taf. 2 Fig. 23). Beide Plasmapartien führen Körnchen. Der Chlorophor ist plattenförmig und sehr dünn, wie man bei Profilstellung leicht sehen kann; seine Dicke beträgt  $2$ — $3 \mu$ . Nur dort, wo die Pyrenoide eingelagert sind, ist er aufgetrieben und häufig bemerkt man Längsleisten, wie sie schon SCHMITZ (1882) als Duplikaturen für *Mougeotia* und *Spirogyra* beschreibt.

Die Profilstellung des Chlorophors ist nicht allein durch Lichtwirkung bedingt, sondern beruht wohl noch auf anderen bisher unbekanntem Gründen; oft steht nämlich in derselben Zelle die eine Hälfte der Platte facial, die andere profil und Zellen desselben Fadens weisen oft beide Stellungen gemischt auf.

Nur in relativ wenigen Zellen konnte ein völlig rechteckiger, nicht eingeschnürter Chlorophor mit dem Zellkerne in der Mitte gefunden werden. Häufiger schnürt er sich schon frühzeitig in der Mitte ein und sobald er die doppelte Länge erreicht hat, teilt er sich durch einfache Zerschnürung in zwei Tochterchromatophoren, die etwas auseinanderrücken, jedoch durch eine Plasmabrücke, in deren Mitte der Kern liegt, im Verbands bleiben. Diese Brücke geht nie über die Länge der Kernachse hinaus, sondern es ragt der Kern immer an beiden Polen in die Chromatophoren hinein und ist durch das Plasma mit deren Enden fest verbunden, wodurch die beiden Teilstücke zusammengehalten werden — eines der häufigsten Bilder. Jetzt können zwei Fälle im weiteren Verlaufe möglich sein: ein pathologischer und ein normaler Zellteilungsprozeß. Der erste erfolgt dann, wenn die Chromatophoren sich noch weiter voneinander entfernen, wodurch der Kern gedehnt wird und eine Störung der Kollokation seiner Teile in der Weise erleidet, daß das Kerngerüst größtenteils faserig von Pol zu Pol verläuft (Taf. 2 Fig. 13). Daraus

ist ersichtlich, daß die Fäden des Netzwerkes an der Kernmembran haften. Die seitlichen Verbindungen rissen wahrscheinlich durch, da sie längs dieser Fasern nicht gefunden werden konnten. Der „Nucleolus“ verändert seine Lage und Gestalt nicht, liegt also frei im Kernsaft. Schreitet die Dehnung schließlich bis zur Losreißung der Chromatophoren vor, so geht der Kern zur Gänze auf einen der Chromatophoren über (Taf. 2 Fig. 21).

In den wenigsten Fällen hatte sich bereits zur Zeit der un-  
natürlichen Dehnung eine Anlage der Querwand bemerkbar gemacht. Erst nach der Zerreißung wird sie in der Durchschnürungsebene angelegt und trennt dann das kernhaltige vom kernlosen Stück (Taf. 2 Fig. 26). Vielfach wurde beobachtet, daß gerade an solchen Stellen der Faden abgebrochen war, was auf eine völlige Degeneration der kernlosen Zelle und hierdurch bedingtes Zerreißen des Fadens schließen läßt.

Dem normalen Verlaufe der Zellteilung geht die

### Kernteilung

voraus, die um Mitternacht stattfindet und bei der zwölf Chromosomen und eine intranucleäre Spindel gebildet werden. Der Zellkern, der schon im lebenden Zustande leicht als blasse Kugel mit einem zentralen (höchst selten zwei, dann aber kleineren) stärker lichtbrechenden „Nucleolus“ sichtbar ist, liegt in der Mitte einseitig dem Chromatophor auf und zeigt nach Zusatz von Jodjodkali den großen „Nucleolus“ und ein feines Netzwerk, in dessen Knoten kleinere und größere Chromatintröpfchen hängen (Taf. 2 Fig 1). Die Kernwand ist sehr derb. Umgeben ist der Kern von Plasma, das von dem Plasmamantel des Chlorophors stammt (Taf. 2 Fig. 23). Sein Durchmesser beträgt in großzelligen Fäden durchschnittlich 8  $\mu$ , in anderen 5—7  $\mu$ . Der „Nucleolus“ nimmt etwas über ein Drittel des Volumens ein. Bei einer Chromatophorenlänge von über 100  $\mu$ , einer Zelllänge von 153  $\mu$  und einer Breite von 22,5  $\mu$  beträgt der Durchmesser des Kernes beispielsweise 9  $\mu$ , der des „Nucleolus“ 3,2  $\mu$ . Gleichgroße Kerne zeigt *Zygnema pectinatum* (var.) bereits bei einer Zelllänge von 61,5  $\mu$  und 18  $\mu$  Breite.

Hat der Kern gleichzeitig mit der Chromatophorenteilung seine Reife erlangt, so tritt Karyokinese ein. Der ausgebildete Kern zeigt besonders scharf das Chromatingerüst und geht durch den zentripetalen Abbau des homogenen Binnenkörpers in das Prophasestadium ein (Taf. 2 Fig. 2), wobei sich sein Volumen vergrößert. Der Binnenkörper wird unregelmäßig und nimmt im weiteren Verlaufe meist

amöboiden Umriß an. Seine Substanz wird in Lösung übergeführt, die sich in dem nun gefärbten Kernsaft diffus verteilt und augenscheinlich vom Chromatin des Netzwerkes teilweise aufgenommen wird. Sie bleibt als solche nicht im Kernsaft, aber auch das umgebende Plasma weist weder fremde Körper auf, noch ist es im kritischen Stadium gefärbt. Nur das Chromatin hat sichtlich an Menge zugenommen. Der Kernsaft besaß in dieser Phase oft grieseliges Aussehen. Wodurch die amöboide Gestalt hervorgerufen wird, ist strittig. HEIDENHAIN (1907) erklärt sie für seine Objekte durch Beeinträchtigung der Suspensionsfäden infolge ungleichmäßigen Abbaues und dadurch verursachten Dehnung des Nucleolus. Dem aber stehen die früheren Dehnungsbilder (Taf. 2 Fig. 13) des Kernes gegenüber, die auf eine freie Lage des „Nucleolus“ hinweisen.

Der Abbau des „Nucleolus“ erfolgt zentripetal; denn in den meisten Fällen ist in der amöboiden Form ein  $\pm$  größeres Korn sichtbar (selten zwei), das sich im Gegensatz zu seiner unmittelbaren Umgebung intensiv färbt und aus noch nicht veränderter „Nucleolarsubstanz“ besteht (Taf. 2 Fig. 3). Dieses Korn schwindet nach und nach völlig wie die ganze „Nucleolusmasse“. Zu diesem Zeitpunkte oder auch etwas früher bildet sich eine Art lockeres und, wie es scheint, mehrfädiges Spirem (Taf. 2 Fig. 3) aus dem Netzwerk. Bei der fortschreitenden Auflösung des Liningerüsts verschmelzen die Chromatinkörnchen mehr und mehr (Fig. 4) und schließlich resultieren zwölf punktförmige Chromosomen, die sich im Kern zunächst unregelmäßig lagern (Taf. 2 Fig. 5). Der Kern selbst deutet bereits nach Auflösung des „Nucleolus“ die Spindelgestalt an und verringert während der Chromosomenbildung sein Volumen bedeutend (Taf. 2 Fig. 4—9). Die Membran bleibt während des ganzen Kernteilungsprozesses erhalten.

Die Chromosomen sammeln sich in der Mitte des Kernes, ohne daß mechanische Elemente, die diese Durchführung ermöglichen sichtbar werden (Taf. 2 Fig. 6). Gleichzeitig beginnt von den Polen her die Differenzierung der Spindelfasern und zwar werden innerhalb des Kernes erst die Begrenzungsfasern der Spindel gebildet (Fig. 6) und dann erst die inneren. Sie sind nicht glatte Fasern, sondern setzen sich aus kleinsten Pünktchen zusammen (Fällungsprodukt?). Die Zahl der Spindelfasern ist größer als die der Chromosomen, an denen die Fasern teils endigen, teils sind sie durchlaufend.

Die Chromosomen haben sich inzwischen zur dichten Äquatorialplatte angeordnet (Taf. 2 Fig. 7), wo sie sich halbieren (Taf. 2 Fig. 8 u. 9). Die Zählung der Chromosomen während dieses Stadiums war durch

die der Kernwand anliegenden Mikrosomen des Plasmas sehr erschwert — die Tochterchromosomen sind kaum größer als die größten Plasmosomen — und ergab 20—26. Sie wandern gegen die beiden Pole auseinander, wobei sich die Kernmembran, die während der vorhergehenden Prozesse durch Verminderung des Kerninhaltes verzogene Gestalt annahm und von den Begrenzungsfasern abstand — oft  $1-1,5 \mu$  — wieder strafft. An den Polen angelangt, rücken die Chromosomen (Taf. 2 Fig. 10) aneinander, ohne jedoch ganz zu verklumpen. Der Kern wird in der Mitte von der Querwand durchgeschnürt, es resultieren die beiden Tochterkerne, deren „Nucleolus“ erst später mit der sukzessiven Herstellung des Reticulums auftreten (Taf. 2 Fig. 11 u. 12). Die jungen Nucleolen sind schwächer chromatisch als die alten und das Chromatin, was wohl auf Unterschieden in der chemisch-physikalischen Zusammensetzung beruhen mag.

Soweit die bisherigen Untersuchungen weitergehende Schlüsse gestatten, ist der „Nucleolus“ von *Mougeotia* keineswegs identisch mit dem ergastischen Nucleolus anderer Pflanzen. Er enthält mindest zeitweilig „Chromatin“, wahrscheinlich trophisches, als dessen Erzeugungsherd und Umsatzstelle er in Betracht kommen dürfte. Seine Grundsubstanz, das Plastin, wird als letzte gelöst und entsteht in den Tochterkernen als erste. Vergewärtigen wir uns die gesamte „morphogenetische Analyse“ des Zellkernes, besonders die Ausbildung einer intranucleären Spindel, Lage und Größe des „Nucleolus“, so drängt sich uns die Überzeugung auf, daß dieses Gebilde ähnlich wie bei *Spirogyra* ein Abkömmling des „Caryosoms“ und zwar eines „Pseudocaryosoms“ (HARTMANN) unter völligem Ausfall einer individualisierten lokomotorischen Komponente, des Centriols, ist. Als eines der wichtigsten Kennzeichen der Caryosomkerne wird allgemein bei Protisten die intranucleäre Spindel angenommen. Demnach ist der Zellkern von *Mougeotia* ein Folgecaryosomkern mit dauernd ausgebildetem generativen Außenkern, sein „Nucleolus“ ein Folgecaryosom.

Die Zellteilung erfolgt sukzedan und beginnt mit der Differenzierung der Chromosomen. Bei Beginn der Anaphase hat die Querwand, die von einer Ansammlung körnerreichen Plasmas begleitet wird, ungefähr die Zellmitte erreicht (Taf. 2 Fig. 22 u. 23). Die Telophasefigur wird von ihr diaphragmaartig durchgeschnürt.

Die *Pyrenoide* sind ziemlich gleichmäßig über den Chlorophor verteilt. Ihre Zahl kann zwar innerhalb des Fadens je nach Wachstum und Alter der Zellen variieren, jedoch ist sie in den Hälften des Chromatophors meist konstant und differiert selten um 1—3.

In Zellen desselben Fadens mit einem Chromatophor von der Länge  $33 \mu$  (obere Hälfte) +  $30 \mu$  (untere Hälfte) betrug die Zahl der Pyrenoide  $3 + 4$ , Chromatophoren von  $24 + 24 \mu$  besaßen  $4 + 3$ , Teilungszellen mit Chromatophoren von  $44 + 47 \mu$  Länge führten  $4$  alte und  $2$  neue +  $4$  alte und  $2$  neue. In anderen Fäden zeigten sich bei einer Chromatophorenlänge von  $50 + 52 \mu$   $6$  alte und  $1$  neues +  $7$  Pyrenoide; in der nächsten Zelle mit einheitlichem Chromatophor von  $52,5 \mu$  Länge waren  $7$  alte und  $1$  neues Pyrenoid. Eine Zelle im Spindelstadium desselben Fadens zeigte  $8$  alte und  $2$  neue +  $7$  alte und  $3$  neue Pyrenoide. Dieser Beispiele könnten noch viele angeführt werden, jedoch ist das Resultat immer dasselbe.

Auffallend sind die Größenunterschiede der Pyrenoide; die ausgewachsenen sind mit Hof  $9 \mu$  lang und  $5 \mu$  breit, der homogene Kern  $3 \mu$  lang und fast ebenso breit, während andere derselben Zelle mit Hof  $4,5-7,5 \mu$  lang sind, der Kern  $3-3,7 \mu$ , letzterer also fast konstant gleich groß ist. Die kleineren Pyrenoide sind rund, ihr Durchmesser beträgt mit Hof  $3-3,75 \mu$ . Die größten (Fig. 15 u. 16) schicken sich bald zur Zweiteilung an, indem sie sich in die Länge strecken, und zwar streckt sich erst der Kern, wobei sich seine Masse an den Polen verdickt (Fig. 17 u. 18). Zur direkten Zerschnürung kommt es nicht, vielmehr bildet sich ein kurzer, faserfreier Schlauch, der später hantelförmige Gestalt annimmt, sich weiter in der Mitte einschnürt und schließlich in zwei Kerne zerfällt. Der Hof verblaßt nach und nach, erscheint aber bald wieder an den Tochterpyrenoiden. Stärkekörner waren nicht mehr vorhanden.

Von den großen Pyrenoiden führen Übergänge hinunter zu den kleinen und kleinsten bis punktartigen. Die mittleren besitzen im Centrum des Kernes meist einen tiefgefärbten Punkt (Fig. 14 u. 19), der ebenso groß ist wie die größeren Microsomen des zarten Stromas, dessen Wabenstruktur bei weitem nicht so stark ausgeprägt ist wie bei dem im gleichen Präparat vorkommenden *Cosmarium botrytis*. In den Netzknoten liegen Microsomen und aus diesen gehen die neuen Pyrenoide in der Weise hervor, daß um sie Pyrenoidsubstanz, die bei der direkten WEIGERT-Färbung sich im Gegensatze zum „Nucleolus“ nicht oder sehr wenig tingiert, angelagert wird (Fig. 24). Der Bildungsherd ist noch lange (Fig. 15) sichtbar und weicht mindest in seinem Aggregatzustand von der angelagerten Substanz ab, da er sich intensiver färbt. Der Hof tritt sehr frühzeitig auf und eben dieser Umstand gestattet die Morphogenese der Pyrenoide lückenlos zu verfolgen.

Es findet also bei *Mougeotia* neben der Teilung ausgewachsener noch Neubildung von Pyrenoiden aus Microsomen des Stromas statt, Prozesse, die unabhängig voneinander verlaufen. An Stellen mit intensivem Wachstum tritt meist die Neubildung hervor, die überhaupt häufiger ist als Teilung. Die Zweifel, die SCHMITZ<sup>1)</sup> hegt, erscheinen dadurch beseitigt. Eine inäquale Teilung älterer Pyrenoide wurde nicht beobachtet.

Die Entstehung der Pyrenoide bei *Mougeotia* weicht insofern von der bei *Spirogyra* ab, als sie bei letzterer nach den Untersuchungen von GERASSIMOFF (1892) und STRASBURGER (1880) nur an jenen Anheftungsstellen der Plasmafäden der Kerntasche erfolgt, die zugleich ein „Körnchen“ besitzen, was zur Ansicht führte, die Pyrenoide stammten vom Kern und stünden in einem Abhängigkeitsverhältnis zu diesem. Bei *Mougeotia* aber sind in dieser Hinsicht die Pyrenoide vom Kern unabhängige Gebilde, die ihre Entstehung und Konstanz direkt den formativen und wohl auch vererbenden Eigenschaften der Plasmamodifikation „Stroma“ verdanken. Daß dem Stroma und mit ihm dem Chlorophor eine gewisse Selbständigkeit in der Zelle wenigstens innerhalb der Protophyten eingeräumt werden muß, folgt aus weiter untenstehenden Ergebnissen und den Beobachtungen VAN WISSELINGH's an *Spirogyra*. WISSELINGH (1919) konnte feststellen, daß die Nachkommen pyrenoidloser Zellen stets Chromatophoren ohne Pyrenoide führten. Er knüpft daran die Meinung, „daß die Ursache, auf welcher es beruht, daß einem Chromatophor eine erbliche Eigenschaft fehlt, welche die anderen Chromatophoren haben, nicht beim Kern, sondern nur beim Chromatophor gesucht werden kann“.

Einen weiteren Beweis für eine ziemliche Selbständigkeit des Chlorophors liefert dessen Regeneration, die durch intensives Wachstum am jungen Ende erfolgt. Der Tochterkern wird keineswegs in die Mitte des Chromatophors gezogen, da der Abstand zwischen ihm und dem alten Ende des Chromatophors konstant bleibt. Niemals ist dieses kleiner als der Abstand des Ruhekerns in Zellen desselben Fadens, wie es ja eintreten müßte, wenn der Tochterkern aktiv oder passiv dem Chromatophor entlang wandern würde (Taf. 2 Fig. 25). Dieses Ergebnis wurde gewonnen aus Messungen in Ruhe und Teilung befindlicher Zellen desselben Fadens. Nachstehende Tabelle bringt

<sup>1)</sup> „Mit Nachdruck aber macht sich diese Annahme (sc. Neubildung) geltend, wenn zwischen größeren Amylumherden kleinere und kleinste derartige Gebilde in größerer Anzahl zu beobachten sind, ohne daß es gelingt, die Entstehung letzterer durch Ungleichteilung der Amylumherde nachzuweisen“ (Chromat. d. Algen S. 73).

einige Fälle; die Zahlen bedeuten den jeweiligen Abstand der Kernmembran von der ihr gegenüberliegenden Chlorophorenabgrenzung.

Faden	Ruhezelle	Prophase	Spindel	geteilt
I.	52,5 + 52,5 $\mu$ 54 + 52 " 53 + 52 " 33 + 33,5 "		55,5 + 54 $\mu$	
II.	31,5 + 27 $\mu$ 28 + 27,75 "	30 + 30 $\mu$		31,5 + 30 $\mu$
III.	39 + 37,5 $\mu$ 37,5 + 39 " 35,5 + 36 " 35,5 + 39 " 40,5 + 37,5 "	40,5 + 41 $\mu$ 42 + 40,5 "		43 + 43 $\mu$
IV.	39 + 37 $\mu$ 37 + 39 " 37 + 39 " 40 + 37 "	37 + 40 $\mu$	42 + 40 $\mu$	
V.	59 + 60 $\mu$	60 + 60 $\mu$		60 + 60 $\mu$

Diese Übersicht sagt, daß der Chromatophor (und vielleicht auch die Zellwand) ein lokalisiertes Wachstum an den jungen Enden besitzt, wenn auch zugegeben werden muß, daß auch der übrige Teil Anteil hat an der Größenzunahme des Chlorophors (und der Zelle), da auch dort Vermehrung der Pyrenoide stattfindet (Fig. 25). Offensichtlich überflügelt in frisch geteilten Zellen das „Spitzenwachstum“ das letztere.

Auffallend ist das gleichzeitige Wachstum der Zellen; in demselben Faden weisen oft 3—5 Zellen gleiche oder aufeinanderfolgende Teilungsstadien auf. Dieses gradatim fortschreitende Teilungswachstum scheint bei allen monergiden Fadenalgen vorherrschend zu sein; es wurde noch bei *Ulothrix* sowohl in vegetativen als auch propagativen Fäden, bei *Oedogonium*, *Draparnaldia*, *Spirogyra* und einkernigen *Rhizoclonium*-Fäden gefunden.

Zum Schluß sei noch auf die Karyoide hingewiesen, die PALLA (1894 a) bei *Mougeotia* und vielen anderen Conjugaten frei im Plasma gefunden hat. Diese Gebilde konnten in den untersuchten Präparaten nicht gefunden werden, was wohl auf die angewendete Methode zurückzuführen ist. Ihnen soll noch Aufmerksamkeit beim Studium der Zygoten geschenkt werden. Auf keinen Fall sind sie mit der Neubildung der Pyrenoide in Verbindung zu bringen, da sie nach PALLA nur im Belage der Chromatophoren, niemals in diesem selbst konstatierbar sind.

### Zusammenfassung.

1. Bei der Mitose von *Mougeotia spec.* werden zwölf punktförmige Chromosomen (haploid) aus dem Chromatin des Netzwerkes gebildet. Die Kernmembran bleibt erhalten, die Spindel ist intranucleär.
2. Der „Nucleolus“ wird abgebaut und liefert offensichtlich Substanzen für das idiogenerative Chromatin.
3. Nach dem Vorkommen einer intranucleären Spindel, Verhalten, Lage und Größe des „Nucleolus“ scheint es wahrscheinlich, daß der Kern von *Mougeotia* vom Pseudocaryosomkern (HARTMANN) der Proto-phyten abzuleiten wäre und einen Folgcaryosomkern darstelle mit dauernd generativem Außenkern und einem Folgcaryosom als „Nucleolus“. Die lokomotorische Komponente ist rückgebildet.
4. Die Zahl der Pyrenoide ist ziemlich konstant. Ihre Vermehrung erfolgt sowohl durch Teilung wie auch durch Neubildung aus Microsomen des Stromas.
5. Die Regeneration des geteilten Chlorophors erfolgt hauptsächlich durch intensives Wachstum am jungen Ende.
6. Das Wachstum der Fäden schreitet gradatim vor.

Pernartitz-Prag 1920/22.

### Literaturverzeichnis.

- \* BARY, A. DE (1858): Untersuchungen über die Familien der Conjugaten. Leipzig 1858.
- BENECKE, W. (1899): Mechanismus und Biologie des Zerfalles der Conjugatenfäden usw. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 32 1899.
- \* BERTHOLD, G. (1886): Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.
- BORGE, O. u. PASCHER, A. (1913): Die Süßwasserflora. Heft 9. Jena 1913.
- DERSCHAU, M. (1903): Beziehungen zwischen Zellkern und Pyrenoide bei den Chlorophyceen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 27 1909.
- \* GERASSIMOFF, J. (1892): Über Lage und Funktion des Zellkerns. Bull. de la soc. imp. de nat. de Moscou 1892.
- HABERLANDT, G. (1909): Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1909.
- HARTMANN, M. (1911): Die Konstitution der Protistenkerne usw. Jena 1913.
- HEIDENHAIN, M. (1907): Plasma und Zelle. Jena 1907.
- KAUFFMANN, H. (1914): Über den Entwicklungsgang von *Cylindrocystis*. Zeitschr. f. Bot. Bd. 6 1914.
- MEYER, A. (1919): Analyse der Zelle. Jena 1919.
- NEUENSTEIN, H. VON (1914): Über den Bau des Zellkernes bei den Algen usw. Arch. f. Zellforsch. Bd. 13 1914.

\* War nicht zugänglich.



- OLTMANN, FR. (1904/05): Morphologie und Biologie der Algen. Jena 1904/05.  
PALLA, E. (1894a): Ein neues Organ der Conjugatenzelle. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 12 1894.  
— (1894b): Über eine neue pyrenoidlose Art und Gattung der Conjugaten. Ibid.  
PASCHER, A. (1915): Über Rhizoidbildung. Ibid. Bd. 38 1915.  
SCHERRER, A. (1914): Untersuchung über Bau und Vermehrung der Chromatophoren etc. Flora Bd. 7 1914.  
SCHMITZ, F. (1882): Die Chromatophoren der Algen. Verh. d. nat. Ver. Bonn Bd. 19 1882.  
STRASBURGER, E. (1880): Zellbildung und Zellteilung. Jena 1880.  
TISCHLER, G. (1921): Allgemeine Pflanzenkaryologie. Berlin 1921.  
WISSELINGH, C. VAN (1919): Variabilität und Erblichkeit. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Bd. 32 1920.

### Tafelerklärung.

#### Tafel 2.

Fixierung: Chromessigsäure. Färbung: HEIDENHAIN-Hämatoxylin.

- Fig. 1. Ruhekern. 2000  $\times$ .  
Fig. 2. Prophase, beginnender Abbau des Folgecaryosoms, Färbung des Kernsaftes. 2000  $\times$ .  
Fig. 3. Lockeres Spirem, amöboides Folgecaryosom mit dichter Innenpartie. 2000  $\times$ .  
Fig. 4. Verschmelzen der Chromatinkörner zu den Chromosomen. Andeutung der Spindelgestalt. 2000  $\times$ .  
Fig. 5. 12 Chromosomen ausgebildet. 2000  $\times$ .  
Fig. 6. Die Chromosomen wandern in die Mitte des Kernes, Ausfällung der Spindelfasern, Verringerung des Kernvolums, Membran erhalten. 2000  $\times$ .  
Fig. 7. Dichte Äquatorialplatte. 2000  $\times$ .  
Fig. 8 u. 9. Die intranucleäre Spindel mit den geteilten Chromosomen. 2000  $\times$ .  
Fig. 10. Telophase. 2000  $\times$ .  
Fig. 11 u. 12. Tochterkerne, Herstellung des Reticulums, Auftreten des Folgecaryosoms. 2500  $\times$ .  
Fig. 13. Ein durch Aneinanderweichen der Chlorophoren gedehnter Kern mit freiem „Nucleolus“. 2000  $\times$ .  
Fig. 14 u. 19. Junge bis jüngste Pyrenoide mit zentralem Kern. 2000  $\times$ .  
Fig. 15. Zentrales Korn noch sichtbar. 2000  $\times$ .  
Fig. 16—18. Teilungsbilder der Pyrenoide. 2000  $\times$ .  
Fig. 20. Endzelle. 750  $\times$ .  
Fig. 21 u. 26. Abnormale Zellteilung nach Losreißung des einen Chlorophors: der Zellkern geht zur Größe auf den einen Teil über. Fig. 21 = 1000  $\times$ . Fig. 26 = 750  $\times$ .  
Fig. 22 u. 23. Facial- und Profilbild einer Zelle mit Kernteilung (Aster). 750  $\times$ .  
Fig. 24. Entstehung neuer Pyrenoide aus Microsomen des Stromes. 2000  $\times$ .  
Fig. 25. Tochterzellen. 1000  $\times$ .

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Über ein bisher wenig beobachtetes Gebilde und andere Erscheinungen im Kerne von *Spirogyra (setiformis* Kütz.).

(Zur Cytologie der Gattung *Spirogyra*. II. <sup>1)</sup>)

Von  
Viktor Czurda (Prag).

(Hierzu Tafel 3 u. 4 und 4 Textfiguren.)

---

Gelegentlich meiner Untersuchungen (1921) über die Löslichkeitsverhältnisse der *Spirogyra*-Nucleolen <sup>2)</sup> ist mir im Außenkern <sup>3)</sup> der *Spirogyra setiformis* Kütz. ein Gebilde aufgefallen, das ich auch in einigen Abbildungen jener Veröffentlichung (Taf. 14 Fig. 6, Taf. 15 Fig. 2 u. 3) festgehalten habe. Meine Aufmerksamkeit zog es durch sein häufiges Auftreten, durch seine konstante Einzahl und relativ gleichbleibende Größe auf sich. Beim Studium der cytologischen Literatur über *Spirogyra* stellte ich ferner fest, daß ein einziger Forscher ein neben dem Binnenkörper <sup>3)</sup> vorkommendes Gebilde im *Spirogyra*-Kern eingehend untersucht hat: C. VAN WISSELINGH. Von

---

<sup>1)</sup> Der erste Teil dieser Arbeitenreihe über die Cytologie von *Spirogyra* erschien Bd. 44 dieses Archivs S. 346. (Weitere Teile der fortlaufenden Arbeitenreihen folgen.)

<sup>2)</sup> Bezüglich der hier verwendeten Nomenklatur: „Binnenkörper“ (HARTMANN) ist gleich: Nucleolus (ZACHARIAS, TRÖNDLE, VAN WISSELINGH), „Kernkörperchen“ (STRASBURGER, KLEBAHN), „nucleolo-noyau“ (CARNOY, MEUNIER), „Nucleolonucleus“ (MACFARLANE), „Folgecarayosom“ (PETERSCHILKA). „Außenkern“ (HARTMANN) = allgemein „Kern“ oder „Nucleus“ früherer Autoren. „Nebenkörper“ (CZURDA) = „Zwergnucleolus“ (VAN WISSELINGH)(?), „zweites Kernkörperchen“ (KLEBAHN)(?).

den übrigen Beobachtern wird, wenn überhaupt, vom Vorkommen eines zweiten Gebildes unter verschiedenen Namen („zweiter Nucleolus“, „zweites Kernkörperchen“, und ähnlichen) nur eine kurze Notiz gemacht und die Erscheinung als etwas Zufälliges, Abnormales hingestellt, und wenn auch das nicht, so fand sie doch keine entsprechende Beachtung. So sagt KLEBAHN (1888, S. 162): „Jeder“ (nämlich Zygotenkern von *Spirogyra jugalis*), „enthält in der Regel ein Kernkörperchen, nur bei *Sp. orthospira* NÄG. (*Sp. majuscula* KÜTZ.) fand ich, wie in den Kernen der vegetativen Zellen, neben einem großen noch ein kleines Kernkörperchen (Taf. VII Fig. 8)“. Auch in ihren Abbildungen sind mitunter neben dem großen Binnenkörper ein oder mehrere Körperchen eingezeichnet (siehe STRASBURGER, 1880, Taf. II Fig. 19—22). Meines Wissens hat aber VAN WISSELINGH als einziger ein neben dem Binnenkörper im Außenkern vorhandenes Gebilde, das er „Zwergnucleolus“ nennt, eingehend studiert. Auf Grund seiner Kernteilungserfahrungen, die er bei seiner Chromsäurelösungsmethode gewonnen hatte, glaubt er die Erscheinung eines Zwergnucleolus lückenlos aufgedeckt zu haben. Ich stieß jedoch im Verlauf meines Studiums seiner Resultate und meines Objektes auf mehrfache Widersprüche, so daß ich mich schließlich veranlaßt gesehen habe, mein Objekt einer Detailuntersuchung zu unterziehen. Ebenso wie der genannte Autor war auch ich genötigt, den Verlauf der Caryokinese zu verfolgen, um über die Rolle dieses Gebildes einen Aufschluß zu erhalten. Auch zu diesen Erscheinungen soll das Folgende einen Beitrag liefern.

Gleich an dieser Stelle will ich für die während der Arbeit erfahrenen Unterstützungen Dank sagen. Vor allem spreche ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. PASCHER, herzlichsten Dank aus dafür, daß er mich bei meinen Untersuchungen, im besonderen bei der Literaturbeschaffung, in so liebenswürdiger Weise unterstützte. Auch Herrn A. NEUBER danke ich wärmstens für seine Mitarbeit beim Festhalten des Objektes mittels der photographischen Platte.

### Historisches.

Von einer eingehenden Darstellung der bisher erzielten Ergebnisse cytologischen Studiums an *Spirogyra* nehme ich hier Abstand. Ist doch jüngst erst eine solche von VAN WISSELINGH (1921, vorher NEUENSTEIN, 1914) gegeben worden. Bloß auf die Resultate von

*Spirogyra setiformis* möchte ich hier etwas näher eingehen. Nachprüfungen sind nur dann wertvoll, wenn sie tunlichst am gleichen Material angestellt wurden. Sollte sich aber im Verlauf der Darstellung ein Hinweis auf andere Spezies als vorteilhaft ergeben, soll dortselbst die entsprechende Nachtragung oder Ergänzung erfolgen.

DEGAGNY (1893) hat als erster über eine als *Spirogyra setiformis* bezeichnete Spezies cytologische Mitteilungen gemacht. Es ist aber bedauerlich, daß er nichts Genaueres über das Aussehen der untersuchten Art angibt. Auch andere wünschenswerte Angaben fehlen. Seine Beobachtungen sind zum kleineren Teil an lebendem, zum größeren Teil an fixiertem Material (verdünnte Chrom-, Essig- und Pikrinsäure, vor allem aber FLEMMING'sches Chromosmiumsäuregemisch) gemacht. Nach der Wässerung färbte er mit Fuchsin- oder Methylgrünlösung in Glycerin. Eine Rekonstruktion der Geringungsbilder, die er damit erzielt hat, ist nach seinen abbildungslosen Veröffentlichungen nicht einwandfrei möglich, da mit einzelnen Ausdrücken keine eindeutige Vorstellung verknüpfbar ist. Seine Ergebnisse lassen sich deshalb nicht kurz skizzieren. Von einer wörtlichen Wiedergabe sehe ich hier ab, indem ich auf jene Publikationen selbst verweise. Auf einzelne Momente wird hier fallweise aufmerksam gemacht werden. Eines geht aber aus seinen Mitteilungen mit Sicherheit hervor: daß er nämlich bei der untersuchten Spezies kein zweites, kleineres Gebilde (Zwergnucleolus), neben dem großen Binnenkörper im Außenkern beobachtet hat. Die Existenz eines so auffallenden Gebildes, wie es in meinen Präparaten der Fall ist, würde er gewiß verzeichnet haben.

*Spirogyra setiformis* wurde dann noch ein zweites Mal, von VAN WISSELINGH (1900), untersucht. Das von STEENWIJK stammende Material beschreibt er folgend:

„Die Fäden sind dunkelgrün; sie sind 116—128  $\mu$  dick; die Länge der Zellen beträgt meistens 80—120  $\mu$ ; bisweilen kommen auch längere Zellen vor, u. a. von 200  $\mu$ . Die Zellwand ist ziemlich dick. Bei den Querwänden ragt sie ein wenig nach außen hervor. Die Fäden sind da also etwas dicker. Die Chlorophyllbänder sind dunkelgrün und zeigen in der Mitte gewöhnlich einen Streifen. Ihre Anzahl beträgt vier oder fünf. Die Spiralen, welche sie bilden, sind einander sehr genähert. Der Winkel, den sie mit der Zellachse machen, ist viel größer als bei der *Spirogyra triformis*. Die Pyrenoide sind mehr entwickelt als bei *Spirogyra triformis*. Der Zellkern ist im lebenden Faden kaum wahrnehmbar. Derselbe ist kugelförmig und enthält meist einen Nucleolus. Die Zellen

der Zygosporen sind kaum gedunsen. Die Zygosporen selbst sind oval mit stumpfen Spitzen. Sie sind ungefähr 80—85  $\mu$  dick und 120—160  $\mu$  lang. Ihre Membran ist glatt.“

In diesem Material befanden sich auch Fäden, deren Aussehen etwas anders war. Sie waren hellgrün, dünner (95—100  $\mu$ ). Die einzelnen Zellen länger, mit weiteren Chromatophorenwindungen, infolgedessen mit besser sichtbarem Kern. Seine Ansicht, daß es bei solchen Fäden auch mit *Spirogyra setiformis* zu tun habe, wurde durch Experimente bestärkt, welche die Tatsache ergaben, daß solche Variationen ernährungsphysiologisch bedingt sein können.

Zur Untersuchung verwendete er eine selbst ausgearbeitete Methode. Von einer eingehenden Nachprüfung dieser Methode ist in der Literatur noch nichts bekannt. Sie besteht im wesentlichsten darin, stark konzentrierte Chromsäurelösungen (20, 30—50 proz.) auf (mit FLEMMING'schem Gemisch) fixierte Zellen einwirken zu lassen, wodurch nach und nach Teile des Protoplasten in Lösung gehen und so verdeckt Gebliebenes zum Vorschein kommt, sofern es der Chromsäure einen größeren Lösungswiderstand darbietet als die umgebende Substanz.

Seine Methode hat noch keine allgemeine Anwendung gefunden. Der Autor hat diesem Umstand in seiner letzten Publikation (1921) einen ganzen Abschnitt gewidmet. Die Zurückhaltung von einer allgemeineren Verwendung ist aber vielleicht nicht so grundlos, als VAN WISSELINGH meint. Vor allem fehlt uns die genaue Kenntnis der Bedingungen und Erscheinungen der Lösung, die doch Voraussetzungen sind (z. B. Versuchsdauer, Konzentration, Abhängigkeit vom Material). Mit den vorhandenen Angaben ist eine genaue Nachprüfung seiner Resultate nicht möglich. Ferner ist bei dieser Methode wiederum das unkontrollierbare Moment der vorhergehenden „guten Fixierung“ im Spiel wie bei den üblichen Verfahren, um eine „Zerfließung“ oder „Zusammenziehung“ zu vermeiden. Aber abgesehen davon; hier läßt sich nicht einmal an ein und demselben Objekt eine Wiederholung der Beobachtung anstellen, um Beobachtungsfehler auszuschließen. Somit sind hier neben den Deutungsfehlern auch Beobachtungsfehler zu berücksichtigen. Im übrigen spielen bei ihm Hypothesen eine eben solche Rolle wie bei Autoren, die nach den Färberresultaten Schlüsse zogen. In dieser Art untersuchte er *Spirogyra crassa* (1898), *Sp. triformis* (1900), *Sp. setiformis* (1900), *Sp. condensata* (1921), *Sp. dubia* (1921). In kurzen Zügen spielt sich die Kernteilung bei *Spirogyra* nach VAN WISSELINGH folgendermaßen ab (*Sp. crassa*):

„3. Bei *Sp. cr.* sind zwei Formen von Caryokinese zu unterscheiden, Caryokinese mit Segmentbildung und ohne Segmentbildung.

Caryokinese mit Segmentbildung.

4. Der größte Teil des Kerngerüsts bildet zehn perlschnur-ähnliche Fäden (Kern- oder Nucleusschnüre), welche dadurch, daß sie sich zusammenziehen, zehn Segmente bilden (Kern- oder Nucleussegmente).

5. Die Nucleolusfäden werden kürzer und dicker und erweisen sich als Schläuche mit dicker Wand. Der Inhalt durchbohrt diese Wand und auch die Wand des Nucleolus, dessen Form sich geändert hat, und tritt in der Form von zwei perlschnurförmigen Fäden nach außen (Nucleolusschnüre), welche sich zusammenziehen und zwei Segmente bilden (Nucleolussegmente).

6. Die Nucleoluswand und die Nucleolusschläuche lösen sich auf.

7. Bei beiden Nucleolussegmenten kommt in einem Ende ein kleines dünnes Fädchen oder Schnürchen vor. Wegen ihrer Widerstandsfähigkeit Chromsäure gegenüber habe ich die beiden Fädchen Widerstand-leistende Fädchen genannt. Dadurch unterscheiden sich die Nucleolussegmente von den Nucleussegmenten.

8. Das Kerngerüst zieht sich mit den zwölf Segmenten nach der Äquatorialebene des Kernes zurück und bildet die Kernplatte.

9. In der Kernplatte liegen die Segmente gleichmäßig verbreitet und befinden die Widerstand-leistenden Fädchen sich meist am Umrise.

10. Beim Teilungsprozeß der Kernplatte findet in den Segmenten und in den Widerstand-leistenden Fädchen eine Längsspaltung statt. Während die Kernplattenhälften auseinander weichen, bleiben die Hälften der Widerstand-leistenden Fädchen anfangs an einem Ende miteinander verbunden.

11. Die halben Segmente, zwölf an der Zahl, wachsen seitwärts aus und verschmelzen miteinander. Dieser Vorgang findet ungefähr gleichzeitig mit dem Teilungsprozeß statt. Oft nimmt die Verwachsung schon von der Spaltung ihren Anfang; bisweilen findet solches erst nach der Spaltung statt.

12. Die Kernplattenhälften entwickeln sich zu Kernen und die Hälften der Widerstand-leistenden Fädchen zu Nucleolusfäden.

13. Die Widerstand-leistenden Fädchen führen eine zentripetale Bewegung aus.

14. Wenn die zwei Nucleolusfäden einander begegnen, werden sie von einer gemeinschaftlichen Wand umgeben und entsteht ein

Nucleolus; begegnen sie einander nicht, so wird jeder Nucleolusfaden von einer Wand umgeben und entstehen zwei Nucleolen.

15. In den jungen Kernen bilden sich kugelförmige und unregelmäßige Massen, welche während der Entwicklung wieder verschwinden.

16. Die bei einigen *Spirogyra*-Fäden wahrgenommene erbliche Erscheinung, wie das regelmäßige Vorkommen eines Zwergnucleolus in den Kernen, welche zwei Nucleolen enthalten, oder das vorherrschende Auftreten von Kernen mit einem oder mit zwei Nucleolen, findet im Studium der Caryokinese ihre Erklärung.

Caryokinese ohne Segmentbildung.

17. Die Nucleolusfäden werden kürzer und dicker und erscheinen als Schläuche mit dicker Wand. Schließlich ist von denselben nichts mehr zu unterscheiden als zwei kleine Fädchen (Widerstand-leistende Fädchen); bisweilen sind dieselben miteinander verwachsen.

18. Die Nucleoluswand löst sich auf.

19. Das Kerngerüst zieht sich auf die Äquatorialebene zurück und bildet die Kernplatte.

20. Quer durch die Kernplatte laufen stäbchenähnliche Elemente, so daß sie, in vertikaler Lage gesehen, gestreift, von der Fläche aus gesehen, getüpfelt erscheint. Die beiden Widerstand-leistenden Fädchen liegen in der Kernplatte; bisweilen sind sie miteinander verwachsen.

21. Beim Teilungsprozeß der Kernplatte spalten sich die beiden in der Teilungsebene liegenden, Widerstand-leistenden Fädchen der Länge nach. Ihre Hälften bleiben, indem die Kernplattenhälften auseinander weichen, an einem Ende noch miteinander verbunden.

22. Die Kernplattenhälften entwickeln sich zu Kernen und die Hälften der Widerstand-leistenden Fädchen zu Nucleolusfäden.

23. In der Regel werden die beiden Nucleolusfäden von einer gemeinschaftlichen Wand umgeben und es entsteht ein Nucleolus. Selten bildet sich um jeden Nucleolusfaden eine Wand und es entstehen zwei Nucleolen.

24. In den jungen Kernen bilden sich kugelförmige und unregelmäßige Massen, welche während der Entwicklung wieder verschwinden.“

Damit sind seine wichtigsten Resultate von der Caryokinese der *Sp. crassa* kurz skizziert, die auch — freilich mit gewissen Abänderungen — für andere Spezies Gültigkeit haben. Eine Ab-

änderung in diesen wichtigsten Punkten ist durch spätere Arbeiten für *Sp. crassa* nicht erfolgt. Für *Spirogyra setiformis* stellte er „Caryokinese ohne Segmentbildung“ als den einzigen Kernteilungsmodus fest. Die gewissen Modifikationen, die er aufgefunden hat, werde ich später zur Sprache bringen. Hier möchte ich die Erscheinung der Zwergnucleolen näher besprechen, soweit sie aus dem oben zitierten nicht hervorgeht. Zwergnucleolen fand er häufig bei *Sp. crassa*, selten bei *Sp. setiformis*. Bei der erstgenannten hat er sie genau studiert. Auf Grund seiner Untersuchungen kam er zu der Vorstellung, daß ein Auftreten von höchsten zwei Nucleolen, wovon der eine so klein sein kann, daß er kaum sichtbar ist, an das Vorhandensein zweier Nucleolusfäden gebunden ist. Die Kleinheit des Zwergnucleolus variiert sehr. Treten die beiden Nucleolusfäden in der Kernplatte weit entfernt voneinander auf, er erscheinen bei der Bildung der Tochterkerne zwei Nucleolen. Im anderen Falle werden die beiden Nucleolusfäden von einer gemeinsamen Wand umgeben: es erscheint ein Nucleolus. Über die Häufigkeit sagt VAN WISSELINGH:

„Ich fand Fäden von ungefähr 200 Zellen, deren etwa die Hälfte Kerne mit Zwergnucleolen enthielten, aber keine einzige einen Kern mit zwei Nucleolen von gleicher Größe. Nur einmal fand ich einen Faden mit Zwergnucleolen und mit Kernen, welche Nucleolen von gleicher Größe hatten. Derselbe bestand aus 184 Zellen. Wenn ich sechs Zellen in Teilung unberücksichtigt lasse, so kommen 90 Kerne mit einem Nucleolus darin vor gegen 88 mit zwei, wovon 58 mit Nucleolen von ziemlich gleicher Größe und 30 mit Zwergnucleolen, welche im Diameter halb so groß waren, als die neben denselben vorkommenden Nucleolen und bisweilen noch etwas kleiner waren. Die Zellen mit Zwergnucleolen lagen nicht zwischen den Zellen mit Nucleolen von gleicher Größe verbreitet; deren Vorkommen beschränkte sich vielmehr auf einzelne Teile des *Spirogyra*-Fadens.“

In seiner schematischen Zusammenstellung sind 541 Zellen insgesamt dargestellt.

Davon 264 Zellen mit einem Nucleolus,  
 229 „ mit zwei Nucleolen,  
 48 „ im Teilungsstadium.

Auch bei *Sp. setiformis* fand er manchmal zwei Nucleolen. Aber ihre Entwicklungsgeschichte hat er der Seltenheit wegen nicht studiert.

Das sind die Untersuchungsergebnisse der beiden Autoren. Die später mitzuteilenden eigenen Beobachtungen sollen mit diesen An-

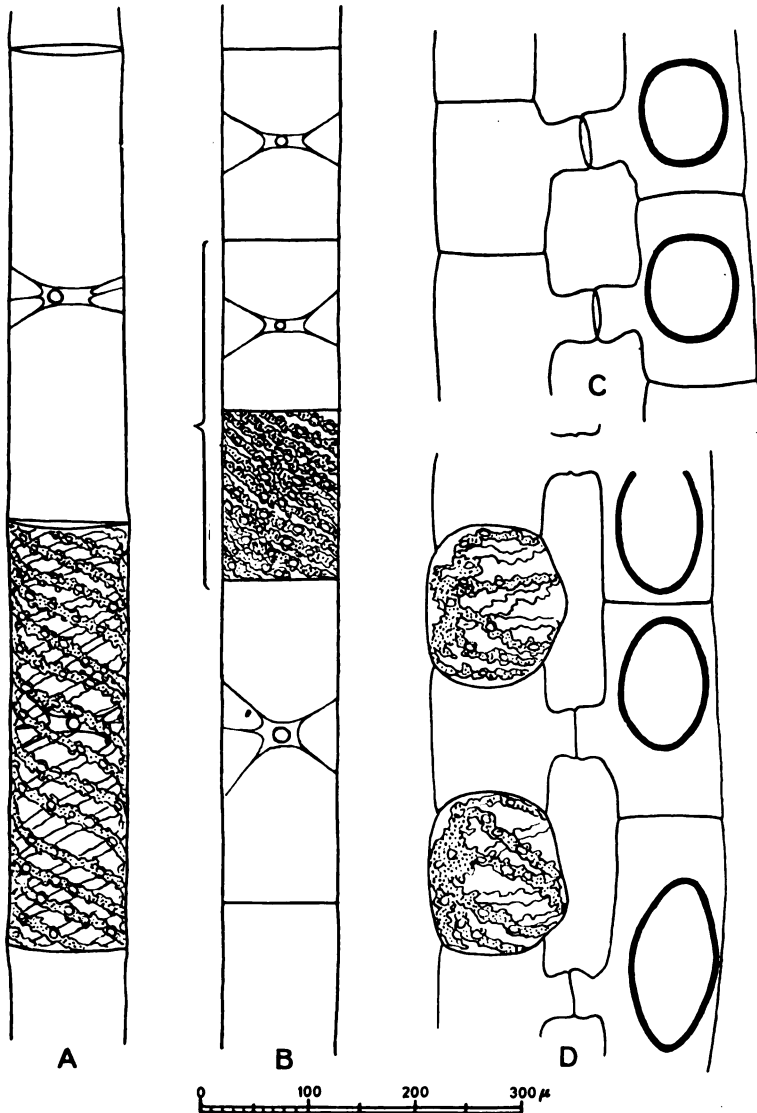


gaben besonders mit denen von VAN WISSELINGH verglichen und durch eine entsprechende Auswahl von Abbildungen illustriert werden.

### Material meiner Untersuchungen.

Das für meine Untersuchungen verwendete Material habe ich nach O. BORGE (PASCHER'S Süßwasserflora in Deutschland, Bd. 9) als *Spirogyra setiformis* (ROTH.) KÜTZ. benannt. Die vegetativen Zellen 105—109  $\mu$  dick; ebenso die copulierenden. Die Länge der vegetativen Zellen schwankte zwischen dem 3—6fachen der Breite, die der copulierenden zwischen dem 1—2fachen. Chromatophoren, 4—6 an der Zahl, mit 1—1½ Umgängen. Copulierende Zellen nicht angeschwollen, mit breiten, kurzen Copulationspapillen. Zygoten braun, von fast kugelig bis ellipsoidischer Form, 81—98  $\mu$  dick, bis 1½ mal so lang. Ihre Membran glatt (siehe Textfig. 1). Diese Spezies stammte aus dem Altwässergebiet der Elbe bei Celakowitz in Böhmen. Es wurde am 29. März 1921 eingebracht und bis zur Fixierung 14 Tage in Rohkultur gehalten. Die Detailbeschreibung füge ich zwecks späterer Nachprüfungen bei. Das Untersuchungsmaterial bestand durchwegs aus Fäden der genannten Spezies; es waren weder Chlorophyceen noch andere Algen beigemischt. In den Bestimmungstabellen werden Merkmale (Zelldimensionen, Chromatophorenzahl und ihre Lage, Zygotengestalt) zur Agnoszierung herangezogen, über deren möglichen Schwankungsbereich, von Standort zu Standort, wir noch gar nicht genau unterrichtet sind. Daher ist ein gegebenes *Spirogyra*-Material, selbst im Copulationsstadium, unter den vielen aufgestellten Arten schwer einzuordnen (siehe die gleiche diesbezügliche Bemerkung von VAN WISSELINGH, 1900, p. 358). Auf Grund meiner bisherigen Kenntnisse der Gattung *Spirogyra* muß ich betonen, daß mit einer Einteilung nach den genannten Momenten „Arten“ unter dem gleichen Namen zusammengefaßt werden können, die nach einem anderen, in der Systematik bisher noch unberücksichtigt gebliebenen, aber weitaus wichtigeren Moment, nämlich der konstanten Kernform und dem Teilungsmodus auseinandergelassen werden müssen. Die Aufstellung so vieler Spezies entspricht nicht dem praktischen Bedürfnis, immer wiederkehrende Beschreibungen zu ersparen. An meinem Material habe ich, abgesehen von den Zellgrößenschwankungen, unter den Zygoten so verschiedene Formen angetroffen, daß ich Teile eines einzelnen

copulierenden Fadenpaares als *Sp. setiformis* Kütz., andere des gleichen Fadenpaares wieder als *Sp. nitida* LINK. hätte bestimmen müssen (siehe Textfigur). Möglicherweise ist auf etwas Ähnliches die Tatsache zurückzuführen, daß MERRIMAN (1913) eine im fixierten



Textfig. 1. Nach lebendem Objekt.

A u. B = vegetative Zellen; A länger ruhende, B lebhaft sich teilende Zellen.

C u. D = Stücke aus einem copulierenden Fadenpaar.

Zustand „rundkernige“ *Sp. crassa* (viele ihrer Abbildungen zeigen wenigstens Erscheinungen eines runden Kernes) untersucht hat, während STRASBURGER (1880), MOLL (1893), VAN WISSELINGH (1898) eine „flachkernige“ *Sp. crassa* vorliegen hatten. Eine Beschreibung der untersuchten Spezies fehlt allerdings bei MERRIMAN. Bei STRASBURGER (1880, S. 187) finde ich eine Notiz, die abermals zeigt, daß in dem wichtigen Moment der Kernform und Kernteilung differierende Materialproben nach der üblichen Einteilungsweise unter einer „Art“ zusammengefaßt werden. Er schreibt dort: „... Wie ich aus meinen älteren, im Vergleich zu den Chromsäurepräparaten freilich sehr unvollkommenen Alkohol-Präparaten ersehe, verhält sich auch die, durch ihre stark gequollene Cuticula ausgezeichnete *Sp. orthospira* NÄG. (*Sp. setiformis* KÜTZ.) ganz wie *Sp. majuscula* bei der Teilung.“ BORGE faßt unter „*Sp. majuscula* KÜTZ.“ auch „*Sp. orthospira* NÄG.“, die STRASBURGER mit der „*Sp. setiformis* KÜTZ.“ identifiziert. „*Sp. setiformis* KÜTZ.“ stellt BORGE aber als eigene Art auf. Nach STRASBURGER hat demnach *Sp. setiformis* KÜTZ. einen linsenförmigen Kern, wogegen VAN WISSELINGH und ich eine rundkernige Form als *Sp. setiformis* KÜTZ. bezeichnen. Vergleiche ich weiter die STRASBURGERschen Kernteilungsbilder von *Sp. nitida* (Autor nicht genannt), die freilich bei der 230fachen Vergrößerung zu klein sind, um viele Details erkennen zu lassen, fühle ich mich besonders in Anbetracht des bisweilen „*nitida*-ähnlichen“ Aussehens meiner *Sp. setiformis* KÜTZ. zur Frage gedrängt, ob die beiden in Rede stehenden Formen nicht sehr ähnlich oder gleich sind. Mit dieser etwas ausführlichen Anmerkung will ich bloß zeigen, wie wenig praktische, wohl aber auch theoretische Bedeutung dieser Nomenklatur zukommt. Die Frage, ob sich meine *Sp. setiformis* KÜTZ. mit der VAN WISSELINGH's deckt, ist weiters auch nur teilweise bejahend zu beantworten. Denn eine größere Reihe von Momenten (allgemeine Kerngröße, gewisse, auffallende Prophasestadien, Chromatophorenausbildung, gleiche biologische Erscheinungen) sprechen dafür, andere aber (Kernform, Zelldimensionen), zeigen keine Übereinstimmung. Was die Zelldimensionen anlangt, so fehlte mir vorderhand die Gelegenheit, sie einem eingehenden Studium zu unterziehen. Hinsichtlich der Kernform will ich hier vorderhand bemerken, daß ich in unbeschädigten Zellen „in vivo“ niemals „runde“ Kerne gesehen habe; wo solche abgerundete Kerne angetroffen werden (in frischen, sorgfältig eingebrachten Proben äußerst selten), sind sie durch mechanische Einflüsse (Verwundung) oder durch oligodynamische Wirkung gewisser in der Lösung vorhandener Stoffe oder durch Pilzparasitismus be-

dingt. Das Gesamtaussehen solcher „in vivo“ rundkerniger Zellen, besonders nach Verlauf einiger Zeit, erinnert lebhaft an die Abbildungen von RUMM in OLTMANN'S' Morphologie und Biologie der Algen.

### Präparation und Untersuchungsmethode.

Die Fixierung erfolgte am 12. April um 21,30<sup>1)</sup> — 23,00 — und 13. April um 0,30 Uhr; und zwar mit folgender Lösung:

100 ccm . . . . dest. Wasser,  
1,5 g . . . . . Chromsäure,  
1,00 ccm . . . . Eisessig.

Die Fixierflüssigkeit wurde reichlich dosiert. Nach der Einwirkung durch 24 Stunden hindurch wurde das Material minimal 3—4 Stunden in fließendem Leitungswasser gewässert und hierauf der Färbung nach HEIDENHAIN'Scher Methode unterworfen (Schwefelsaures Eisenoxydammon, Hämatoxylin von der Fa. E. Merk, Darmstadt). Die Entwässerung erfolgte in der üblichen Weise durch steigenden Alkohol; vermittels Xylol wurden die Objekte in Kanadabalsam eingebettet. Die mikroskopische Untersuchung der so gewonnenen Dauerpräparate<sup>2)</sup> wurde ausnahmslos mit  $\frac{1}{12}$  hom. Immers. (REICHERT) und Oc. 4 durchgeführt. Ich bediente mich eines großen LEITZ-Statives mit großem ABBE'Schen Beleuchtungsapparat und mit Kreuztisch. Von jedem beobachteten Teilungsstadium wurden bei genau zentriertem Kreuztisch die entsprechenden Koordinaten zu Protokoll genommen und das zu diesen Koordinaten gehörende Stadium der Bequemlichkeit wegen mit Schlagworten gekennzeichnet. Zugleich wurde — wenigstens zu Beginn meiner Beobachtungen — jedes festgestellte Teilungsbild mittels ABBE'Schen Zeichenapparates genau

<sup>1)</sup> Links vom Beistrich stehen Stunden, rechts Minuten.

<sup>2)</sup> Die Dauerpräparate entfärben sich relativ rasch. Zwei verschiedene Prozesse treten dabei vermutlich in Erscheinung. Die frisch hergestellten Präparate zeigen nach wenigen Tagen schon ein völliges Ausbleichen des Objektes vom Deckglasrand aus bis zu einer gewissen Tiefe. Es erweckt, zumal das Fortschreiten der Entfärbung mit Zunahme der Tiefe langsamer und unmerklicher wird, den Eindruck, daß es sich hierbei um einen Oxydationsprozeß handelt (Sauerstoff der Luft). Gleichzeitig erfolgt ein erst nach längerer Zeit (Monaten) nachweisbares, gleichmäßiges Bleichen aller Teile des Präparates. Die beigeschlossenen Mikrophotogramme sind größtenteils nach 8 Monate alten Präparaten hergestellt. Fig. 2, 6 und besonders Fig. 12 der Taf. 4 zeigen die erfolgte Entfärbung am deutlichsten am Nebenkörper (K, k). (Vgl. dagegen die Fig. 2 u. 3 der Taf. 15 meiner vorigen Publikation.)

entworfen. Alle für diese Studie angelegten Zeichnungen wurden bei gleicher Vergrößerung (1600fach) gezeichnet. Zu jeder Zeichnung wurden die entsprechenden Koordinaten hinzugefügt. Auf diese Weise wurde eine zweifache Kontrolle über die Beobachtungen geführt. Damit suchte ich mehrfaches zu erreichen: Diese, wenn auch einigermaßen zeitraubende Genauigkeit ermöglicht mir, jedes einmal gesehene Bild rasch und eindeutig wiederzufinden, was für eine Nachprüfung der angelegten Zeichnungen und der Detailergebnisse von außerordentlicher Bedeutung ist. Ferner kann ich meine Notierungen statistisch verwerten, da ich bei der doppelten Kontrolle nicht Gefahr laufe, ein Stadium zweimal festzuhalten. Aber auch ein Übersehen von Teilungsphasen wurde damit vermieden.

Da mir aus Gelegenheitsbeobachtungen manche unerwartete Bilder bekannt waren, so ging ich gleich von vornherein darauf aus, erst die Mannigfaltigkeit der Gerinnungserscheinungen festzuhalten und nicht mit einer Auswahl von Phasenbildern den erwarteten Teilungsvorgang zu rekonstruieren, wobei „nicht typische“, „schlecht fixierte“ oder sonstwie „abnormale“ Bilder in Wegfall kommen. Diese „nicht normalen“ Fälle haben meines Wissens in der — wenigstens engeren — Fachliteratur noch keine entsprechende Berücksichtigung gefunden und ich glaube daher auch in dieser Hinsicht einen kleinen, neuen Beitrag liefern zu können. Für dieses Studium war naturgemäß die oben beschriebene Arbeitsweise mit Zeichenapparat, Kreuztisch und den Notierungen der Ortskoordinaten unerlässlich. Zu Beginn der Untersuchungen wurde jedes angetroffene Teilungsstadium tunlichst genau gezeichnet. Später ergaben sich aber stets häufiger Bilder, die sich mit bereits gezeichneten fast völlig zur Deckung bringen ließen. Die Ortskoordinaten eines solchen zweiten Stadiums wurden dann bei dieser Zeichnung vermerkt. In dieser Weise wurden vom Kernteilungsvorgang 96 Teilungsphasen in Zeichnungen festgehalten und diesen Zeichnungen insgesamt 214 beobachtete Teilungsbilder beigeordnet. Die Zahl konnte infolge Mangels an weiteren Teilungsphasen nicht vergrößert werden, wie es statistische Untersuchungen erfordern. Es bedarf jetzt aber noch einer besonderen Anmerkung bezüglich der Anfertigung jener Zeichnungen. Infolge der Größe der Objekte und der stark auflösenden Optik (1/12 hom. Imm. und Oc. 4) ergeben sich nämlich für die Darstellung der gesehenen morphologischen Details bedeutende Schwierigkeiten.

Es gibt zwei Möglichkeiten, die räumlichen Verhältnisse eines jeweils gegebenen Kernes zeichnerisch (wie auch photographisch)

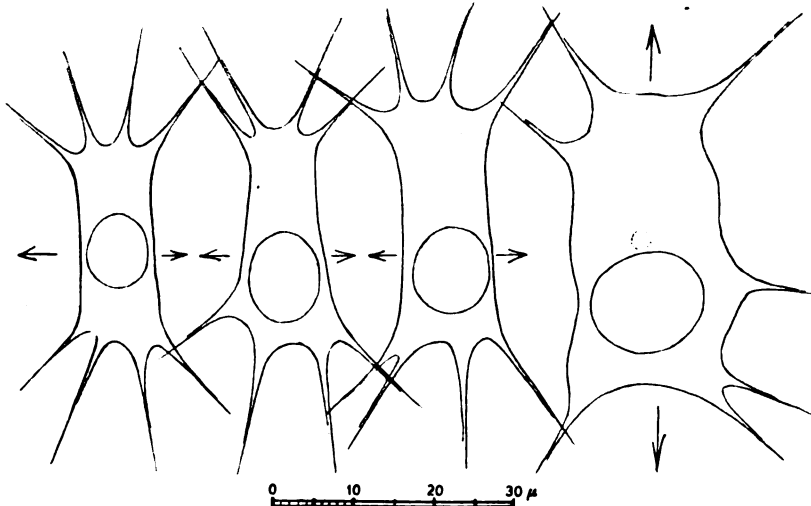
festzuhalten. Als erste die, bei welcher die verschiedenen optischen Querschnitte nebeneinander in ebensovielen Zeichnungen wiedergegeben werden. Das ergäbe bisweilen eine etwas zu große Zahl von Bildern. Als zweite Möglichkeit kommt die Projektion sämtlicher optischer Querschnitte in eine einzige Zeichenebene in Betracht. Um eine räumliche Vorstellung solcher Reproduktionen zu ermöglichen, bedarf es einer Darstellungsweise, durch die die Überlagerung der Teile zum Ausdruck gebracht werden kann (verschiedene Nuancierung). Aber abgesehen von der Unmöglichkeit, die sonst üblichen Ausdrucksweisen auch für cytologische Arbeiten allgemein in Anwendung zu bringen — durch verschiedene Nuancierung wird ja die Tinktionsfähigkeit einzelner Teile bereits dargestellt —, würden zuviel Einzelheiten auf einer Fläche zusammengedrängt werden, wodurch dann manche, vielleicht wichtige Teile, infolge Überdeckung gar nicht zum Vorschein kämen. Ich habe zu einer Art von Kompromiß gegriffen. Es sei hervorgehoben, daß die hier beigezeichneten Abbildungen nicht alle Einzelheiten enthalten, welche an dem jeweils vorgelegenen Objekt sichtbar waren. Und zwar wurde vom kernumgebenden Plasma, von den Plasmasträngen, vom Außenkern und der Spindel nur der mittlere (größte) optische Querschnitt eingezeichnet. Die übrigen Teile des Kernes, Binnenkörper und Binnenkörperchen wurden in diese Querschnittszeichnung projiziert. Sich überdeckende, gefärbte Teile wurden durch Ausparung mit weißer Konturlinie angedeutet, ein Notbehelf, der dem wirklichen Bild nicht entspricht. Überdies wurde bei einzelnen Abbildungen ein schematischer Seitenriß beigegeben, um die Lagebeziehung der Teile zu veranschaulichen. In Figuren von Kernplattenstadien (Taf. 3 Fig. 11—13) und von Stadien, wie sie in Taf. 3 Fig. 22—25 abgebildet sind, sind überhaupt nur einzelne Querschnitte festgehalten, in die das eventuell außerhalb liegende Binnenkörperchen eingezeichnet wurde (siehe daselbst im Seitenriß!) Alle Details wiedergebende, genaue Zeichnungen lassen sich ohne gewisse Mängel nicht geben; daher schien es mir wichtig zu sein, eine ausführliche Anmerkung diesbezüglich einzuschleusen.

## Beobachtungsergebnisse.

### A. Ruhekern.

Der lebende Kern ist ziemlich genau im Mittelpunkt der Zelle inmitten der Zellvakuole an einer Anzahl von Plasmasträngen auf-

gehängt. Zum Teil ist er durch die Chromatophoren verdeckt. In lebhaft sich teilenden Zellen, bei denen die Zelllänge der Breite häufig gleichkommt, ist er nur als Schatten zu sehen. In solchen Zellen ist der Winkel, den die Chromatophoren mit der Zellachse einschließen, sehr groß und außerdem schließen die einzelnen Bänder aneinander. An Materialproben, die aus dem botanischen Garten der hiesigen Universität stammten (Juni 1921), waren diese Verhältnisse so extrem ausgebildet, daß man die Fäden beim flüchtigen Betrachten gar nicht für *Spirogyra* ansah. In Rohkultur habe ich nicht solche Zustände beobachtet. Die Zellen waren wohl in Teilung begriffen, zeigten aber eine Länge, die im Durchschnitt etwa dem  $2\frac{1}{2}$ fachen der Breite entsprach. In solchen Zellen sind die Chromatophorenwindungen soweit voneinander, daß die Kernkonturen erfaßbar sind. Solche Umrißskizzen gebe ich in Textfig. 2 wieder. Der



Textfig. 2. Umriß des größten optischen Querschnittes lebender Kerne. ( $\frac{1}{12}$  homog. Imm., Oc. Nr. 4.) Die Pfeile deuten die Richtung der Zellachse an.

Kern ist nach meinen Beobachtungen im normalen Zustand, d. h. unter den unveränderten Standortsbedingungen, nicht kugelförmig,<sup>1)</sup> sondern hat ungefähr die Gestalt eines sehr niedrigen Cylinders, dessen Achse in der Zellachse liegt und von dessen Mantelfläche die Aufhängefäden seitwärts ausstrahlen. Die wahre Breite, Form und die Endigungen der Aufhängefäden an den Pyrenoiden konnten nicht gesehen werden. Trotz der nicht geringen Mühe war es mir bei

<sup>1)</sup> VAN WISSELINGH spricht allerdings von „runden“ ruhenden Kernen.

bloßer Beobachtung des unbeeinflussten, lebenden Kernes dieser Spezies nie gelungen, eine Grenze und ihren Verlauf zwischen Außenkern und der ihn umgebenden Plasmaschicht festzustellen, wiewohl deren Existenz aus der Tatsache hervorgeht, daß nach der Gerinnung beide Teile deutlich und scharf voneinander abgesetzt sind. Ich kann zu den MEUNIER'schen Beobachtungen (1888, p. 342—43) über die Gestalt des Außenkernes bei rundkernigen *Spirogyra*-Formen nichts beitragen. Der Autor sagt nämlich, daß die Kugelgestalt des Außenkernes dadurch verändert erscheint, indem er mit Spitzen in die Basis der Aufhängefäden hineinragt.

VAN WISSELINGH glaubt auf Grund gewisser Beobachtungen, die er am lebenden Objekt bei Einwirkung gewisser Reagentien machen konnte, annehmen zu können, daß der *Spirogyra*-Außenkern eine „Kernwand“ in Gestalt eines „festen“, „dünnen“ und „allseits geschlossenen Häutchens“ besitzt. Seine Versuche erstrecken sich vor allem auf *Sp. crassa*, im weiteren aber auch auf *Sp. triformis* und *Sp. maxima*. Ob er diese Erscheinung auch an *Sp. setiformis* studiert und ob er sie hier ebenso beschaffen wiedergefunden hat, wie dort, kann ich aus seinen Ausführungen nicht entnehmen. Neben der flachcylindrischen Kernform kommen noch allerhand unregelmäßige Gestalten vor. Die Außenkernmasse scheint vollkommen homogen zu sein. In ihr eingebettet liegt der große Binnenkörper. Im optischen Schnitt  $\perp$  quadratisch aussehende Kerne besitzen einen kugelförmigen Binnenkörper. Bei flachcylindrischen Kernen ist er in der Richtung der Zellachse etwas „abgeplattet“: 10,0 : 10,5; 8,0 : 9,0; 9,5 : 11,0; 9,0 : 11,5. Ob diese Abplattung des Binnenkörpers nicht bloß eine scheinbare ist, hervorgerufen durch eine Überlagerung eines halbzyklindrischen, optisch dichteren Mediums, als es der Zellsaft darstellt, — das bleibe freilich dahingestellt. Der Umstand, daß eine solche Abplattung gerade am stärksten bei flachcylindrischen Außenkernformen in der Richtung der Zellachse wahrzunehmen ist und daß ferner bei  $\pm$  isodiametrischen Kernformen Abplattungen des Binnenkörpers, wenn überhaupt, nach anderen Richtungen als in der Zellachse vorkommen, scheint zugunsten der letzten Ansicht zu sprechen. Aber nicht alle Abplattungen, die vorkommen, lassen sich ungezwungenerweise als Lichtbrechungserscheinungen deuten. Die Lage des Binnenkörpers ist nicht immer genau zentral. Bisweilen ist er ziemlich exzentrisch gelagert, aber niemals so, daß seine Oberfläche die des Außenkernes berührt. Früher scheint eine Abplattung, wenn eine solche tatsächlich vorliegt, einzutreten. Er selbst erscheint vollkommen homogen, membranlos mit stärkerer

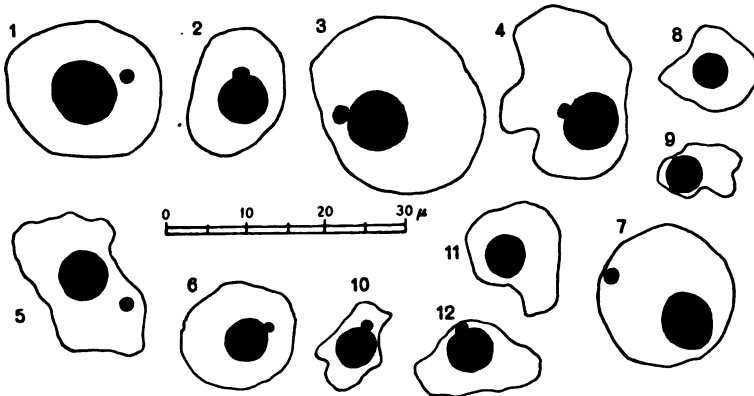


Lichtbrechungsfähigkeit als das umgebende Medium, der Außenkern; im größten optischen Schnitt sind seine Konturen eben noch erfaßbar.

Neben diesem Binnenkörper ist manchmal noch ein zweiter, weitaus kleinerer, aber auch optisch dichter, kugelförmiger Körper im Außenkern sichtbar. Im optischen Querschnitt gehen seine Konturen meist verloren; aber durch Heben und Senken des Tubus ist er unzweideutig nachzuweisen. Ich nenne ihn Nebenkörper. Die Außenkern- und Binnenkörpergröße findet man ungleich, wenn man daraufhin eine Reihe von Zellen untersucht. Die schwankenden Größen einer Probe sind in erster Linie durch die Teilung und die Ruhedauer des Kernes bedingt. Untersucht man die Kerndimensionen an einem Standort längere Zeit hindurch bis zum Eintritt der Copulation, so fällt allgemein auf, daß die Außenkern- und Binnenkörpermasse in copulierenden Zellen um ein Mehrfaches an Volumen kleiner sind als in vegetativen Zellen. Bei der Besprechung der Gerinnungserscheinungen am ruhenden Kern werde ich nochmals darauf zu sprechen kommen; ich verweise gleichzeitig auf die dort beigeschlossenen Zeichnungen. Die Lage des Kernes bei Eintritt der Copulation habe ich nicht genug eingehend beachtet; aber aus einer Reihe von Notierungen geht unzweideutig hervor, daß bei *Sp. setiformis* der Kern nicht auf ebensolche Weise zur Bildung der Copulationspapille in Beziehung steht, wie sie HABERLANDT (1890) für *Sp. quinina* angibt. Oftmals sieht man ihn gerade auf der gegenüberliegenden Seite.

Bei der Gerinnung tritt eine wesentliche Veränderung des Kernes ein. Der Außenkern rundet sich, ohne seine Lage in der Zellsaftvakuole zu verlassen, ab; alle Aufhängefäden scheinen nicht intakt zu bleiben. Die vordem homogen aussehende Außenkernmasse wird körnig. „Eingefallene“, unregelmäßige Kerngestalten, die mitunter in fertigen Präparaten angetroffen werden, sind meinen Feststellungen zufolge erst bei der Entwässerung in den Alkoholstufen entstanden (siehe Textfig. 3). Verschiedene Fixierflüssigkeiten verhalten sich nicht vollkommen gleich. So wird z. B. nach Einwirkung von 96 oder 100 proz. Alkohol der Kern seitlich an den Chromatophor verlagert. Die gleiche Erscheinung erwähnt STRASBURGER 1880 S. 172. Nach der Chromsäurefixierung ist weiteres im Kern der anscheinend homogen gebliebene Binnenkörper und der Nebenkörper sichtbar. Der Binnenkörper enthält in seiner zentralen Partie manchmal bestimmte Gebilde in der Ein- oder Mehrzahl, deren ungewisse Natur ich schon in meiner vorigen Publikation (S. 336) erwähnt habe. Bei der Quellung des Binnenkörpers durch Agentien,

besonders Kalilauge, erfahren auch sie eine deutliche Vergrößerung (vgl. Taf. 14 Fig. 11 u. 12 jener Publikation!). Schon beim flüchtigen Betrachten des geronnenen Kernes fällt seine Volumenverminderung auf. Ich suchte wenigstens für den Binnenkörper diese Erscheinung unter Vernachlässigung mehrfacher Fehlerquellen zahlenmäßig darzustellen. Ohne Rücksicht auf die unentschiedene Frage, ob im lebenden Zustand dem Binnenkörper eine Kugelgestalt zukommt,



Textfig. Nr. 3. Genaue Umrißzeichnungen von Kernen der *Spirogyra setiformis*, in denen die Details fortgelassen sind. Nr. 1—7 vegetative Kerne, 8—12 Kerne aus einem durch Copulationspapillen bereits verbundenen Fadenpaare, und zwar 8, 9, 10 aus dem einen, 11 u. 12 aus dem anderen Fadenstück.

nehme ich sie als gegeben an und rechne mit dem arithmetischen Mittel von mehreren Durchmessermessungen sein Volumen. Auf gleiche Weise berechne ich den geronnenen Binnenkörper. Diese Zahlen, die ja nur Schätzwerte vorstellen sollen, setze ich nun, mit weiterer Vernachlässigung der Tatsache, daß das zu messende Objekt das eine Mal in Wasser, das andere Mal in Kanadabalsam, also in einem optisch viel dichteren Medium beobachtet wurde, zum Vergleich nebeneinander:

	Lebend	Fixiert
Kern nach der Teilung	ca. 2000 $\mu^3$	ca. 500 $\mu^3$
Ruhekern	" 3500 $\mu^3$	" 870 $\mu^3$
Ruhekern	" 4000 $\mu^3$	" 1350 $\mu^3$
Kern vor der Teilung	" 8800 $\mu^3$	" 2000 $\mu^3$

Aus diesen als Beispiele zitierten und mehreren anderen Zahlen geht, wenn man solchen Zahlen Schätzwert überhaupt beimißt, hervor, daß der Binnenkörper durch die Gerinnung auf etwa den vierten Teil des ursprünglichen Raumes zu-

sammenschrumpft; eine Tatsache, die von vielen Cyto-  
logen zu wenig berücksichtigt wird. Damit soll vorläufig  
unter gleichzeitigem Hinweis auf die Ausführungen von MEYER (1920,  
S. 463—473) darauf aufmerksam gemacht werden, daß die vielfach  
vertretene Ansicht, Chromsäure fixiere den Protoplast ohne wesent-  
liche morphologische Veränderungen (STRASBURGER 1880), keinesfalls  
in dem von STRASBURGER angenommenen Umfang zutrifft. Die Fort-  
setzung der Untersuchungen über Fixierungsveränderungen und die  
eingehende Mitteilung behalte ich mir vor.

**Färberesultat.** Wenn die so fixierten Ruhekerne der bereits  
eingangs beschriebenen Färbung unterworfen werden, fallen weitere  
Einzelheiten am geronnenen Kern auf. Der Außenkern ist sehr scharf  
konturiert und nicht selten wie durch eine starke, dunkle Linie um-  
rissen (siehe Taf. 4 Fig. 1). Diese Aufnahme läßt die erwähnte Er-  
scheinung so auffällig dartun, daß man sich möglicherweise zum  
Glauben verleitet fühlt, in diesem Bild eine vorgenommene Retouche  
zu erblicken. Es stellt aber eine Kopie des unveränderten Original-  
negatives vor. Die Kontur ist aber nicht immer so auffällig aus-  
geprägt. Ihr Zustandekommen erklärt sich — wenigstens so weit  
als sich das mikroskopische Bild auflösen läßt — durch folgende  
Umstände: An der Grenzfläche zwischen kernumgebendem Plasma  
und dem Außenkern befinden sich sowohl innerhalb wie auch außer-  
halb zahlreiche, gefärbte Körnchen. Davon kann man sich am  
leichtesten überzeugen, wenn man die optische Ebene als Tangential-  
ebene an die Oberseite des Kernes einstellt. Im größten optischen  
Schnitt aber sieht man nur einen Teil dieser Körnchen, die eben  
gerade in der optischen Ebene liegen, während ein anderer Teil,  
der gerade ober- oder unterhalb der Ebene zu liegen kommt, in ihr  
nur als  $\pm$  intensiver Schatten zum Ausdruck kommt. Ist die Zahl  
der Körnchen besonders groß, dann scheinen sie zu einer Linie zu-  
sammenzuschließen. Das zahlreiche Erscheinen färbbarer Körnchen  
läßt die Möglichkeit wenigstens erwägbar erscheinen, ob es sich  
nicht hier, in der Grenzschicht zweier Medien, um Niederschlags-  
erscheinungen handelt, deren Bildung bei der Fixation oder bei der  
nachfolgenden Färbung erfolgt ist. Außer diesen zahlreichen Körnchen  
in der Grenzschicht sind auch im Inneren des Außenkernes solche  
Gebilde sichtbar; allerdings sind sie hier in bedeutend geringerer  
und in von Kern zu Kern wechselnder Anzahl vorhanden. Auch  
ihre Größe und Verteilung im Raum ist verschieden. Systematisch  
untersuchte ich 2046 Zellkerne. Die Bilder wechseln im allgemeinen

nach der Länge der „Ruheperiode“ und nach dem Grad des Farbstoffentzuges.

In Kernen, deren Teilung vor kurzer Zeit abgeschlossen wurde (vgl. das Stadium auf Taf. 3 Fig. 27), sind außer den Körnchen in der Grenzschicht im übrigen Außenkern keine zu bemerken. In „Ruhekernen“ macht es so ganz den Eindruck, als lägen diese Körnchen längst gewisser fadenartiger Bildungen, die auch schon in den Abschlußstadien der Teilung sichtbar sind. Diese Bildungen sind nur an gefärbtem Objekt zu beobachten und auch da nur deutlich bei einem gewissen Strahlengang des Lichtes. Das sind wohl jene Bildungen, die einmal als „Kernfaden“, ein andermal als „Lininfäden“ (STRASBURGER) oder als „Lininfadennetz“ (FLEMMING) bezeichnet wurden. Infolge ihrer Feinheit und unauffälligen optischen Verhalten konnte bei der verwendeten Optik nichts Objektives über ihr Aussehen, ihren Verlauf, ihre Lagebeziehung festgestellt werden. Ich kann nur soviel mit Sicherheit aussagen, daß ich sie, ohne ihren Anfang und Ende beobachtet zu haben, unregelmäßig im Außenkern verlaufen sah und daß an ihnen gefärbte Körnchen verschiedener Größe und Form angelagert zu sein scheinen. VAN WISSELINGH ist auf Grund der Lösungserscheinungen zur Anschauung gelangt, daß die Körnchen durch feine Fäden miteinander verbunden seien (*Sp. crassa*); ein Netzwerk durchsetze den Außenkern. Etwas Ähnliches, wie er es in seinen schematischen Abbildungen darstellt, konnte ich, wie ich schon bemerkt habe, bei *Sp. setiformis* mit dieser Färbemethode nicht sichtbar machen. *Sp. crassa* wurde auch von MERRIMAN (1912) mittels Färbung untersucht. Die dieser Publikation beigelegten, sehr guten Zeichnungen zeigen ebenfalls die netzartig verbundenen Körner im Außenkern. An dieser Stelle sei auch darauf aufmerksam gemacht, daß beim Vergleich der beiden genannten Veröffentlichungen die Verschiedenheit der Kernform sehr auffällt. VAN WISSELINGH beschreibt für die genannte Spezies einen linsenförmigen, MERRIMAN einen kugelförmigen Kern. Vom Zwergnucleolus VAN WISSELINGH's ist in den MERRIMAN'schen Abbildungen nichts zu finden, wiewohl das Vorhandensein eines solchen bei dieser Spezies nach Angaben jenes Autors keine Seltenheit ist. Die Abbildungen würden für eine rundkernige Form, wie sie mir als *Sp. setiformis* eben vorliegt, eher passen als für eine flachkernige. Wie mir aus einer Reihe von Kernbeobachtungen an verschiedenen Formen bekannt ist, bleibt die Kerngestalt bei der gleichen Spezies konstant die gleiche. Deshalb vermute ich, daß sich die in den beiden Publikationen beschriebenen Formen nicht decken.

Neben diesen Gebilden liegt im Außenkern der große, schwarzgefärbte Binnenkörper. Wegen seiner intensiven Färbung läßt er keine Details seines Aufbaues erkennen. Seine Gestalt nähert sich  $\pm$  der Kugelform. Seine Dimensionen sind nicht unbeträchtlichen Schwankungen unterworfen, weswegen ich diese Erscheinung auch verfolgte. Freilich, eine befriedigende Lösung vermag ich jetzt nicht zu geben. Eines ist sicher: Sowohl der Kern als Ganzes als auch seine Binnenkörpermasse zeigen im Verlauf ihrer haploiden Phase kein konstantes Volumen. Zur Zeit ihrer stärksten Teilfähigkeit und in der darauf folgenden Periode, besonders in Ruhepausen, ist das Volumen beider beträchtlich größer als zur Zeit der Copulation. Ob diese unmittelbar nachweisbare Volumsabnahme allmählich mit dem Näherrücken zur Copulation vor sich geht oder ob sie sprunghaft ist, kann nicht mit vollster Gewißheit beantwortet werden, da vorderhand eine Reihe von Umständen meine bisherigen statistischen Notierungen unsicher machen. Schon durch die Kernteilung kommt nämlich ein Schwanken der Dimensionen zustande. Auch ist der Einfluß ernährungsphysiologischer Momente auf die Kerngröße unbekannt, der wohl als gleichzeitig mitwirkender Faktor in Betracht kommen muß. Die Messungen an vegetativen Zellen ergaben für den Durchmesser des Binnenkörpers Zahlen innerhalb der Grenzwerte 5,5–8,0  $\mu$ , für copulierende um 4  $\mu$  herum (vgl. die Abbildungen Nr. 3 am Maßstab).

Soweit ich die cytologische Conjugatenliteratur übersehe, hat KAUFMANN (1914) eine Volumsverminderung des Kernes bei der Copulation von *Cylindrocystis* hervorgehoben und angegeben, daß Kerne im Copulationsstadium im Durchmesser etwa halb so groß sind als im vegetativen Zustand (fixiertes Material). Er sagt weiter darüber (p. 745): „Die Größenverminderung des Zygotenkernes dürfte durch Wasserverlust mitbedingt sein und ihre ökologische Bedeutung in einem Schutz des Kernes während der Ruheperiode liegen.“ Auch in anderen Algengruppen liegt gleiche Erscheinung vor. So sagt PASCHER (auf p. 233) „Der Copulationskern“ [bei *Chlamydomonas*] „ist, ähnlich wie bei den *Desmidiaceen*, viel kleiner als der normale vegetative Kern“.

Obwohl schon die beigeschlossenen Abbildungen diese Tatsache genug deutlich veranschaulichen, will ich sie doch noch zahlenmäßig ausdrücken. Ich erinnere an die Dimensionen, die ich oben in einigen Beispielen angeführt habe. Der Kern in copulierenden Zellen besitzt einen Binnenkörper, dessen Volumen im fixierten Zustand um 300  $\mu^3$  herum schwankt. Diese bedeutungsvolle Tatsache läßt

es etwas verständlicher erscheinen, weshalb die zahlreichen, bisher unternommenen Versuche, die Copulation experimentell hervorzurufen, nicht mit der Präzision geglückt sind, wie sie als Vorbedingung für die Untersuchung einer ganzen Reihe von wichtigen Fragen notwendig ist. Es liegen allerdings Berichte über experimentelle Erzielung der Copulation bei *Spirogyra* vor (KLEBS 1896, *Spirogyra varians* HASS. und *Spirogyra inflata* VAUCH). Diese experimentellen Erfolge besitzen aber keine Allgemeingültigkeit. Sogar die Frage: Waren die erwähnten Erfolge wirklich nur als Reaktion auf die Einflußnahme durch das Experiment zu deuten? hat eine gewisse Berechtigung. War die Copulation nicht vielleicht infolge der bereits vorhandenen „Copulationsstimmung“ „aus sich selbst heraus“ vor sich gegangen, wobei das Experiment weder fördernd noch hemmend eingegriffen hat? Über diese Verhältnisse soll aber bei anderer Gelegenheit in Zusammenhang berichtet werden. Ich begnüge mich hier, bei der Besprechung des Kernes, mit dem Hinweis auf den möglichen Zusammenhang zwischen Kern-(Binnenkörper-)größe und „Copulationsstimmung“.

Neben dem großen Binnenkörper erblickt man in vielen Kernen einen zweiten, aber viel kleineren, ebenso schwarzgefärbten, kugelförmigen Körper, der auch im ungefärbten Zustand sichtbar ist. Ich glaubte zunächst in diesem Körperchen VAN WISSELINGH'S „Zwergnucleus“ vor mir zu haben, und zwar aus folgenden Gründen: Er tritt genau so, wie jener Autor angibt, nur in der Einzahl auf, er besteht aus einer optisch dichteren Masse, ist ebenso wie der große Binnenkörper tinktionsfähig. Weiter verliert er, wie ich zu meiner vorigen Publikation ergänzend bemerken muß, in gleicher Weise wie der große Binnenkörper seine Tinktionsfähigkeit nach Säurebehandlung ganzer Zellen.

Mehrfache Abweichungen gegenüber den Befunden meines Vorgängers veranlaßten mich, diesmal das Körperchen und seine Genese an Hand von Färbungen zu untersuchen. VAN WISSELINGH hat die Erscheinung eines Zwergnucleolus nur an *Sp. crassa* eingehend studiert. Auch bei *Sp. setiformis* fand er solche Gebilde wieder, aber so selten, daß er sie nicht näher beobachtet hat. Schon die Bemerkung über ihre Seltenheit war auffallend, wo ich doch dieses Gebilde so häufig im Kern angetroffen habe. Dabei muß aber die Möglichkeit in Erinnerung gebracht werden, daß uns nicht die gleiche Spezies vorgelegen haben muß. Die auffallende Häufigkeit ließ mich vermuten, daß ein solches Gebilde — der Nebenkörper — in jedem Kern vorhanden ist. Wegen der Unmöglichkeit, die Frage,

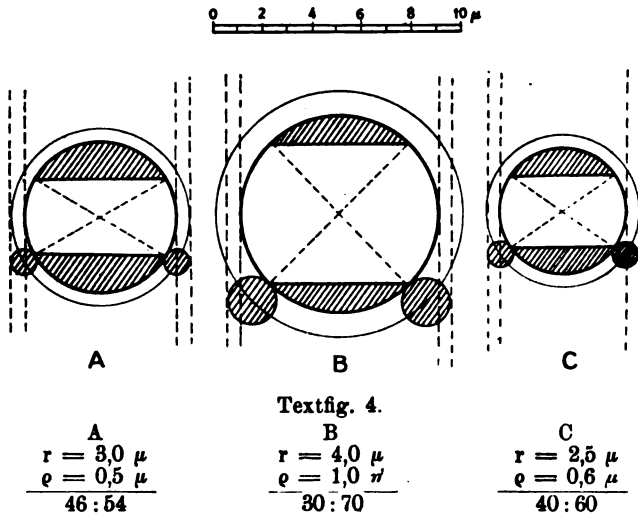
ob das bisweilen unsichtbare Gebilde durch den Binnenkörper nur verdeckt ist, durch direkte Beobachtung bei Drehung der Zelle zu entscheiden, suchte ich statistisch über das Auftreten eines Nebenkörpers Näheres zu erfahren. Ich habe mit Hilfe der  $\frac{1}{12}$  hom. Imm. und Oc. 4 die Kerne in den Fäden der Reihe nach durchsucht; im ganzen 2046 Kerne. In 1568 Kernen war ein Nebenkörper sichtbar, in den restlichen 478 unsichtbar. Diese Zahlen verhalten sich etwa wie 25 : 75. In den einzelnen Fäden war aber das Verhältnis nicht immer wie 1 : 3. Ich zitiere daher in nachstehender Tabelle einige Beispiele, um das Schwanken dieses Verhältnisses von Faden zu Faden zu illustrieren. Die untereinanderstehenden Zahlen zusammen geben die Gesamtanzahl der Zellen eines untersuchten Fadenstückes.

Faden Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Sichtbar	57	84	29	67	24	52	56	31	98	32	37	60	72	51	26
Unsichtbar	13	20	10	25	8	19	24	13	32	1	8	26	17	10	10

In der Reihe „Unsichtbar“ sind auch die zweifelhaften Fälle einbezogen, die sich bei der Beobachtung ergeben. Die Verteilung in den Fäden ist regellos, wie folgendes Schema des Fadens Nr. 4 der obigen Tabelle zeigt (sichtbar = „+“, unsichtbar = „○“): ++○ ++○++○++++○++○++++○++++++++++++++++○+○++++○+ ++○○+○++++○++++○○++○++++○++++++++○+○○++○ +++++○+.

Diese Verhältnisse drängen die Frage auf: Hat nicht jeder Kern ein solches Gebilde? Hätte — angenommenerweise — jeder Kern einen solchen Nebenkörper, so kann es bei einseitiger mikroskopischer Beobachtung unmöglich stets sichtbar sein, da der Binnenkörper groß ist und es verdecken kann. Es drängt sich eine andere Frage auf: Wie oft kann unter einer großen Anzahl von Fällen bei diesen gegebenen Verhältnissen so ein kleines Gebilde durch das größere verdeckt sein? Ich suchte mir mit einer einfachen Rechnung diese Möglichkeit klarzulegen. Aus meinen systematischen Kernuntersuchungen war mir bekannt, daß in überwiegend größerer Zahl der Fälle (8 : 2) der Nebenkörper in unmittelbarster Nähe des Binnenkörpers liegt, so daß sich die beiden Oberflächen zu berühren scheinen. Der Vereinfachung wegen sei die Annahme gemacht, daß Binnenkörper und Nebenkörper Kugeln sind und daß unter einer großen Anzahl von Fällen jeder Punkt der Binnenkörperoberfläche einmal Berührungspunkt des Nebenkörpers sein wird. Nach den genannten Voraussetzungen können dann die beiden Kalottenflächen — nämlich die Summe aller Punkte, die der Nebenkörper zu Berührungsstellen haben kann, ohne selbst durch Hervor-

ragen über den Rand des Binnenkörpers sichtbar zu werden — mit dem Rest der Kugeloberfläche verglichen werden. Die für die Berechnung nötige Größe der Kalottenhöhe wird durch Messung aus geometrischen Zeichnungen entnommen. In Textfig. 4 sind drei solche nach beobachteten Größenverhältnissen in etwas vergrößertem Maßstab entworfene Konstruktionsbeispiele wiedergegeben, wie sie zur Berechnung gedient haben.



Es galt dann aber weiter noch den Grenzfall festzusetzen, wo der Nebenkörper bei mikroskopischer Beobachtung eben gerade noch oder gerade schon als solcher erkannt werden kann. Nach meinen Beobachtungserfahrungen ergab sich jene Lage als Grenzfall, in der der Nebenkörper etwa  $0,5 \mu$  hervorrägt. An großen, geometrisch ebenmäßigen Körpern würde natürlich ein viel geringeres Hervorragen genügen, um bereits das Vorhandensein sicher feststellen zu können. Allein die Kleinheit und die bisweilen vorkommenden Unregelmäßigkeiten der Form und die färbbaren Körner im Außenkern erlauben nicht früher sichere Schlüsse. Die mit diesen Überlegungen gewonnenen Zahlenverhältnisse bewegen sich innerhalb der Grenzfälle 30 : 70 und 46 : 54. Der aus einer Reihe solcher Zahlen gewonnene Mittelwert beträgt 35 : 65. Vergleicht man nun dieses Zahlenverhältnis mit dem aus der unmittelbaren Beobachtung erhaltenen (478 : 1568, also etwa 25 : 75), so sieht man, daß die Beobachtungsergebnisse über diese berechnete Wahrscheinlichkeit hinaus günstig sind. Das ist auf Rechnung der Vernachlässigungen zu setzen.



Auch Folgendes, daß bei den vorigen Erwägungen noch nicht berücksichtigt wurde, muß ich noch hervorheben. Daß der Nebenkörper erst unzweideutig als solcher feststellbar wird, wenn er  $0,5 \mu$  hervorragend, stimmt nur dann, wenn er bei der mikroskopischen Beobachtung unter dem Binnenkörper liegt. Liegt er jedoch oberhalb, so ist er bei der verwendeten Optik infolge der Lichtbeugungserscheinungen oft früher schon nachweisbar. Solche Fälle wurden bei der Zahl „sichtbar“ mitgerechnet. Schließlich darf nicht vergessen werden, daß die Messungen, mit denen diese Rechnungen angestellt wurden, durch Lichtbeugungs- und Lichtbrechungserscheinungen sehr unsicher sind (Beobachtung des Kernes in der Zelle!) und daß speziell der schwer meßbare Wert des Durchmessers vom Nebenkörper einer weitaus größeren Genauigkeit bedürfte, weil gerade durch ihn das Verhältnis großen Verschiebungen unterworfen ist. Wie wenig Bedeutung freilich, was Genauigkeit anlangt, den gewonnenen Werten beizumessen, gestatten sie, glaube ich, doch die Verwendung als Schätzwerte bei der Lösung der oben gestellten Frage: Wie oft kann überhaupt der Nebenkörper unter den gegebenen Verhältnissen durch den Binnenkörper verdeckt sein? Das Resultat der Erwägungen ist so günstig, daß ich wohl mit Recht das Vorhandensein in jedem Kern annehmen kann. Demnach wäre diese Erscheinung von Kern auf Kern vollkommen vererbbar und nicht nur teilweise, wie VAN WISELINGH angibt. Von seinen Ergebnissen will ich hier nur die schematische Darstellung herausgreifen (S. 216), die zeigen soll, daß zwei Binnenkörper dann auftreten, wenn die „Nucleolusfäden“ in der (den) Kernplatte(n) voneinander entfernt liegen. Insgesamt sind dort 541 Zellen dargestellt; davon

246 Kerne mit einem Binnenkörper,
229 Kerne mit zwei Binnenkörpern,
48 Kerne im Teilungsstadium.

Von der Möglichkeit, daß ihm in Kernen mit einem Binnenkörper der Nebenkörper durch Überdeckung vom Binnenkörper der Beobachtung entgangen sein könnte, erwähnt er nichts, wiewohl sie beachtenswert gewesen wäre. Denn er erwähnt ja auch nichts, daß seine Untersuchungsweise ein Verborgensein des Nebenkörpers ausgeschlossen hat. Ich denke allerdings nicht daran, die bei meiner Spezies gewonnenen Erfahrungen auch unbedingt bei *Sp. crassa* machen zu müssen. Im Gegenteil, ich halte es für durchaus wahrscheinlich, daß hier andere Verhältnisse festgestellt werden. Von einer Reihe mehr oder weniger gelegentlicher Kernbeobachtungen an *Sp. maxima*, *Sp. Weberi*, *Sp. mirabilis* und einigen unbestimmten

rund- und flachkernigen Arten ausgehend erwarte ich cytologisch nichts Einheitliches bei der Gattung Spirogyra.

Unter den 2046 untersuchten Ruhekernen habe ich 12 Kerne mit 2 annähernd gleichgroßen Binnenkörpern vorgefunden. 10 von ihnen besaßen neben den beiden großen Binnenkörpern noch einen Nebenkörper wie die „normalen“ Kerne (siehe Taf. 3 Fig. 3). Auch diese Tatsachen stehen im Widerspruch mit der VAN WISSELINGH'schen Hypothese. Seinen Angaben und seiner Hypothese zufolge kommen nur zwei Binnenkörper im Kern vor. Im übrigen konnte ich an solchen Kernen nichts Auffallendes wahrnehmen. Nachtragen möchte ich hier noch die Angaben von STRASBURGER, die er über die Zahl und Größe der Binnenkörper bei *Spirogyra* macht (1880, p. 186). „Die Zellkerne führen bei dieser Species (*Sp. crassa*) meist mehrere, am häufigsten 2 Kernkörperchen. Dieses kommt bei *Sp. majuscula* nur ausnahmsweise vor und könnte vielleicht aus der Gestalt der Zellkerne folgen. Bei *Sp. nitida*, deren Kernanlage zur Zeit, wo die Kernkörperchen auftreten, fast kugelig sind, sehen wir nämlich auch gleich nur ein Kernkörperchen sich bilden. Bei *Sp. majuscula* treten mehrere auf und zwar erscheint der Zellkern in dem betreffenden Entwicklungsstadium noch sehr flachgedrückt. Da er hierauf bauchig anschwillt, so werden die Bedingungen für das Wachstum eines mittleren Kernkörperchens günstiger und dieses allein entwickelt sich weiter, während die anderen schwinden. Bei *Sp. crassa* (var.) bleibt der Zellkern überhaupt flach im Verhältnis zu seiner relativ bedeutenden Höhe und daher entwickeln sich auch die in Mehrzahl angelegten Kernkörperchen gleichmäßig weiter.“ Das Auftreten mehrerer Binnenkörper kenne ich aus einer Reihe von Gelegenheitsbeobachtungen an einer flachkernigen Spezies. Die Erscheinung ist so andersartig, daß ein näheres Eingehen darauf eine sorgfältige Untersuchung erst voraussetzt.

Soviel über den ruhenden Kern mit Binnenkörper und Nebenkörper. Bezüglich des Nebenkörpers will ich die Ergebnisse nochmals zusammenfassen. Bei der Durchmusterung der Kerne im fixierten und gefärbten Zustand habe ich in 75 Proz. der Beobachtungsfälle neben dem großen Binnenkörper ein zweites, kleineres Gebilde von relativ konstanter Größenordnung — einen Nebenkörper — feststellen können. Da der Kern in den Dauerpräparaten nur aus einer Richtung her betrachtet werden kann, glaube ich einen solchen auch in den übrigen 25 Proz.

der Beobachtungsfälle als vorhanden annehmen zu können, zumal eine, freilich nicht alle Möglichkeiten umfassende Überlegung, ein Verhältnis von 35:65 ergeben hat. Ich habe in 11 Fällen gefärbte Kerne, die bei einseitiger Beobachtung keinen Nebenkörper zeigten, durch Druck auf das Präparat zur Drehung veranlaßt und in jedem dieser Fälle den verdeckten Nebenkörper zum Vorschein bringen können. Da aber auf diese Weise nicht immer die gewünschte Drehung zustande kommt, um eine lückenlose Statistik zu ermöglichen, da aber auch die Präparate der Zerstörung anheimfallen, wurde von einer solchen Untersuchungsweise Abstand genommen.

### B. Kerntellung.

Wie sich dieser Vorgang *in vivo* abspielt, wissen wir so gut wie nicht. Schon STRASBURGER weist auf die Tatsache hin, daß bei *Spirogyra* während der Caryokinese *in vivo* nichts von den feineren morphologischen Details wahrzunehmen ist. Bei *Sp. setiformis* konnte ich nicht einmal so viel von den Kernveränderungen beobachten, als STRASBURGER für *Sp. majuscula* angibt. Das mag wohl mit der Kernform zusammenhängen. Was wir von diesen Vorgängen wissen, ist nichts anderes als eine Reihe von Bildern des durch die Entmischung veränderten Objektes. Wiewohl wir nicht imstande sind, aus den Gerinnungsbildern auf die Vorgänge *in vivo* zurückzuschließen und alle derartigen Versuche vorderhand von höchst problematischem Wert sind, ist es trotzdem, wie schon von mehreren Seiten darauf hingewiesen wurde, unberechtigt, alle Färbungs- und Fixierungsergebnisse als wertlos beiseite zu schieben. Eine reale Basis liegt diesen Vorgängen zweifelsohne zugrunde, wie uns die große Reihe cytologischer Publikationen beweist. Da uns aber die Gerinnungsvorgänge selbst, sowie die morphologischen Veränderungen des Objektes durch diese Vorgänge unbekannt sind, müssen wir uns vorderhand bei der Verwertung von fixiertem und gefärbtem Material damit begnügen, die so gewonnenen Resultate rein deskriptiv zu behandeln. Können doch heute nicht einmal die rein deskriptiven Mitteilungen der Forscher in entsprechenden Einklang gebracht werden, noch weniger ihre Versuche, kausale Zusammenhänge zwischen den einzelnen Erscheinungen herzustellen und die „Struktur“ des lebenden Kernes mit Hilfe toten Materials zu rekonstruieren.

Im folgenden will ich eine Beschreibung der Gerinnungsbilder geben, welche ich durch Fixierung mit Chromsäure und Färbung mit Hämatoxylin erzielt habe. Die Bilder will ich nach Tunlichkeit gleich so ordnen, wie es den bisherigen jahrzehntelangen Erfahrungen entspricht. Um langatmige Schilderungen zu umgehen, mit denen schließlich doch nicht das wahre Bild zu rekonstruieren ist, setze ich eine möglichst große Auswahl von Bildern, die ich mit allfälligen Bemerkungen versehen werde. Bei dieser Beschreibung soll das Verhalten des Nebenkörpers hervorgehoben werden. Denn ein Gebilde, das unserer früheren Annahme nach in jedem Kern vorkommt, läßt eine bestimmte Rolle bei der Caryokinese erwarten. Wir fragen also: Lassen sich die VAN WISSELINGH'schen Angaben über seine Rolle bestätigen oder kommt diesem Nebenkörper eine andere Genese zu?

Schon beim flüchtigen Überblicken der Teilungsbilder mußte ich feststellen, daß sie sich nicht ohne Bedenken als kontinuierliche Reihe fortschreitender Teilungsphasen anordnen lassen. Besonders unter den Anfangs- und Schlußstadien trifft man vielfach Bilder an, die sich zu einem bereits gegebenen Stadium weder vorher noch nachher bestimmt anreihen lassen. Hier ist die Art der Anordnung vorderhand der persönlichen Ansicht anheimgestellt. Ich legte und lege, wie ich schon bemerkt habe, ein besonderes Gewicht darauf, daß ein jedes beobachtete, wenn auch noch so „abnormal“ aussehende Bild festgehalten werde, auch, wenn es in eine schon vorhandene kontinuierliche Phasenfolge nicht hineinzupassen scheint. Daß hierbei nicht Teilungsbilder einer eventuell anwesenden anderen Spezies irrtümlicherweise mit festgehalten wurden, war durch vorherige orientierende Untersuchungen des Materials berücksichtigt worden. Wie ich schon bei der Beschreibung des Untersuchungsobjektes betont habe, bestanden die zur Untersuchung gelangten wie auch andere Proben desselben durchwegs nur aus *Sp. setiformis*, ohne durch andere *Spirogyra*-Spezies oder andere Algen überhaupt gemengt zu sein. Die Schwierigkeiten bei der Anordnung ergeben sich deshalb, weil sich mittels der oben schon besprochenen, genauen Vergleichsmethode unzweideutig die Tatsache feststellen läßt, daß die beobachteten Teilungskerne, besonders in den Anfangsstadien, keine bestimmt verlaufende, chronologisch übereinstimmende Reihenfolge der Veränderungen merken lassen. Man sieht sich plötzlich vor der Frage, welche der Veränderungen am Kern zur Altersbestimmung herangezogen werden sollen; sollen es die Veränderungen am Binnenkörper sein oder die Ausbildung der Kernspindel oder andere Erscheinungen des Kernes. Gibt es also am lebenden Kern

keine solche chronologisch bestimmt verlaufende Reihenfolge der Kernteilungsvorgänge, oder ist die Buntheit der Bilder bloß eine Sekundärerrscheinung, die beim Gerinnungsvorgang zustande kam? Diese Erscheinung hat nach meiner Meinung VAN WISSELINGH veranlaßt, für *Sp. crassa* zwei Kernteilungsmodi anzunehmen (1898). Durch eine Auswahl von Abbildungen (Taf. 3 Fig. 4—11) suche ich diese Tatsache zu illustrieren. Die Schwierigkeiten gehen daraus deutlich hervor. Ich finde es also durchaus nicht wunderlich, daß gerade in bezug auf die Anfangsstadien die Literaturangaben, in denen zu oft nur wenig begründete Annahmen eine größere Rolle spielen als die tatsächlich beobachteten Bilder, so sehr auseinandergehen. Kein Forscher hebt aber stark genug hervor, daß er alle Beobachtungen berücksichtigt hat, was in Anbetracht der wechselvollen Bilder von nicht geringer Bedeutung wäre. Einzelne meiner Abbildungen würden sich — einzeln betrachtet — mit den Angaben des einen Forschers decken, andere wieder mit denen eines zweiten usw. Da die Zahl der möglichen Beobachtungsfehler nicht unbedeutend ist, wie ich im Verlauf meiner Erörterungen schon mehrfach betont habe, ist es gar nicht überraschend, daß die Ansichten der verschiedenen Forscher so wenig in Übereinstimmung gebracht werden können. Soviel an allgemeiner Bemerkung.

In Übereinstimmung mit den Angaben von DEGAGNY und VAN WISSELINGH über *Sp. setiformis* und MERRIMAN über eine andere, *Sp. crassa* genannte Spezies konnte ich in allen meinen Prophasestadien die Erscheinung beobachten, daß an Stelle des runden Binnenkörpers ein solcher mit unregelmäßiger Gestalt, später ein oder mehrere große Ballen oder ein  $\pm$  großer Haufen runder, verschieden großer Körner vorliegt. Oft gleichzeitig damit sind an den fadenartigen Bildungen des Außenkernes reichlicher dunkel färbbare, gröbere Körner zu sehen, als es sonst, im ruhenden Kern, der Fall ist. Die Gleichzeitigkeit ist aber nicht immer wahrzunehmen. Diese Bilder ließen sich wohl am besten mit einem „Zerfall des Binnenkörpers in allmählich kleiner werdende Körner“ illustrieren; zugleich betone ich, daß dieser Ausdruck rein bildlich aufzufassen ist. Gerade über diese Erscheinungen sind die verschiedenen Autoren oft recht verschiedener Ansichten. So schildern z. B. jene Autoren, die die Existenz einer besonders ausgebildeten Nucleoluswand (-membran) annehmen, den Vorgang als eine Ausstoßung von Masse in Form von Ballen. MOLL (1893) spricht wiederum von einem Übertritt der Nucleolusmasse aus dem Nucleolus in den Kernfaden, der dann später in 12 Stücke zerfällt. Auf die Hilfsvorstellungen,

die bei diesen und anderen Versuchen zum Verständnis herangezogen werden müssen, beispielsweise vom Entstehen gewisser Öffnungen in der Nucleoluswand, vom vorherigen Auflösen der Membran und so ähnlichem mehr, gehe ich hier nicht ein, weil ihre Existenz  $\pm$  problematisch ist. Am lebenden Objekt ist von diesem Stadium angefangen nichts von morphologischen Details zu erkennen. Dieser Zerfall des Binnenkörpers läßt aber keinen einheitlichen Zug erkennen. Infolge Mangels an irgendwelchen Anhaltspunkten für das Zustandekommen des „Zerfalles“ sowie seines unregelmäßigen „Verlaufes“ begnüge ich mich mit der Festhaltung der erzielten Bilder Taf. 3 Fig. 4—11. Auch bei der Anlage der Spindel und beim Auflösen der Außenkernmembran läßt sich kein bestimmter Zeitpunkt des Beginnes und kein gleichartiger Verlauf aus meinen Präparaten entnehmen, wie die beigeschlossenen Abbildungen Taf. 3 Fig. 5—11 deutlich zeigen. Schon die auffallende Verschiedenheit der Außenkerngröße ist nicht ohne Bedenken deutbar. Man kann ja an die wechselnde Größe des in Teilung eintretenden Kernes denken. Ob damit eine restlose Erklärung ihres Zustandekommens gegeben ist, muß aber unbeantwortet bleiben. Eine Reihe von Bildern stimmt mit den Angaben anderer Autoren. So haben TANGEL (1882), STRASBURGER, MITZKIEWITSCH (1898) angegeben, daß die Spindel in dem an den Polen des Kernes sich angesammelten Cytoplasma zuerst sichtbar wird und daß sie hier anfangs vierpolig — nach anderen Forschern — noch mehrpolig ist (WISSELINGH, KARSTEN, 1909). Vier- und mehrpolig angelegte Spindeln sind auch in meinen Präparaten sichtbar gewesen (Taf. 3 Fig. 7). Vergleicht man aber meine Abbildungen (Taf. 3 Fig. 9), scheinen sie für die FLEMMING'sche Feststellung, daß die Spindel innerhalb der Außenkernmembran zuerst angelegt wird, zu sprechen. Vergleiche FLEMMING 1882, p. 332, Abbildung eines Kernes, dessen Kernplatten auseinanderweichen. Aus meinen statistischen Notizen läßt sich aber entnehmen, daß der an zweiter Stelle genannte Fall der viel seltenere ist. Auch Stadien, die zwischen diesen beiden Fällen eine Mittelstellung einnehmen könnten, habe ich vorgefunden. Die Vorstellung von einer Kernmembran wird natürlich durch derartige Bilder unbestimmt und man wird mit Recht fragen: ist in solchen Stadien die sichtbare Konturlinie überhaupt die noch vorhandene Kernmembran. Wenn auch auf Grund einer Reihe solcher Momentbilder wenig über die Erscheinung ausgesagt werden kann, so lehren solche Beispiele immerhin die Notwendigkeit einsehen, daß eine große Zahl von eingehenden Beobachtungen erst eine entsprechende Vorstellung zu

geben vermag. Im Außenkern ist während der Ruheperiode ein Nebenkörper vorhanden.

Wenn sich der Kern zur Teilung anschickt und sein Binnenkörper in einzelne Ballen „zerfällt“, ist natürlich der Nebenkörper unter mehreren ähnlichen solchen Bildungen nicht kenntlich. In späteren Stadien geht dieser „Zerfall“ des Binnenkörpers weiter und in solchen Stadien, besonders, wenn an Stelle des Binnenkörpers ein Haufen feiner Körnchen liegt, ist abermals ein Gebilde von kritischer Größe innerhalb der eventuell noch vorhandenen Kernmembran sichtbar. Alle beim „Binnenkörperzerfall“ entstandenen Ballen verschwinden durch weitere „Zersplitterung“, bloß ein rundliches Gebilde aus der Größe des Nebenkörpers im Ruhekern bleibt vom Kernplattenstadium an in der größeren Zahl der beobachteten Teilungsstadien sichtbar. Ich spreche es als den erhaltengebliebenen Nebenkörper an. In allen beobachteten Kernplattenphasen und solchen knapp vor- oder nachherfixierten Stadien, also allgemein gesagt solchen Stadien, in denen die färbbare Substanz in Form feinsten Körnchen vorliegt, konnten Gebilde in der Einzahl und von kritischer Größe festgestellt werden. Im ganzen hatte ich 60 Prophasestadien<sup>1)</sup> zur Verfügung, von denen 15 im Kernplattenzustand<sup>1)</sup> den völlig in feine Körnchen „aufgelösten“ Binnenkörper zeigten. In allen diesen 15 Fällen war ein Gebilde in der Einzahl und von kritischer Größe vorhanden. Seine Lage wechselt so sehr, daß es den Anschein hat, als käme ihm im Kernteilungsbild keine bestimmte Lage zu. Nie aber sah ich es in der Kernplatte selbst liegen, sondern irgendwo abseits (Taf. 3 Fig. 12). Bei entsprechend gedehnten Spindeln befindet es sich bisweilen an einem Pol (Taf. 3 Fig. 13), mitunter auch auf halber Strecke zwischen Kernplatte und Pol. Daraus läßt sich entnehmen, daß dieser Nebenkörper an der Bildung der Kernplatte nicht teilnimmt; weiter, daß es sich hier infolge seiner wechselnden Lage nicht um zentriolähnliches Gebilde handelt. Wäre das vorliegende Gebilde mit dem „Zwergnucleolus“ VAN WISSELINGH's identisch, so dürfte es nach der Ausbildung der Kernplatte nicht mehr sichtbar sein. Die Kernplatte ist flachzylindrisch. Sie besteht aus einer großen Zahl reihig angeordneter Körnchen, die mit der verwendeten Optik infolge vielfacher Über- und Unterlagerung nicht genauer aufgelöst werden

<sup>1)</sup> Siehe die Figurenerklärung der Taf. 3. Dortselbst sind die in dieser Publikation nicht wiedergegebenen Stadien chronologisch unter die hier beige-schlossenen 25 Teilungsbilder eingeordnet.

können. Diese Bilder stimmen recht gut mit den Abbildungen von MERRIMAN (1913) Taf. 13 Fig. 12—17, Fig. 20—23. Auch VAN WISSE-LINGH beschreibt die Kernplatte und das Verhalten der beiden Kernplattenhälften auf diese Weise.

Die Kernveränderungen vom Kernplattenstadium bis zu jenem, wo die beiden Hälften ihren definitiven Abstand erreicht haben, habe ich an 37 Teilungskernen festzuhalten gesucht.<sup>1)</sup> Unter diesen konnte ich in 32 Fällen ein in der Einzahl vorkommendes Gebilde von kritischer Größe beobachten. Das Gebilde hat auch hier keine konstante Lage. Bald befindet es sich mitten zwischen den Kernplattenhälften (Taf. 3 Fig. 16, 17), bald in der Nähe der einen oder der anderen Kernplattenhälfte, bald an der Basis eines Aufhängefadens. Die Form ist meist rund (Taf. 3 Fig. 15, 17), seltener oval (Taf. 3 Fig. 16). Die darauf folgenden Veränderungen an der färbaren Substanz (Kernplattenhälften) sind nicht sehr auffallend. Während sie in den letztbeschriebenen Teilungsphasen als scheinbar kompakte Ballen vorliegen, scheint jetzt wiederum eine Auflockerung stattzufinden. Bei etwas weiter vorgeschrittenen Stadien bemerkt man eine undeutliche, kreisförmige oder ovale Umrißlinie um die färbare Substanz. Außerhalb ist eine granulöse, innerhalb eine körnchenfreie Substanz. Diese Erscheinung macht — rein bildlich beschrieben — den Eindruck, als würde sich vom Kernplattenmaterial ausgehend um dieses herum eine „Vakuole“ (vgl. DEGAGNY, 1893, p. 1398) bilden (Taf. 3 Fig. 21, 22), die im Verlauf des Teilungsabschlusses an Volumen zunähme und in der das färbare Kernplattenmaterial in Form von Balken, Strängen und Fäden unregelmäßig verteilt ist (Taf. 3 Fig. 23, 24). Diese „Vakuole“ ist, wie spätere Stadien lehren, der in Ausbildung begriffene Außenkern.

Es ist unmöglich anzugeben, was hier am fixierten Objekt von den tatsächlichen Verhältnissen richtig erkannt wurde, da die mikroskopische Beobachtung diese Verhältnisse nur unzureichend erfassen kann. Wir urteilen auf das Aussehen allein hin und verwenden bei ihrer Schilderung wohl zu häufig völlig unpassende Begriffe. Um so problematischer muß dann der Versuch einzelner Forscher erscheinen, wenn sie die Beobachtungsergebnisse vom toten Material ohne vorherige eingehende Kritik ihrer Verwertbarkeit auf den in vivo sich abspielenden Vorgang übertragen wollen. Es ist also die Forderung zu betonen, zuerst die Gerinnungsveränderungen eingehender zu studieren als es bisher der Fall war.

<sup>1)</sup> Siehe Figurenerklärung der Tafel 3.



Gewisse Erscheinungen sind am fixierten ebenso wie am lebenden Objekt nachweisbar. An jedem einzelnen, ins Auge gefaßten Moment muß aber vorher untersucht werden, welche Veränderungen es bei der Gerinnung mitmacht.

Im weiteren Verlauf des Teilungsabschlusses ist mehr und mehr eine „Konzentration“ der färbbaren Teile zu einer einheitlichen Masse, dem neuen Binnenkörper, zu bemerken. Über diese im vorletzten Abschnitt genannten Kernvorgänge lagen mir 40 Stadien vor (Taf. 3 Fig. 23, 24<sup>1)</sup>). 28 von diesen zeigen ein in der Einzahl vorhandenes, scharf ausgeprägtes Gebilde; in den übrigen 12 konnte eine solches überhaupt nicht oder mit ungenügender Sicherheit nachgewiesen werden. Seine Lage ist in dieser Entwicklungsstufe ebenso verschieden im Teilungsbild wie in den vorher besprochenen. Neben Fällen, in denen das Gebilde an der Basis eines Aufhängefadens oder mitten zwischen den beiden sich entwickelnden Tochterkernen anzutreffen ist, sieht man vielfach auch solche, in denen es außen an der Oberfläche des einen oder anderen Außenkernes aufliegt. Auch in dieser Phase konnte weder eine Teilung noch Anzeichen für eine solche aufgefunden werden. Die bereits erwähnten Abschlußstadien sind durch eine „Zusammenziehung“ oder „Vereinigung“ der färbbaren Teile zu einem einzigen, anfangs noch unregelmäßigen, später kugelförmigen Gebilde, dem Binnenkörper, gekennzeichnet. Bei genauerem Zusehen lassen sich unter einem bestimmten Strahlengang des Lichtes gerade, fadenartige Bildungen wahrnehmen, die in der Mehrzahl von der Außenkernoberfläche zu der sich „sammelnden“ Binnenkörpermasse ungefähr radial verlaufen (Taf. 3 Fig. 25, 26). Ich habe 77 Stadien dieser Entwicklungsstufe untersucht. Hier lag nur mehr in acht Fällen das in den vorhergehenden Teilungsbildern noch genug häufige Gebilde vor; auch hier wieder nur außerhalb der Außenkernmembran. In 18 dieser 77 Fälle war jedoch im Außenkern des einen oder der beiden Tochterkerne — meist in unmittelbarer Nachbarschaft des Binnenkörpers — ein nebenkörperähnliches Gebilde in der Einzahl, jedoch von geringerer Größe zu beobachten. Sechs Stadien zeigten solche neben dem noch vorhandenen Nebenkörper im kernumgebenden Plasma. Die zwei im Außenkern vorhandenen sind also bei der Abrundung des Binnenkörpers aus ihm hervorgegangen, während der im kernumgebenden Plasma befindliche vom Mutterkern stammt. Im Zeitpunkt des Selbständigwerdens der Tochterkerne besitzt ein jeder von ihnen

<sup>1)</sup> Siehe Figurenerklärung der Tafel 3.

bereits einen solchen. Die erwähnten sechs Stadien zeigen aber weiter, daß eine Teilung des Nebenkörperchens sicherlich bei der Caryokinese nicht erfolgt und daß er im Kern nach der Kernteilung erst entsteht. Im Außenkern bleibt er dann bis zur Teilung dieses Kernes, bei der er in das kernumgebende Plasma gelangt, ohne in eine sichtbare Beziehung zu den Tochterkernen zu treten.

### Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse.

Die Ergebnisse meines bisherigen cytologischen Studiums an *Spirogyra setiformis* Kütz. lassen sich in den wenigsten Punkten folgend resümieren:

Ihr Ruhekern weist nach der Fixierung mit der genannten Chromsäurelösung annähernd Kugelform auf. Er enthält einen relativ großen Binnenkörper und neben ihm einen wesentlich kleineren, in seiner Größe auffallenderweise ziemlich konstant bleibenden Nebenkörper, der mit Hämatoxylin ebenso färbbar ist wie der große Binnenkörper. In 75 Proz. der beobachteten Kerne wurde er tatsächlich gesehen und in den restlichen 25 Proz. der Fälle an Hand von Überlegungen als vorhanden angenommen. Ein in jedem Kern vorhandenes Gebilde läßt eine gewisse Rolle bei der Caryokinese erwarten. Auf Grund meiner statistischen Notierungen konnte ich Nachstehendes festlegen. In den Prophasestadien, die sich am besten charakterisieren lassen, wenn wir von einem „Zerfall des Binnenkörpers“ in größere und kleinere runde Ballen und Körnchen sprechen — der Ausdruck ist aber vorderhand nur bildlich zu verstehen —, ist der Nebenkörper unter anderen runden Ballen natürlich nicht kenntlich. Aber in allen nachfolgenden Kernplattenstadien, in denen die Binnenkörpersubstanz vollständig in feine Körnchen „aufgelöst“ ist, wurde ein solches Gebilde von kritischer Größe vorgefunden. In späteren Phasen, etwa bis zu jenem Zeitpunkt, wo die beiden Kernplattenhälften ihren definitiven Abstand erreicht haben und ihre Umformung einsetzt, wurde es in den meisten Kernen noch angetroffen, seltener schließlich in den Abschlußstadien, überhaupt nicht mehr in bereits selbständig gewordenen Tochterkernen. Die untersuchten Teilungskerne lassen erkennen, daß ihm keine bestimmte Lage im Teilungsbild zukommt. Somit kann es sich nicht um ein zentriolähnliches Gebilde handeln. Auch ein dem Nucleolus höherer Pflanzen analoges Gebilde ist es nicht, weil es, wie wir gesehen haben, ohne irgendwelche Anteilnahme am Kernteilungsprozeß in

seiner Gestalt und Einzahl oft bis in sehr späte Teilungsphasen hinein zu beobachten ist. Ich konnte ein solches noch in einem Stadium bei einem der beiden Tochterkerne außerhalb der neu angelegten Kernmembran feststellen, deren Binnenkörpermassen bereits abgerundet waren und in deren Nähe jeder der beiden Tochterkerne — also innerhalb der neuen Kernmembran — schon einen allerdings etwas kleineren Nebenkörper sichtbar werden ließ. Die Tatsachen, daß erstens jeder Kern ein solches Körperchen aufweist, daß zweitens jeder selbständig werdende Tochterkern mit einem solchen bereits ausgestattet ist, fordern mit Notwendigkeit seine Bildung in irgendeinem Stadium der Teilung. Da eine Teilung des alten Nebenkörpers weder direkt beobachtet werden noch indirekt irgendwie wahrscheinlich gemacht werden konnte, nehme ich an, daß er zu den Tochterkernen und ihrer Bildungsweise nicht in Beziehung steht.

Für diese Annahme sprechen Stadien, wie ich sie schon oben erwähnt habe. Sie zeigen zwei fast völlig rekonstruierte Tochterkerne mit eigenen Nebenkörpern und in der Nähe des einen Tochterkernes im Plasma außerhalb der Kernmembran den noch vorhandenen alten Nebenkörper. Er geht also auf eine unbekannt Weise aus dem sich abrundenden Binnenkörper hervor und bleibt im Außenkern bis zur nächsten Kernteilung, bei der er in das kernumgebende Plasma gelangt. Die aus dieser Kernteilung hervorgehenden Tochterkerne bilden wiederum bei der Abrundung ihrer Binnenkörper für sich je einen neuen Nebenkörper aus. Die Erscheinung könnte als eine „periodische Ausstoßung von Binnenkörpersubstanz“ angesehen werden.<sup>1)</sup> Über das weitere Schicksal des Nebenkörpers im kernumgebenden Plasma konnte überhaupt nichts aufgefunden werden, weil er in späteren Stadien färberisch nicht mehr nachzuweisen ist.

Die einzige bisherige Studie über ein ähnliches Gebilde stammt von VAN WISSELINGH an *Spirogyra crassa*. Seine Angaben und Hypothese sind mit meiner Mitteilung aus mehreren Gründen nicht in Einklang zu bringen:

1. Er ist ein regelmäßiger Kernbestandteil.
2. Ein Nebenkörper kommt auch in Kernen vor, die zwei annähernd gleichgroße Binnenkörper besitzen.
3. Seine Größenordnung ist relativ konstant.
4. Seine Masse nimmt an der Bildung der Kernplatte nicht teil.
5. Eine Teilung dieses Gebildes erfolgt nicht.

<sup>1)</sup> Inwieweit die Volumsverminderung der kopulierenden Kerne bei *Spirogyra* durch den gleichen oder ähnlichen Vorgang zustande kommt, soll in einer späteren Arbeit gezeigt werden.

6. Er wird nicht mehr Bestandteil des einen oder anderen Tochterkernes.

Daraus scheint mit hervorzugehen, daß der von mir beobachtete Nebenkörper eine ganz andere Bildung darstellt als der „Zwerg-nucleolus“ VAN WISSELINGH'S. Dann hätte ich hier eine ganz eigenartige Erscheinung beschrieben, welche in dieser Form weder bei *Spirogyra* noch bei anderen pflanzlichen Organismen bisher festgestellt wurde.

Prag, Botanisches Institut d. deut. Univ.,  
Viničná 3a.

### Literaturverzeichnis.

Im folgenden zitiere ich bloß die hier namentlich erwähnten Publikationen, da eine lückenlose Zusammenstellung der cytologischen *Spirogyra*-Literatur erst jüngst von VAN WISSELINGH (1921) gegeben wurde.

- CZURDA, V.: Zur Frage der Nucleoluslöslichkeit bei *Spirogyra*. Arch. f. Protistenk. 1921.
- DEGAGNY, CH.: Sur les matières formées par le nucleole, chez le *Spirogyra setiformis*, et sur la direction qu'il exercé sur elles au moment de la division du noyau cellulaire. Compt. rend. 1893.
- : Sur la morphologie du noyau cellulaire chez les *Spirogyras* etc. Compt. rend. 1893.
- : Sur la concordance des phénomènes de la division du noyau cellulaire chez les Lis et chez les *Spirogyras* etc. Compt. rend. 1893.
- FLEMMING, W.: Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig 1882.
- HABERLANDT: Zur Kenntnis der Conjugation von *Spirogyra*. Sitz-Ber. d. Akad. d. Wiss. in Wien 1890.
- KARSTEN, G.: Die Entwicklung der Zygoten von *Spirogyra jugalis*. Flora 1909.
- KAUFMANN: Über den Entwicklungsvorgang von *Cylindrocystis*. Zeitschr. f. Bot. 1914.
- KLEBBAHN: Über die Zygosporien einiger Conjugaten. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1888.
- MERRIMAN: Nuclear division in *Spirogyra crassa*. The bot. Gazet 1913.
- MEYER, A.: Morphologische und physiologische Analyse der Zelle. I. Fischer, Jena 1920.
- MITZKEWITSCH: Über die Kernteilung bei *Spirogyra*. Flora 1898.
- MOLL, J. W.: Observation on karyokinesis in *Spirogyra*. Verh. d. kon. Akad. vom Wetensch. te Amsterdam, Abt. Nat. wiss. 1893. (War mir nicht zugänglich, zitiert nach VAN WISSELINGH.)
- NEUBENSTEIN: Über den Bau der Zellkerne bei den Algen und seine Bedeutung für ihre Systematik. Arch. f. Zellforsch. 1914.
- OLTMANN'S: Morphologie und Biologie der Algen. II. Fischer, Jena 1905.
- PASCHER, A.: Über die Kreuzung einzelliger haploider Organismen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. XXXIV.
- STRASBURGER: Zellbildung und Zellteilung. Fischer, Jena 1880.

- VAN WISSELINGH, C.: Über die Kernteilung bei Spirogyra. Flora 1900.  
 —: Über den Nucleolus von Spirogyra. Bot. Ztg. 1898.  
 —: Zehnter Beitrag zur Kenntnis der Caryokinese. Beihefte z. bot. Centralbl. 1921.

### Tafelerklärung.

#### Tafel 3.

Sämtliche Stadien sind bei der gleichen Vergrößerung,  $\frac{1}{12}$  hom. Imm., Oc. 4, mit dem Zeichenapparat gezeichnet (1600fach). Bei der Reproduktion erfuhren sie eine Verkleinerung auf  $\frac{2}{3}$  des Originals. Da nicht einmal alle gezeichneten Teilungsphasen zur Reproduktion gelangen können, werde ich zur Ergänzung der im Text mitgeteilten summarischen Zahlen hier zwischen die reproduzierten Teilungsstadien die übrigen, nicht mitgeteilten so einordnen, wie es meiner Ansicht nach der chronologischen Reihenfolge entspricht, um detaillierter zu zeigen, wie diese Auswahl der hier gegebenen Abbildungen, eines Bruchteiles aller beobachteten Teilungsphasen, erfolgt ist. Gleichzeitig werde ich in dieser Zusammenstellung das Auf- bzw. Nichtauftreten des Nebenkörpers verzeichnen.

Fig. 1 u. 2. Ruhekern mit Binnenkörper und Nebenkörper.

Fig. 3. Ruhekern mit zwei Binnenkörpern und einem Nebenkörper.

#### Kernteilungsprozeß.

„+“ = Nebenkörper sichtbar; „○“ = der gleiche unsichtbar. Kolonne I (Kol. I) bezieht sich auf den Mutterkern, Kol. II auf die Tochterkerne.

	Anzahl	Kol. I		Kol. II	
		+ ○	+ ○		
Unregelmäßigwerden der Binnenkörper:	3	3 —	— —		
Fig. 4. „Binnenkörperzerfall“	6	? ?	— —		
Fig. 5. Desgl.	1	? ?	— —		
Fig. 6. Desgl.	1	? ?	— —		
Fig. 7. Desgl., beginnende Spindelanlage	10	? ?	— —		
Ähnliche Stadien:	4	? ?	— —		
Fig. 8. Binnenkörperzerfall und Spindelbildung	2	? ?	— —		
Fig. 9. Desgl.	1	? ?	— —		
Ähnliche Stadien:	9	? ?	— —		
Fig. 10. Desgl.	5	? ?	— —		
Ähnliche Stadien:	3	? ?	— —		
Fig. 11. Kernplattenausbildung	5	5 —	— —		
Ähnliche Stadien:	3	3 —	— —		
Fig. 12. Kernplatte	1	1 —	— —		
Ähnliches Stadium:	1	1 —	— —		
Fig. 13. Kernplatte	5	5 —	— —		
Fig. 14. Auseinanderweichen d. Kernplattenhälften	2	2 —	— —		
Ältere Stadien:	15	13 2	— —		
Fig. 15. Auseinanderweichende Kernplatten	2	2 —	— —		
Fig. 16. Zusammenballung der Kernplatten	5	5 —	— —		
Ähnliche Stadien:	8	5 3	— —		
Fig. 17. Desgl.	4	4 —	— —		
Fig. 18. Definitiver Abstand erreicht	1	1 —	— —		

	Anzahl	Kol. I		Kol. II	
		+	○	+	○
Ähnliche Stadien:	9	4	5	—	—
Fig. 19. Desgl.	1	1	—	—	—
Fig. 20. Veränderungen der Kernplattenhälften	1	1	—	—	—
Fig. 21. Desgl.	1	1	—	—	—
Ähnliches Stadium:	1	1	—	—	—
Fig. 22. Bildung der Außenkerne	1	1	—	—	—
Ähnliches:	3	—	3	—	—
Fig. 23. Desgl.	1	1	—	—	—
Ähnliche Stadien:	23	17	4	—	—
Fig. 24. Desgl.	1	1	—	—	—
Beginnende Binnenkörperbildung:	4	2	2	—	—
Fig. 25. Desgl.	2	2	—	—	—
Binnenkörperbildung:	13	—	13	1	25
Fig. 26. Desgl.	1	1	—	—	2
Abrundung der Binnenkörper:	26	1	25	13	39
Fig. 27. Desgl.	1	1	—	2	—
Desgleichen:	27	1	26	21	33
Fig. 28. Die Kerne vor dem Selbständigwerden	1	—	1	2	—

## Tafel 4.

Figurenerklärung (siehe hierzu Anmerkung auf S. 173).

Abgesehen von der Tatsache, daß vom Kern in intakter Zelle schon durch die Überlagerung der Chromatophoren kein scharfes Bild zu erzielen ist, kommt noch der Umstand hinzu, daß die zur Verwendung gelangte Optik (REICHERT-Objektiv Nr. 3, REICHERT hom. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 2) dem photographischen Zweck nur teilweise entspricht, was auch von den übrigen Hilfsapparaten (z. B. eine Halbwattlampe als Lichtquelle) gilt. Die unzulängliche Apparatur ist bei der Beurteilung der Reproduktionen zu berücksichtigen. Fig. 1—12 sind mit  $\frac{1}{12}$  hom. Imm. Oc. 2 bei ca. 18 cm Balglänge, Fig. 13 mit Obj. 3 Oc. 2 bei ca. 25 cm Balglänge aufgenommen. Kondensorbrennpunkt wurde dem jeweiligen Objekt entsprechend verschoben, ebenso die Blendenöffnung variiert. Zu den Aufnahmen wurden Platten der Firma Schleußner (Frankfurt) verwendet.

Fig. 1. Ruhekern; scharfe Kontur des Außenkernes; Nebenkörper unsichtbar.

Fig. 2. Ruhekern mit Nebenkörper.

Fig. 3. Binnenkörper „zerfällt“, Anlage einer 4 poligen Spindel.

Fig. 4. Binnenkörper „zerfällt“ in kleinere und größere Ballen.

Fig. 5. Kernplattenstadium mit Nebenkörper an einem Pol (identisch mit Fig. 13 der Taf. 3).

Fig. 6. Auseinanderweichende Kernplatten, Nebenkörper im Aufhängefaden.

Fig. 7. Kernplatten im definitiven Abstand, Nebenkörper dazwischen.

Fig. 8. Desgl., Nebenkörper am Pol (Taf. 3 Fig. 19).

Fig. 9. Bildung des Außenkernes, Nebenkörper vorhanden (Taf. 3 Fig. 22).

Fig. 10. Desgl.

Fig. 11. Desgl. (Taf. 3 Fig. 24).

Fig. 12. Einer der beiden Tochterkerne mit altem ( $K_1$ ) und neuem ( $k$ ) Nebenkörper (Taf. 3 Fig. 27).

Fig. 13. Eine Übersichtsaufnahme des zur Untersuchung präparierten Materials.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungrecht vorbehalten.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Breslau.  
(Direktor: Geheimrat Prof. Dr. Doflein.)

## **Beiträge zur Biologie, Agglomeration und Züchtung von *Trypanoplasma helioides* LEIDY.**

Von  
**Maximilian Schindera.**

(Hierzu Tafel 5 und 3 Textfiguren.)

---

### **Einleitung.**

Während die den Trypanoplasmen verwandten Flagellaten, die Trypanosomen, seit den Jahren ihrer Entdeckung wegen ihrer großen Bedeutung für die Pathologie eine ungezählte Zahl von Bearbeitern sowohl der Physiologie wie der Morphologie gefunden haben, wurden die Trypanoplasmen bisher nur morphologisch gewürdigt, während über die Biologie dieser Gattung nichts oder nur wenig bekannt ist. Und doch bieten die Trypanoplasmen des Interessanten sehr viel, haben auch ein praktisches Interesse als Parasiten gewisser Nutzfische und bilden schließlich bei phylogenetischen Vergleichen für ihre Familie eine unentbehrliche Brücke; so führt z. B. eine Theorie die eingeißlichen Trypanosomen auf die Trypanoplasmen zurück, während HARTMANN und JOLLOS die Trypanoplasmen von den Bodoniden ableiten, freilebenden Flagellaten, die ähnlich gebaut sind und sich nur durch gedrungener Form und das Fehlen der undulierenden Membran unterscheiden.

Es erschien mir daher lohnend, die Biologie der Trypanoplasmen einer genaueren Beobachtung zu unterziehen, wobei ich gleichzeitig

einige experimentelle Untersuchungen machte. Als ich dann feststellen konnte, daß diese Flagellaten agglomerieren, habe ich dieses Phänomen ganz besonders eingehend untersucht.

Da von dieser Gattung das in den Heliciden parasitierende *Trypanoplasma helicis* LEIDY sehr zahlreich vorkommt und auch leicht zu erreichen ist, wählte ich diese Art für meine Versuche.

### Systematisches.

Nach der Nomenklatur von DOFLEIN wäre die systematische Zugehörigkeit der Trypanoplasmen kurz folgende:

Stamm: Protozoa

I. Unterstamm: Plasmodroma

I. Klasse: Mastigophora

II. Unterklasse: Zoomastigina

I. Ordnung: Protomonadina

III. Familie: Herpetomonadidae

II. Unterfamilie: Bodoninae

Gattung: Trypanoplasma.

Zur Unterfamilie der Bodoninae zählt DOFLEIN die Gattung *Bodo*, *Trypanophis* und *Trypanoplasma*. Zu den Herpetomonadidae gehören die Trypanosomen, so daß *Bodo*, *Trypanosoma* und *Trypanophis* die nächsten Verwandten der Trypanoplasmen sind.

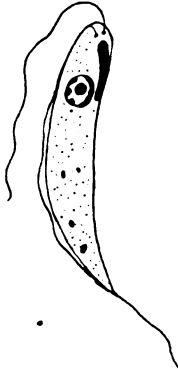
Die Nomenklatur von HARTMANN vereinigt in der Unterklasse der Flagellaten die Trypanosomen, Hämosporidien, Trypanoplasmen und andere — auch freilebende — Flagellaten zur Ordnung der Binukleaten.

### Morphologisches.

Wie die morphologische Bearbeitung der ganzen Gattung *Trypanoplasma* noch ganz jungen Datums ist und zuerst von KEYSSELITZ 1906 in Angriff genommen wurde, so beschäftigte man sich auch sehr spät mit *Trypanoplasma helicis*. Zum ersten Mal bearbeitete diese Art 1909 FRIEDRICH, dessen Technik (Trockenausstrichmethode) jedoch unzureichend ist. Daher sind seine morphologischen Ergebnisse zum Teil falsch. Dagegen ist diese Arbeit die einzige, in der die Biologie dieses Flagellaten einige Würdigung findet. M. KÜHN machte 1911 Untersuchungen über die Verbreitung der Trypanoplasmen in inländischen und ausländischen Schnecken. Eine eingehende Bearbeitung der Morphologie verdanken wir JOLLOS und BĚLAŠ, die das Falsche der FRIEDRICH'schen Arbeit richtig stellten



und das Fehlende ergänzen. *Trypanoplasma helicis* hat eine ähnliche spindelförmige Gestalt wie die Trypanosomen: seitlich zusammengedrückt, das hintere Ende zugespitzt, während das vordere Körperende abgerundet ist (Textfig. A). Die Länge schwankt nach eigenen Messungen zwischen 10–20  $\mu$ , die Breite zwischen 3–5  $\mu$ . Wenn man eine dorsale und eine ventrale Kante unterscheidet, so verläuft dorsal die undulierende Membran mit der Saumgeißel (Schleppgeißel), die über das hintere Körperende bei den einzelnen Individuen verschieden weit hinausragt. Die undulierende Membran wird bei geeigneter Stellung und ruhigem Verhalten der Flagellaten sehr gut sichtbar. Ebenso wie die Saumgeißel entspringt auch die vordere Geißel (Schwimmgeißel), die immer nach hinten gerichtet ist, am vorderen Körperende.



Textfig. A.

Im homogenen Plasma sieht man im Leben mitunter noch mehr oder weniger zahlreiche stark lichtbrechende Zelleinschlüsse, bei günstiger Beleuchtung kann man auch den Kern und den Blepharoplasten durchschimmern sehen.

Die feineren Einzelheiten der Periplasten, des Kernes, Blepharoplasten sowie des ganzen lokomotorischen Apparates können nur nach Feuchtfixierung durch geeignete Färbungsmethoden sichtbar gemacht werden.

Der Periplast, die Körperhülle, ist sehr dünn und gewährt so dem ganzen Körper eine starke Metabolie, woraus wiederum eine große Formenmannigfaltigkeit resultiert. Neben der typischen langen, nach hinten zugespitzten Form finden wir daher zahlreiche Flagellaten von verschiedenster, bizarrer Gestalt.

Der Kern hat eine wechselnde Stellung, doch liegt er meist im vorderen Drittel. Er ist ein typischer Caryosomkern mit homogenem Caryosom, Kernsaftzone und Kernmembran, die eine Verdichtung des achromatischen alveolären Liningerüsts der Kernsaftzone ist. Der Kernmembran sind mehr oder weniger deutliche Chromatingranula angelagert.

Der Blepharoplast, der bei den Trypanosomen Anlaß zu weitgehenden theoretischen Auseinandersetzungen bot, und den SCHAUDINN und HARTMANN auch lokomotorischen Kern (Kinetonucleus) nennen, nimmt eine bestimmte Stellung im Körper der Trypanoplasmen ein. Er liegt ventral am Vorderende, also gegenüber der undulierenden

Membran, ist an den Periplasten eng angeschmiegt, von länglich keulenförmiger Gestalt.

Als lokomotorischen Apparat bezeichnet BĚLAĚ die Geißeln, die auch im Leben deutlich sichtbar sind, die Basalkörner (Diplosom), zwei stark färbare Körner, aus denen die beiden Geißeln entspringen, ferner die Myoneme, am Periplast ventral verlaufende Linien, die die Kontraktionen des Körpers hervorrufen sollen, und schließlich die Crista, eine an der Basis der undulierenden Membran verlaufende Linie, die als Antagonist der Myoneme wirken soll.

Die Fortpflanzung der Trypanoplasmen geschieht wie bei allen Flagellaten durch Längsteilung. BĚLAĚ glaubt auf Grund einiger in Ausstrichen gefundener in ihren Kernverhältnissen eigenartiger Individuen an die Möglichkeit einer geschlechtlichen Fortpflanzung. Da die Untersuchungen in dieser Hinsicht sich nur auf gefärbte Flagellaten stützen, die man auch in anderer Weise deuten kann, und da ich ferner beim Suchen nach Formen, die man als Geschlechtsstadien hätte ansprechen können, stets einen negativen Erfolg hatte, dürfte eine Geschlechtsdifferenzierung wenig glaubhaft sein. BĚLAĚ selbst ist sich der geringen Beweiskraft seiner Ausführungen bewußt, da sie nur auf gefärbtem Material fußen. Solange man im Leben keine Kopulation beobachtet hat, kann man von geschlechtlichen Vorgängen nur mit Vorbehalt reden.

### Zur Biologie von *Trypanoplasma helix*.

*Trypanoplasma helix* kommt im Receptaculum seminis, im Stiel des Receptaculums sowie im Penis der Heliciden zu jeder Jahreszeit vor. Im Winter befindet sich im Receptaculum eine feste, schmierige, rotbraune Substanz, die nur geringe Mengen von Flüssigkeit enthält. An der Peripherie dieser rotbraunen Substanz sitzen die Trypanoplasmen in Haufen gelagert. Im Sommer ist die Konsistenz des Receptaculuminhalts etwas weicher wegen der größeren Flüssigkeitsmenge, die ein weißes milchiges Aussehen hat. Die Trypanoplasmen dringen teilweise auch in die braune Masse ein, doch nie bis in die Mitte, weil hier offenbar die Ernährungsbedingungen ungünstiger sind.

Trypanoplasmen waren in den von mir untersuchten Weinberg-schnecken, die aus der Umgegend von Breslau stammten, mit großer Regelmäßigkeit zu finden. Ich fand in 75 Proz. sehr zahlreiche Flagellaten, während in kaum 10 Proz. keine Trypanoplasmen vorhanden waren. Im Winter nimmt der Prozentsatz der infizierten Heliciden nicht ab, doch treten dann viele Degenerationsformen auf.

Die Zahl der Parasiten läßt sich mit der Größe des Receptaculum in kein Verhältnis bringen. Mitunter enthielten gerade große Receptacula keine Trypanoplasmen. Junge Schnecken haben ein kaum stecknadelkopfgroßes Receptaculum. In diesem fand ich niemals Parasiten aus Gründen, die ich später erörtern werde.

Über das Vorkommen der Trypanoplasmen in den verschiedenen einheimischen und ausländischen Schneckenarten hat M. KÜHN Untersuchungen angestellt. Er fand, daß dieser Parasit nur in Heliciden und Limnaeiden lebt. Interessant ist das Ergebnis, daß nicht in allen Gegenden die Verbreitung dieselbe ist. So fehlten die Parasiten vollständig in *Helix pomatia* der ostpreußischen Gebiete, während die süddeutschen und ungarischen Weinbergsschnecken zu 100 Proz. Trypanoplasmen enthielten. Für *Helix nemoralis* gibt KÜHN ein gerade umgekehrtes Verhältnis an.

Schon aus der Verbreitung allein ergibt sich für die Frage der Pathogenität eine einwandfreie Antwort: Die Trypanoplasmen schädigen ihren Wirt nicht. An Schnitten durch das Receptaculum kann man außerdem sehen, daß durch die Parasiten keine Spur einer mechanischen Läsion des Epithels stattfindet. GÉLEI beschreibt eine in der Bursa copulatrix von *Dendrocoelum* parasitierende Art, *Trypanoplasma dendrocoeli*, die teilweise ein Cellularparasit ist. Dies kommt bei *Trypanoplasma helici*s nie vor. Nie konnte ich diesen Parasiten innerhalb von Zellen nachweisen.

In bezug auf die Ernährung läßt sich nur wenig sagen. Da unser Flagellat kein Cytostom besitzt, und da ferner eine Aufnahme geformter Nahrung durch irgendeine andere Körperstelle auch nicht stattfindet — jedenfalls wird geformte Nahrung nie als Einschluß des Zellplasmas gefunden — so geschieht die Ernährung offenbar durch Diffusion. Die Nahrung bilden demnach gelöste organische Stoffe, und als solche kommen für *Trypanosoma helici*s die vom Receptaculumepithel sezernierten Säfte und wahrscheinlich auch die Zerfallsprodukte der nicht befruchteten Spermatozoen in Betracht.

Die Übertragung dieses Parasiten findet, wie FRIEDRICH nachgewiesen hat, bei der Begattung statt. Ein Zwischenwirt existiert also bei *Trypanoplasma helici*s nicht. In den Nischen der Spermatoaphore setzen sich die Flagellaten fest und gelangen so von einem Tier aufs andere. „Es stellte sich heraus, daß die Spermatoophoren in allen ihren Teilen mit Ausnahme des Schwanzfadens Trypanoplasmen enthielten. . . . Sie bewegten sich in den Rillen des vorderen Abschnittes frei herum, und in dem Samenpaket selber waren sie stellenweise manchmal relativ zahlreich“ (p. 30).

Ich habe die Versuche, die FRIEDRICH anstellte, um die Übertragungsart festzustellen, nicht nachgeprüft, sondern suchte auf eine andere Weise zum Ergebnis zu kommen.

Nach den Beobachtungen von KÜNDEL wird *Helix pomatia* erst im 4. Lebensjahre fortpflanzungsfähig; nur wenige Individuen, die im allgemeinen ein stärkeres Wachstum zeigen, werden schon früher geschlechtsreif. Wenn die Untersuchungen von FRIEDRICH stimmten, dann durften — vorausgesetzt, daß keine germinative Übertragung stattfand — in dem Receptaculum der unausgewachsenen Schnecken keine Flagellaten zu finden sein. Da mir im Sommer und Herbst Schnecken reichlich zur Verfügung standen, habe ich darauf mein Augenmerk gerichtet und nahezu 100 junge Schnecken untersucht. Meine Überlegung bestätigte sich: nie waren bei diesen jungen Schnecken, deren Geschlechtsorgane gewöhnlich noch unentwickelt sind, die ein kaum stecknadelkopfgroßes Receptaculum besitzen, Trypanoplasmen zu finden. Eine Infektion ist eben erst im günstigsten Falle im 3. oder 4. Jahre zu erwarten.

Im Receptaculum, das, wie bereits erwähnt, einen mehr oder weniger konsistenten Inhalt hat, findet eine Bewegung kaum statt. Bei Eröffnung des Reservoirs sieht man jedenfalls vorerst keine sich bewegenden Flagellaten. Erst wenn das eröffnete Receptaculum kurze Zeit in physiologischer Kochsalzlösung — die für Trypanoplasmen isotonische Flüssigkeit — gelegen hat, kann man ein wirres Durcheinander sich äußerst stark bewegender Flagellaten beobachten.

Die Bewegung ist im allgemeinen wenig fördernd und ein äußerst komplizierter Vorgang, der bei der Schnelligkeit der Ausführung und der Kleinheit des Objekts nur schwer zu verfolgen ist. Sicherlich ist dabei in erster Linie die undulierende Membran und die Saumgeißel beteiligt. Überhaupt kann man zwei Arten von Bewegung unterscheiden:

1. Eine Bewegung wird lediglich durch Kontraktion und Streckung des Körpers hervorgerufen, wobei sich die Kontraktionen sofort über den ganzen Körper erstrecken oder aber nur über einen Teil des Körpers. Aber auch in diesem Falle schreitet meistens die Zusammenziehung weiter und dehnt sich auf den ganzen Körper aus. Die Form der Flagellaten wird dauernd verändert, sie verlieren ihren schlanken Habitus und nehmen einen bizarren an. Die Richtung dieser Kontraktionsbewegung ist keine bestimmte, sondern die Trypanoplasmen rotieren in verschiedener Richtung umher; dabei ist die Ortsbewegung nur gering. Da ich diese Form der Bewegung gerade in Präparaten beobachtete, die irgend welchen Reizen aus-

gesetzt waren, dürfte diese Bewegung eine Reizerscheinung sein. Es wäre noch die Frage zu diskutieren, wodurch die Kontraktion zustande kommt. In Anlehnung an die morphologischen Ergebnisse BĚLAŘ's könnte man annehmen, daß bei der Kontraktion die Myoneme der ventralen Seite, bei der Streckung die Crista der dorsalen Seite wirksam ist. Ob jedoch die von BĚLAŘ beschriebenen färbaren Linien auch tatsächlich Myoneme (und nicht Periplaststrukturen) sind, ist recht fraglich. Dessen ungeachtet können wir wohl als Sitz der Kontraktilität den Periplasten betrachten.

2. Man beobachtet bei schlanken Formen eine ruhige Vorwärtsbewegung, die durch die Geißeln und die undulierende Membran hervorgerufen wird. Die undulierende Membran wird durch die Saumgeißel in wellenförmige Schwingungen versetzt, die von dem vorderen Körperende ausgehen; der höchste Wellenberg wird in der Mitte der Membran erreicht, von da nimmt die Höhe der Wellen ab. Jedoch setzen sich die Schwingungen auch auf das Ende der Saumgeißel fort. Gleichzeitig findet eine Spiraldrehung des Körpers statt, wobei die undulierende Membran wie eine Spirale um den Körper verläuft. Die vordere Geißel ist stets nach hinten gerichtet und macht peitschenförmige und schraubenförmige Schwingungen, wodurch das vordere Ende in starker zitternder Bewegung gehalten wird, während das hintere Körperende viel ruhiger ist. Die Geißelbewegung treibt das Tier immer in der Richtung des vorderen Körperendes fort; nie wird eine Rückwärtsbewegung beobachtet. Die Vorwärtsbewegung ist demnach die Wirkung der wellenförmigen Schwingungen der undulierenden Membran mit der Saumgeißel und der schraubenförmigen Bewegung der vorderen Geißel. Neben dieser schraubenförmigen aber macht die vordere Geißel noch eine peitschenförmige Bewegung, oder wie es FRIEDRICH beschreibt: „Sie schlägt von Zeit zu Zeit in derselben Ebene hin und her.“ Die Geißel beschreibt dabei  $\frac{1}{4}$  eines Kreisbogens. Der Effekt dieser Schläge ist eine Richtungsänderung, und zwar entgegengesetzt der Geißelseite; wenn also die Geißel die peitschenförmigen Schwingungen auf der rechten Seite ausführt, so wird der Flagellat nach links abgelenkt. Die vordere Geißel besitzt also offenbar auch die Funktion eines Steuers, wie es auch bereits FRIEDRICH annimmt. WOODCOCK sieht sie als Tastorgan an, was neben den anderen Funktionen wohl denkbar ist: „At other times it seems to function rather as a sensitive organ, being repeatedly thrust out, as it were, tentatively“ (p. 220).

Die beiden Arten der Bewegung, die Kontraktions- und Geißelbewegung, wechseln meist bei demselben Individuum ab.

Flagellaten, die sich eben noch durch Kontraktionen ihres Körpers fortbewegten, sich streckten und krümmten, sich wirbelnd und rotierend fortbewegten, nehmen plötzlich wieder die typische, schlanke Gestalt an und bewegen sich ruhig mit der undulierenden Membran und den Geißeln fort, ohne daß am Körper wesentliche Bewegungsänderungen sichtbar werden.

FRIEDRICH und KÜHN geben in kurzen Worten noch eine dritte Art der Bewegung an, nämlich eine amöboide, ohne sie näher zu beschreiben. Demgegenüber habe ich Lobopodien, die für die amöboide Bewegung in Frage kommen, nie feststellen können. Bei der starken Metabolie der Flagellaten kann der erste Anblick leicht eine solche Lokomotion vortäuschen, vor allem wenn die Organismen nur geringe Vorwärtsbewegung besitzen. In diesem Falle machen die wellenförmigen Bewegungen der undulierenden Membran den Eindruck von Lobopodien. Daß dies aber nicht solche sind, geht daraus hervor, daß eine Vorwärtsbewegung in der Richtung dieser ausgestreckten „Lobopodien“ nicht stattfindet. In der Tat besteht also eine amöboide Bewegung bei *Trypanoplasma heliciis* nicht.

Eine häufige Erscheinung, die aber von den bisherigen Beschreibern der Trypanoplasmen noch nicht beobachtet wurde, ist die Thigmotaxis, die positive Kontaktreaktion (JENNINGS). Man beobachtet Flagellaten, die mit ihrem hinteren Körperende an einem Detritushaufen oder am Objektträger festliegen, während die vordere Geißel, nach hinten gerichtet, in gleichmäßigem Tempo ihre Schwingungen fortsetzt. Wenn dieses Spiel längere Zeit gedauert hat, dann reißen sich die thigmotaktischen Individuen wieder los und bewegen sich freischwimmend vorwärts.

Beim Zustandekommen dieser Reaktion scheint der physiologische Zustand der Tiere eine wichtige Rolle zu spielen; während einzelne thigmotaktisch festliegen, schwimmen andere frei herum; in manchen Stämmen sind fast alle thigmotaktisch, in anderen nur sehr wenige.

Dieselbe Reaktion kommt auch bei Zusatz von 0,01 Proz. KOH oder 0,01 Proz. HCl zustande. In letzterem Falle oder wenn der Detritushaufen klein genug ist, bewegen sich die Flagellaten mitunter im Kreise herum, wobei das Zentrum des Kreises vom hinteren Körperende gebildet wird: die ganze Schleppeiße ist festgelegt, der hintere Körperteil ist dadurch fast ruhig, und nur der vordere Körperteil wird durch die Bewegungen der vorderen Geißel bald nach links, bald nach rechts mitgezogen.

Unter Thigmotaxis versteht VERWORN „diejenigen Fälle der Barotaxis, die durch mehr oder weniger starke Berührung der

lebendigen Substanz mit festen Körpern zustande kommen“ (p. 470). Er unterscheidet eine positive Thigmotaxis, ein Hinwenden zum Berührungsobjekt, das dann eintritt, wenn die Berührung eine leise, eine schwache ist, von einer negativen Thigmotaxis, die die Folge eines starken Kontaktreizes ist und sich im Fliehen vom Berührungsobjekt offenbart.

Bei Trypanoplasmen ist die positive und negative Thigmotaxis an bestimmten Körperregionen lokalisiert. Eine positive Thigmotaxis kommt nur dem Hinterende zu, während die negative ans Vorderende verlegt ist. Berührt der vordere Körperteil z. B. irgendeinen Detritushaufen, so wendet sich der Flagellat sofort in einer anderen Richtung ab. In diesem Verhalten stehen die Trypanoplasmen nicht allein da, vielmehr ist dies eigenartige Verhalten bereits bei verschiedenen anderen Flagellaten beobachtet worden. So ist auch bei *Anisonema* die Schleppgeißel positiv, die Schwimmgeißel negativ thigmotaktisch.

Die positive thigmotaktische Wirkung ist eine überaus starke. Wenn man thigmotaktische Trypanoplasmen Wärmerenzen aussetzt, so wird die Thigmotaxis nur bei einzelnen aufgehoben, die meisten bleiben in diesem Zustand bis zur Wärmestarre, die bei etwa 40° C eintritt.

Nach PÜTTER äußert sich die positive Thigmotaxis in einer Hemmung der Geißel sowie in einer Sekretion eines klebrigen Schleims, der bei Coccidien und Gregarinen nachweisbar ist; bei Flagellaten, Rhizopoden und Ciliaten aber muß man in analoger Weise auf einen ähnlichen Vorgang schließen. Trotzdem ich bei Trypanoplasmen eine Schleimabsonderung im Leben nicht nachweisen konnte, bin ich geneigt, eine solche anzunehmen, worauf ich im Abschnitt über die morphologische Grundlage der Agglomeration noch näher eingehen werde.

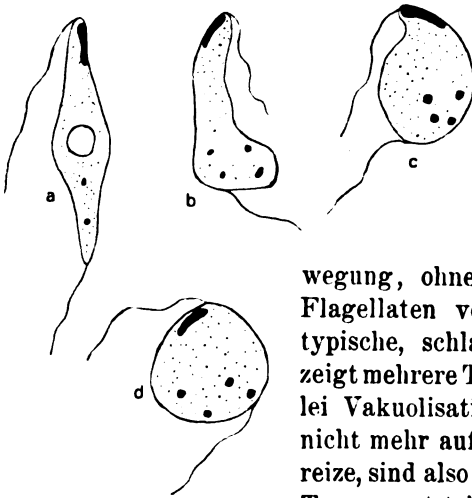
Mit dem Tode der Schnecke tritt keinesfalls sofort der Tod der Trypanoplasmen ein, vielmehr vermögen diese noch weiter zu leben. So fand ich in mehreren Schnecken, deren Tod ich durch Ersticken herbeiführte, noch nach 60—70 Stunden, wo der Schneckenkörper bereits stark in Fäulnis übergegangen war, im Receptaculum lebende Flagellaten, die zuerst keine Bewegung zeigten, sondern in einer bestimmten ruhigen Lage sich befanden: Die Seite der Saumengeißel war konkav, die entgegengesetzte konvex, so daß die Tiere ein halbmondförmiges Aussehen hatten. Der Blepharoplast trat deutlicher als sonst hervor, ebenso war der Kern gut zu sehen. Dies lag offenbar an dem veränderten Lichtbrechungsvermögen des

Plasmas, das bei den meisten Trypanoplasmen stark vakuolisiert war. Auch diese stark vakuolisierten Individuen begannen nach kurzer Zeit beweglich zu werden. Die mikroskopische Untersuchung des gefärbten Präparates ergänzte die Lebendbeobachtung: Das Plasma enthielt viele kleine oder wenige große Vakuolen, der Kern erschien gebläht, die Kernmembran war gut erhalten, das Caryosom aber meist bis auf einen kleinen zentralen Restkörper aufgelöst. Geringe oder fast gar keine Veränderungen wiesen der Blepharoplast und die Geißeln auf. Die ersten Schädigungen treten also am Plasma und am Kern auf. Zahlreich sind vollkommene Degenerationsformen, bei denen vom Kern fast nichts mehr zu sehen ist, und die BÉLAŠ regelmäßig im Winter gefunden hat. Hervorgerufen wird diese hochgradige Schädigung offenbar einmal durch die fehlende Nahrung und ferner wohl in hauptsächlichster Weise durch die Fäulnis. Eine vermehrte Teilung auf Grund der ungünstigen Lebensbedingungen, wie sie bei Protozoen mehrfach beschrieben wurde, habe ich nicht feststellen können.

Außerhalb des Receptaculums zeigen sich die Trypanoplasmen nur wenig lebens- und widerstandsfähig. Wird der Receptaculum-inhalt in physiologischer Kochsalzlösung aufgeschwemmt, so stellen die Flagellaten in mehr oder weniger kurzer Zeit zunächst ihre Vorwärtsbewegung ein, während die vordere Geißel und die Schleppgeißel noch Bewegungen ausführen. Allmählich hört auch diese Bewegung auf: die Trypanoplasmen liegen wie tot unter Beibehaltung ihrer schlanken Form am Boden. Nachdem sie sich einige Stunden in diesem Zustand befunden haben, beginnen sie sich abzukugeln. Überhaupt ist das Abkugeln die typische Veränderung beim Absterben der Trypanoplasmen. Sie verdicken zunächst ihr hinteres Ende kugelförmig, in der Mitte des Körpers tritt meist eine größere Vakuole auf, die den Periplasten auf beiden Seiten ausbuchtet (Textfig. Ba u. b). Im Plasma treten stark lichtbrechende Granula auf. Je größer die kugelförmige Verdickung am Hinterende wird, desto länger wird der frei hervorragende Teil der Schleppgeißel; offenbar strebt das Plasma an der Saumgeißel entlang der Tropfenform zu (Textfig. Bc u. d). Doch kann man auch beobachten — besonders wenn der Absterbeprozess durch einen willkürlichen Eingriff hervorgerufen wird —, daß sich zunächst die Schleppgeißel ablöst und dann erst nehmen die Individuen die sphärische Form an. In diesem Falle findet auch noch eine Bewegung statt, die eine ruckweise, planlose ist. Die sphärischen begeißelten und bewegungslosen Formen können sich tagelang halten. Erst all-



mählich tritt eine Auflösung des Plasmas und der Geißeln ein. Die mikroskopische Untersuchung gefärbter Präparate dieser abgerundeten Formen ergab lediglich eine Abrundung des Blepharoplasten. Die Abrundung des Körpers beim Absterben wird sicherlich durch das Versagen der gestaltgebenden Kräfte herbeigeführt. Als solche sind anzusehen die Saumgeißel, die undulierende Membran mit der Crista und wahrscheinlich auch der Blepharoplast. Sind diese Kräfte ausgeschaltet, dann nimmt das Plasma seiner flüssigen Natur gemäß auf Grund der Oberflächenspannung eine Kugelform an.



Textfig. B a—d.

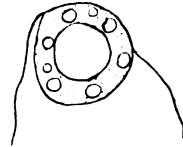
Nicht immer treten diese typischen Veränderungen beim Absterben und nach dem Tode auf. Mitunter, vor allem wenn man die Trypanosomen in der feuchten Kammer hält, beobachtet man ein Aufhören der Bewegung, ohne daß sich der Habitus der Flagellaten verändert. Sie behalten ihre typische, schlanke Form bei, das Plasma zeigt mehrere Tage keine Schädigung, keinerlei Vakuolisierung. Trotzdem reagieren sie nicht mehr auf Reize, z. B. auf Temperaturreize, sind also sicherlich tot. Nach mehreren Tagen erst tritt bei diesen Zerfall ein. Ich habe versucht, die Bedingungen aufzudecken,

unter denen die Trypanoplasmen so lange dem Degenerationsprozeß widerstehen, jedoch mit negativem Erfolg.

Die Lebensweise bringt es mit sich, daß die Trypanoplasmen gegen Eintrocknung sehr empfindlich sind. Beim Eintrocknen wird das Plasma heller, deutlich tritt der Periplast als seitliche Kontur hervor. Durch das Andrücken an den Objektträger werden die schlanken Flagellaten wesentlich breiter. Solange noch geringe Mengen von Flüssigkeit vorhanden sind, bewegen sie die Geißeln. Besonders schön sind die Wellen der undulierenden Membran zu beobachten und die langsam verlaufenden Kontraktionen und Streckungen des Körpers. Allmählich vermag sich der Parasit nicht mehr zu strecken, er gibt die Geißelbewegung auf und nimmt eine runde Gestalt an. Bald treten Vakuolen im Körper auf. In der Körpermitte tritt eine größere Vakuole deutlich hervor, an deren Rand der Kern sichtbar ist. Immer weiter dehnt sich die zentrale Vakuole

aus und drängt das Plasma an den Periplasten, so daß bald der Körper die Form eines Ringes erhält. In dem peripher gelegenen Plasma sind noch kleinere Vakuolen vorhanden, so daß das Plasma selbst nur noch Brücken zwischen diesen bildet (Textfig. C). Am längsten widersteht der Auflösung der Periplast.

Die Beobachtung des Lebens im Kadaver sowie der Reaktion auf Eintrocknung habe ich deshalb so genau gemacht, um einer eventuellen Encystierung auf die Spur zu kommen. Während im Sommer das Receptaculum wenigstens einige Tropfen Flüssigkeit enthält, ist es im Winter manchmal von geradezu harter Konsistenz, da die Sekretion im Receptaculum, die vorwiegend während der Begattungszeit stattfindet, im Winter ganz versiegt. Und bei den Protozoen ist es ja eine weit verbreitete Erscheinung, daß sie sich gegen Trockenheit sowie gegen andere ungünstige Lebensbedingungen durch Encystierung schützen.



Textfig. C.

Dies ist bei *Trypanoplasma helcis* nicht der Fall. FRIEDRICH und KÜHN hatten im Winterreceptaculum einige Formen ohne Blepharoplast und ohne Geißeln gefunden. Ausdrücklich hebt jedoch KÜHN hervor, daß er bei keiner der von ihm gefundenen geißellosen „Dauerformen“ eine Cystenhülle nachweisen konnte. Diese Formen können daher wohl nicht als Dauerformen angesprochen werden, da sie durch das Fehlen von Geißeln und Blepharoplast für das Durchhalten bei ungünstigen Bedingungen durchaus nicht günstiger gebaut sind. Im übrigen konnte ich unter den Formen, die ich vorher als Abkugelungs- und Degenerationsstadien beschrieb, mehrfach solche beobachten, die ihre Geißeln abgeworfen hatten, und in deren Körpermitte ein stark färbbares Granulum sichtbar war, was wahrscheinlich das gequollene Caryosom war. Nie gelang mir aber der Versuch, aus diesen Formen wieder typische Flagellaten zu züchten, wodurch erst der definitive Beweis erbracht wäre, daß dies Dauerformen sind.

Auch bei Trypanosomen hat man ähnliche Formen als Cysten oder Dauerformen ansprechen wollen; aber allmählich kam man doch darauf, daß dies Degenerationsstadien sind. Bei Trypanoplasmen wird die Deutung dieser geißellosen und blepharoplastlosen Formen dieselbe sein. Nötig ist jedenfalls eine Dauerform nicht. Viele Flagellaten gehen wohl während des Winters zugrunde, was man aus den zahlreichen Degenerationsstadien ersehen kann, aber selbst wenn das Receptaculum noch so sehr ausgetrocknet ist, dann findet man doch einige Trypanoplasmen, die die schlanke Gestalt

besitzen und frei beweglich sind. Anspruchslos genug wird wenigstens eine geringe Anzahl den Winter überdauern, um dann im Sommer unter günstigeren Bedingungen durch vermehrte Teilung den Verlust wieder gut zu machen.

Da die Trypanoplasmen frei beweglich sind, war eine Orientierung zum Schwerkraftreiz zu erwarten. Die Geotaxis ist eine Reaktion, die leicht durch andere Reaktionen verdeckt wird. „In deutlicher Weise tritt sie nur dann ein, wenn andere wirksame Reize völlig fehlen, und in solchen Fällen, wo sie mit anderen Reaktionen interferiert, ist es gewöhnlich die Schwerkraftreaktion, die den anderen weicht.“ Um alle Fehler auszuschalten, habe ich diese Reaktion stets mit frischem Material und ganz sauberen Röhrchen bei Ausschaltung jeder Lichtwirkung gemacht. Es erwies sich, daß die Trypanoplasmen positiv geotaktisch sind. Stets befanden sich die Flagellaten auf dem Boden des Glases und auch dann, wenn das Glas mit der Öffnung nach unten aufgestellt wurde, sammelten sie sich am unteren Ende. Daraus geht zugleich hervor, daß eine Reaktion auf Luftsauerstoff in positivem oder negativem Sinne nicht besteht. Jede Wasserströmung vermag aber die positive Geotaxis aufzuheben, und lange Zeit konnte ich zu keinem Resultat gelangen, weil ich dies außer acht ließ. Ebenso ist es von Wichtigkeit, ganz saubere Röhren zu verwenden, um die Fehlerquellen, die durch Thigmotaxis entstehen könnten, auszuschalten. Weil aber gegen diesen Versuch in der Glasröhre der Einwand erhoben werden kann, daß die Trypanoplasmen in geschwächtem Zustand einfach auf den Boden des Glases sanken, oder aber, daß das spezifische Gewicht der Flagellaten das Ansammeln am unteren Ende des Glases bewirkte, so suchte ich durch direkte Beobachtung der geotaktischen Bewegung zu einem einwandfreien Ergebnis zu kommen und stellte folgende Versuche an:

1. In einem Präparat wird das Deckgläschen durch einen 1 mm dicken Glasfaden unterstützt. Die Trypanoplasmen sammeln sich am Objektträger und bewegen sich hier äußerst lebhaft; nur vereinzelte Flagellaten schwimmen an der Oberfläche.

2. In einem Präparat wird in gleicher Weise das Deckgläschen unterstützt, und zunächst beobachtet man im vertikalen Mikroskop. Nunmehr wird das Mikroskop horizontal gestellt, so daß das Präparat vertikal steht. Verfolgt man jetzt die Bewegungsrichtung, so sieht man, wie sich die Mehrzahl der Trypanoplasmen sofort mit dem Vorderende nach unten wendet (im mikroskopischen Bilde umgekehrt) und nach dem unteren Ende des Präparates schwimmt. Stoßen die Fla-

gellaten auf irgendeinen Widerstand, so treten Kontraktionsbewegungen auf, die Richtung wird geändert, und jetzt schwimmen sie kurze Zeit nach dieser falschen Richtung. Bald jedoch ändern sie wiederum die Richtung, bis ihr Vorderende nach dem unteren Rande des Präparates zeigt. Nunmehr schwimmen sie längere oder kürzere Zeit nach unten zu, bis sie wieder irgendein Widerstand zur Richtungsänderung zwingt. Nach zwei Stunden haben sich fast alle Trypanoplasmen im untersten Drittel des Präparates angesammelt.

Durch diese zwei Versuche ist erwiesen, daß tatsächlich bei *Trypanoplasma helix* eine negative Geotaxis besteht.

Eine Ablenkung der Geotaxis durch Lichtwirkung habe ich nicht feststellen können. Überhaupt verhalten sich die Trypanoplasmen wie alle parasitischen Protozoen gegen Licht vollkommen indifferent. Es war für den Lebensprozeß gleichgültig, ob ich die Kulturgläschen im Dunkeln oder im Hellen hielt. Auch auf dem Objektträger im Brennpunkt künstlicher Belichtung zeigten sie keinerlei Reaktion oder Schädigung, so daß sie gegen Licht sicherlich unempfindlich sind.

Gegen Wasserströmungen zeigen die Trypanoplasmen eine bestimmte Reaktion: sie stellen sich mit dem vorderen Körperende gegen den Strom, sie sind also positiv rheotropisch. Zur Prüfung dieser Reaktion verwandte ich zwei Methoden:

1. Durch Anhalten von Fließpapier an die eine Seite des Deckglases erzeugt man eine geringe Strömung.

2. In einer in der Mitte verjüngten Glasröhre wird durch Druck auf die an den Enden angebrachten Gummikappen ein schwacher Strom hervorgerufen. Beide Methoden geben für Trypanoplasmen gleich gute Resultate. Entsteht eine geringe Strömung, so wenden sich sofort die Flagellaten mit ihrem vorderen Körperende gegen den Strom. Hier und da sieht man Individuen, die mit dem Strom schwimmen. Da dies nur bei vereinzelt Trypanoplasmen zu beobachten ist, sind es offenbar geschwächte Flagellaten, die nicht mehr gegen den Strom anzukämpfen vermögen und mitgerissen werden, was auch daraus erhellt, daß man diese Reaktion bei allen Parasiten hervorrufen kann, wenn man die Strömung verstärkt; dann werden sie vom Strom mitgezogen und schwimmen mit dem vorderen Körperende mit der Strömung. In diesem Verhalten des positiven Rheotropismus gleichen die Trypanoplasmen ganz den Trypanosomen und Paramäcien.

Wie die Wimpern bei *Paramecium*, so ist auch bei *Trypanoplasma helix* die vordere Geißel nach hinten gerichtet und daraus

folgt die Einstellung zum Strom: damit kein mechanischer Widerstand entsteht, wenden sie sich mit dem vorderen Körperpol gegen den Strom, so daß die Geißel ungehindert weiter ihre schraubenförmigen Bewegungen vollführen kann. So ist also auch hier der Rheotropismus anzusehen als „eine Antwort auf die ungewöhnlichen Verhältnisse in der Umgebung, der bezweckt, die normalen Beziehungen wieder herzustellen“ (JENNINGS, p. 113).

### Die Agglomeration von *Trypanoplasma helicis*.

#### 1. Allgemeines und Physiologie der Agglomeration.

Bei meinen Versuchen, die Trypanoplasmen in verschiedenen eiweißhaltigen Medien zu kultivieren, machte ich die Beobachtung, daß sie in gewissen Sera agglomerieren.

Zur Beobachtung der Agglomeration kann man sich dreier Methoden bedienen: 1. Die mikroskopische Beobachtung unter dem Deckglas. Dies ist die vorteilhafteste Methode, weil man wenig Material braucht, und weil man ferner den ganzen Vorgang, besonders in seinem Beginn, genau beobachten kann; 2. die Beobachtung im Blockschälchen mit schwachem Objektiv; 3. die makroskopische Beobachtung in der Eprouvette. Die Agglomerate setzen sich als feine weiße Knötchen am Glasrand fest, während die nicht agglomerierten Flagellaten sich auf dem Boden des Glases sammeln. Diese Methode, die bei der Bakterienagglutination fast ausschließlich Verwendung findet, hat bei Trypanoplasmen verschiedene Nachteile, vor allem den, daß man zuviel Material verbraucht. Ferner ist man nie in der Lage, die Agglomeration festzustellen, wenn sie nur in geringem Maße stattfindet.

Die Agglomerationversuche führte ich derart aus, daß ich zu einem Tropfen trypanoplasmenhaltiger physiologischer Kochsalzlösung einen Tropfen des Serums von bestimmter Konzentration hinzugab. Das Deckglas wurde durch einen 1 mm dicken Glasfaden unterstützt, um die freie Bewegung der Flagellaten zu gewährleisten. Beobachtet wurde nur mit schwachen Objektiven, weil bei stärkeren Systemen die Übersicht verloren geht und die Anfänge der Agglomeration leicht der Beobachtung entgehen.

Stellt man auf diese Weise unter Zusatz von Pferdeserum ein Präparat her, dann sieht man zunächst, daß die Trypanoplasmen ihre Bewegung stark beschleunigen. Noch in der ersten Minute legen sich die Flagellaten paarweise mit dem hinteren Körperende aneinander, und nachdem sie sich berührt haben, streben sie wieder

voneinander fort, ohne daß der einmal gewonnene Kontakt verloren geht. Es gesellen sich zu den Paaren neue Flagellaten hinzu, so daß ein Gebilde entsteht, das an einen Morgenstern erinnert, dessen Strahlen beweglich sind. Die Bewegung der Trypanoplasmen bleibt nämlich bei diesem Vorgang erhalten; immer wieder versuchen sie mit nach rückwärts geschlagener Vordergeißel sich loszureißen, was ihnen jedoch nicht gelingt. Durch die Bewegungen der Vordergeißel wird das sternförmige Gebilde bald hierin bald dahin gezerrt. Wie von einer unsichtbaren Kraft werden immer mehr Parasiten in den Verband hineingezogen, neue Individuen legen sich an der Peripherie fest. Noch vermag man in den Agglomerationshaufen die einzelnen Individuen zu erkennen; doch die Zusammenballung geht weiter, so daß in der Mitte die Lebensbedingungen immer ungünstiger werden und die zentral gelegenen Trypanoplasmen dem Tode verfallen. In der Mitte der Agglomerate entsteht — offenbar durch Lösung der Körper — ein feiner, matter, granulierter Detritus. An der Peripherie der durch das Absterben der zentralen Flagellaten gebildeten Rosette, die bald 50—100 Individuen umfaßt, bewegen sich die Trypanoplasmen lebhaft weiter. Die kleinen Rosetten vereinigen sich meist miteinander zu größeren.

Dies ist etwa das Bild, das sich bietet, wenn man Pferdeserum in einer Verdünnung von 1:25 zu den Trypanoplasmen hinzufügt. In schwächeren Konzentrationen tritt die Agglomeration erst allmählich auf, und es bilden sich dann nur kleine Rosetten, die getrennt bleiben. Daneben aber bleiben stets verschiedene Flagellaten frei beweglich.

Die Agglomeration der Trypanoplasmen findet ihre Parallele in der Agglomeration der Trypanosomen und Spirochäten, die LAVERAN et MESNIL, FRANCIS, JÜRGENS, v. PROWAZEK, MANTEUFEL, DÜRING und andere beschrieben und näher studiert haben.

LAVERAN et MESNIL machten als erste die Entdeckung, daß *Trypanosoma lewisi*, im Eisschrank aufbewahrt, agglomeriert. Sie identifizieren diesen Vorgang mit der Agglutination der Bakterien und nennen die Zusammenballung der Trypanosomen bald Agglomeration bald Agglutination. Die Trypanosomen agglomerieren mit dem hinteren geißellosen Ende. Die Autoren stellen auf Grund ihrer Untersuchungen fest, daß die Trypanosomen 1. im Rattenserum, das durch Infektion immun geworden ist, 2. im normalen Serum von Kaninchen, Hunden, Schafen, Pferden und Hühnern agglomerieren.

v. PROWAZEK beobachtet die Agglomeration bei *Trypanosoma lewisi* und *brucei* in Kulturröhren, die er 14 Tage bei Zimmer-

temperatur hielt. Da in dem Ausstrichpräparat der agglomerierten Trypanosomen der Blepharoplast deutlich zerfallen ist, so ist PROWAZEK der Ansicht, daß „durch Austritt der Blepharoplastsubstanz und ihre Verquellung eine Klebrigkeit des den Blepharoplast einschließenden Zellenendes herbeigeführt wird, die erst die Agglomeration ermöglicht“ (p. 364).

Bei der Agglomeration beobachtet er am Körperende den Austritt „minutiöser Körperchen“; im gefärbten Präparat stellt er ferner einen „Schleimhauch“ fest.

Agglomeration erzielt er auch durch Zusatz von Brillantkresylblau.

MANTEUFEL stellt fest, daß die Agglomeration der Trypanosomen nicht der Agglutination der Bakterien auf Grund wesentlicher Unterschiede gleichgestellt werden darf.

DÜRING erzielte Agglomeration durch Zusatz von Methylenblau, von schwacher Salzsäure, von Galle und von 1 Proz. Kochsalzlösung. Über Agglomeration bei Trypanoplasmen wurden bisher, soweit ich die Literatur übersehe, noch keine Untersuchungen angestellt.

KÜHN gibt an, daß er eine solche nicht beobachtet hat. WOODCOCK schließt in seiner Zusammenfassung über die Blutflagellaten, wobei er auch das im Fischblut parasitierende *Trypanoplasma borreli* einer Würdigung unterzieht, von den Trypanosomen auf eine Agglomeration der Trypanoplasmen: „Agglomeration has not, up till now, been observed in Trypanoplasma, but there can be little doubt that, if it occurs, it will be found to take place there also by the anterior end“ (p. 224). Damit zieht er allerdings einen falschen Schluß, da die Trypanoplasmen mit dem hinteren Ende agglomerieren.

Es liegt nahe, die Erscheinung der Agglomeration, die im Grunde genommen eine Zusammenballung ist, der Agglutination der Bakterien, die in der Bakteriendiagnose eine eminent wichtige Rolle spielt, gleichzustellen.

„Das Phänomen der Agglutination besteht in einer Verklumpung der in einer Flüssigkeit (Bouillon oder physiologischer Kochsalzlösung) frei suspendierten Bakterien bei Zusatz von homologem Immunsérum und in ihrer Immobilisierung, sofern dieselben beweglich sind“ (PALTAUF, p. 487). Das Wesentliche bei der Agglutination ist also die Verklumpung mit gleichzeitiger Immobilisierung. Schon in diesen wesentlichen Punkten unterscheidet sich die Agglomeration der Trypanoplasmen und Trypanosomen von der Agglutination. Die Beweglichkeit bleibt den Trypanoplasmen erhalten, was man am besten durch verdünnte Sera zeigen kann. In diesen bewegen die

agglomerierten Trypanoplasmen die vordere Geißel noch nach 24—36 Stunden. Bei der Agglutination dagegen stellen die Bakterien sofort nach Zusatz des Serums ihre Bewegung ein, „sie erscheinen wie in einem unsichtbaren Medium erstarrt“ (PALTAUF, p. 488). Ferner geht die Zusammenballung bei Trypanoplasmen nicht regellos vor sich, es ist keine Verklumpung wie bei den Bakterien, sondern die Flagellaten legen sich mit dem hinteren Körperende aneinander, wobei das Bild einer Rosette entsteht.

Voraussetzung für die Agglomeration ist die Vitalität und die freie Beweglichkeit der Trypanoplasmen. Um mich davon zu überzeugen, ob die Agglomeration an die Vitalität gebunden ist, machte ich folgenden Versuch: ich erwärmte Trypanoplasmen im Thermostaten auf dem Objektträger bis auf 45°, wobei sie abstarben, aber ihre schlanke Form bewahrten. Dann setzte ich Serum in wirksamer Konzentration hinzu. Das gleiche Serum setzte ich zu Trypanoplasmen, die mit Formaldehyd abgetötet waren. Um aber stärkere Schädigungen durch den Formaldehyd zu vermeiden, setzte ich ihn in ganz schwacher Konzentration hinzu, so daß dieser in der trypanoplasmenhaltigen Kochsalzaufschwemmung höchstens in einer Konzentration von 0,4 Proz. enthalten war. In keinem Präparat, in dem sich auf diese beiden Methoden abgetötete Trypanoplasmen befanden, trat Agglomeration ein, während im Kontrollpräparat lebende Flagellaten kurze Zeit nach Zusatz des Serums Rosetten bildeten. Den Versuch mit Trypanoplasmen, die mit Formaldehyd abgetötet waren, machte ich deshalb, weil LAVERAN et MESNIL angeben, daß sie auch mit Trypanosomen, die auf diese Art abgetötet waren, Agglomeration erzielten, doch keine mit typischer Rosettenbildung, sondern mit unregelmäßiger Anordnung der Flagellaten. Dies kann man übrigens auch bei Trypanoplasmen erreichen, wenn man statt der mikroskopischen die makroskopische Agglomerationsmethode wählt. Jedoch ist diese Verklumpung nicht als Folge der Serumwirkung anzusehen, da sie auch im Kontrollgläschen auftritt, das mit toten Trypanoplasmen ohne Serum angesetzt wird. Bei der Sedimentierung verfangen sich die toten Flagellaten und bilden dann die unregelmäßigen Klumpen. Durch diese Versuche ist erwiesen, daß eine Grundvoraussetzung für das Eintreten der Agglomeration das Lebendigsein der Trypanoplasmen ist.

Schon die Beweglichkeit der Parasiten ist für das Zustandekommen des Phänomens ausschlaggebend. Trypanoplasmen, die nur geringe Bewegung zeigen, agglomerieren weit schlechter als gut bewegliche. Bei der Agglutination der Bakterien dagegen spielt



weder die Beweglichkeit noch die Lebensfähigkeit eine wesentliche Rolle. Auch unbewegliche und tote Bakterien können agglutinieren.

Wichtig für den Unterschied zur Agglutination ist ferner die Beobachtung der Desagglomeration, die auch LAVERAN et MESNIL u. MANTEUFEL an Trypanosomen gemacht haben, die aber bei der Bakterienagglutination nicht vorkommt. Gerade bei den Grenzwerten, bei denen eben noch Agglomeration zustande kommt, kann man vielfach sehen, daß, nachdem längere Zeit Agglomerate bestanden haben, sich diese wieder lösen und alle Individuen ihre freie Beweglichkeit erlangen. Für Trypanosomen beschreiben LAVERAN et MESNIL diesen Vorgang folgendermaßen: „On est frappé vivement, quand on examine certaines gouttes pendantes qui avaient présenté une agglutination (agglomeration) bien nette peu après le mélange de sérum et de sang virulent, de constater, vingt-quatre ou même un petit nombre d'heures plus tard, que le gros amas secondaires, s'ils existaient, se sont disloqués, que le nombre de rosaces a beaucoup diminué, que chacune d'elles se compose de moins d'individus, et qu'enfin les trypanosomes isolés sont fortement augmenté; il peut arriver même que certaines gouttes pendantes ne montrent plus d'agglutination du tout“ (p. 941).

In folgenden wesentlichen Punkten unterscheidet sich also die Agglomeration der Trypanoplasmen von der Agglutination der Bakterien:

Agglomeration	Agglutination:
1. Zusammenballung findet in bestimmter Ordnung statt in Form von Rosetten.	1. Unregelmäßige Verklumpung zu Haufen.
2. Die Bewegungsmöglichkeit wird nicht gehemmt.	2. Agglutination und Immobilisierung treten zugleich auf.
3. Voraussetzung ist freie Beweglichkeit und Vitalität der Trypanoplasmen.	3. Auch unbewegliche und tote Bakterien agglutinieren.
4. Desagglomeration kommt vor.	4. Eine Desagglutination ist nie beobachtet worden.

Verschiedentlich wird das Phänomen der Zusammenballung bei Trypanosomen noch Agglutination genannt, obwohl offenbar, wie es auch MANTEUFEL nachgewiesen hat, die gleichen Unterschiede zur Agglutination der Bakterien bestehen wie bei den Trypanoplasmen. Es ist vollkommen berechtigt, diese Erscheinung bei Trypanoplasmen und Trypanosomen Agglomeration zu nennen, um jegliche falsche Vorstellung, die durch den Namen Agglutination entstehen könnte, zu vermeiden.

Meine Untersuchungen erstreckten sich auf die nicht spezifische Agglomeration, die also hervorgerufen wird durch normale Sera. Im Gegensatz dazu nennt man spezifische Agglomeration diejenige, die durch Immenserum verursacht wird. Um über die Natur des im Serum wirksamen Stoffes Aufschluß zu gewinnen, versuchte ich festzustellen, in welchen Konzentrationen die Sera wirksam sind, durch welche Temperatur ihre Wirksamkeit aufgehoben wird, ob die Temperatur auf die Agglomerationsintensität einwirkt und ob die agglomerierende Kraft durch Eintrocknen des Serums erhalten bleibt.

Wesentlich für das Gelingen der Versuche ist, daß das Trypanoplasma material vollkommen einwandfrei, stark beweglich und zahlreich ist. Versuche mit halbtotem Material mißlingen stets, weil eben eine Voraussetzung der Agglomeration die Vitalität ist. In physiologischer Kochsalzlösung leidet die Bewegungsmöglichkeit schon nach [wenigen Stunden. Es ist daher notwendig, stets mit frischem Material die Versuche vorzunehmen.

Nicht weniger wichtig ist die Zahl der Trypanoplasmen. Befinden sich zu wenig Flagellaten unter dem Deckglas, so ist einmal die Beobachtung sehr erschwert, außerdem kann bei der wenig fördernden Bewegung ein Zusammentreffen nur allmählich zustande kommen.

Untersucht wurden Pferde-, Schweine-, Hunde-, Rinder-, Kälber-, Hammel-, Ziegen-, Hecht- und Menschenserum, die alle Agglomeration hervorriefen. Anodonta- und Schneckenblut sowie steriles und in Fäulnis übergegangenes Weißei vom Hühnerer hatten keine agglomerierende Kraft. Meine Beobachtungen dehnten sich im allgemeinen auf 2—3 Stunden aus; dann legte ich die Objektträger in die feuchte Kammer und sah nach 12 Stunden noch einmal nach.

Da sich das Zählen der Rosetten in bestimmten Zeitabschnitten sowie das Messen der Agglomerate als zeitraubend und unrichtig erwies, habe ich es unterlassen.

Alle Versuche wurden mit reinen Sera gemacht, d. h. ich setzte nie desinfizierende Mittel hinzu, um Fehler zu vermeiden. Die Verdünnungen wurden so hergestellt, daß die Aufschwemmungsflüssigkeit der Trypanoplasmen zusammen mit dem Serum in bestimmter Konzentration die Verdünnung ergab. Verdünnt wurde das Serum mit physiologischer Kochsalzlösung.

Stets ist es nötig, ein Kontrollpräparat ohne Zusatz von Serum anzufertigen, um Verwechslungen mit Spontanagglomeration, auf die ich später eingehen werde, zu vermeiden.

Ich lasse nunmehr einige Protokolle folgen:

## 1. Pferdeserum:

1:1. Stark bewegungshemmende Wirkung, die zur Bewegungs-  
lähmung führt. Nach 3 Minuten beginnt die Degeneration, die mit  
Abrundung der Trypanoplasmen endet. Nach 5–10 Minuten sind  
alle Individuen abgerundet. Agglomeration kam nicht zustande.

1:1 (30 Minuten auf 64°–67° erwärmt). Allmählicher Beginn  
der Agglomeration. Nach 30 Min. wohl ausgebildete Rosetten. Die  
Bewegung hält noch mehrere Stunden an.

1:20. Die Agglomeration setzt sofort ein, zugleich aber auch  
die Paralyse, die nach 15 Min. die Abrundung der Flagellaten zur  
Folge hat.

1:20 (30 Min. 64°–67°). Noch nach 60 Min. ist keine Agglome-  
ration zu beobachten. Nach 12 Stunden sind einige kleine Rosetten  
sichtbar.

1:100. Nach 5 Min. Morgensternbildung, die weiter fortschreitet,  
so daß nach 10 Min. Rosetten vorhanden sind. Nach 18 Stunden  
an der Peripherie der Rosetten bewegliche Trypanoplasmen.

1:100 (30 Min. 64°–67°). Keine Spur von Agglomeration zu  
beobachten.

1:200. Nach 20 Min. Sterne zu 5 Individuen. In der Folge-  
zeit bilden sich kleinere Rosetten, die sich nicht vereinigen, sondern  
getrennt bleiben.

1:400. Nach 15 Min. sind einzelne mit den Körperenden ver-  
einigte Paare zu sehen.

1:500. Keine Agglomeration.

## 2. Schweineserum.

1:1. Baldiger Beginn der Agglomeration, wobei zunächst  
längere Ketten, dann Büschel und schließlich Rosetten gebildet  
werden. Nach 20 Min. an der Peripherie noch Bewegung. Nach  
30 Min. sind alle Flagellaten abgerundet.

1:1 (30 Min. 64°–67°). Im Anfang ist gegenüber dem vorigen  
Präparat kein Unterschied. Die Agglomeration führt zu großen  
Rosetten. Nach 3 Stunden sind hier noch keine Zeichen von Para-  
lyse zu sehen; fast alle Flagellaten sind beweglich.

1:20. Nach wenigen Minuten beginnt die Agglomeration; es  
werden große Rosetten gebildet. Nach 70 Min. an der Peripherie  
bewegliche Flagellaten. Nach 12 Stunden sind die meisten ab-  
gerundet, nur noch wenige zeigen Bewegung.

1:20 (30 Min. 64°–67°). Nach 10 Min. ist noch keine Agglome-  
ration zu sehen, die sich auch später nicht ausbildet.

1:100. Während nach 10 Min. noch alle frei beweglich sind, bilden sich nach 20 Min. Morgensterne zu 6—10 Flagellaten. Zur Ausbildung größerer Rosetten kommt es nicht.

1:100 (30 Min. 64°—67°). Keine Agglomeration.

1:200. Nach einigen Minuten legen sich einige Trypanoplasmen aneinander, die sich bald wieder trennen.

1:400. Keine Agglomeration.

### 3. Hundeserum.

1:1. Die Agglomeration beginnt sofort nach Zusatz des Serums. Es bilden sich Rosetten von 10—15 Individuen. Bald setzt die paralyisierende Kraft des Serums ein und führt in 5—6 Min. zur Abkuglung der Flagellaten, wobei sie bewegungslos werden.

1:1 (30 Min. 64°—67°). Allmählicher Beginn der Agglomeration, die nach 10—15 Min. zur Bildung größerer Rosetten führt. Nach 2 Stunden ist noch starke Bewegung an der Peripherie der Rosetten vorhanden, die allmählich erlahmt, aber nach 12 Stunden noch schwach vorhanden ist.

1:20. Baldige Agglomeration; große Rosetten. Nach 60 Min. sind fast alle abgekugelt.

1:20 (30 Min. 64°—67°). Nach 5 Min. sind einige Paare sichtbar; der größte Teil ist jedoch frei beweglich. Dies bleibt auch so in der Folgezeit.

1:100. Nach 5 Min. Morgensternbildung; größere Rosetten kommen nicht zustande.

1:100 (30 Min. 64°—67°). Nur vereinzelte Paare sind sichtbar.

1:200. Nach 10 Min. ist geringe Agglomeration zu beobachten. Einzelne Individuen legen sich aneinander, die sich bald wieder trennen.

1:400. Keine Agglomeration.

### 4. Rinderserum.

In den beiden folgenden Protokollen wird die Wirkung desselben Serums auf Trypanoplasmen zweier verschiedener Schnecken, also auf zwei verschiedene Trypanoplasmenstämme dargestellt. Beide Versuche fanden zu gleicher Zeit unter den gleichen Bedingungen statt.

#### a) Trypanoplasmenstamm 1.

1:1. Sofortiger Beginn der Agglomeration, wobei zunächst Ketten und dann typische Rosetten gebildet werden. Die Bewegung läßt bald nach. Nach 10 Min. sind alle Flagellaten abgerundet.

1:1 (30 Min. 64°–67°). Die Agglomeration setzt wesentlich später ein als im vorhergehenden Falle; die Rosetten werden jedoch größer und zwar deshalb, weil eine Bewegungslähmung mit Paralyse nicht auftritt.

1:20. Bildung größerer Rosetten. Nach 30 Min. sind alle Flagellaten abgerundet.

1:20 (30 Min. 64°–67°). Auch hier kommt es allmählich zur Agglomeration, die aber viel langsamer als vorher eintritt und nicht die Intensität wie in dem Präparat mit nicht erwärmtem Serum erreicht. Nach 2 Stunden sind noch viele frei bewegliche Trypanoplasmen sichtbar.

1:100. Nach 15 Min. typische große Rosetten.

1:200. Nach 15 Min. sind Morgensterne zu sehen, die sich in der Folgezeit zu Rosetten erweitern.

1:400. Vereinzelte agglomerierte Paare sind zu beobachten.

1:500. Keine Agglomeration.

#### b) Trypanoplasmenstamm 2.

1:1. Die Bewegung der Trypanoplasmen ist gleich im Anfang sehr träge, so daß es nur zur Bildung kleiner Rosetten kommt. Nach 15 Min. sind alle Flagellaten abgerundet.

1:1 (30 Min. 64°–67°). Agglomeration mit großen Rosetten. Nach 30 Min. besteht an der Peripherie der Rosetten noch rege Bewegung.

1:20. Baldige Agglomeration. Nach 30 Min. hört die Bewegung auf.

1:20 (30 Min. 64°–67°). Man findet nach 30 Min. nur vereinzelt agglomerierte Paare. Eine Bewegungslähmung ist auch nach 2 Stunden nicht zu konstatieren.

1:100. In den ersten 10 Min. ist eine Agglomeration nicht zu beobachten. Nachher sieht man vereinzelt agglomerierte Paare. Nach 40 Minuten haben sich diese wieder getrennt, so daß im ganzen Präparat alle Trypanoplasmen frei beweglich sind.

1:200. Keine Agglomeration.

#### 5. Hammelserum.

In den beiden folgenden Protokollen wird der Agglomerationsablauf bei Zimmertemperatur und bei einer Temperatur von 37° verglichen. Zu beiden Versuchen wurde das gleiche Serum und derselbe Trypanoplasmenstamm verwendet.

a) Bei Zimmertemperatur.

1:1. Es tritt stärkere Beweglichkeit auf und zugleich Agglomeration, die zur Bildung großer Rosetten führt. Die Schädigung ist in den ersten 30 Minuten eine geringe. Nach 40—50 Min. hört die Bewegung auf, doch behalten die Flagellaten ihre typische schlanke Form.

1:1 (30 Min. 64°—67°). Die Agglomeration geht langsamer vor sich, erreicht aber nach einiger Zeit dieselbe Intensität wie im nicht erwärmten Serum. Die Bewegung hält mehrere Stunden an.

1:20. Allmähliches Auftreten von kleinen Rosetten, die sich nicht vereinigen. Die Bewegung sistiert nach 12 Stunden.

1:20 (30 Min. 64°—67°). Keine Agglomeration.

1:50. Nach 15 Min. keine Spur von Agglomeration. Nach 13 Stunden sind alle noch frei beweglich und besitzen die typische schlanke Form.

1:100. Keine Agglomeration.

b) Bei konstanter Temperatur von 37° im Thermostaten.

1:1. Sofortiges Auftreten von Agglomerationsrosetten. Die Bewegung hört nach 10 Min. auf.

1:1 (30 Min. 64°—67°). Intensive Agglomeration mit großen Rosetten. Bewegungslähmung tritt erst allmählich auf.

1:20. Die Agglomerationsrosetten, die sich sehr bald bilden, haben einen großen Umfang.

1:20 (30 Min. 64°—67°). Keine Agglomeration.

1:50. Bereits nach 10 Min. bilden sich kleine Rosetten, die sich nicht vereinigen.

1:100. Nach 15 Min. sind Anfänge der Agglomeration zu sehen. Es bilden sich keine Rosetten.

Die Untersuchung der anderen Sera ergab, daß Ziegenserum in starker Konzentration bewegungshemmende und paralytische Kraft besitzt, während es in einer Konzentration von 1:50 noch agglomerierend wirkt. Hechtserum zeigt gleichfalls bis 1:50 Agglomerationskraft, während bei Kälberserum der Agglomerations-titer verschiedentlich sehr tief lag. Sehr oft rief Kälberserum überhaupt keine Agglomeration hervor, während andere Kälbersera wiederum gut agglomerierten. Ob dies auf das Alter der Tiere zurückzuführen ist, darauf habe ich nicht geachtet. Am schlechtesten agglomerierte Menschenserum.

Auf Grund meiner Versuche, die ich mit vielen Sera der gleichen Tierart machte, kam ich zu dem Ergebnis, daß die Agglomerations-

kraft der Sera von verschiedenen Individuen derselben Tierart miteinander nicht unwesentlich voneinander abweicht. Die Protokolle, die ich hier wiedergab, sind als Werte anzunehmen, die am meisten vorkamen.

Die Agglutinationskraft normaler Sera gegenüber Bakterien hat BÜRGI in ein Schema gebracht. Die stärkste Agglutination zeigte Rinder Serum, dann folgen die Sera vom Pferd, Ziege, Hammel, Huhn, Gans, Hund, Kaninchen, Mensch, Meerschweinchen. Wenn ich in ähnlicher Weise für die Agglomeration der Trypanoplasmen in Normalsera eine Skala aufstelle, so lautet sie folgendermaßen: Rind, Pferd, Hund, Schwein, Ziege, Hecht, Hammel, Mensch. Die Gesetzmäßigkeit, die BÜRGI für Bakterien gefunden hat, würde auch für Trypanoplasmen stimmen bis auf den Unterschied im Hundeserum. Da ich jedoch nur ein Hundeserum untersucht habe, ist es leicht möglich, daß ich ein vom gewöhnlichen abweichendes Resultat erhielt.

Aus den wiedergegebenen Protokollen gehen ferner folgende Tatsachen hervor:

Das normale Serum besitzt für Trypanoplasmen zwei Wirkungen: 1. die agglomerierende, 2. die paralyisierende. Die paralyisierende Kraft ist besonders stark in unverdünnten Sera, und wenn sie überwiegt, so tritt Stillstand der Bewegung ein; da aber die Voraussetzung der Agglomeration die Bewegung der Flagellaten ist, so bleibt dann die agglomerierende Wirkung aus. So ist es zu erklären, daß der Höhepunkt der Agglomeration nicht bei der stärksten Konzentration des Serums liegt, sondern bei einem verdünnten Serum.

Die paralyisierende Kraft wird durch 30 Minuten langes Erwärmen auf 64°—67° vollständig zerstört, was aus den Protokollen deutlich hervorgeht, so daß dann in dem auf diese Temperatur erwärmten Serum die Agglomeration in typischer Weise vor sich gehen kann. Ich konnte mich später, als ich darüber Nachversuche anstellte, davon überzeugen, daß bereits bei einer tieferen Temperatur die paralyisierende Wirkung aufgehoben wird: bei allen Sera genügte ein Erwärmen auf 56°, um dies zu erreichen. Man könnte bei der paralyisierenden Wirkung an eine lediglich osmotische des Serums denken, die die starke Schädigung der Trypanoplasmen herbeiführte. Die Tatsache jedoch, daß die Wirkung durch Erwärmen aufgehoben wird, zwingt uns dazu, als die Ursache der Schädigung eine paralyisierende Substanz im Serum anzunehmen.

Durch das einhalbstündige Erwärmen auf 64°—67° wird aber nicht nur die paralyisierende Kraft, sondern auch die agglome-

rierende beeinflußt. In den stärkeren Konzentrationen wird diese Wirkung nur abgeschwächt, während sie in Verdünnungen von 1:20, 1:100 vollkommen aufgehoben wird.

Aus dem Protokoll 4 a und b erhellt, daß die einzelnen Trypanoplasmenstämme demselben Serum gegenüber eine verschieden starke Reaktion zeigen. Wenn auch darin einige Unterschiede bestehen, so besaßen doch alle Trypanoplasmen die Agglomerationsfähigkeit. Jedenfalls habe ich nie Trypanoplasmen gefunden, die in den angegebenen Normalsera nicht agglomerierten.

Wesentlich für die Agglomeration — wie ja für jeden Lebensprozeß — ist die Temperatur. Daß die Agglomeration bei höherer Temperatur schneller, bei Zimmertemperatur langsamer vor sich geht, entspricht den allgemeinen physiologischen Gesetzen. Wie aus dem Protokoll 5 a und 5 b ersichtlich ist, geht der Agglomerationsprozeß bei Zimmertemperatur träger vor sich. Während ferner bei einer Verdünnung von 1:100 bei Zimmertemperatur keine Agglomeration zu beobachten ist, tritt eine solche sehr wohl im Thermostaten bei 37° ein. Dies ist nicht etwa durch die erhöhte Temperatur verursacht; denn in dem Kontrollpräparat, das ohne Zusatz von Serum der gleichen Temperatur ausgesetzt wurde, trat keine Agglomeration auf.

Wir können bei der Agglomeration im allgemeinen drei Stufen unterscheiden:

1. Die Vereinigung einzelner Trypanoplasmen zu Paaren;
2. die Sternbildung, wobei sich im Zentrum noch keine degenerierten Flagellaten befinden;
3. die Rosettenbildung, wobei in der Mitte der Rosette die Flagellaten zugrunde gehen und als matter Detritus erscheinen, während an der Peripherie noch lebhafte Bewegung besteht.

Von geringer Bedeutung für den Ablauf des Phänomens ist die Beschaffenheit des Serums. Auch Serum, das bereits in Fäulnis übergegangen war und einen penetrant fauligen Geruch hatte, zeigte noch Agglomerationskraft ohne wesentliche Unterschiede in der Wirkungsweise.

Schließlich verschaffte ich mir noch Aufschluß darüber, ob eingetrocknetes Serum seine agglomerierende Kraft beibehält. Ich ließ Rinderserum auf einer Petrischale vollkommen eintrocknen, so daß man es nach einigen Tagen mit dem Spatel abkratzen konnte. Nunmehr löste ich dieses eingetrocknete Serum in physiologischer Kochsalzlösung auf und setzte einen Tropfen zu einer Aufschwemmung



von Trypanoplasmen hinzu. Der Versuch ergab, daß trotz der vollkommenen Eintrocknung die Agglomerationskraft erhalten blieb.

Neben diesen Versuchen mit normalen Sera machte ich einige mit stark verdünnten Säuren, Basen und mit Methylblau. DÜRING hat damit bei Trypanosomen Agglomeration erzielt, und so war auch bei Trypanoplasmen ein positives Resultat zu erwarten.

Setzt man zu einer trypanoplasmenhaltigen Aufschwemmung einen Tropfen einer stark verdünnten Methylblaulösung hinzu (Methylblau in physiologischer Kochsalzlösung aufgelöst), so treten nach kurzer Zeit einige Agglomerationssterne auf. Doch ist die Wirkung keine sehr starke, sondern geht unter dem Bilde der Agglomeration eines ganz schwach wirkenden, stark verdünnten normalen Serums vor sich.

In ähnlicher Weise wirkten KOH und HCl 0,001—0,0001 Proz. Je geringer die Konzentration, desto stärker ist die Agglomeration, weil durch die stärkere Säurekonzentration die Vitalität der Trypanoplasmen geschädigt wird.

Aus diesen Versuchen ergibt sich die Forderung, stets peinlich sauber zu arbeiten, da Spuren von Säuren in der Pipette oder im Glasschälchen, die die Aufschwemmung der Trypanoplasmen enthielt, schon zu einer Agglomeration führen mußten.

Im Receptaculum habe ich eine Autoagglomeration nie beobachtet. Dagegen traten mitunter, wenn ich die Versuche längere Zeit, d. h. mehrere Stunden ausdehnte in der trypanoplasmenhaltigen Aufschwemmung Agglomerate auf. Bestimmte Gründe für das Auftreten dieser Spontanagglomeration kann ich nicht angeben. Da sie aber meist bei sehr tiefer und bei erhöhter Zimmertemperatur (z. B. 20°—22°) eintrat, glaube ich, daß diese Umstände das Eintreten der Spontanagglomeration begünstigen. Natürlich kommen dafür auch Verunreinigungen durch Säure in Betracht.

Wenn man auf den Vorgang der Agglomeration näher eingehen will, um eine Erklärung für das Zustandekommen dieses Phänomens zu finden, so muß man sich teilweise auf das Gebiet der Theorie begeben, die aber durch Tatsachen wahrscheinlich gemacht wird.

Serum ruft eine Agglomeration der Trypanoplasmen hervor, die mit fallender Konzentration des Serums an Intensität abnimmt, und die bei Erwärmung des Serums auf eine bestimmte Temperatur gleichfalls abnimmt oder vollkommen verschwindet. Demnach muß ein wesentlicher Faktor der Agglomeration im Serum selbst liegen. Lebende Trypanoplasmen aber bilden den zweiten wesentlichen Faktor. So wie beim Zustandekommen der Bakterienagglutination

sind auch für die Agglomeration zwei Substanzen nötig: 1. die agglomerable, die den Trypanoplasmen zukommt und 2. die agglomerierende, die im normalen Serum enthalten ist. Durch einen physikalischen Vorgang, der vielleicht eine Kolloidreaktion ist — ähnlich wie es bei der Agglutination ist — tritt die Agglomeration beim Vorhandensein der agglomerablen und agglomerierenden Substanz ein.

Es ist schon lange bekannt, daß im normalen Serum agglutinierende Substanzen für Bakterien enthalten sind. Der Unterschied vom normalen Serum zum spezifischen d. h. Immuns Serum ist in dieser Hinsicht lediglich ein gradueller: während die normalen Sera nur in starken Konzentrationen wirksam sind, sind es spezifische noch bei ganz schwacher.

Im normalen Serum verschiedener Tiere ist nach meinen Untersuchungen auch eine für Trypanoplasmen agglomerierende Substanz, die mitunter stark wirksam ist. Versuche über ihre Natur ergaben zusammenfassend folgende Ergebnisse:

1. Sie ist bis  $64^{\circ}$  thermostabil und wird durch weiteres Erwärmen auf  $64^{\circ}$ — $67^{\circ}$  zerstört;
2. sie nimmt mit Verdünnung des Serums an Wirksamkeit ab;
3. sie ist gegen Eintrocknen widerstandsfähig;
4. sie wird durch Fäulnis nicht geschädigt, soweit dies meine Versuche ergeben haben.

Über die agglomerable Substanz war physiologisch nur in Erfahrung zu bringen, daß ihre Wirksamkeit die Vitalität der Trypanoplasmen zur Voraussetzung hat. Da ich experimentell nicht weiter kommen konnte, habe ich versucht, morphologisch über die nähere Herkunft der agglomerablen Substanz Aufschluß zu erhalten.

## 2. Morphologie der Agglomeration.

Ist es bei Bakterien bei ihrer Kleinheit und ihrer geringen Differenzierung einfach unmöglich, die morphologische Grundlage der Agglutination aufzudecken, die agglutinable Substanz vielleicht färberisch darzustellen, so fallen diese Nachteile bei den größeren Organismen, den Trypanosomen und Trypanoplasmen fort. Hier bestehen bestimmt differenzierte Organellen, und wenn es gelingt, diese zur Agglomeration in eine genaue Beziehung zu setzen, so ist für den funktionellen Vorgang die morphologische Grundlage gegeben.

Schon die Tatsache, daß nur lebende Trypanoplasmen agglomerieren, ließ den Gedanken aufkommen, daß die Parasiten bei diesem Phänomen auch aktiv beteiligt sind. Für ihre Beteiligung bestehen drei Möglichkeiten:

1. Der Periplast der Trypanoplasmen könnte die agglomerable Substanz darstellen. Es wäre denkbar, daß durch Erweichung der Hüllmembran ein Zustand geschaffen wird, der für die Kolloidreaktion mit der agglomerierenden Substanz des Serums geeignet ist. Dagegen spricht die Tatsache, daß die Agglomeration nicht an jeder Stelle des einheitlich gebauten Periplasten zustande kommt, sondern nur am Körperende, und daß ferner tote Trypanoplasmen nicht agglomerieren, obgleich der Periplast dann wohl kaum in seiner Struktur verändert ist. 2. Da die Agglomeration an die Beweglichkeit der Trypanoplasmen gebunden ist, wäre es möglich, daß die Geißeln, wenigstens die Schleppgeißel, dabei eine wichtige Rolle spielen. Eine Veränderung der Geißel etwa im Sinne einer Aufquellung ist nicht zu sehen. Außerdem kommt die Zusammenballung überhaupt nicht mit der Geißel, sondern mit dem hinteren Körperende zustande, was man im Leben und am gefärbten Präparat deutlich erkennen kann. Diese zweite Möglichkeit ist daher sehr unwahrscheinlich. Man hat auch bei Bakterien geglaubt, daß die Agglutination durch die Geißel zustande kommt. Als man jedoch feststellen konnte, daß auch geißellose Bakterien agglutinieren, mußte man diese Vermutung als falsch ansehen. 3. Es lag nahe, daran zu denken, daß die Trypanoplasmen eine Substanz sezernieren, die die agglomerable Substanz darstellt und sich mit der agglomerierenden vereinigt. Die Sekretion könnte durch die Sera bzw. durch Säuren hervorgerufen werden. Hatte man erst nachgewiesen, daß die Sekretion einer Substanz etwa im Leben sichtbar ist, so mußte man die weitere Frage aufrollen, welches Organell an dieser Sekretion beteiligt ist.

v. PROWAZEK hatte diese Frage in den Bereich seiner Untersuchungen gezogen und fand, daß die Trypanosomen „minutiöse Körperchen“ sezernieren, daß ferner bei länger andauernder Giemsa-färbung ein Schleimhauch zwischen den agglomerierten Blutflagellaten zu erkennen ist. Da diese Trypanosomen einen zerfallenen Blepharoplasten haben, und da sie ferner stets mit dem blepharoplastführenden Ende agglomerieren, also „Jugendformen, bei denen der Blepharoplast am Vorderende liegt, mit dieser Zellpartie“ (27. p. 117), so ist der Autor der Ansicht, daß der Blepharoplast eine klebrige Substanz sezerniert.

MANTEUFEL lehnt diese Erklärung ab; schreibt die Zerteilung des Blepharoplasten, die auch er beobachtet hat, der trypanoziden Funktion des Serums zu und schließt: „alles in allem ist mir eine konstante und deutliche Veränderung der agglomerierten Trypano-

somen, die man als Ursache für das Zusammenhaften der Agglomerate ansprechen könnte, in Giemsa-Präparaten nicht aufgefallen“ (p. 174).

RÖSSLE hat mit spezifischen Sera an Infusorien Agglomerationsversuche gemacht, um die morphologischen Veränderungen an diesen bei weitem größeren Objekten zu studieren. Eine ausgesprochene Agglomeration konnte er nicht erzielen. Die behandelten Paramäcien wurden durch das spezifische Serum in ihrer Bewegung gelähmt, blieben aber nie aneinander hängen, „sondern hafteten immer nur am Glase, an Bakterienhaufen oder an Exemplaren jener kleinen Flagellatenart, die bei der Immunisation mit verwendet ebenfalls gelähmt wurde“ (p. 11). In bezug auf die Morphologie des Vorganges konnte RÖSSLE zu keinem Ergebnis kommen.

Wenn man den Agglomerationsvorgang bei Trypanoplasmen genau verfolgt, so sieht man, ebenso wie es PROWAZEK an Trypanosomen beobachtet hat, am Körperende kleine, tropfenförmige, lichtbrechende Körperchen austreten. Unzweifelhaft stehen diese zur Agglomeration in irgendeiner direkten Beziehung, da sie gewöhnlich gleich im Beginn des Prozesses auftreten. Ein „Schleimhauch“ ist im Leben nur schwer erkennbar. Man sieht wohl einen matten Detritus in der Mitte der Rosetten; ob dieser aber mit dem „Schleimhauch“ identisch ist, und ob ihm eine wesentliche Bedeutung bei der Agglomeration zukommt, möchte ich nicht entscheiden. Meine Versuche *intra vitam* durch Schleimfarbstoffe wie Gentianviolett und Neutralrot zu einem sicheren Ergebnis zu kommen, waren erfolglos. Im gefärbten fixierten Präparat wiederum ist die Erhaltung der Rosetten beim Ausstrich äußerst schwierig; so daß ich über den von PROWAZEK beschriebenen „Schleimhauch“ keine genauen Angaben machen kann. Wichtig für die weitere Untersuchung war vorerst die Beobachtung des Austritts der tropfenförmigen Körperchen.

Darüber, welches Organell diese Körperchen sezerniert, mußte das Färbepreparat Aufschluß geben. Die Anfertigung von brauchbaren, gefärbten Agglomerationspräparaten ist mit großen Schwierigkeiten verbunden. Werden nämlich die mit dem Serum behandelten Trypanoplasmen fixiert, so wird das Eiweiß gefällt und alles wird von dem gefällten Eiweiß überdeckt. Daher war es am günstigsten, Präparate anzufertigen, wenn Spontanagglomeration eintrat.

Färbt man Agglomerationspräparate mit HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin<sup>1)</sup>, so findet man mit Regelmäßigkeit als Fortsetzung

<sup>1)</sup> Safraninfärbung nach Fixierung mit dem FLEMMING'schen Gemisch und S-Fuchsin-Methylgrünfärbung gibt gleichfalls brauchbare Präparate.

des Blepharoplasten eine deutliche, sich schwarz färbende Linie, die bis an das Körperende verläuft (Fig. 3 und 7), aber manchmal im hintersten Drittel nicht mehr deutlich zu erkennen ist; doch sind dann meist einzelne Körnchen in ihrer Verlängerung sichtbar (Fig. 5). Diese Linie ist nicht immer eine glatt verlaufende, sondern hat öfters Rosenkranzform (Fig. 8), und ist mitunter nicht einheitlich, sondern mehrfach unterbrochen (Fig. 4 und 5). Sie verläuft gewöhnlich an der Blepharoplastseite bis zum Körperende. Wenn aber der Parasit bei der Spiraldrehung fixiert wird, die er bei der Vorwärtsbewegung macht, so verläuft die färbbare Linie in einer Spiraltour um den Körper (Fig. 7). Im allgemeinen ist der Farbton dieser Linie derselbe wie der des Blepharoplasten; doch ist es nicht selten, daß die Ausziehung des Blepharoplasten einen helleren Ton annimmt, oder aber daß ein heller Grund sichtbar wird, auf dem dunkler färbbare Granula aufgelagert sind (Fig. 7 und 8). In solchen Fällen zeigt auch der Blepharoplast diese Unterschiede. Bereits GELEI hat darauf aufmerksam gemacht, daß sich im Blepharoplasten von *Trypanoplasma dendrocoeli* zwei verschieden färbbare Substanzen befinden und BĚLAŘ hat bei starker Differenzierung die gleichen Verhältnisse an *Trypanoplasma helicis* gefunden. Fig. 8 zeigt diesen Unterschied in der Färbbarkeit der beiden Substanzen sowohl am Blepharoplasten wie an der Blepharoplastlinie.

In den zahlreichen Präparaten, die ich gemacht habe, konnte ich immer wieder feststellen, daß diese Linie in direkter Verbindung mit dem Blepharoplasten stand. Die Verbindung ist eine so enge und der Übergang so allmählich, daß es schwer fällt zu entscheiden, wie weit ursprünglich der Blepharoplast verlief. Dies wird einfach unmöglich, wenn die Linie und der Blepharoplast die gleiche Breitenausdehnung besitzen (Fig. 9 und 10). Der Blepharoplast ist in diesen Fällen meist verhältnismäßig schmal und macht den Eindruck, als wenn er verdoppelt wäre (Fig. 9). Dabei sind diese Bilder durchaus nicht selten.

Man könnte den Einwand erheben, daß die Blepharoplastlinie eine pathologische Erscheinung wäre, die durch das Serum hervorgerufen wird. Dies erscheint mir wenig glaubhaft, da an den anderen wohl mehr empfindlichen Zellbestandteilen wie z. B. am Kern pathologische Veränderungen nicht auftreten. Eine Verwechslung mit einem anderen ähnlichen Gebilde ist auch ausgeschlossen. Höchstens ist eine solche mit der Crista möglich, die jedoch an der Basis der undulierenden Membran verläuft, also an

der dem Blepharoplast gegenüberliegenden Seite, und die zum Blepharoplasten in keinerlei Beziehung steht.

Das regelmäßige Auftreten bei der Agglomeration, das mitunter rosenkranzförmige Aussehen dieser färbbaren Blepharoplastlinie sowie vor allem ihr Verlauf bis zum Körperende, wo die Agglomeration zustande kommt, zwingt mich zu der Annahme, daß der Blepharoplast an der Sekretion der agglomerablen Substanz beteiligt ist, und daß die färbbare Linie, die Verlängerung des Blepharoplasten, den Sekretionsstrom darstellt.

In diesem Zusammenhange war es auch von Wichtigkeit festzustellen, ob der Blepharoplast durch länger bestehende Agglomeration etwa ganz aufgelöst wird. Dies ist nicht der Fall. Selbst wenn die Agglomeration schon mehrere Stunden bestanden hat, ist eine Auflösung nicht zu beobachten. Ich glaubte aber mehrfach feststellen zu können, daß dann der Blepharoplast aufgelockert war und die beiden Substanzen, die heller und die dunkler färbbare deutlicher hervortraten. Wenn die *Trypanoplasmen* sich durch den allmählich einsetzenden Degenerationsprozeß abkugeln, nimmt der Blepharoplast Tropfenform an, wobei zugleich am Kern Auflösungserscheinungen auftreten.

Mit dem Ergebnis, daß der Blepharoplast an der Sekretion der agglomerablen Substanz teil hat, ist bereits Licht in den ganzen Vorgang der Agglomeration gebracht. Freilich wäre noch zu erörtern, was eigentlich diese Substanz chemisch ist. Bei Bakterien werden als Träger der agglutinablen Substanz Bakterienproteine angesehen, „die den Nucleoproteiden zuzurechnen sind“. Über den chemischen Aufbau des Blepharoplasten herrscht noch großes Dunkel. Man ist sich ja nicht einmal über seinen Ursprung und seine Funktion im klaren. Wenn man die Ansicht der SCHAUDINN-HARTMANN'schen Schule als zu Recht bestehend annimmt, wonach der Blepharoplast ein zweiter Kern ist und durch Teilung aus dem Trophonucleus entsteht (cf. *Hämoproteus*), dann könnte man auch in unserem Falle bei *Trypanoplasma* sagen, daß vielleicht Nucleoproteide des Blepharoplasten die Träger der agglomerablen Substanz sind. Da aber die SCHAUDINN-HARTMANN'sche Lehre nicht einwandfrei erwiesen ist und stark angefochten wird, läßt sich ein bestimmtes Urteil nicht fällen. Man muß sich vorläufig mit der Feststellung begnügen, daß beim Zustandekommen der Agglomeration der *Trypanoplasmen* eine hervorragende Rolle der Blepharoplast spielt.

Eine färbbare Linie, die vom Blepharoplasten ausgeht, wurde auch im normalen Leben beschrieben: „Wahrscheinlich geht eine

starke Fibrille vom Blepharoplasten aus und durchzieht den ganzen Körper bis zu seinem hinteren Ende“ (FRIEDRICH, p. 14). JOLLOS beschreibt mehrere Fibrillen und als häufiger vorkommend zwei starke, die knopfartig endigen. Nach seiner Figur zu urteilen, sind sie jedoch sehr dünn. KÜHN hält eine Fibrille für wahrscheinlich. BĚLAŠ und KEYSSELITZ glauben, daß die Fibrillen von den Basalkörnern ausgehen. Daß diese färbbare Linie den Namen „Fibrille“ erhielt, liegt daran, daß die Beobachter ihr Stützfunktion zuschrieben.

Ich glaube, daß diese im normalen Leben nicht zu oft sichtbare „Fibrille“ mit der von mir bei der Agglomeration mit Regelmäßigkeit gefundenen Blepharoplastlinie identisch ist, wenn auch die von mir beschriebene durch ihre Form und ihre Dicke ziemlich abweicht. Es wäre dann freilich eine Erklärung dafür nötig, warum diese Blepharoplastlinie auch im normalen Leben vorkommt. Die Erklärung dafür ist nicht schwer, wenn man bedenkt, daß bei Trypanoplasmen die Thigmotaxis eine weit verbreitete Erscheinung ist, und daß diese in Analogie zu anderen Protozoen auch bei Trypanoplasmen mit der Sekretion einer Substanz zusammenhängen dürfte, die vielleicht klebrige Eigenschaften hat.

Agglomeration können wir nach all dem Vorhergesagten definieren als die Erscheinung der Attraktion lebender Trypanoplasmen zueinander, die hervorgerufen wird durch gewisse Sera, und die mit der Ausscheidung einer agglomerablen Substanz durch den Blepharoplasten zusammenhängt, wobei aber die Trypanoplasmen nicht geschädigt werden. Die Agglomeration kommt wahrscheinlich durch einen physikalischen Vorgang zwischen der im Serum enthaltenen (agglomerierenden) und der von den Trypanoplasmen ausgeschiedenen (agglomerablen) Substanz zustande.

### **Verhalten der Trypanoplasmen in vitro und Züchtungsversuche.**

Ein besonderes Interesse hat die Kultur aller Protozoen und so auch unseres Flagellaten. Züchten heißt ja die normalen Lebensbedingungen nachahmen und die Züchtung bringt uns mitunter erst auf gewisse biologische Eigenschaften der Organismen, die der einfachen Beobachtung entgehen. Es ist leider eine unbestreitbare Tatsache, daß man seit dem Aufschwung der Protozoenkunde die Biologie im engeren Sinne von den parasitischen Einzelligen mehr oder weniger außer acht ließ und nur auf die Morphologie besonderen Wert legte. Und dabei bieten uns doch die einfachen strukturellen Verhältnisse eine im allgemeinen leichte

Handhabe zur Erforschung aller Lebenserscheinungen. — Aber noch ein anderer Grund — natürlich neben dem, stets reichliches und leicht zugängliches Material zur Verfügung zu haben — veranlaßte die Protozoenforscher gerade auf die Kultur von Parasiten und da besonders von Blutparasiten großen Wert zu legen. Man erhoffte bei der Züchtung die ununterbrochene Kette des Entwicklungsganges dieser Formen aufzufinden, wenn ein solcher besteht. Alle diese Gründe waren auch für mich maßgebend.

Versuche, Trypanoplasmen zu züchten, wurden erst von wenigen unternommen, jedoch mit negativem Erfolg. FRIEDRICH erwähnt, daß es ihm gelang, *Trypanoplasma helicis* in physiologischer Kochsalzlösung eine Woche und länger am Leben zu erhalten, wenn die Aufschwemmung stets gut durchlüftet wurde.

Welcher Wert dieser Bemerkung zuzumessen ist, wird aus meinen Versuchen hervorgehen. KÜHN, der gleichfalls die in Schnecken parasitierende Art zu seinen Versuchen verwandte, berichtet, daß er mit verschiedenen Nährböden, mit Bouillonagar vermischt mit Schneckenblut, sowie mit Schneckenblutagar keinen Erfolg hatte. „Nach zwei Tagen fand ich niemals mehr lebende Flagellaten“ (p. 84). Als Grund für das Mißlingen der Züchtung gibt er das Überwuchern durch Bakterien an.

Von anderen Trypanoplasmenarten versuchte KEYSSELITZ *Trypanoplasma borreli* des Fischblutes auf Blutagar zu züchten, ohne daß es ihm gelang. WALKER dagegen züchtete mit Leichtigkeit *Trypanoplasma ranae*, das dieser Autor einmal im Darm von *Rana palustris* beobachtet hat, auf gewöhnlichem Amöbenagar. Diese Art unterscheidet sich aber von allen anderen nach WALKER durch die Nahrungsaufnahme: sie hat ein Cytostom und lebt von Bakterien. In seiner Arbeit kommt dieser Autor zu dem interessanten Ergebnis, daß die in der Kultur auftretenden abweichenden Formen nicht Entwicklungsstadien, sondern eine Folge der vorhandenen Nahrungsmenge sind. Ferner beschreibt er eine Form, die er als Vorbereitung zur Encystierung ansieht, ohne Cysten selbst gesehen zu haben.

Zunächst stellte ich fest, wie lange überhaupt die Trypanoplasmen in physiologischer Kochsalzlösung zu leben imstande sind. Ich benutzte als Kulturgläschen etwa 4—5 cm hohe Eprouvetten mit einer Lichtung von 5—6 mm, die nach dem Ende zu konisch verjüngt waren. Die Kochsalzlösung wurde stets ausgekocht, um nicht unnötig Bakterien in die Kultur hineinzutragen. Trotz alledem habe ich in diesen Gläschen die Trypanoplasmen nie länger als 4 Tage erhalten können, auch wenn ich die Aufschwemmung



gut durchlüftet habe. Schädigungen zeigen sich jedoch schon bei einzelnen am ersten Tage ganz deutlich, indem die Flagellaten ihre freie Ortsbewegung aufgeben. Verschiedene Gründe kommen für das frühzeitige Auftreten der Absterbeerscheinungen in Betracht: Bakterien könnten schädigend einwirken. Dies ist jedoch nicht der Fall, da ich nach Möglichkeit steril arbeitete und die Bakterienentwicklung am 2. und 3. Tage noch nicht so hochgradig war. Im Receptaculum selbst sind nämlich Bakterien, so daß man vollkommen steril überhaupt nicht kultivieren kann. Außerdem sind die Trypanoplasmen gegen Bakterien und ihre Produkte gar nicht so empfindlich wie aus meinen weiteren Versuchen hervorgehen wird. Ferner könnten die eigenen Stoffwechselprodukte der Flagellaten, gegen deren Anhäufung ja alle Lebewesen mehr oder weniger empfindlich sind, einen schädigenden Einfluß ausüben. Dieses Moment scheint mir weniger ausschlaggebend zu sein, weil die Schädigung verhältnismäßig frühzeitig eintrat, und ferner weil die Noxe ganz unabhängig von der Zahl der Trypanoplasmen und der Wassermenge auftrat. Um aber diese Möglichkeit ganz auszuschalten, wechselte ich das Wasser alle 6 Stunden. Trotzdem waren nach 4 Tagen alle Flagellaten bewegungslos und abgestorben. Als nächstes schädigendes Moment kam das Medium selbst in Betracht, also die physiologische Kochsalzlösung. PÜTTER hat ja nachgewiesen, daß diese für Opalinen durchaus nicht indifferent ist und verwandte daher eine Lösung, die Seignettesalz<sup>1)</sup> enthielt. Ich machte auch damit einige Versuche, jedoch mit dem gleichen negativen Erfolg. Da die Schädigung erst mit der Zeit eintrat, so war vor allem an eine Hungerwirkung zu denken, und dafür sprach auch folgende Tatsache, daß die Flagellaten nicht zu gleicher Zeit starben. Während bei einzelnen schon nach 5—6 Stunden Absterbeerscheinungen zu beobachten waren, waren andere mitunter noch nach 2 Tagen frei beweglich. Sicher sind es die verschiedenen physiologischen Zustände, die die verschieden lange Lebensdauer unter den gleichen Lebensbedingungen verursachen. Die verschiedenen physiologischen Zustände aber sind wahrscheinlich der verschiedene Gehalt an Reservestoffen.

Es galt nunmehr eine geeignete Nahrung für die Trypanoplasmen zu finden. Es lag nahe, Eiweiß zu verwenden, da die

<sup>1)</sup> Die Zusammensetzung der PÜTTER'schen Flüssigkeit ist folgende:

NaCl-Lösung 0,8 Proz.	100 ccm
Seignettesalz 30 Proz.	5 ccm
Aqu. dest.	400 ccm.

Trypanoplasmen unter normalen Lebensbedingungen auch von Eiweiß leben. Ich impfte das sterile Weißei vom Hühnerei mit Trypanoplasmen, jedoch mit dem Erfolg, daß alle Flagellaten in wenigen Stunden zugrunde gingen. Nach mehreren mißlungenen Versuchen habe ich als günstige Konzentration gefunden: 2 Tropfen Eiweiß auf 1 ccm physiologische Kochsalzlösung. Alle 5 Tage wurde die Flüssigkeit erneuert. In dieser Lösung hielten sich die Trypanoplasmen 20—25 Tage; mehrfach konnte ich Teilungen beobachten. Die Flagellaten behielten ihre schlanke Form und bewegten sich lebhaft. Schon wenige Tage nach Ansetzen der Kulturen entwickeln sich in diesem günstigen Medium Bakterien in großer Menge, die aber vorerst die Trypanoplasmen nicht schädigten. Veränderungen in der Form der Parasiten habe ich nicht beobachtet. Am 20. Tage wurden gewöhnlich die ersten der von mir vorher beschriebenen Degenerationsstadien sichtbar. Von da ab trat ein unaufhaltsames Absterben der Trypanoplasmen ein.

Neben diesen Versuchen mit Eiweiß, machte ich noch andere mit Traubenzucker, Rohrzucker, Pepton, Schneckenbouillon, sowie mit festen Nährböden nach Novy (mit Eiweiß) und mit Amöbenagar. Mit keinem dieser Versuche hatte ich Erfolg, ohne daß ich den Grund für das Mißlingen vor allem der Versuche mit Nährböden angeben kann.

Im Zusammenhang mit der Kultivierung stand die Frage, wie sich die Trypanoplasmenaufschwemmungen der Einwirkung verschiedener Temperaturen gegenüber verhalten. Es fiel mir im Hochsommer auf, daß die Trypanoplasmen in Kochsalzlösung nur wenige Stunden ihre Lebensfähigkeit behielten. Um dies näher nachzuprüfen, stellte ich folgenden Versuch an: Vom gleichen Stamm machte ich zwei Trypanoplasmenaufschwemmungen, die ich in Glasröhrchen auffüllte, von denen das eine unter Zimmertemperatur (16°), das andere im Eisschrank (4°) gehalten wurde. Das Verhalten unter diesen verschiedenen Bedingungen war folgendes:

I. Glasröhrchen bei Zimmertemperatur:

- 24 Stunden: etwa 50 Proz. der Trypanoplasmen sind freibeweglich, während die anderen unter Degenerationserscheinungen ihre Bewegung eingestellt haben.
- 48 Stunden: fast keine Flagellaten in freier Bewegung; ein Teil besitzt noch Kontraktions- und Geißelbewegung.
- 72 Stunden: nur vereinzelt in pendelnder Bewegung.
- 96 Stunden: keine Bewegung; alle Flagellaten abgestorben.

## II. Glasröhrchen bei Eisschranktemperatur:

- 3. Tag: alle Trypanoplasmen in freier lebhafter Bewegung.
- 7. Tag: desgleichen.
- 14. Tag: sehr viele beweglich; nur vereinzelte abgestorben.
- 20. Tag: vereinzelte in pendelnder oder krampfhaft zuckender Bewegung; alle anderen abgerundet und tot.
- 24. Tag: keine Bewegung; alle Flagellaten sind abgestorben.

Aus diesem Versuch erhellt, daß sich die Trypanoplasmen bei tieferer Temperatur viel länger ohne Nahrung erhalten können. Denn einen anderen Grund wüßte ich nicht, der für die längere Lebensdauer in Frage käme. Man könnte noch an die Schädigung durch Bakterienentwicklung denken, die bei höherer Temperatur natürlich in höherem Maße vor sich geht. Ich habe aber schon vorher darauf hingewiesen, daß einmal in den ersten Tagen überhaupt nicht so reichlich Bakterien vorhanden sind, und daß ferner die Trypanoplasmen in Eiweißkulturen trotz der Anwesenheit von Bakterien gut gedeihen. Es ist also lediglich der in der Kälte herabgesetzte Stoffwechsel, der ein längeres Leben ermöglicht.

Dieser Versuch verschafft uns wiederum einen tieferen Einblick in die Biologie der Trypanoplasmen. Denn es geht daraus hervor, daß die Parasiten in der Kälte lange Zeit auch ohne Nahrung lebensfähig bleiben. Im Winter, wo der ganze Lebensprozeß des Wirtes, der Schnecke, auf ein Mindestmaß herabgesetzt ist, wo auch der Säftestrom im Receptaculum versiegt, sind die Trypanoplasmen auf ein Nahrungsminimum angewiesen. Hier kommt ihnen die Temperatur zu Hilfe, die ihre Lebenserscheinungen und ihren Stoffwechsel gleichfalls auf ein Minimum reduziert.

Auf eine interessante Erscheinung der in Eiweiß kultivierten Trypanoplasmen möchte ich noch kurz eingehen. Impft man die Eprouvetten mit Flagellaten, die keine oder nur wenige Zelleinschlüsse enthalten, so treten nach wenigen Tagen im Körper dieser Kulturtrypanoplasmen stark lichtbrechende Granula auf, die mitunter eine beträchtliche Größe besitzen. Da diese Einschlüsse mit Regelmäßigkeit in den Flagellaten der Eiweißkulturen zu finden waren, war sofort dabei an Reservestoffe zu denken, und da sie eine starke Lichtbrechung zeigten, machte ich zunächst Fettproben mit Scharlachrot und Osmiumsäure, die negativ ausfielen. Auch die Volutinprobe nach A. MEYER war negativ. Dagegen ergab die BEST'sche Glykogenprobe<sup>1)</sup> ein positives Resultat. Man kann in dem

<sup>1)</sup> Nach den Angaben von G. HERXHEIMER (Technik der pathologisch-histologischen Untersuchungen, Wiesbaden 1912) machte ich die Färbung folgendermaßen:

nach BEST gefärbten Präparat größere und kleinere Granula unterscheiden, die einen tiefroten Farbton haben, während das Plasma schwach rot gefärbt ist (Fig. 13 und 14). Meist liegen die Einschlüsse hinter dem Kern, doch kann man kleinere Körner auch vor dem Kern beobachten. Eine bestimmte Anordnung etwa in einer geraden Linie ist nicht vorhanden, sondern regellos liegen die Reservestoffe im Plasma. Im Polarisationsmikroskop verhalten sie sich wie isotrope Körper, sind also einfachbrechend. Durch Ptyalin, dem diastatischen Ferment des Speichels, werden die Körperchen aufgelöst. Dies kann man ganz deutlich in einem nach BEST gefärbten Präparat erkennen. Läßt man 24 Stunden bei 37° im Thermostaten Speichel auf die gefärbten Trypanoplasmen mit den Granula einwirken, so lösen sich die Körner auf, und der ganze Flagellatenkörper nimmt einen etwas tiefer roten Farbton an. Nach Zusatz von Jodtinktur oder Jodjodkali erscheinen die Granula gelbbraun.

Man kann diese Einschlüsse auch mit HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin darstellen, wenn man zunächst in starker FLEMMING'scher Flüssigkeit und dann — nach kurzem Abspülen mit Wasser — in konzentrierter Sublimatlösung fixiert (Fig. 11 und 12). In solchen Präparaten kann man heller und dunkler färbbare Granula unterscheiden, die bald im vorderen, bald im hinteren Körperteil liegen. Sicher wohl ist die unterschiedliche Färbung eine Folge der verschiedenen Dichtigkeit der Einschlüsse. Die größeren Granula lassen ringsherum einen helleren Hof erkennen und können, wie aus Fig. 12 hervorgeht, beträchtliche Dimensionen erreichen. Der hellere Hof entsteht vielleicht durch Schrumpfung der Granula.

Einschlüsse wurden bei Trypanoplasmen bereits von früheren Beobachtern beschrieben und zwar teils als Chromatinpartikel

- a) Härten in absolutem Alkohol,  
 b) 24 Stunden färben in nachstehender Karminlösung:

BEST'sches Karmin	20	Teile
Ammoniak	30	"
Methylalkohol	30	"

BEST'sches Karmin wird folgendermaßen hergestellt: Karmin 2,0 g, Kaliumkarbonat 1,0 g, Chlorkalium 5,0 g, Aqua dest. 60 ccm. Die Lösung wird gekocht und dann 20 ccm Ammoniak hinzugetan.

- c) Differenzieren unter dem Mikroskop in folgender Mischung:

Alkohol. absol.	40	Teile
Methylalkohol	20	"
Aqua dest.	50	"

- d) Überführen in 80 proz. Alkohol, Alkohol absol., Xylol. Kanadabalsam.

teils als Volutinkörner. Neben diesen Granula werden von GELEI und BELAR große „Kugeln“ beobachtet, die die Alveolen ausfüllen, deren Bedeutung aber unklar ist. Allem Anschein nach sind diese „Kugeln“ mit den Einschlüssen zu identifizieren, die ich in Kulturtrypanoplasmen beobachtet habe. Die BEST'sche Färbung ist mit bestimmtem Resultat von keinem der früheren Beobachter gemacht worden.

Im normalen Leben kommen die großen Einschlüsse weniger zahlreich vor, aber auch da konnte ich sie mit der BEST'schen Methode nachweisen. Da die zwei Methoden, die für Glykogen spezifisch sind, die Ptyalinreaktion und die BEST'sche Färbung positiv ausfielen, so liegt es nahe, anzunehmen, daß diese Granula aus Glykogen bestehen. Wenn die Jodreaktion nicht vollkommen eindeutig ausfiel, so mag dies daran liegen, daß durch den Periplasten hindurch das Jod zu wenig wirksam ist. Ein Herauspressen der Körner durch Zerdrücken der Trypanoplasmen ist mir aber bisher nicht gelungen. Andererseits besteht aber die Möglichkeit, daß diese Reservestoffe nicht aus reinem Glykogen bestehen.

Zum Schluß ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Professor Dr. DOFLEIN, für die Anregung zu dieser Arbeit und für das Interesse, das er meinen Untersuchungen stets entgegenbrachte, meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Breslau, im Dezember 1921.

### Literaturverzeichnis.

- 1) ADERHOLD, R.: Beitrag zur Kenntnis richtender Kräfte bei der Bewegung niederer Organismen. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 22 1888 p. 310.
- 2) BELAR, C.: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von *Trypanoplasma helicis* LEIDY. Arch. f. Protistenk. Bd. 36 1916 p. 255.
- 3) BÜRGI, E.: Über Bakterienagglutination durch normale Sera. Arch. f. Hyg. Bd. 62 1907 p. 239.
- 4) BÜTSCHLI, O.: Mastigophora. in: BRONN's Klassen u. Ordnungen des Tierreichs I 2 1883—87.
- 5) DOFLEIN, F.: Lehrbuch der Protozoenkunde. 4. Aufl. Jena 1916.
- 6) DÜRING, A.: Studien über Agglomeration und Immunität bei *Trypanosoma Lewisi*. Inaug.-Diss. Bern 1908.
- 7) FRANCIS, E.: An experimental Investigation of *Trypanosoma Lewisi*. Hygienic laboratory bulletin 11. Public health and Marine-Hospital service of the United States. Washington 1903.

- 8) FRIEDRICH, L.: Über Bau und Naturgeschichte von *Trypanoplasma helicis* LEIDY. Arch. f. Protistenk. Bd. 14 1909 p. 363.
- 9) GELEI, I.: Bau, Teilung und Infektionsverhältnisse von *Trypanoplasma dendrocoeli* FANTHAM. Arch. f. Protistenk. Bd. 32 1914 p. 171.
- 10) HAGEMEISTER, W.: Über die Züchtung pathogener Trypanosomen auf künstlichen Nährböden. Zeitschr. f. Hyg. Bd. 77 1914 p. 227.
- 11) HARTMANN, M. u. JOLLOS, V.: Die Flagellatenordnung „Binucleata“. Arch. f. Protistenk. Bd. 19 1910 p. 81.
- 12) HARTMANN, M. u. SCHILLING, CL.: Die pathogenen Protozoen. Lehrbuch Berlin 1917.
- 13) JENNINGS, H. S.: Das Verhalten der niederen Organismen. Übersetzt von Mangold. Leipzig 1910.
- 14) JENSEN, P.: Über den Geotropismus niederer Organismen. Arch. f. d. ges. Phys. Bd. 53 1893.
- 15) JOLLOS, V.: Bau und Vermehrung von *Trypanoplasma helicis*. Arch. f. Protistenk. Bd. 21 1911 p. 103.
- 16) JÜRGENS: Beitrag zur Biologie der Rattentrypanosomen. Arch. f. Hyg. 1902 p. 265.
- 17) KEYSSELITZ, G.: Generations- und Wirtswechsel von *Trypanoplasma borreli* LAVERAN et MESNIL. Arch. f. Protistenk. Bd. 7 1906 p. 1.
- 18) KÜHN, M.: Die Trypanoplasmen und deren Verbreitung in einheimischen und ausländischen Schnecken. Schriften d. physik.-ökonom. Gesellsch. Königsberg i. Pr., 52. Jahrg. 1911 p. 63.
- 19) KÜNDEL, K.: Zur Biologie der Lungenschnecken. Heidelberg 1916.
- 20) LANGE: Makroskopische Agglutination bei Trypanosomen. Centralb. f. Bakt. Bd. 50 (Referate) 1911 Beiheft p. 171.
- 21) LAVERAN, A. et MESNIL, F.: De la longue conservation à la glacière des trypanosomes du rat et de l'agglomération de ces parasites. Compt. rend. de la Société de biologie 1900 p. 816.
- 22) — —: Sur l'agglutination des trypanosomes du rat par divers sérum. Ibid. p. 939.
- 23) MANTEUFEL: Untersuchungen über spezifische Agglomeration und Komplementbildung bei Trypanosomen und Spirochäten. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Berlin Bd. 28 1908 p. 172.
- 24) MATTES, W.: Agglutinationserscheinungen bei Trypanosomen. Centralbl. f. Bakteriol. (Originale) Bd. 65 1912 p. 554.
- 25) MAYER, M.: Pathogene Trypanosomen. in: PROWAZEK's Handbuch der pathogenen Protozoen. Leipzig 1912.
- 26) —: Nachtrag. Ibid. 1920.
- 27) MEYER, A.: Orientierende Untersuchungen über Verbreitung, Morphologie und Chemie des Volutins. Bot. Ztg. Bd. 62 1904 p. 113.
- 28) NERESHEIMER: Die Gattung *Trypanoplasma*. in: PROWAZEK's Handb. d. path. Protozoen Teil. 1. Leipzig 1912.
- 29) PALTAUF, R.: Die Agglutination. in: Handb. d. path. Microorganismen KOLLE-WASSERMANN Bd. 2 p. 1. Jena 1913.
- 30) PROWAZEK, S. v.: Studien über Säugetiertrypanosomen. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Berlin Bd. 22 1905 p. 351.
- 31) —: Einführung in die Physiologie der Einzelligen (Protozoen). Leipzig und Berlin 1910.

- 32) PÜTTER, A.: Studien über Thigmotaxis bei Protisten. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1900 p. 243.
- 33) —: Die Atmung der Protozoen. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 5 1905 p. 566.
- 34) —: Vergleichende Physiologie. Jena 1911.
- 35) RÖSSLE, R.: Spezifische Sera gegen Infusorien. Arch. f. Hyg. Bd. 54 p. 1.
- 36) SACHS, H. u. RITZ, H.: Experimentelle spezifische Diagnostik mittels Agglutination, Bakterizidie (Lyse) und Komplementbindung. Handb. d. path. Microorganismen KOLLE-WASSERMANN Bd. 3 1913.
- 37) SCHERN, K.: Über die Wirkung von Serum und Leberextrakten auf Trypanosomen. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Berlin Bd. 38 1911 p. 338.
- 38) VERWORN, M.: Allgemeine Physiologie. 4. Aufl. 1907.
- 39) VOLK, R.: Über Agglutination. Handb. d. Immunitätsforsch. Bd. 2 Jena 1909.
- 40) WALKER, E. L.: The cultivation of the parasitic Flagellata and Ciliata of the intestinal tract. Journ. of medical Research Vol. 18 1903 p. 487.
- 41) —: Trypanoplasma ranse n. sp. and its life-cycle in cultures. Journ. of medical Research Vol. 23 1910 p. 391.
- 42) WOODCOCK, H. M.: The Haemoflagellates: a Review of present knowledge relating to the Trypanosomes and allied forms. Quart. Journ. of micr. Sci. T. 50 1906.

### Tafelerklärung.

#### Tafel 5.

Alle Figuren wurden mit dem ABBE'schen Zeichenapparat entworfen. Optik: ZEISS apochrom. Imm. 2 mm und Comp. Oc. 18 (nur Fig. 1 u. 2 mit Comp. Oc. 12). Tubuslänge 160 mm. Soweit nichts anderes vermerkt, sind die Präparate mit SCHAUDINN'scher Flüssigkeit fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt.

Fig. 1 u. 2. Agglomerationsrosetten.

Fig. 3—10. Trypanoplasmen aus zersprengten Agglomerationsrosetten mit ausgezogenem Blepharoplasten.

Fig. 11 u. 12. Kleine und große Zelleinschlüsse. (FLEMING-Sublimat. E.H.)

Fig. 13 u. 14. Kleine und große Zellgranula. (Alkoholfixierung. BEST'sche Glykogenfärbung.)

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Aus dem Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten zu Hamburg  
(Direktor: Ober-Med.-Rat Prof. Dr. B. Nocht)  
und der Tropenabteilung des Instituts für parasitäre und Infektionskrankheiten  
der Tierärztlichen Hochschule zu Utrecht (Direktor: Prof. Dr. L. de Blicck).

## **Zur Kenntnis einiger Vogeltrypanosomen.**

Von  
**Otto Nieschulz.**

(Hierzu Tafel 6 u. 7 und 2 Textfiguren.)

---

Wenn wir von den vielen Arbeiten über Vogeltrypanosomen, die sich fast ausschließlich auf das Studium von Trockenpräparaten stützen, absehen, so bleibt über die Cytologie dieser Parasiten als einzige Arbeit, die auf Grund von Untersuchungen bei einwandfreier Technik ausgeführt ist, nur die von ROSENBUSCH (1909) übrig, die zugleich die erste ausführlichere über die Cytologie der Trypanosomen überhaupt darstellt. Dieser Forscher wies nach, daß die Kernteilung sich unter dem Bilde einer primitiven Mitose vollzieht und glaubte, auch dieselbe Teilungsweise beim Blepharoplasten gefunden zu haben. Das neue Basalkorn soll sich dann vom Tochterblepharoplasten durch heteropole Teilung abspalten. KÜHN und SCHUCKMANN (1912) kamen dann aber bei mit sehr sorgfältiger Technik ausgeführten Studien an *Trypanosoma brucei* und *lewisi* zu gerade den entgegengesetzten Ergebnissen. Der Kern teilt sich wie der Blepharoplast nach ihnen amitotisch durch hantelförmige Durchschnürung; das neue Basalkorn entsteht, wie sie besonders an blepharoplastlosen Trypanosomenstämmen nachweisen konnten, durch Teilung vom alten Basalkorn, die neue Geißel durch Spaltung der



alten. Diese Ansicht blieb lange die herrschende, bis KUCZYNSKI (1917) bei einigen pathogenen Trypanosomen und dem *Tryp. lewisi*, vor allem HARTMANN und NÖLLER (1918) an den Kulturformen des nicht-pathogenen Rindertrypanosomas, des *Tryp. theileri*, sowie auch SCHUURMANS STEKHOVEN (1919) am *Tryp. brucei* die Angaben ROSENBUSCH'S über die Kernteilung im wesentlichen bestätigen konnten, während sie sich, was die Blepharoplast- und Basalkornteilung anbetrifft, der Ansicht KÜHN und SCHUCKMANN'S anschlossen. Die neue Geißel entsteht nach ihnen aber durch Auswachsen vom Tochterbasalkorn und nicht durch Spaltung der alten Geißel.

Auf die vielen theoretischen Erwägungen, die sich seit SCHAUDINN'S klassischer Arbeit über den Generationswechsel von Trypanosomen und Spirochäten an die Cytologie der Trypanosomen angeknüpft haben, einzugehen, kann ich hier verzichten, da diese Streitfragen ausführlich in den genannten Arbeiten, besonders bei KÜHN und SCHUCKMANN schon zusammengestellt sind.

Obwohl Herr Prof. NÖLLER demnächst<sup>1)</sup> in einem Lehrbuche die wichtigsten Stadien aus der Cytologie des Kreuzschnabeltrypanosomas abbilden wird, hielt ich es doch bei der großen praktischen Bedeutung der Trypanosomen für angebracht, mein verhältnismäßig reiches Material an Vogeltrypanosomen — es standen mir neun verschiedene Stämme zur Verfügung — auch eingehend cytologisch auszuwerten.

## I. Material und Technik.

Die Trypanosomen kommen im Blut unserer heimischen Vögel und, wie ich auch habe feststellen können, unserer Süßwasserfische, viel weiter verbreitet vor, als man im allgemeinen annimmt. Während eines zweimaligen Aufenthaltes im Frühjahr und Herbst 1920 auf der biologischen Anstalt in Helgoland — Herrn Geheimrat HEINCKE gebührt für die gütige Überlassung eines Arbeitsplatzes mein besonderer Dank — war es mir vor allem durch die freundliche Unterstützung von Herrn Dr. WEIGOLD, des bekannten Leiters der dortigen Vogelwarte, dem ich für seine wertvolle Hilfe zu großem Dank verpflichtet bin, möglich, eine größere Anzahl von Zugvögeln lebend auf Trypanosomen zu untersuchen und von ihrem Blute Kulturen anzulegen. Es gelang mir, wie ich schon kurz in

<sup>1)</sup> Anm. bei der Korrektur: Inzwischen Teil I erschienen: NÖLLER, W. (1922): Die wichtigsten parasitischen Protozoen des Menschen und der Tiere. in: v. OSTERTAG, WOLFFHÜGEL und NÖLLER: Die tierischen Parasiten der Haus- und Nutztiere. Berlin.

einer vorläufigen Mitteilung (NIESCHULZ, 1921) berichtet habe, bei neun verschiedenen Vogelarten eine Infektion festzustellen. Bezeichnend für unsere recht geringe Kenntnis von der Verbreitung dieser Parasiten ist es, daß von diesen 9 Vögeln 6 als Wirtstiere noch nicht bekannt waren.

Trypanosomen wurden zum ersten Male gefunden in:

*Anthus pratensis* L. (Wiesenpieper),  
*Erithacus phoenicurus* L. (Gartenrotschwanz),  
*Phylloscopus trochilus* L. (Fitislaubsänger),  
*Saxicola oenanthe* L. (Steinschmätzer),  
*Sylvia simplex* LATH. (Gartengrasmücke),  
*Turdus torquatus* L. (Ringdrossel),

während sie in:

*Erithacus rubecula* L. (Rotkehlchen),  
*Muscicapa atricapilla* L. (Trauerfliegenfänger),  
*Turdus philomelos* BREHM (Singdrossel)

schon früher von anderen Autoren gefunden sind.

Außerdem konnte ich noch durch die gütige Erlaubnis von Herrn Prof. VOSSELER im Zoologischen Garten zu Hamburg etwa 20 meist tropische Vögel durch Anlegen von Blutkulturen auf Trypanosomen untersuchen. Das Resultat war jedoch in allen Fällen negativ. Dies Ergebnis läßt sich wohl durch die teilweise sehr lange Gefangenschaft — die Tiere waren schon vor Kriegsbeginn eingeführt worden — der Vögel erklären. Die Infektion, die sie eventuell in ihrer Heimat erhalten hatten, ist im Laufe der Jahre verschwunden, und eine Neuinfektion — die Übertragung der Trypanosomen scheint nur durch Nesterparasiten zu erfolgen — hat nicht stattgefunden.

Im Blute der Vögel kommen die Trypanosomen so spärlich vor, daß man sie auch bei gründlichem Suchen im Lebendpräparat nicht immer finden kann. Gefärbte Blutausrichungen sind hierfür noch viel ungünstiger. Etwas häufiger sind sie im Knochenmark ihrer Wirte, doch gelingt es auch hier nicht immer, sie festzustellen. Der sicherste und wohl nur ganz ausnahmsweise fehlschlagende Nachweis geschieht durch Anlegen von Kulturen. Daß auch hier ein Mißerfolg nicht ausgeschlossen ist — natürlich ganz abgesehen von bakterieller Verunreinigung —, habe ich selbst beobachten können, da es mir wohl gelang, im Knochenmark einer Gartengrasmücke ein Trypanosom zu finden, während die angelegten Kulturen negativ ausfielen.

Die Technik der Blutentnahme ist bei größeren Vögeln verhältnismäßig einfach. Man entnimmt der Flügelvene das Blut mit

einer sterilen Spritze direkt über dem Oberarmknochen, wobei man sich hüten muß, die Flügelaorta, die unmittelbar darunter verläuft, anzustechen, da sonst die Vögel bei ihrem hohen Blutdruck sehr leicht verbluten würden. Bei Vögeln von Drosselgröße an abwärts ist jedoch die Vene für diese Art der Blutentnahme zu klein. Man kann bei ihnen nun die feinen Adern an der Flügelspitze oder auch die Vene selbst einfach anstechen, nachdem die Federn entfernt sind, und dann den heraustretenden Blutstropfen mit einer Spritze oder dgl. aufsaugen. Bei dieser Methode ist jedoch die Gefahr der bakteriellen Verunreinigung recht groß. Bedeutend bessere Ergebnisse erhielt ich durch Herzpunktion. Merkwürdigerweise vertrugen selbst Vögel von der Größe eines Laubsängers diesen groben Eingriff meist gut. Nur etwa 10 Proz. der punktierten Vögel gingen ein. Man sticht am besten etwas seitwärts schräg nach vorn durch den Pectoralis und das Sternum hindurch, nachdem man die Haut vorher am zweckmäßigsten mit dem leicht verdunstenden Gemisch von Alkohol und Äther desinfiziert hat. Vorsehen muß man sich dabei, daß man nicht durch das Herz hindurch sticht und vor allem nicht den Aortabogen verletzt. Die Spitze der Kanüle darf wegen des geringen Durchmessers des Herzens der Kleinvögel nicht sehr ausgezogen, die Kanülenweite trotzdem nicht zu gering sein. Auf diese Weise können bei ganz kleinen Vögeln 0,2 ccm, bei solchen von der Größe einer Drossel bis 0,5 ccm Blut entnommen werden. Das Blut ersetzt man darauf durch etwa die gleiche Menge physiologischer Kochsalzlösung subcutan oder intraperitoneal. Nach Ablauf etwa einer Stunde hatten sich die Vögel von der Punktion meist völlig erholt und flogen dann beim Freilassen ganz normal ab.

Als Kulturmedium verwendet man zunächst am besten Blutbouillon. Man kann auch Blutagarröhrchen nehmen, doch läßt sich hierin nicht soviel Blut einsäen wie in die Bouillon, ein Umstand, der bei dem spärlichen Vorkommen der Trypanosomen natürlich von Bedeutung ist. Bei der Blutbouillon habe ich die Zusammensetzung aus 2—3 Teilen Bouillon und einem Teil defibrinierten Bluts als sehr günstig gefunden. Dies Anlegen der ersten Kulturen läßt sich auch mit recht primitiven Hilfsmitteln fertigstellen, wie ich es selbst auf Helgoland ausprobieren konnte. Ich hatte mir sterile Nährbouillon (1000,0 Aqu. dest., 10,0 Liebig-Fleischextrakt, 5,0 NaCl, 10,0 Pepton) und steril entnommenes, defibriniertes Pferdeblut in zugeschmolzenen Glasgefäßen mitgenommen, dann an Ort und Stelle gemischt und in über einer Spiritusflamme sterilisierte Reagenzgläser gefüllt.

Etwa 8–10 Tage, nachdem die Röhrcchen mit Blut beschickt sind, findet man in ihnen, wenn das Blut Trypanosomen enthielt, auf der Oberfläche der Blutkörperchenschicht massenhaft diese Parasiten, so daß sie häufig sogar schon makroskopisch als ein feiner Belag zu erkennen sind.

Die so erhaltenen Trypanosomen züchtete ich nach dem NÖLLERschen Plattenverfahren (NÖLLER, 1917) weiter und habe sie jetzt teilweise schon über 2 Jahre in Kultur. Zwei Stämme (aus *Anthus pratensis* und *Muscicapa atricapilla*) verlor ich leider früh durch bakterielle Verunreinigung.

Herr Prof. NÖLLER (Berlin) war so liebenswürdig, mir für meine Untersuchungen seinen Stamm aus *Loxia curvirostra* L. (Kreuzschnabel) und einen neu gezüchteten aus *Asio otus* L. (Waldohreule) zur Verfügung zu stellen, Herr Prof. MAYER (Hamburg) seinen aus *Astur palumbarius* L. (Hühnerhabicht). Beiden Herren hierfür meinen besten Dank.

Die Präparate wurden, wie wohl kaum erst besonders betont zu werden braucht, stets feucht fixiert und feucht weiterbehandelt. Als Fixierungsflüssigkeit diente Sublimat-Alkohol nach SCHAUDINN und auch konzentrierte, wässrige Sublimatlösung allein. Beides gab gleich gute Resultate. Gefärbt wurde mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN in der Form, wie sie NÖLLER (1921) neuerdings beschrieben hat. Die Präparate wurden zunächst eine Stunde lang im 37°-Brutschrank in 4proz. Eisenalaunlösung gebeizt, nach kurzem Abspülen in Wasser ebensolange wieder im Brutschrank gefärbt und dann mit 2proz. Eisenalaunlösung differenziert. Die Farbe muß sehr stark ausgezogen werden, so daß das Protoplasma nur noch ganz leicht gefärbt ist, da es nur auf diese Weise gelingt, die Teilungsspindeln wirklich gut darzustellen. Gegenüber der Färbebrücke, die eine ständige Kontrolle der Differenzierung unter dem Mikroskop gestattet und von KÜHN und SCHUCKMANN (1912) besonders empfohlen wurde, ziehe ich nach dem Vorgange NÖLLER's das Differenzieren in einer Petrischale unter ständigem Schwenken der Präparate vor. Nach dieser Methode erhält man auch bei sehr stark entfärbten Präparaten noch völlig deutliche Geißeln, während diese sonst meist fast ganz mit entfärbt wurden.

Zur Herstellung der Präparate wurden möglichst junge, nur wenige Tage alte Kulturen verwandt, da in älteren viele Degenerationsformen mit starker Granulabildung auftreten, die leicht zu Mißdeutung Anlaß geben können.

Diese Untersuchungen wurden im Institut für Schiffs- und Tropen-

krankheiten begonnen. Herrn Obermedizinalrat Prof. Dr. NOCHT bin ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes und die großzügige Unterstützung, die ich in seinem Institut genossen habe, zu großem Dank verpflichtet, Herrn Prof. Dr. LOHMANN für das weitgehende Entgegenkommen, daß er mir bei meinen Studien bewiesen hat. Herrn Prof. Dr. NÖLLER möchte ich auch an dieser Stelle vielmals danken für das warme Interesse, das er mir und meinen Arbeiten während meiner Studentenzzeit entgegengebracht hat.

## II. Morphologie.

### a) Die *Crithidia*-Form.

Alle Vogeltrypanosomen wachsen in der Kultur auf Platten bei Zimmertemperatur fast ausschließlich in der *Crithidia*-Form, wie dies NÖLLER (1920) von seinem *Tryp. loxiae* und HARTMANN und NÖLLER (1918) vom *Tryp. theileri* beschrieben haben. Gestalt und Größe schwanken wie bei allen Kulturtrypanosomen in beträchtlichen Grenzen. In jungen, nur wenige Tage alten Kulturen haben die ruhenden, d. h. in der Teilungsrufe befindlichen, Trypanosomen eine mehr oder weniger schlanke Gestalt (Fig. 1—9), das Hinterende leicht abgestumpft, das Vorderende zugespitzt und allmählich in die Geißel übergehend. In älteren Kulturen runden sie sich ab, es setzt in ihrem Körper eine starke Granulabildung ein, sie degenerieren dann und sterben ab.

Das Protoplasma zeigt einen ziemlich grobwabigen Bau, dessen Struktur gegen das Vorderende des Trypanosomas hin häufig an Deutlichkeit verliert. Im allgemeinen ist die Wabengröße einigermaßen einheitlich und nur gelegentlich findet man größere alveoläre Räume, meist kurz vor dem Kern, die jedoch nie scharf abgegrenzt sind und daher nicht als Vakuole angesprochen werden können. Die Wabenwände selbst sind häufig fein granuliert.

Der Kern liegt etwa in der Mitte des Flagellaten. Im Leben gleicht er einem homogenen Bläschen, im gefärbten Präparat zeigt er zentral ein kompaktes Caryosom, daß in einer meist homogen erscheinenden, chromatinfreien Kernsaftzone suspendiert ist, die ihrerseits gegen das Protoplasma mit einer feinen, vielfach undeutlichen Membran abgegrenzt wird. Auf die genauere Struktur des Kernes werde ich noch unten zurückkommen.

Meist kurz vor dem Kern, nicht selten auch in gleicher Höhe mit ihm, liegt der Blepharoplast, der bei den verschiedenen Stämmen an Größe erheblich differiert und manchmal nur wenig kleiner als

das Caryosom selbst ist. Er ist kugelig gebaut, die der Geißelbasis zugekehrte Seite häufig etwas abgeplattet.

Die Geißel entspringt kurz vor dem Blepharoplasten aus einem Basalkorn, daß jedoch nur selten deutlich zu beobachten ist. Das freie Geißelende schneidet stumpf ab, ohne verjüngt oder verdickt zu sein.

In der Nähe des Kernes, zu ihm aber in keiner bestimmten Richtung liegend, findet man einen meist geraden, gelegentlich auch leicht gekrümmten, stäbchenförmigen Körper, der nur in gut differenzierten Präparaten klar hervortritt. Manchmal ist um ihn herum ein mehr oder minder deutlicher Hof ausgebildet, wie man ihn ähnlich auch beim Blepharoplasten finden kann. Dieser Körper wurde zuerst beim Kreuzschnabeltrypanosoma von NÖLLER (1920 a) beschrieben und ist wohl als spezifisch für die Vogeltrypanosomen anzusehen, da er bislang noch bei keinem anderen Trypanosom gefunden wurde und bei der großen Anzahl von Untersuchungen wohl kaum übersehen sein kann. Was er für eine Bedeutung hat, vermag ich nicht zu sagen. Er wird, wie ich hier gleich einfügen möchte, bei der Zellteilung mit geteilt und zwar durch einfache Durchschnürung in der Querrichtung.

Ich habe diesen Körper bei allen von mir untersuchten Vogeltrypanosomen, sowohl aus Singvögeln wie aus Raubvögeln gefunden. Er ist also weiter verbreitet, als NÖLLER (1920 a) vermutete. ROSENBUSCH beschreibt ihn nicht bei seinen Untersuchungen über das Steinkauztrypanosom, doch ist es nicht unmöglich, daß er ihn übersehen hat.

In ihrem allgemeinen Bau gleichen sich die verschiedenen Trypanosomenstämme. Unterschiede lassen sich nachweisen in der Größe von Kern und Blepharoplast und vielleicht auch in der Stärke der Färbbarkeit des stäbchenförmigen Körpers. Ich werde im folgenden die einzelnen Trypanosomen kurz beschreiben. Die Benennung erfolgt vorläufig stets nach dem Wirtstier, aus dem ich die Trypanosomen gezüchtet habe, ohne natürlich damit behaupten zu wollen, daß es sich um verschiedene Spezies handelt.

Das Ringdrosseltrypanosom (Fig. 1) hat eine ziemlich schlanke Gestalt, das Caryosom ist von mittlerer Größe, der Blepharoplast beträchtlich groß, manchmal nur wenig kleiner als das Caryosom. Der stäbchenförmige Körper ist sehr deutlich ausgebildet.

Das Singdrosseltrypanosom (Fig. 2) unterscheidet sich von dem aus der Ringdrossel durch seinen erheblich kleineren

Blepharoplasten. Diese Differenz ist um so bemerkenswerter, als es sich hier um zwei Trypanosomenstämme handelt, die aus zwei Vögeln gezüchtet wurden, welche ein und derselben Gattung angehören, sich also systematisch sehr nahe stehen. Auf die Bedeutung dieser Tatsache werde ich noch zu sprechen kommen. Der stäbchenförmige Körper ließ sich außerdem noch nur verhältnismäßig selten und dann auch meist nur undeutlich nachweisen.

Das Gartenrotschwanz- und Rotkehlchentrypanosom (Fig. 3 und 4) lassen sich morphologisch nicht unterscheiden. Der Blepharoplast steht seiner Größe nach zwischen den beiden Drosseltrypanosomen, das Caryosom hat etwa dieselbe Größe, der stäbchenförmige Körper ist gut sichtbar.

Das Fitislaubsängertrypanosom (Fig. 5) ähnelt sehr dem aus der Singdrossel. Der Blepharoplast ist wieder sehr klein, der stäbchenförmige Körper wohl etwas deutlicher als bei diesem Trypanosom.

Bei dem Steinschmätzertrypanosom (Fig. 6) ist das Caryosom beträchtlich größer als bei den vorhergehenden. Der Blepharoplast ist mittelgroß, der stäbchenförmige Körper deutlich.

Das Kreuzschnabeltrypanosom (Fig. 7) hat das größte Caryosom, der Blepharoplast ist fast so groß wie bei dem Ringdrosseltrypanosom, der Körper bedeutend plumper gebaut als bei den bisher genannten.

Das Hühnerhabichttrypanosom (Fig. 8) gleicht dem Kreuzschnabeltrypanosom am meisten. Die Körperform ist häufig noch etwas plumper.

Das Waldohreulentrypanosom (Fig. 9) endlich ist wiederum schlank gebaut; sein Blepharoplast erreicht die Größe von dem des Ringdrosseltrypanosomas. Auch hier finden wir einen deutlichen stäbchenförmigen Körper, während er sich beim Hühnerhabichttrypanosom schwerer nachweisen läßt.

#### b) Die Trypanosomenform.

Bringt man die Trypanosomenplattenkulturen — am besten nachdem man sie 1 oder 2 Tage nach dem Überimpfen bei Zimmertemperatur angezchtet hat, um zunächst einmal eine Vermehrung der Trypanosomen hervorzurufen — in einen 37°-Brutschrank, so treten schon während der ersten 24 Stunden im Protoplasma der Flagellaten kleine, rundliche, sich mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN tief schwarz färbende Körner von verschiedener Größe auf, die sich allmählich am Hinterende des Tieres sammeln. Hier bildet

sich dann in einiger Entfernung vom Ende eine Ringfurche aus (Fig. 10), die immer tiefer in den Zelleib einschneidet und so eine Protoplasmakugel abschnürt, in der sich die erwähnten Körner befinden (Fig. 11). Diese Kugel bleibt noch eine Zeitlang mit dem übrigen Körper durch einen dünnen Stiel in Verbindung, der sich sehr lang auszieht (Fig. 12) und bis fünfmal so lang werden kann, als der Trypanosomenkörper selbst ist. Nach dem Abstoßen der Protoplasmakugeln bleibt das Hinterende auch noch weiter fadenförmig ausgezogen und endet meist in einer kleinen knöpfchenförmigen Verdickung (Fig. 13 und 14). Die abgeschnürten Kugeln behalten noch eine ganze Weile in der Kultur ihre Form, bis sie dann schließlich zerfallen.

Die Trypanosomen bewahren bis soweit meist noch ihre *Crithidia*-Form, d. h. der Blepharoplast bleibt dabei vor dem Kerne liegen. Die Geißel, wenigstens soweit sie dem Körper anliegt, hat sich inzwischen bedeutend vergrößert und in ihrem Verlaufe weit ausgebuchtet. Ob dieser Teil sich durch Wachstum oder durch Einziehen des freien Endes verlängert, läßt sich schwer sagen, da ihre Größe bei den einzelnen Individuen erheblich schwankt. Die undulierende Membran, die bei der gewöhnlichen *Crithidia*-Form nur schwach ausgebildet, manchmal überhaupt kaum nachzuweisen ist, so daß die Flagellaten fast *Leptomonas*-artig aussehen, vergrößert sich entsprechend. Häufig hat es den Anschein, als ob der ganze Körper der Biegung der Geißel folgt, da man die Wabenstruktur des Protoplasmas beinahe ganz bis an diese heran verfolgen kann.

Der Kern wandert darauf in den hinteren Teil des Parasiten, wodurch wir jetzt eine typische Trypanosomenform erhalten. Diese Umwandlung ist in 2 bis 3 Tagen vollendet, während man auf Kontrollplatten, die bei Zimmertemperatur gehalten wurden, zu derselben Zeit immer noch nur *Crithidia*-Formen finden kann.

Die Trypanosomen sind meist sehr schlank und lang mit stark gewundener Geißel (Fig. 14 und 15), doch finden sich auch gedrungenere Formen (Fig. 16). Das Caryosom hat sich gegenüber dem der *Crithidia*-Form ganz erheblich verkleinert, die Kernmembran erscheint vielfach etwas deutlicher. In der Kernsaftzone, oder auch an der Kernmembran anliegend, tritt nicht selten ein rundliches Korn auf (Fig. 11—13 und 16), wobei manchmal der gegenüberliegende Teil des Caryosoms etwas abgeplattet oder auch ein wenig eingebuchtet ist. Dieses Korn ähnelt sehr dem sogenannten Randkörper KÜHN und SCHUCKMANN's, der bei einigen pathogenen Säugetiertrypanosomen gefunden wurde.



Am Blepharoplasten sind inzwischen ebenfalls bemerkenswerte Veränderungen eingetreten. Der früher rundliche Körper streckt sich in die Länge, nimmt häufig eine etwas unregelmäßige Form an und bildet mit der Geißel meist einen stumpfen Winkel. Zugleich verliert er auch wie das Caryosom wesentlich an färbbarer Substanz. Dies letztere muß eigentlich wundernehmen, da in dem Blepharoplasten wohl ein lokomotorisches Sinnesorganell zu erblicken ist und man daher annehmen sollte, daß bei der Vergrößerung von Geißel und undulierender Membran und bei ihren sicher viel komplizierteren Bewegungen auch das übergeordnete Zentrum, das die Bewegungen regelt, mit vergrößert wird.

Nach dem Übergang in die Trypanosomenform hört die Teilung der Parasiten völlig auf. Wir finden hier dieselben Verhältnisse, wie wir sie ebenfalls in der freien Natur bei den nicht-pathogenen Trypanosomen haben. Im Darm des Überträgers — genau genommen des eigentlichen Wirtes —, eines Wirbellosen, dessen Temperatur gleich der Zimmertemperatur gesetzt werden kann, eine starke Vermehrung, im Blute des Wirbeltieres (37°) — des wirklichen Zwischenwirtes — keine oder doch nur geringe Teilung der Flagellaten. Die höhere Temperatur scheint also bei den nicht-pathogenen Trypanosomen — bei den pathogenen Arten liegen die Verhältnisse anders — ein Vermehrungshindernis zu sein.

### c) Die Rückverwandlungsform.

Bringt man die Plattenkulturen aus dem 37°-Brutschrank wieder in Zimmertemperatur zurück, so setzt — wie in der Natur nach der Aufnahme des infizierten Blutes im Darm des Wirbellosen — eine sehr starke Vermehrung ein und in 2—3 Tagen gehen alle Trypanosomen wieder in die *Crithidia*-Form über. Das lang ausgezogene Hinterende wird verkürzt (Fig. 17) und rundet sich dann ab (Fig. 18). Der Blepharoplast wandert am Kern vorbei in den Vorderteil des Flagellaten zurück und nimmt allmählich wieder seine gewöhnliche kugelige Gestalt an. Vielfach läßt sich gut beobachten, wie der Blepharoplast bei seiner Lageveränderung die Geißel mit sich zieht, da diese dann erst ein gut Stück nach hinten verläuft, bevor sie nach vorn umbiegt (Fig. 18).

Der Kern, dessen Caryosom, wie wir sahen, in der Trypanosomenform sehr klein war (Fig. 15), nimmt stark an Chromatinsubstanz zu, so daß er seine ursprüngliche Größe in der gewöhnlichen *Crithidia*-Form weit übertrifft (Fig. 18 und 19). Die Rückverwandlungsformen nehmen überhaupt häufig sehr stattliche Dimensionen an (Fig. 19).

Die experimentelle Überführung der *Crithidia*- in die Trypanosomenform und wieder zurück, wie ich sie hier dargelegt habe, war zuerst NÖLLER gelungen und von ihm (1920 a) kurz beschrieben worden. Hierdurch hatte er das *Trypanosoma-Crithidia*-Problem so gut wie endgültig zugunsten der Ansicht, daß es sich um ein und dieselbe Gattung handele, daß *Crithidia* also als ein Synonym von *Trypanosoma* zu betrachten sei, entschieden.

Es bliebe nur noch zu untersuchen, ob die Crithidien, die in nicht-blutsaugenden Insekten gefunden wurden, sich ebenfalls in die Trypanosomenform überführen lassen oder ob es sich dabei um wirkliche Crithidien handelt. Versuche, die *Crithidia gerridis* PATTON aus dem Wasserläufer zu züchten, sind mir bislang mißlungen; die Kulturen blieben zwar steril, zeigten aber auch nach Wochen keinerlei Flagellatenwachstum.

### III. Feinerer Bau der Organellen.

#### a) Bau des Ruhekerens.

Wenn wir die verschiedenen Beschreibungen der Kernstruktur nach trocken fixierten Präparaten unberücksichtigt lassen, so sehen wir, daß allen Trypanosomen ein typischer Caryosomkern gemeinsam ist.

Fast die gesamte färbbare Substanz des Kernes ist in dem zentral gelegenen Binnenkörper, dem Caryosom, lokalisiert. Dieses ist im Ruhezustand meist völlig kugelförmig gebaut, der Größe nach differiert es bei den verschiedenen Trypanosomen, wie wir oben bereits gesehen haben; aber auch bei ein und demselben Stamm ist diese bei den einzelnen Exemplaren nicht völlig konstant. ROSENBUSCH (1909), HARTMANN u. NÖLLER (1918) u. a. nehmen an, daß bei der Vorbereitung zur Teilung die Binnenkörper an Volumen zunehmen. Ob hierauf oder vielleicht nur auf individuelle Unterschiede die Größendifferenz der Caryosome zurückzuführen ist, habe ich nicht sicher entscheiden können, möchte aber darauf hinweisen, daß auch bei den sich teilenden Kernen die chromatische Substanz sehr verschieden stark ausgebildet sein kann (vgl. z. B. Fig. 34 mit 35).

Das Caryosom zeigt im allgemeinen ein kompaktes Aussehen (Fig. 1), und nur bei stark differenzierten Präparaten kann man vielfach etwas Struktur erkennen; entweder einen gelockerten Bau mit unregelmäßig geformten Chromatinklumpen in einer anscheinend homogenen Grundsubstanz (Fig. 18) oder aber eine tiefschwarze Randschicht, während der mittlere Teil weniger stark gefärbt ist (Fig. 14 u. 20). KUCZYNSKI (1917) glaubt, diese peripheren und

zentralen Intensitätsunterschiede in der Färbung hinreichend durch physikalische Vorgänge während der Fixierung und Färbung erklären zu können, während HARTMANN und NÖLLER in der Verdichtung des Chromatins am Rande die Einleitung zur Kernteilung erblicken. Ich möchte eher annehmen, daß die periphere Anordnung des Chromatins dem Zustand in der Ruhe entspricht, da ich diese auch vielfach bei den Trypanosomenformen aus dem 37<sup>o</sup>-Brutschrank (Fig. 14) finden konnte, bei denen so gut wie keine Teilungen vorkommen und da andererseits in den frühen Prophasestadien (z. B. Fig. 21 u. 30) kein heller tingiertes Zentrum zu beobachten war.

ROSENBUSCH will bei seinem Eulentrypanosom, das er, nebenbei erwähnt, unrichtig als *Haemoproteus* und *Leucozytozoon* bezeichnet, im Innern besonders der aufgelockerten großen Caryosome ein dunkler gefärbtes Korn gefunden haben, das er als Centriol betrachtet. Ich selbst habe ein derartiges Gebilde bei keinem meiner Stämme finden können.

Um den Binnenkörper herum ist stets eine mehr oder weniger breite, deutliche Kernsaftzone ausgebildet. Meist erscheint sie völlig strukturlos und nur gelegentlich läßt sich ein feinwabiger Bau nachweisen. In diesem Außenkern findet man bei der Trypanosomenform, wie schon erwähnt, nicht selten ein kleines Körnchen, das nicht ganz so stark gefärbt erscheint wie das Caryosom selbst, frei im Lumen oder der Kernmembran angelagert. HINDLE (1909), KÜHN u. SCHUCKMANN (1912), KUCZYNSKI (1917) und SCHUURMANS STEKHOVEN (1919) haben bei verschiedenen pathogenen Trypanosomen in der Kernsaftzone ein ähnliches Körperchen gefunden, das nach ihnen eine Art intranucleäres Teilungsorganell ist. Ich halte es für unwahrscheinlich, daß das von mir erwähnte Korn mit diesem Randkörper identisch ist, da ich es in der *Crithidia*-Form nie habe auftreten sehen — HARTMANN u. NÖLLER (1918) konnten es bei der Kulturform des *Trypanosoma theileri* auch nicht feststellen — und auch keinerlei Beziehungen zur Kernteilung beobachten konnte.

Gegen das Protoplasma hin wird der Kern durch eine zarte Membran abgegrenzt, die manchmal einen feinen chromatischen Wandbelag aufweist, häufiger allerdings nur sehr undeutlich sichtbar ist. Der Kernmembran aufgelagert sind gelegentlich kranzartig angeordnete ziemlich große Chromatinkörner, die mit dem Caryosom durch Fäden in Verbindung stehen, ähnlich wie sie auch von ROSENBUSCH und KUCZYNSKI beschrieben wurden. Ich möchte sie für abnorme Bildungen irgendwelcher Art halten und sie zunächst wenigstens nicht mit zyklischen Veränderungen im Chromatin in

Beziehung bringen. Um Kunstprodukte der Technik kann es sich hierbei wohl kaum handeln, da sie sich in tadellos fixierten und gefärbten Präparaten finden, teilweise sogar neben ganz normalen Kernen in derselben Zelle.

#### b) Prophase.

Die Kernteilung erfolgt bei allen von mir untersuchten Trypanosomenstämmen fast völlig gleichartig. Nur durch die Größe des Caryosoms beim Steinschmätzer-, Kreuzschnabel- und Hühnerhabichttrypanosom werden teilweise leichte Abänderungen hervorgerufen, die ich dann besonders hervorheben werde.

Das Caryosom, welches kurz vor der Teilung steht, zeigt einen lockeren Bau und ist häufig an seinem etwas unregelmäßigen Umriß kenntlich. Aus ihm bildet sich, wie wir sehen werden, der ganze Teilungsapparat.

Die Teilung selbst wird eingeleitet dadurch, daß an zwei sich gegenüberliegenden Polen des Binnenkörpers die homogene Grundsubstanz hervortritt und sich streifenförmig oder spitz-dreieckig auszieht. An der Spitze kann sich ein dunkel tingiertes Korn finden (Fig. 26, 28 u. 30), doch ist dies nicht immer der Fall (Fig. 21). Manchmal ist die Größe des rechten und linken Teils dieser Figur erheblich verschieden (Fig. 28). Diese schmalen Auswüchse verbreitern sich an ihrer Basis immer mehr (Fig. 27), bis ihre Schenkel allmählich das Caryosom tangential berühren. Zugleich hiermit findet in den Spindelpolen eine Differenzierung statt. Während sie bisher gleichmäßig, leicht dunkel gefärbt waren wie die homogene Grundsubstanz des Binnenkörpers, ohne eine deutliche Randkontur aufzuweisen (Fig. 21), konzentrieren sich nun die färbbaren Bestandteile peripher, sodaß sich völlig scharfe Schenkel und eine fast völlig klare Innensubstanz bilden (Fig. 22 u. 23).

Mit HARTMANN u. NÖLLER kann man aus den scharf zugespitzten Spindelpolen und ferner aus den von diesen Forschern nicht erwähnten stäbchenförmigen Anfangsstadien der Spindelbildung zweifelsohne auf das Vorhandensein eines spezifischen Teilungsorganells im Caryosom schließen. Daß es sich hierbei um ein typisches Centriol handelt, möchte ich nicht annehmen, da ich einmal nicht immer an der Spitze ein Korn vorfand — es wäre allerdings immerhin möglich, daß bei diesen Formen ein Mangel in der Technik vorliegt — und ferner wegen der gleich zu besprechenden merkwürdigen offenen Spindeln, bei denen keinerlei Spitzenkorn vorkommt.

Ob dies Teilungsorganell nun schon im Ruhekern präformiert

ist, oder sich erst kurz vor der Teilung neubildet, kann man aus den Präparaten bei der Schwierigkeit, mit der sich der feinere Bau des Trypanosomenkerns durch die Färbungsmethoden analysieren läßt, nicht entscheiden. Den meisten Spindelbildungen nach muß man dieses Organell im Zentrum des Binnenkörpers suchen, doch kann es anscheinend auch mehr randwärts gelagert sein, wie man wohl aus einzelnen frühen Prophasestadien folgern kann (Fig. 30). Vielleicht darf man hierin eine Zwischenstufe auf dem Wege zur Randkörperchenbildung sehen, wo das Teilungszentrum vollkommen außerhalb des Caryosoms liegt.

Wie schon angedeutet, behält die Spindelfigur nicht allzeit ihre charakteristische Gestalt — neben scharf zugespitzten Polen (Fig. 22) begegnet man auch leicht abgerundeten (Fig. 29), — sondern die Schenkel treten recht häufig an der Spitze auseinander (Fig. 31), bis sie sich parallel zueinander gestellt haben, wobei die Enden vielfach leicht konvergieren.

Am Caryosom kann man während der ganzen Prophase keine merkbaren Veränderungen feststellen. Es behält seinen gelockerten Bau, einzelne Chromosomen sind auch bei schärfster Differenzierung nicht zu erkennen. Ziemlich häufig findet man im Binnenkörper vier größere Chromatinbrocken; möglicherweise handelt es sich dabei um konstante Chromosomenkomplexe (Fig. 22 u. 26).

Die Kernsaftzone und Kernmembran folgen in ihrer Form den Gestaltsveränderungen der Teilungsfigur (Fig. 26—28 u. 30). Die Membran ist bei manchen Exemplaren nicht sichtbar, so daß es den Anschein erweckt, als ob die Kernsaftzone allmählich in das umgebende Protoplasma übergänge (Fig. 29), doch dürfte sie nicht aufgelöst, sondern nur schwer färberisch darstellbar sein.

ROSENBUSCH beschrieb u. a. völlig achromatische Spindeln, HARTMANN u. NÖLLER solche, die ganz mit unregelmäßig verteilten Chromatinkörnern angefüllt waren. Ich fand beides, wenn auch selten. Wie diese letzten Forscher halte ich die Bilder für Kunstprodukte der Eisenhämatoxylinfärbung.

### c) Metaphase.

Während ROSENBUSCH beim Steinkauztrypanosom häufig schön ausgebildete Äquatorialplatten mit wirklich plattenförmiger Anordnung des Chromatins quer zur Längsrichtung der Spindel fand, habe ich merkwürdigerweise diese Bildung nicht angetroffen. Bei mir blieb die zentrale Chromatinmasse klumpig wie in der Prophase,

höchstens streckte sie sich etwas in die Längsrichtung, doch kann dieses schon der Beginn der Anaphase sein.

#### d) Anaphase.

Die Äquatorialplatte teilt sich nun in zwei Tochterplatten (Fig. 32, 36 u. 47); ausnahmsweise sind die Teilprodukte auch ungleich (Fig. 37). Die Tochterplatten weichen auseinander und wandern polwärts (Fig. 32—35). Sie haben eine meist rechteckige, gelegentlich leicht bikonkave Gestalt (Fig. 33) und weisen bei den Stämmen mit größerem Caryosom eine grobkörnige Struktur auf (Fig. 36 u. 47), während man bei den anderen keinen feineren Bau erkennen kann. Nach dem Auseinanderrücken bleiben die Platten manchmal noch durch eine sich schwach färbende, anscheinend faserige Substanz verbunden (Fig. 37 u. 39).

Es kommen in der Anaphase ebenso wie in den früheren Teilungsstadien nebeneinander geschlossene — zugespitzte (Fig. 36) wie abgerundete (Fig. 32) — und offene Spindeln (Fig. 35 u. 38) vor; die freien Enden der letzteren sind mitunter knöpfchenförmig verdickt (vgl. Fig. 43), vereinzelt erscheinen sie auch rechts und links ungleich lang (Fig. 37). Der mittlere Teil der Spindel ist gegen Ende der Anaphase hin vielfach etwas bauchig angeschwollen (Fig. 35).

Nicht gerade selten findet man eigenartige Bilder, in denen die Blepharoplasten sich den Spindelpolen aufgelagert haben (Fig. 33) und scheinbar als Centren fungieren, wie dies ähnlich auch FRANÇA u. ATHIAS (1907) bei dem *Tryp. rotatorium* aus dem Laubfrosch beobachtet haben. Daß Teile des Geißelapparates wirklich eine solche Rolle übernehmen können, hat neuerdings auch BĚLAŘ (1921) beschrieben.

Die Kernmembran ist während der Anaphase fast nie zu sehen, der Außenkern nur selten dem Protoplasma gegenüber deutlich abgegrenzt (Fig. 36); meist gleicht dieser einem hellen Hof um die Teilungsfigur mit allmählichem Übergang in die Wabenstruktur des Plasmas (Fig. 35 u. 38).

#### e) Telophase.

Die beiden Tochterplatten runden sich nun, nachdem sie in der Nähe der Pole angelangt sind, ab. Ihr gegenseitiger Abstand ist bei den Trypanosomenstämmen mit kleinem Caryosom im allgemeinen wesentlich größer als bei den anderen (vgl. Fig. 41 u. 42 mit 43 u. 44).

Der mittlere Spindelteil kollabiert allmählich (Fig. 39 u. 40) und wird schließlich fadenförmig ausgezogen (Fig. 41—45). Hierbei wird umgekehrt wie beim Beginn der Prophase das Chromatin der Randschicht eingeschmolzen und verteilt sich diffus auf die Innensubstanz (Fig. 40).

Einen Spitzenrest der geschlossenen Spindelpole habe ich in der Telophase nicht bemerkt, dagegen bleiben die freien Enden der offenen Spindeln noch lange erhalten. Endlich werden auch diese eingezogen und zwar anscheinend eins nach dem anderen, da man vielfach Formen beobachten kann, bei denen aus dem einen Kern noch beide Enden hervorragen, während am anderen nur noch eins zu sehen ist (Fig. 41 u. 44). Vielleicht legen sich die Enden auch zunächst aneinander, bevor sie eingeschmolzen werden. Als letztes reißt dann noch die fadenförmige, häufig stark gekrümmte Desmose (Fig. 45) durch, und wir haben wieder zwei typische Ruhekerne vor uns.

Wir müssen nun nur noch das Schicksal von Kernsaftzone und Kernmembran während der Telophase nachholen. Der Außerkern bleibt wie in der Anaphase als ein heller Hof ohne scharfe periphere Grenze um die Teilungsfigur, deren Formveränderungen er seine Gestalt anpaßt, erhalten. Gegen Ende der Telophase tritt um die sich regenerierenden Kerne herum eine deutliche Abgrenzung dem umliegenden Protoplasma gegenüber auf, die Kernmembran wird wieder sichtbar (Fig. 42 u. 44); der Desmose entlang ist sie jedoch nur ausnahmsweise zu erblicken (Fig. 45). Nachdem der Verbindungsfaden zwischen den beiden Tochterkernen zerrissen ist, rundet sich auch der Außerkern völlig ab und die Kernmembran nimmt wieder seine volle Peripherie ein.

#### f) Der Blepharoplast und seine Teilung.

Wie schon in der Einleitung hervorgehoben wurde, haben alle neueren Untersucher im Gegensatz zu ROSENBUSCH, der bei der Teilung des Blepharoplasten eine wohl ausgeprägte Mitose mit Centrosomen und Äquatorialplatte beschrieb, nur eine völlig amitotische, hantelförmige Durchschnürung dieses Organells finden können. Ich selbst habe bei allen meinen Vogeltrypanosomen auch nur diese Vermehrungsweise beobachtet.

Die Größe, Lage und der Bau des ruhenden Blepharoplasten bei den verschiedenen Formen und Stämmen ist schon oben besprochen worden. Gelegentlich, doch bei weitem nicht immer, erkennt man um diesen Körper herum einen hellen Hof, der aber nie scharf abgegrenzt ist und daher nicht als Vakuole betrachtet oder

mit ROSENBUSCH als eine der Kernsaftzone des Hauptkernes analoge Bildung aufgefaßt werden kann. Meist reicht das Wabenwerk des Protoplasmas bis unmittelbar an den Blepharoplasten heran.

Der Blepharoplast, der sich zur Teilung anschickt, streckt sich etwas in die Länge, worauf dann eine einfache quere Durchschnürung erfolgt. Während die beiden Teile auseinanderrücken, entsteht häufig eine hantelförmige Figur dadurch, daß sie noch einige Zeit — manchmal sehr lange — mit einem dünnen Faden in Verbindung bleiben (Fig. 46 und 47). Reißt auch dieser durch, so haben wir jetzt zwei, dem ursprünglichen völlig gleichende, neue Blepharoplasten.

WERBITZKI (1910), KÜHN und SCHUCKMANN (1912) u. a. war es gelungen, durch Behandlung von Mäusen, die mit Trypanosomen infiziert waren, durch Pyronin, die Blepharoplaste der Parasiten vollkommen zum Verschwinden zu bringen, ohne daß diese irgendwie merklich geschädigt wurden; diese Blepharoplastlosigkeit blieb sogar viele Generationen hindurch konstant. Durch Hinzufügen von Pyronin zum Nährboden habe ich versucht, dieses Phänomen auch bei meinen Kulturtrypanosomen hervorzurufen; das Ergebnis war aber nicht befriedigend.

#### d) Geißelteilung.

Das Basalkorn war bei meinen Trypanosomen nur selten deutlich zu erkennen. Es bildete dann eine knöpfchenförmige Verdickung der Geißelbasis. Wegen der außerordentlichen Kleinheit kann ich über seine Teilung keine Angaben machen. Eine faserige Verbindung mit dem Blepharoplasten ist färberisch nicht nachzuweisen; sie scheint immerhin in irgendeiner Weise doch zu bestehen, da man gelegentlich in Präparaten vor allem aus älteren Kulturen — besonders zahlreich bei Fischtrypanosomen — freie Geißeln mit einem Blepharoplasten daran, ohne Spur eines Zelleibes, finden kann, die sicher von abgestorbenen und zerfallenen Trypanosomen herrühren. Zwischen Basalkorn und Blepharoplast besteht also wahrscheinlich eine Substanz, die der Zerstörung länger widersteht als das Protoplasma.

ROSENBUSCH glaubte, daß das neue Basalkorn durch heteropole Teilung aus dem Tochterbasalkorn entstände. KÜHN und SCHUCKMANN haben aber vor allem an ihren blepharoplastlosen Trypanosomenstämmen überzeugend nachgewiesen, daß das neue Basalkorn durch einfache Durchschnürung vom alten abgespalten wird.

Was die Vermehrung der Geißel schließlich anbetrifft, so stehen sich da die beiden Ansichten der Neubildung der Geißel aus dem



Tochterbasalkorn und der Längsspaltung gegenüber. Die letztere Meinung vertreten besonders KÜHN und SCHUCKMANN, die erstere KUCZYNSKI sowie HARTMANN und NÖLLER. Um das Ergebnis meiner Untersuchungen vorweg zu nehmen, so habe ich keine typische Neubildung des Flagellums vom Basalkorn aus beobachten können, nie eine kurze Geißel mit freier Endigung im Protoplasma, wie sie KUCZYNSKI abgebildet hat. Andererseits möchte ich mich bei der großen theoretischen Bedeutung dieser Frage vom Standpunkt der Kolloidphysik des Protoplasmas und seiner Differenzierungen dem wichtigen Argument HARTMANN und NÖLLER's, daß bei allen sonstigen Flagellaten übereinstimmend die Neubildung der Geißel stets durch Auswachsen erfolgt, nicht verschließen. Da mir aber meine Präparate keine Entscheidung in dieser Richtung hin ermöglichen, werde ich diese Frage offen lassen.

Nach Verdoppelung der Basalkörner spaltet sich die Geißel — anscheinend — ein Stück auf (Fig. 20). Diese Bilder, bei denen merkwürdigerweise die Schenkel fast immer gleich lang sind und ihr Scheitelpunkt mitten über den Basalkörnern liegt, findet man sehr häufig. Auch im weiteren Fortschreiten der Spaltung bzw. des Auswachsens zeigen die beiden Schenkel vielfach eine fast gleiche Länge (Fig. 21, 24, 48—52). Nicht selten divergieren diese Geißeln in ihrem basalen Teil zunächst, um sich später dennoch in einem Punkte zu vereinigen (Fig. 48, 50 und 51). HARTMANN und NÖLLER glauben diese Geißelbilder in ihrem Sinne dadurch deuten zu können, daß sie annehmen, daß das Ende der neuauswachsenden Geißel sich an die alte anlehnt und beim Weiterwachsen entlang der alten Geißel sich verschiebt. Trotzdem liegt auch unter Berücksichtigung dieser Erklärungsmöglichkeit bei den angeführten Abbildungen die Vermutung, daß es sich um eine Spaltung der Geißel handelt, nahe.

Geißel- und Blepharoplastteilung finden meist gleichzeitig statt. Es braucht dies jedoch nicht immer so zu sein. Manchmal ist die Neubildung bzw. Teilung der Geißel schon weit fortgeschritten, während der Blepharoplast noch ungeteilt ist (Fig. 49 und 50); es kann aber auch das Umgekehrte der Fall sein (Fig. 53).

#### IV. Wachstumsformen.

Wie ich schon in der vorläufigen Mitteilung hervorgehoben habe, nehmen die Vogeltrypanosomen bei Strichimpfung auf der Nährbodenplatte (Technik nach NÖLLER, 1917) durch ihre verschiedenartige Ausläuferbildung ganz typische Wachstumsformen an.

In der Literatur besteht hierüber bislang nur eine Angabe von NÖLLER (1917), in der er die Wuchsform des *Tryp. theileri*, *rotatorium* und *syrmii* abbildet.

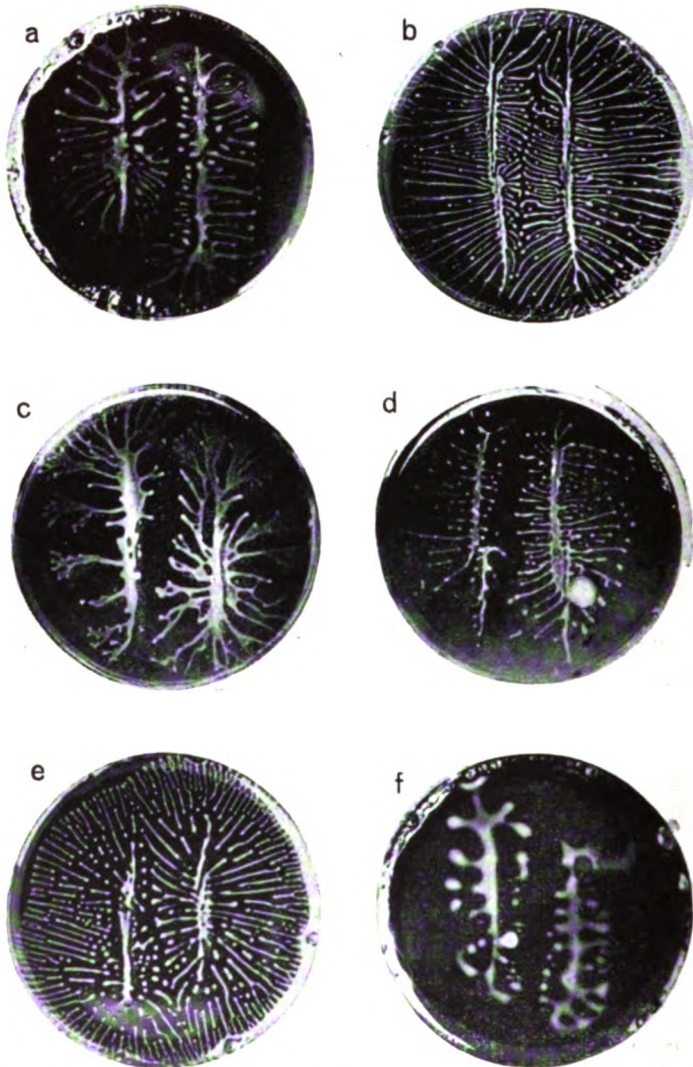
Wie die Wachstumsformen der verschiedenen Trypanosomen gestaltet sind, ersieht man am besten aus den beigegebenen Photographien der Kulturen.

Das Hühnerhabichttrypanosom wächst als einfacher, dicker Rasen, ohne irgendwelche Seitenzweige, das aus dem Kreuzschnabel mit kurzen, plumpen, dicken (Textfig. A f). Singdrossel- (Textfig. A a), Waldohreulen- und Gartenrotschwanztrypanosom (Textfig. A c und B a) formen mittelstarke Ausläufer, die bei dem Gartenrotschwanz noch manchmal geweihartig verzweigt sind (Textfig. A c). Das Trypanosom aus dem Rotkehlchen (Textfig. A d) bildet den Übergang zu dem aus der Ringdrossel (Textfig. A b) und dem aus dem Fitislaubsänger (Textfig. A e), die beide sehr lange, schlanke Ausläufer zeigen. Das Steinschmätzertrypanosom steht gesondert da, weil bei ihm die sonst ziemlich einheitliche Mittellinie stets seitwärts stark ausgebuchtet ist.

Es liegt auf der Hand, daß diese Wachstumsformen für die Differenzialdiagnose der einzelnen Vogeltrypanosomenarten von großer Bedeutung sein werden. Sie allein können natürlich nicht ausreichen, da die Natur des Nährbodens und die biologischen Verhältnisse der Trypanosomen, im Gegensatz zu den Bakterien, nur eine verhältnismäßig beschränkte Variation in den Wuchsformen zulassen. Morphologische, serologische und experimentelle Untersuchungen müssen hiermit Hand in Hand arbeiten, um so zu versuchen, einen systematischen Überblick über diese Trypanosomen zu gewinnen.

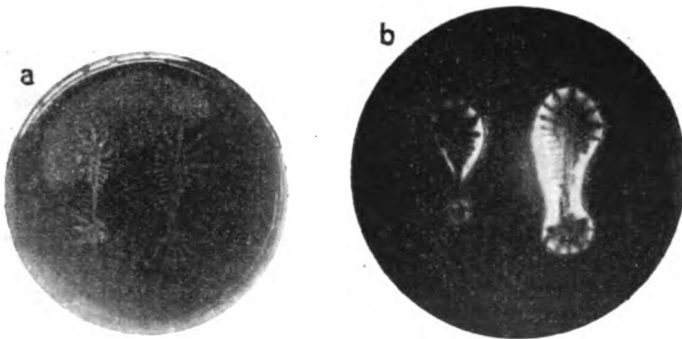
Was die Systematik der Vogeltrypanosomen anbetrifft, so liegt sie noch völlig im argen. Es sind zwar, meist auf Grund von Trockenpräparaten, wahllos, nur wegen ihres Vorkommens bei verschiedenen Wirten, etwa 50 Spezies aufgestellt worden, deren Namen, da eine spätere Identifikation unmöglich ist, völlig wertlos sind und nur eine unnötige Belastung der Literatur darstellen. Daß die Vogeltrypanosomen zum mindesten nicht streng wirtsspezifisch sind, geht daraus hervor, daß NÖLLER (1920a) das Kreuzschnabeltrypanosom experimentell auf Kanarienvogel und Zeisige übertragen hat; andererseits darf man wohl aus dem deutlichen Unterschied zwischen dem Sing- und Ringdrosseltrypanosom sowohl morphologisch wie in der Wachstumsform schließen, daß, wie in diesem Fall bei zwei sehr nahe verwandten Wirten, auch ebensogut bei

ein und demselben Vogel verschiedene Trypanosomenarten vorkommen können. Eine geographische Begrenzung der einzelnen Trypanosomenspezies wäre gut denkbar, auch bei Zugvögeln, wenn die Übertragung nur durch Nestparasiten erfolgt.



Textfig. A. Photographien von Kulturplatten. Auf etwa  $\frac{2}{5}$  verkleinert. Kultur des Trypanosomas aus a) Singdrossel 10tägig, b) Ringdrossel 10tägig, c) Gartenrotschwanz 15tägig, d) Rotkehlchen 13tägig, e) Fitislaubsänger 10tägig, f) Kreuzschnabel 10tägig Pl. Fig. a—c u. f nach NIESCHULZ (1921).

Vergleichen wir nun die neun verschiedenen untersuchten Trypanosomenstämme nach ihrer Wuchsform auf dem Nährboden und ihrem Bau miteinander, so finden wir, daß sie sich gegenseitig fast alle voneinander unterscheiden. Hühnerhabicht-, Kreuzschnabel- und Steinschmätzertrypanosom besitzen besondere, von den anderen deutlich differente Wachstumsformen. Das Waldohreulentrypanosom ließe sich vielleicht wegen der systematischen Stellung der Wirte von den noch übrig bleibenden Singvogeltrypanosomen abtrennen. Bei diesen gleichen sich Ringdrossel- und Fitislaubsängertrypanosom sehr in ihrem Wachstum, jenes hat aber einen großen, dieses einen kleinen Blepharoplasten. Singdrossel-, Gartenrotschwanz- und Rotkehlchentrypanosom gehören ihren Kulturbildern nach wiederum zusammen; das aus der Singdrossel besitzt im Gegensatz zu den beiden anderen einen sehr kleinen Blepharoplast. Gartenrotschwanz- und Rotkehlchentrypanosom sind vielleicht identisch.



Textfig. B. Hämolyse des Nährbodens. 13tägige Kultur des Trypanosoms aus dem Gartenrotschwanz a) bei auffallendem, b) dieselbe Kultur bei durchscheinendem Licht aufgenommen.

Zum Schlusse möchte ich noch darauf hinweisen, daß die Kulturtrypanosomen ihren Nährboden hämolysieren können. Textfig. B zeigt dieselbe Kulturplatte einmal in auffallendem, daneben in durchscheinendem Licht photographiert. Es ist schön zu beobachten, wie der hämolysierte Hof den Wuchsformen der Trypanosomen folgt. Dieses Phänomen wurde zuerst von NÖLLER (1921) in einem nicht publizierten Vortrag nach einem seiner Vogeltrypanosomen und einer meiner *Tryp.-rotatorium*-Kulturen demonstriert.

### Literaturverzeichnis.

- BELAR, K. (1921): Protozoenstudien III. Arch. f. Protistenk. Bd. 43 p. 481—462.
- FRANÇA, C. u. ATHIAS (1907): Recherches sur les trypanosomes des amphibiens. II. Le Trypanosoma rotatorium de Hyla arborea. Arch. Inst. bact. Cam. Pest. Bd. 1 p. 289—309.
- HARTMANN, M. u. W. NÖLLER (1818): Untersuchungen über die Cytologie von Trypanosoma theileri. Arch. f. Protistenk. Bd. 38 p. 355—375.
- KÜHN, A. u. W. v. SCHUCKMANN (1912): Cytologische Studien an Trypanosomen. Zool. Jahrb. Suppl. Bd. 15 p. 329—382.
- KUCZYNSKI, M. (1917): Über die Teilung der Trypanosomenzelle nebst Bemerkungen zur Organisation einiger nahestehenden Flagellaten. Arch. f. Protistenk. Bd. 38 p. 94—112.
- NIESCHULZ, O. (1921): Bijdrage tot de kennis van eenige vogeltrypanosomen (vorl. mededeel). Tijdschr. v. Diergeneesk. Bd. 48 p. 569—572.
- NÖLLER, W. (1917): Blut- und Insektenflagellatenzüchtung auf Platten. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 21 p. 53—94.
- (1920 a): Die neueren Ergebnisse der Hämoproteusforschung. Zugleich vorläufige Mitteilung über das Kreuzschnabeltrypanosoma und über Züchtungsversuche an einigen anderen Trypanosomen. Arch. f. Protistenk. Bd. 41 p. 149—168.
- (1920 b): Neuere Forschungen auf dem Gebiete der Trypanosomenzüchtung. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 24 p. 168—172.
- (1921): Über einige wenig bekannte Darmprotozoen des Menschen und ihre nächsten Verwandten. Ibid. Bd. 25 p. 35—46.
- ROSENBUSCH, F. (1909): Trypanosomenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 15 p. 263—296.
- SCHAUDINN, F. (1904): Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochäte. Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamt Bd. 20 p. 387—452.
- STEKHOVEN Jr., J. SCHUURMANS (1919): Die Teilung des Trypanosoma brucei PLIMMER u. BRADFORD. Arch. f. Protistenk. Bd. 40 p. 158—180.
- WERBITZKI, F. (1910): Über blepharoplastlose Trypanosomen. Centralbl. f. Bakt. usw. I. Orig. Bd. 53 p. 303—315.

### Tafelerklärung.

Allen Figuren liegen mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbte Präparate zugrunde. Zum Zeichnen benutzte ich ZEISS Apochr. 1,5 mm, Comp. Oc. 12 und den ABBÉ'schen Zeichenapparat. Vergr. aller Figuren 3000×.

#### Tafel 6.

#### *Criethidia*-Form.

- Fig. 1. Ringdrosseltrypanosom.  
 Fig. 2. Singdrosseltryp.  
 Fig. 3. Rotkehlchentryp.  
 Fig. 4. Gartenrotschwanztryp  
 Fig. 5. Fitislaubsängertryp.

- Fig. 6. Steinschmätzertryp.  
 Fig. 7. Kreuzschnabeltryp.  
 Fig. 8. Hühnerhabichttryp.  
 Fig. 9. Waldohreulentryp.

## Trypanosomenform.

Fig. 10—13. Ringdrosseltryp. Kultur 2 Tage bei Zimmertemperatur, 1 Tag bei 37°.

- Fig. 14. Ringdrosseltryp. 2 Tage Zimmertemperatur, 2 Tage bei 37°.  
 Fig. 15. Gartenrotschwanztryp. 4 Tage bei 37°.  
 Fig. 16. Rotkehlchentryp. 2 Tage bei 37°.

## Rückverwandlungsformen.

- Fig. 17. Ringdrosseltryp. 2 Tage bei 37°, 1 Tag Zimmertemperatur.  
 Fig. 18. Ringdrosseltryp. 3 Tage Zimmertemperatur, 2 Tage bei 37°, 1½ Tag Zimmertemperatur.  
 Fig. 19. Fitislaubsängertryp. 2 Tage Zimmertemperatur, 4 Tage bei 37°.  
 4 Tage Zimmertemperatur.

## Tafel 7.

## Prophase

- Fig. 20—24. Ringdrosseltryp.  
 Fig. 25. Singdrosseltryp.  
 Fig. 26. Steinschmätzertryp.  
 Fig. 27. Kreuzschnabeltryp.  
 Fig. 28. Steinschmätzertryp.  
 Fig. 29—31. Kreuzschnabeltryp.

## Anaphase.

- Fig. 32—35. Ringdrosseltryp.  
 Fig. 36—38. Steinschmätzertryp.  
 Fig. 39. Kreuzschnabeltryp.

## Telophase.

- Fig. 40—42. Ringdrosseltryp.  
 Fig. 43. Kreuzschnabeltryp.  
 Fig. 44—45. Steinschmätzertryp.

## Blepharoplast- und Geißelteilung.

- Fig. 46. Ringdrosseltryp.  
 Fig. 47. Kreuzschnabeltryp.  
 Fig. 48—51. Ringdrosseltryp.  
 Fig. 52. Gartenrotschwanztryp.  
 Fig. 53. Fitislaubsängertryp.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Kleinere Mitteilungen.

### Neue oder wenig bekannte Protisten. V. Neue oder wenig bekannte Flagellaten. V.

(A. Pascher, Prag.)

(Hierzu 11 Textfiguren.)

#### *Carteria Phaseolus* PRINTZ.

PRINTZ, H.: Beiträge zur Kenntnis der Chlorophyceen und ihrer Verbreitung in Norwegen. Kgl. Norske Videnskabers Selskabs Skrifter Nr. 2 1915 p. 40 Taf. IV Fig. 82—88.



Zellen mehr oder weniger gekrümmt, walzlich, oft auch ein wenig schief eiförmig bis bohnenförmig. Haut zart, nicht abstehend, vorn mit einer halbkugeligen Papille, aus der die vier annähernd körperlange Geißeln

Fig. 1. *Carteria Phaseolus* PRINTZ (nach PRINTZ).

kommen. Darunter die kontraktile Vakuole. Chromatophor krugförmig, zentral, ein mäßig großes Pyrenoid im vorderen Drittel ein großes Stigma besitzend. Schiefe Längsteilung.

Zelllänge 16—22  $\mu$ , Breite 8—11  $\mu$  (Fig. 1).  
Norwegen; Ringstad, Falangstjern.

*Carteria excentrica* PRINTZ.

PRINTZ, H.: Kristianiatrakteus Protococcoideer. Videnskaps selskapets Skrifter I. Mat. nat. Klasse Nr. 6 1913 p. 14 (sep.) Taf. I Fig. 2—4.

Zellen breit eiförmig bis stark kugelig; Haut zart, anliegend, vorn mit breit abgerundeter Papille, mit vier Geißeln die etwas kürzer als die Zelle sind. Chromatophor glockenförmig, mit einem in der Mitte oder etwas zuvor gelegenen sehr großen, nicht zentral, sondern seitlich gelegenen Pyrenoid. — Kontraktile Vakuolen vorn. — Längsteilung.

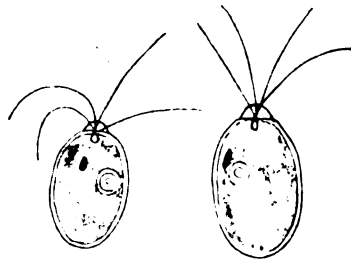


Fig. 2. *Carteria excentrica* PRINTZ (nach PRINTZ).

Länge 12—16,5  $\mu$ , Breite 7—11  $\mu$  (Fig. 2).  
Umgebung von Kristiania (Norwegen).

*Chlamydomonas Koishikavensis*.

NAKANO, H.: Untersuchungen über die Entwicklungs- und Ernährungsphysiologie einiger Chlorophyceen. Journ. of the Colleg. of scienc. imp. university of Tokyo XL Art. 2 (1917) p. 90 Taf. 2 Fig. 42.

Zellen ellipsoidisch, walzlich, manchmal leicht gekrümmt bis leicht verkehrt eiförmig. Membran dünn (die Figuren NAKANO's geben dann die Zellhaut viel zu dick wieder), vorn zu einer breiten, oft gerade abgesetzten Warze verdickt, aus der die beiden körperlangen Geißeln austreten. Chromatophor tief krugförmig, sehr dick und sehr weit, fast bis zur Warze, nach vorn gehend. Pyrenoid seitlich am Chromatophoren, doch nicht wandständig, in der untern Hälfte der Zelle (nach der Abbildung), NAKANO gibt im Text aber „in der Mitte der Zelle“ an, gelegentlich mehrere Pyrenoide. Der Kern vor dem Pyrenoide

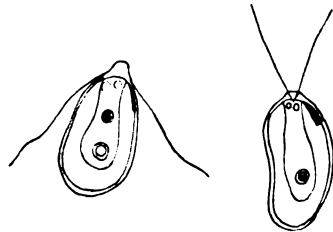


Fig. 3. *Chlamydomonas Koishikavensis* NAKANO (nach NAKANO).

in der Mitte der Zelle oder etwas vor dieser. Stigma nach NAKANO's Beschreibung klein, eiförmig, vorn in der Nähe der beiden apikal gelegenen kontraktile Vakuolen. Die Abbildung NAKANO's zeigt mehr strichförmige und relativ sehr große Stigmata. Bei der Vermehrung Bildung von vier Tochterzellen, zuerst Querteilung, dann Längsteilung. Isogameten je vier in der Zelle gebildet, mit deut-



licher Membran. Kopulation mit den Vorderenden der Gameten beginnend. Zygoten glatt mit dreischichtiger Membran, mit vier Zoosporen keimend.

Länge 12—20  $\mu$ , Breite 7—12  $\mu$ . Gameten 6—11  $\mu$  lang, 4—5  $\mu$  dick, Zygoten ca. 10  $\mu$  (Fig. 3).

Nach NAKANO der *Chlamydomonas parietaria* DILL sehr ähnlich, doch ist NAKANO'S neue Art kleiner wie diese, hat keine wandständigen Pyrenoide, dafür aber behütete Gameten und einem eirunden Augenfleck.

Japan: aus einer Kulturflasche mit Wasserpflanzen des botanischen Instituts zu Koishikawa-Tokyo.

### *Chlamydomonas ampla* PRINTZ.

PRINTZ, H.: Contributions ad floram ariae inferioris pertinentes I. — Die Chlorophyceen des südlichen Sibiriens und Urianailandes. Kgl. Norske Videnskabers Selskabs Skrifter 1915 Nr. 4 p. 10 Taf. 10 Fig. 1.

Die breit eiförmigen Zellen mit weit und allseitig abstehender Hülle, die vorn keine Papille hat. Protoplast eiförmig, vorn ein wenig zugespitzt und vorgezogen. Chromatophor krugförmig, mit einem großen basalen Pyrenoid und einem ebenfalls fast basalen (im hinteren Drittel gelegenen) länglichen Stigma. Zellkern annähernd zentral. Geißeln körperlang.

Länge 14—16  $\mu$ , Breite 12—13  $\mu$  (Fig. 4).

Aus einer Probe von Uibat (Sibirien).

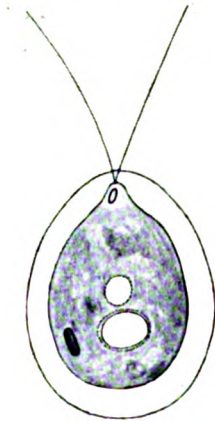


Fig. 4. *Chlamydomonas ampla* PRINTZ (nach PRINTZ).

Steht nach PRINTZ der *Chlamydomonas gloeocystiformis* DILL nahe? Vergleiche auch die im Beitrag III der Flagellaten (Bd. 44, S. 397) von CHODAT beschriebene *Chlamydomonas pteromonoides*, die ebenfalls eine derart weit abstehende Hülle hat. Vgl. Arch. f. Protistenk. Bd. 44 S. 399, Fig. 2 c, d. Die beiden Arten (*Chl. pteromonoides*) kommen sich in der Gestalt nahe, unterscheiden sich aber in der Größe sehr bedeutend (die CHODAT'SCHE ist fast um das Drittel größer) und außerdem liegt bei *Chlamydomonas ampla* das Stigma fast am basalen Ende, während es bei *Chlamydomonas pteromonoides* vor der Mitte liegt.

*Chlamydomonas procera* PRINTZ.

PRINTZ, am gleichen Orte wie die vorstehende Art, p. 9 Taf. I Fig. 2—3.

Zellen walzlich, zweieinhalb bis dreimal so lang als dick, basal breit abgerundet, vorn kurz, verschmälert und spitz. Haut sehr zart, nicht abstehend, vorn ohne Papille. Chromatophor krugförmig, mit einem annähernd zentralen Pyrenoid und einem am vorderen Rande gelegenen, kleinen länglichen Augenfleck. Kern basal gelegen. Geißeln annähernd körperlang.

Zellen 22—29  $\mu$  lang, 7,5—9  $\mu$  breit (Fig. 5).

Aus dem Flusse Uibat, Sibirien.

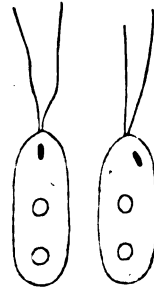


Fig. 5. *Chlamydomonas procera* PRINTZ (nach PRINTZ).

Nach PRINTZ dadurch auffallend, daß der Kern hinter dem Pyrenoid zu liegen kommt.

*Sphenochloris* PASCHER nov. gen.

Chlamydomonadacee mit typischen Chlamydomonadenprotoplasten, krugförmigen Chromatophoren, basalem Pyrenoid, zentralem Kern, Stigma und zwei vorn gelegenen kontraktilen Vakuolen. Zwei gleichlange Geißeln und deutlicher Membran. Das Vorderende der Zelle ist aber nicht spitz oder verschmälert, sondern breit abgestutzt, die Zelle selber nach vorn keilförmig verschmälert, so daß zweierlei Ansichten der Zelle zustande kommen, eine mit breit abgestutztem Vorderende, eine sehr spitze seitliche. Die beiden Geißeln inserieren an den Ecken der Vorderkante. Diese Vorderkante selber verläuft allem Anschein nicht ganz gerade, sondern mehr in der Form einer leichten ~ Krümmung.

Vermehrung durch Längsteilung der Protoplasten. Geschlechtliche Fortpflanzung und Sporen unbekannt.

*Sphenochloris Printzii* PASCHER nov. spec.

Zelle in der Aufsicht gestreckt, halb elliptisch, nach vorn nicht verschmälert, sondern fast parallel begrenzt, breit und gerade abgestutzt, annähernd doppelt so lang als breit. Chromatophor krugförmig mit basalem Pyrenoid, ohne Stigma. Kern zentral, kontraktile Vakuolen vorn gelegen. Geißeln  $1\frac{1}{2}$  mal körperlang. Zellen von der Seitenansicht aus gesehen lang eiförmig, vorn lang und schmal zugespitzt. Vermehrung nicht beobachtet.

Länge bis  $18\ \mu$ , Breite bis  $9\ \mu$  (Fig. 6 a).

Ein einzigmal aus einem Tümpel bei Freiburg im Breisgau (1913). Bewegung sehr rasch, unregelmäßig flatternd.

***Sphenochloris urceolata* (PRINTZ) PASCHER nov. comb.**

*Chlamydomonas urceolata* PRINTZ, H.: Kristianiatrakteus Protococcoideer-Videnskapselskepts Skripta I. Mat. nat. Kl. Nr. 6 (1913) p. 19 Taf. I Fig. 1.

Zellen schlank eiförmig, basal breit abgerundet, dann vorgezogen und verschmälert, dann verbreitert, vorn nicht spitz, sondern ausgerandet und abgestutzt. Chromatophor krugförmig, fast basal das große Pyrenoid, annähernd vor der Mitte das längliche Stigma. Haut sehr zart; Geißeln fast zweimal körperläng.



Fig. 6. *Sphenochloris*.

- a) *Sphenochloris Printzii* PASCHER (Orig).  
b) *Sphenochloris urceolata* (PRINTZ) PASCHER  
(nach PRINTZ).

Länge  $12-18\ \mu$  (Fig. 6 b).

Aus der Umgebung Kristianias (Troidvandet).

Nach PRINTZ soll vorne eine Aushöhlung sein, mir scheint es, als ob es sich mehr um eine keilförmige Verschmälierung der Zelle handelt. Bei *Sphenochloris Printzii* war das ganz ausgesprochen der Fall.

***Phacus costata* CONRAD.**

CONRAD, W.: Algues, Schizophycees et flagellates recoltés par M. RECKERT aux environs de Libau (Courland). Ann. biol. lect. VII p. 135 (1914/15).

Zellen verkehrt eiförmig, basal in einen langen spitzen Stachel ausgezogen. Hautschicht mit 7—8 derben Spiralstreifen von links unten nach rechts oben gehend, sich aus dem Stachel herauszuschrauben scheinen und zwischen sich rinnenförmige Vertiefungen freilassen, die mit feinen Spirallinien in entgegengesetzter Richtung versehen sind. Protoplast dadurch gerieft erscheinend. Kern länglich, basal. Ein großer, langgezogener Paramyglonring. Geißel körperläng. Über die Chromatophoren sind keine Angaben gemacht.

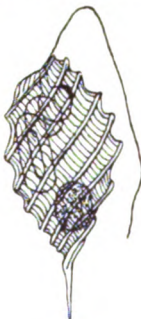


Fig. 7. *Phacus costata* CONRAD (nach CONRAD).

Länge  $20-36\ \mu$ , Breite  $10-16\ \mu$  (Fig. 7).

In den Sümpfen bei Perlkühnenhof bei Libau (Kurland).

*Trachelomonas Hystrix* TEILING.

TEILING, E.: Schwedische Planktonalgen. II. Tetrallantos, eine neue Gattung der Protococcoideen. Svensk Botanisk Tidskrift X p. 64 (1916).

Schale sehr regelmäßig verkehrt eiförmig, basal abgerundet, vorn in eine gerade abgeschnittene, cylindrische Mündungsröhre ausgezogen, die annähernd so lang wie breit ist. Schale mit sehr regelmäßig kegelförmigen, radiär ausstrahlenden Stacheln besetzt, die besonders an der Basis an

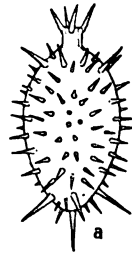


Fig. 8. *Trachelomonas Hystrix* TEILING (nach TEILING).

Länge zunehmen, während sie vorn zwar ebenfalls länger, doch nicht so lang wie die basalen werden. Der Rand der Mündungsröhre ist mit vier derben, nach vorn gerichteten Stacheln besetzt. Über den Protoplast macht TEILING keine Angaben.

Länge der Schale 35—43  $\mu$ , Breite 20—24  $\mu$ ; Länge der Mündungsröhre 4—5  $\mu$ , größte Stachellänge 9  $\mu$ . (Fig. 8.)

Aus einem Söllteiche bei Skara; in Westergötland-Schweden.

Steht nach TEILING der *Trachelomonas caudata* und *Trachelomonas bulla* nahe.

*Trachelomonas inconstans*.

CARTER, N.: *Trachelomonas inconstans*, a new flagellata. The New Phytologist, XVIII, 1919, p. 118.

Schale ellipsoidisch bis eiförmig oder leicht verkehrt eiförmig; vorn in eine sehr kurze, nicht abgesetzte, unregelmäßig gehackte Mündungsröhre verschmälert, basal stumpf, oder mit einem kleinen Spitzchen oder breit abgerundet, und dieses breite Ende verdickt und mit unregelmäßigen Spitzchen versehen. Gehäuse braun oder fein granuliert und glatt, bei alten Exemplaren förmlich in eine Reihe Platten zerbrochen. Protoplast sattgrün. Stigma lebhaft grün.

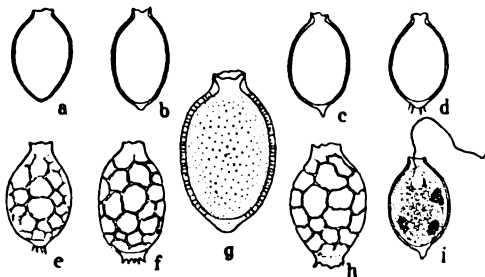


Fig. 9. *Trachelomonas inconstans* N. CARTER. Verschiedene Gehäuse um die wechselreiche Form und Struktur dieser *Trachelomonas*-Art zu zeigen (nach CARTER).

Länge 35—47  $\mu$ , Breite 20—25  $\mu$ . Fig. 9.

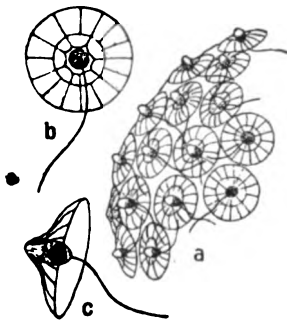
England: in stehenden Sumpfwässern; Longmoor Pool, Sutton-Park, Warwickshire.

Durch die große Variabilität des Gehäuses speziell an dessen Basalende sehr auffallend, über die die CARTER'schen Figuren am besten Auskunft geben.

### *Corbicula socialis*.

MEUNIER, A.: Microplankton des mers de Barents et de Kara Brüssel 1910. — PAVILLARD, J.: Protistes nouveaux ou peu connus du Plankton méditerranéen. Compt. rend. Ac. Sc. T. 164 p. 925 (p. 1 des Separates), Fig. 1.

Diese merkwürdige Flagellate konnte PAVILLARD im Mittelmeergebiet wieder beobachten. Nach seinen Beobachtungen zeigt *Corbicula* folgende Körperverhältnisse. Die kugligen Kolonien werden zusammengesetzt aus vielen gehäusetragenden Individuen, deren mit dem Boden nach außen gerichtetes Gehäuse oben locker zur Kugelform zusammenschließen. Das Einzelgehäuse ist breit trichterförmig,



ungefähr dreimal so breit als hoch und hat die Form eines schon geschwungenen Schirmes mit sehr zarter Membran, die deutlich radiäre Streifen zeigt, von denen

Fig. 10. *Corbicula socialis* MEUNIER. a) Teil einer Kolonie. b) Einzelmonade von oben, c) von der Seite.

die einen bis zur Bodenvertiefung, die anderen mit ersteren abwechselnd nur bis zu einer deutlichen Querlinie reichen. In der Vertiefung des schön geschwungenen

Gehäuses sitzt der Protoplast, der verkehrt eiförmig ist und mit dem Vorderende die Höhe des Gehäuserandes erreicht, vorn befindet sich der Kern. Andere cytologische Einzelheiten konnten am fixierten Material nicht gesehen werden. Vom Vorderende des Protoplasten ragt eine Geißel in das Innere der Kolonie, die ungefähr dreimal so lang ist wie der Protoplast.

Durchmesser der Kolonien 90  $\mu$ , Länge des Protoplasten 5–6  $\mu$ . Die systematische Stellung völlig unsicher. (Fig. 10.)

Diese merkwürdige Monade fällt durch die auffallende Form der Koloniebildung aus dem Bekannten heraus; besonders bemerkenswert ist die Orientierung der Einzelindividuen, die mit dem Gehäuseboden nach außen, mit der Geißel gegen das Centrum der Kolonie orientiert sind. PAVILLARD spricht übrigens nicht von einer Geißel, sondern von einem „pedicelle fil“, der einem „cordon filiforme“ gleicht. Nach PAVILLARD besteht keine Beziehung zwischen *Corbicula* und *Dinobryon* und ebensowenig zu *Magosphaera*. Systematische Stellung noch unklar.

*Pronoctiluca pelagica* FABRE DOMERGUE.

FABRE DOMERGUE: Yoen. d. Microscop. I (1888—89). — PAVILLARD, L.: Un flagellé pelagique aberrant, le *Pelagorhynchus marinus* (nomen obsolendum!), vom Autor selber handschriftlich richtig gestellt). Compt. Rend. Ac. franc. T. 164 p. 238 (1917).

PAVILLARD konnte an reichem Material Ergänzungen zur Kenntnis dieser Monade, die von LOHMANN, OSTENFELD, PAULSEN, H. GRAN nach Gelegenheitsbeobachtungen sehr unvollständig bekannt und und unrichtig gedeutet war, bringen. Zunächst stellt PAVILLARD fest, daß *Pronoctiluca pelagica* nicht eine, sondern zwei Geißeln hat.

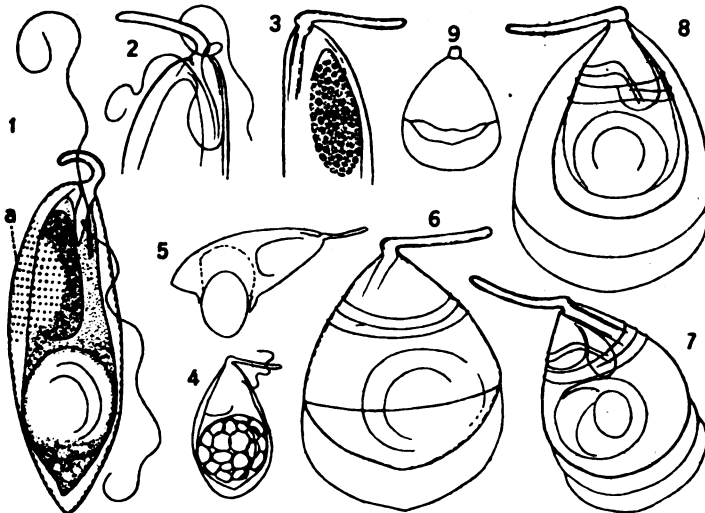


Fig. 11. *Pronoctiluca pelagica*. 1. Im beweglichen Zustande fixiertes Individuum mit zwei Geißeln; bei a die Struktur der Membran (Punktreihen). 2. Das Vorderende der Protoplasten, die „Cilie“ und die beiden in der vorderen Gruppe inserierenden Geißeln. 3. Vorderende mit Kern. 4. Basalende mit dem „Reservestoffballen“. 5. Ausstoßung (?) dieser Ballen (vielleicht durch die Fixation bewirktes Kunstprodukt). 6, 7, 8. verschiedene aufeinanderfolgende Phasen der Encystierung. 9. Verlassene Cystenmembran.

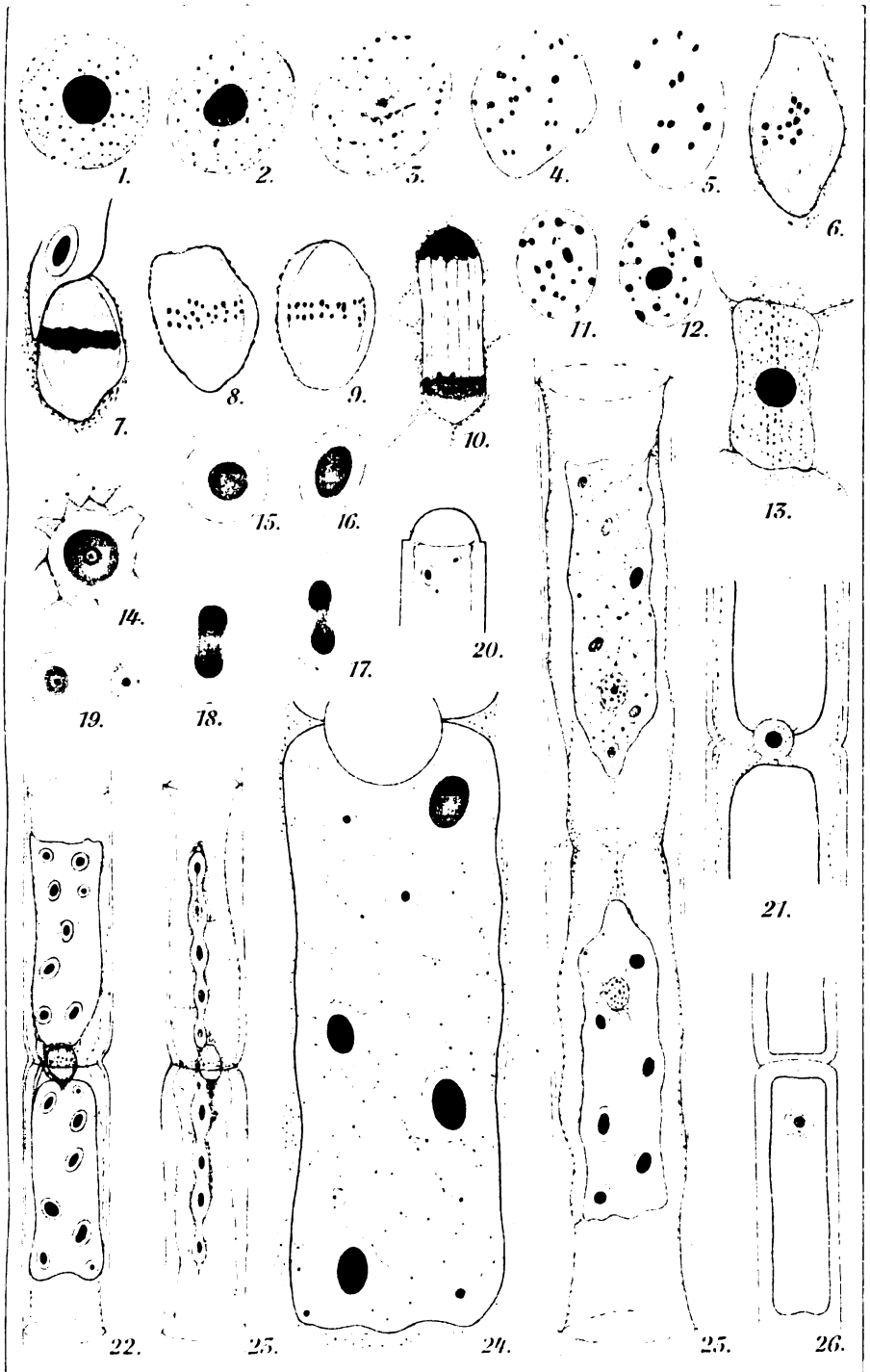
1—3, 6—8 1000×, 4, 5, 9 500× (nach PAVILLARD).

Der rüsselförmige Fortsatz (ob kontraktil?) entspringt (nach der Orientierung der Protoplasten, wie sie PAVILLARD vornimmt) aus einer vorn gelegenen Öffnung, die sich in eine weite Höhlung, in deren Grund die beiden Geißeln inseriert sind. Die derbe Membran erinnert in mancher Hinsicht an die derbe Membran mancher Dinoflagellaten, ist mit in ziemlich regelmäßig in Reihen stehenden Punkten versehen (Trichocysten? A. P.). Der vorn gelegene Kern

entspringt in seiner Form mit seinen zahlreichen, deutlichen, sich gegenseitig polyedrisch abplattenden Chromatinkörpern völlig dem der Peridineen und weicht darin vom Kern der anderen Flagellaten ab. Im Cytoplasma findet sich ein mächtiger, basal gelegener Ballen von dunkelgelbbrauner Farbe, der vielleicht einen Reservestoff darstellt, der manchmal aus einer zentralen Partie besteht, die eingehüllt wird von spiralig angeordneten kleineren Bestandteilen. An einzelnen fixierten Individuen schien es, als ob dieser Ballen ausgestoßen würde.

Bei der Encystierung verschwanden die beiden Geißeln nicht, sie rollen sich in Form einer doppelten enganliegenden Spirale um den vorderen kegelförmigen Teil der Protoplasten. Dieser selber wird dabei kurz birnförmig. Zunächst bildet sich nur eine einfache sackförmige Membran. Dann bildet sich innert dieser ersten Membran eine neue, die sich nach und nach bis zum Fortsatze ausbildet. Demnach ist die Cyste zweihäutig, was speziell am breiten Ende der Cyste schön zu sehen ist, wo die beiden Membranen locker voneinander abstehen. (Siehe Fig. 11.)

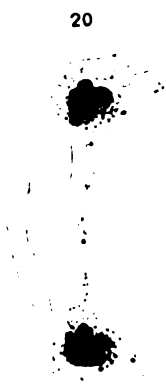
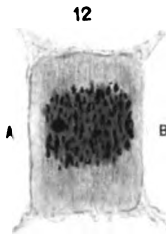
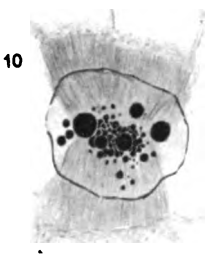
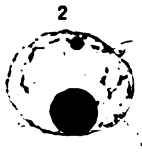
Ich kann nicht entnehmen inwieweit diese *Pronoctiluca pelagica* einer der Formen entspricht, die KOFOID in seiner Studie über die Zusammenhänge der Dinoflagellaten und der Cystoflagellaten begründet und für seine Ansicht auswertet. Jedenfalls scheint auch *Pronoctiluca* in die Formenreihe hineinzugehören, die die Dinoflagellaten mit den Cystoflagellaten verbindet. In letzter Zeit hat sich PRÁTJE gegen die Anschauung ausgesprochen, daß Cystoflagellaten und Dinoflagellaten einander sehr nahestehen und nach unseren derzeitigen Kenntnissen systematisch zueinander gestellt werden. Man wird aber nach Prüfung der von KOFOID und von PRÁTJE hier wieder besprochenen Tatsachen, doch zum Schlusse kommen, daß, wenn mir auch KOFOID's Einordnung der Cystoflagellaten in die Gymnodiniaceen als zu determiniert vorkommt, eine Einbeziehung der Cystoflagellaten in die Dinoflagellaten oder Verbindurg der beiden Gruppen, den tatsächlichen Verhältnissen am besten gerecht wird. In diesem Sinne hat sich JOLLOS ausgesprochen, und ich habe bereits vor KOFOID, 1914, wie auch 1917 in der Übersicht über mein Flagellatensystem die Dinoflagellaten und die Cystoflagellaten miteinander verbunden, den Pyrromonaden resp. der Pyrrophyten eingereiht und innerhalb dieses Stammes den Desmonaden und den Cryptomonaden gegenübergestellt. (A. P.)



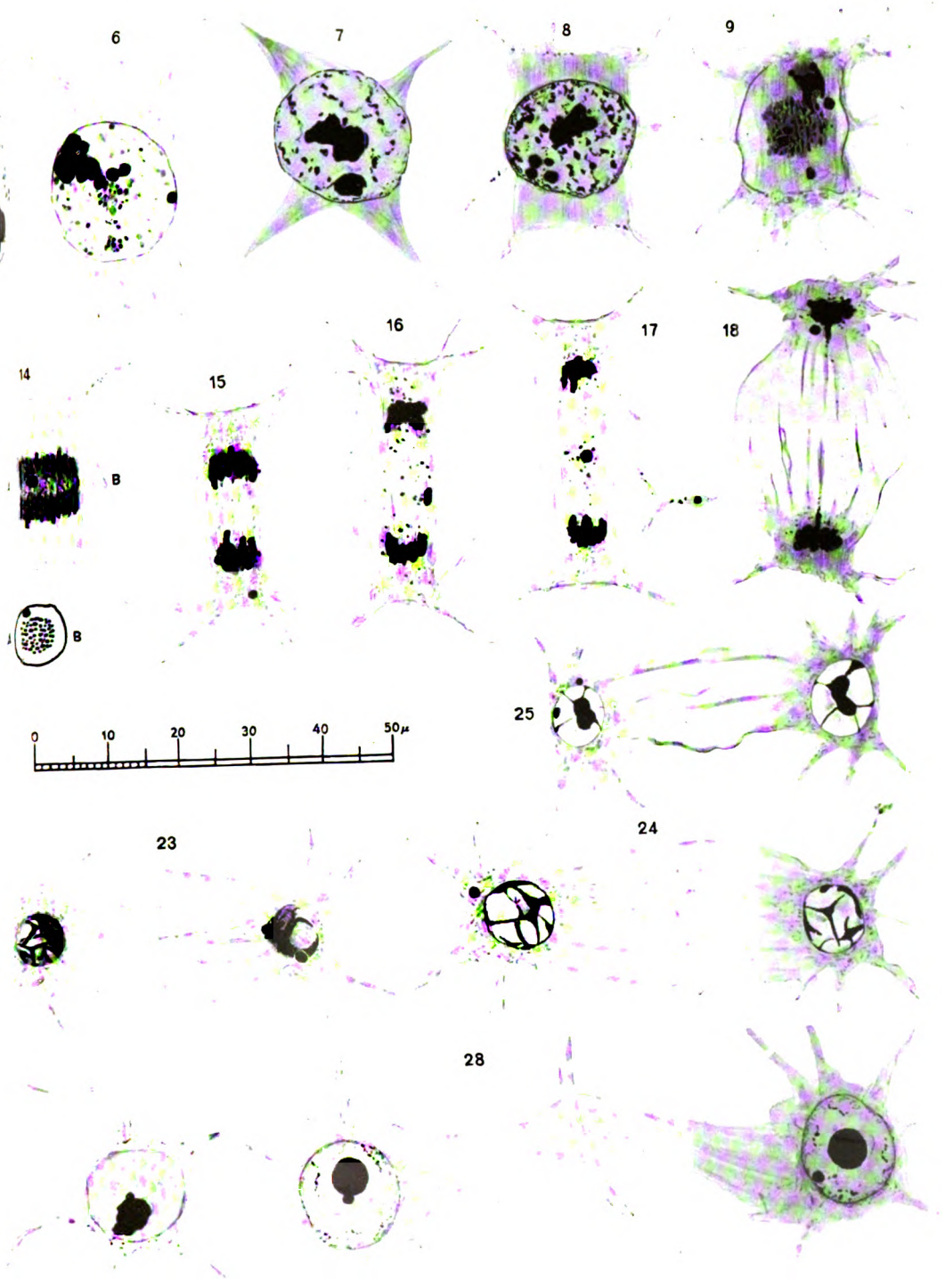




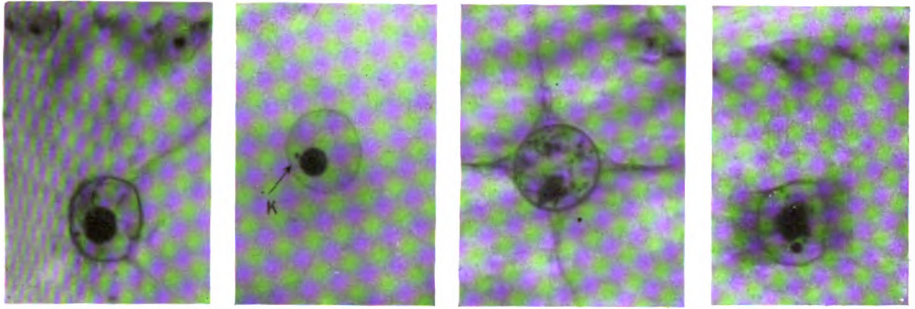




27





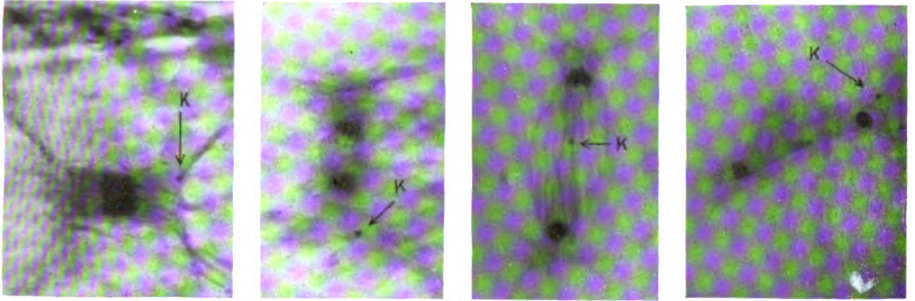


1

2

3

4

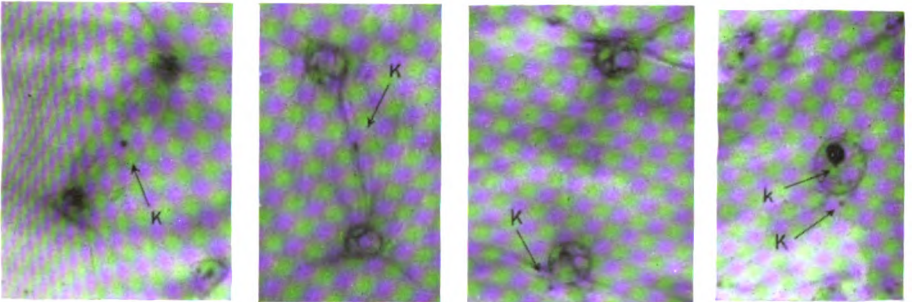


5

6

7

8

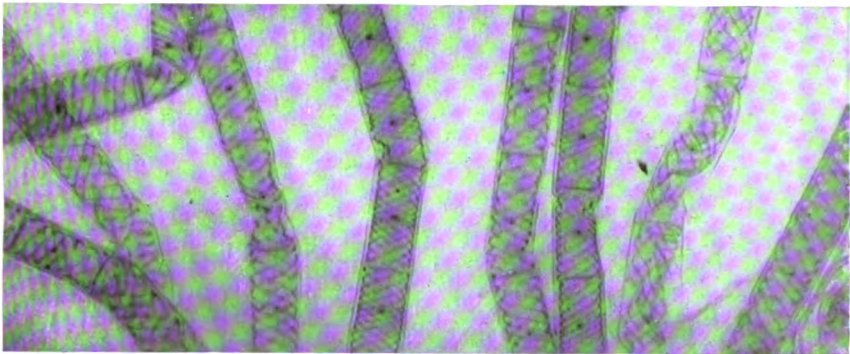


9

10

11

12

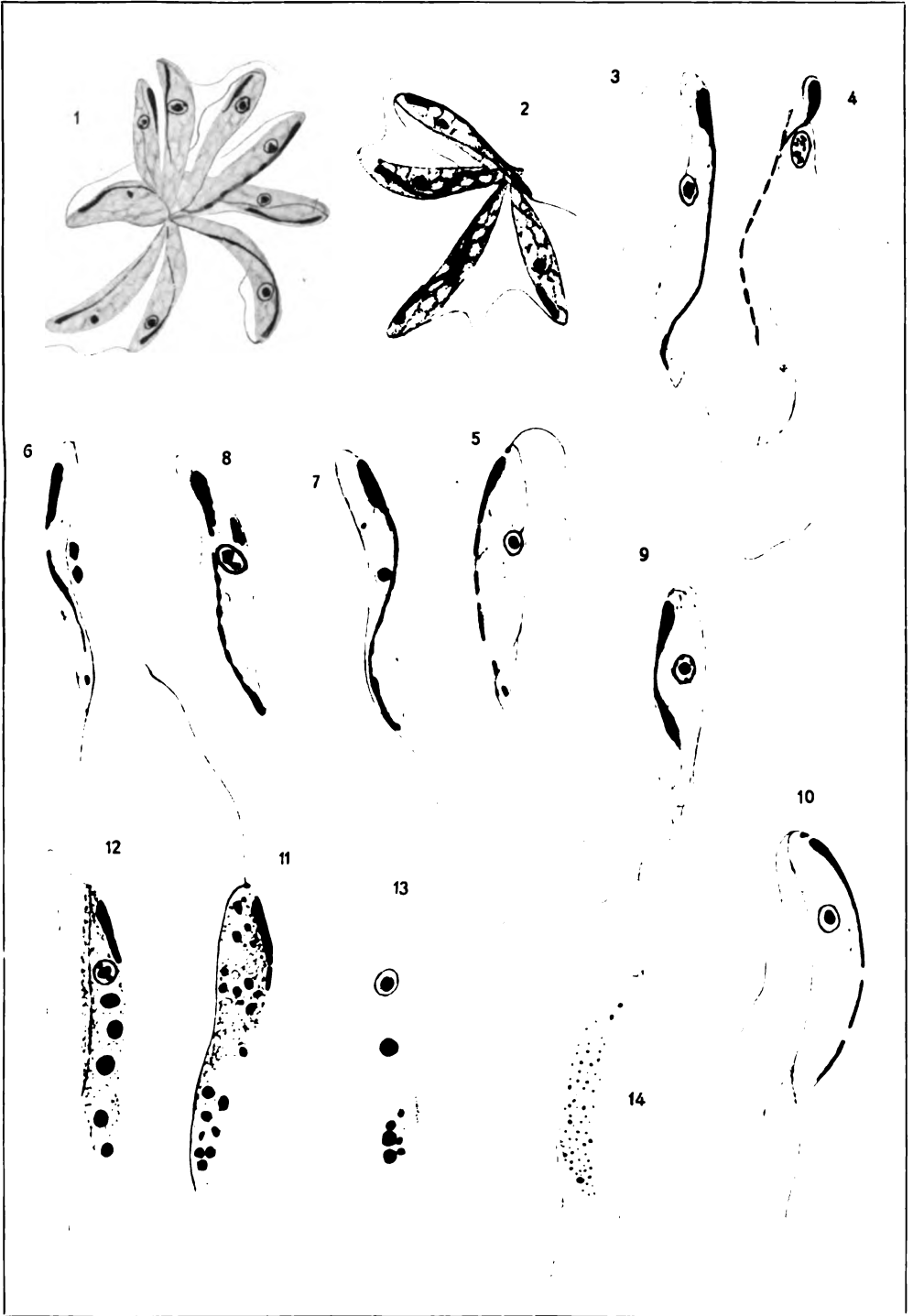


13

Czurda phot.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.





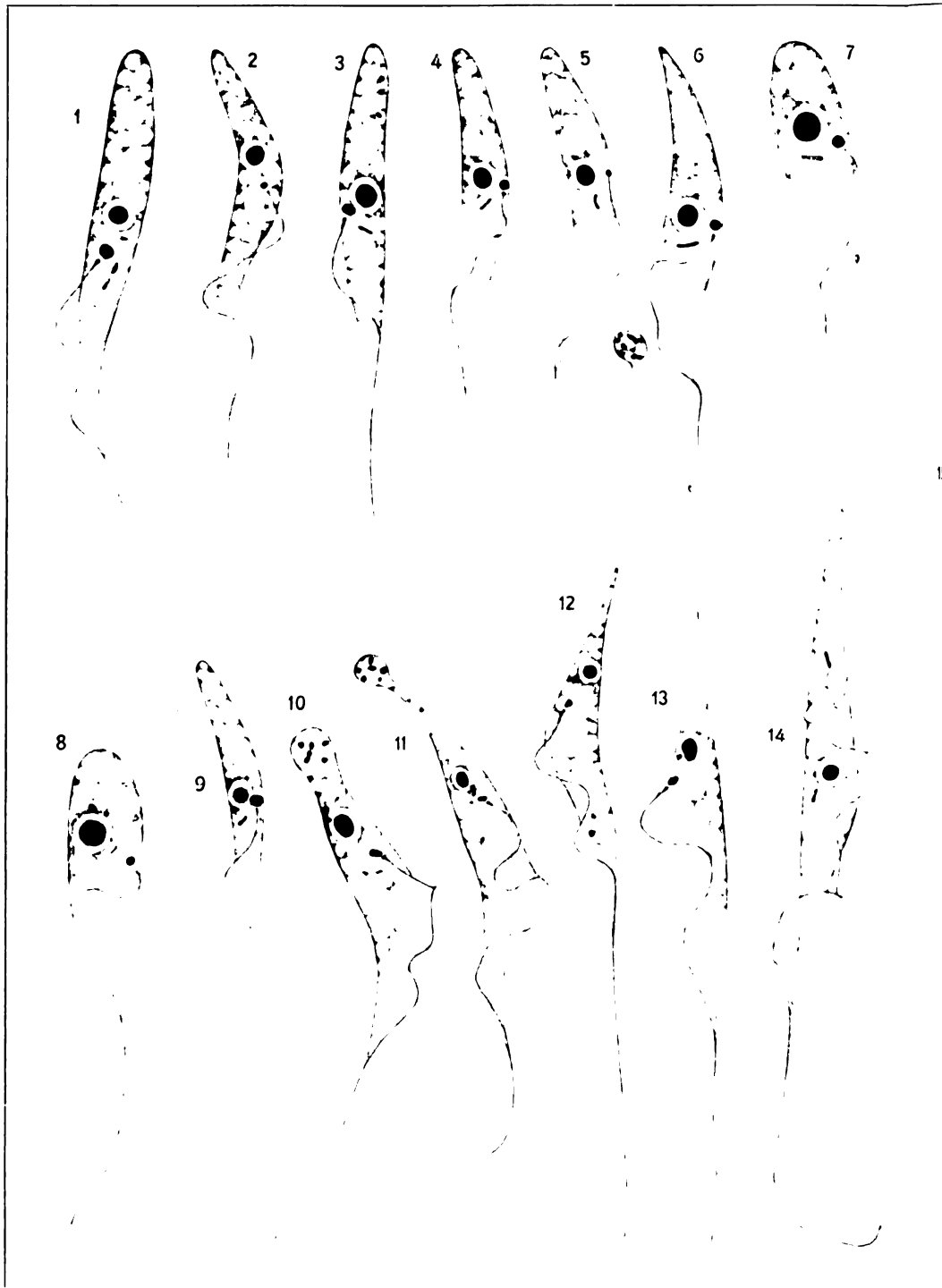
Schindera.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.









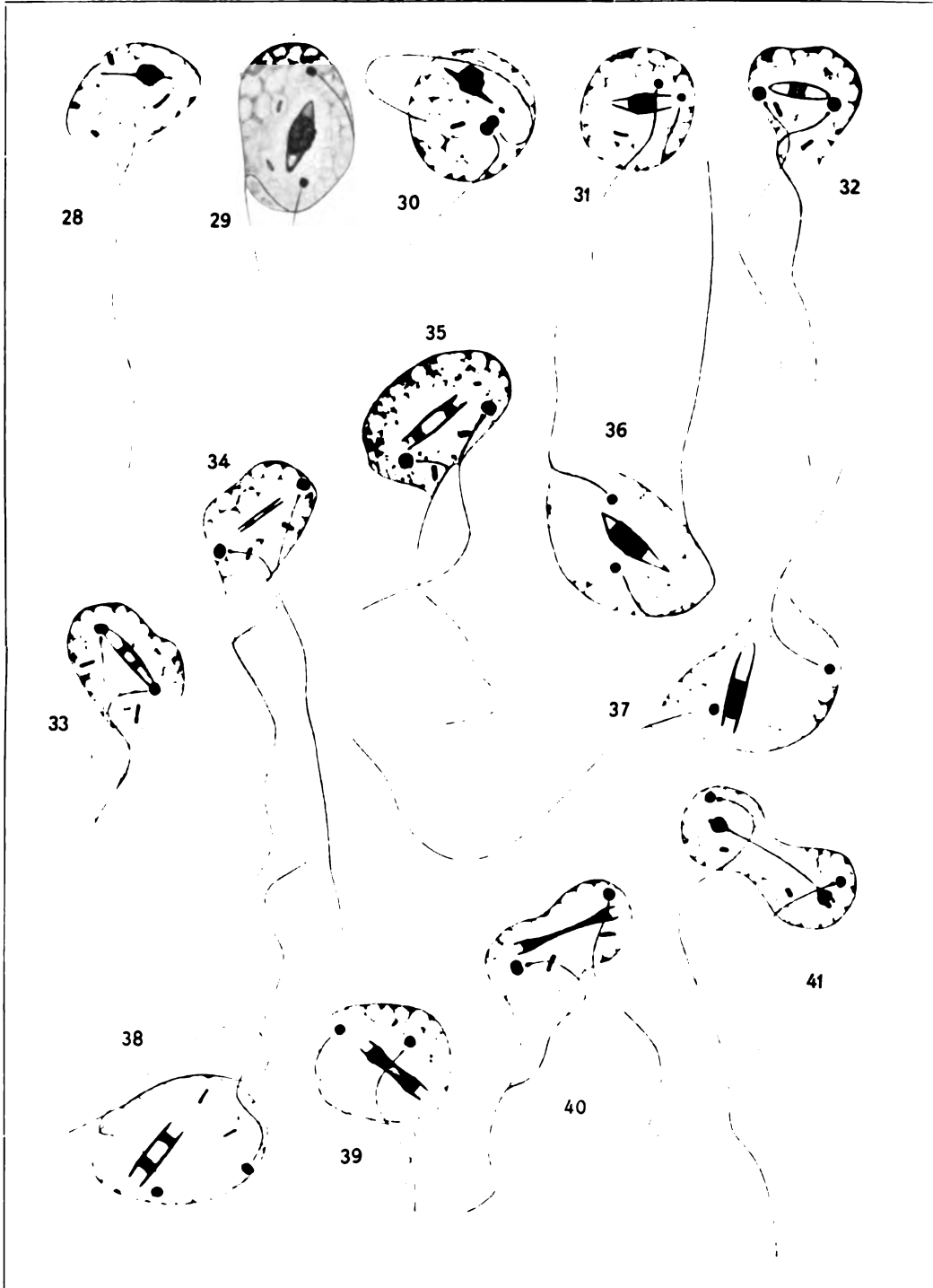
O. Nieschulz gez.

Verlag von Gustav Fischer



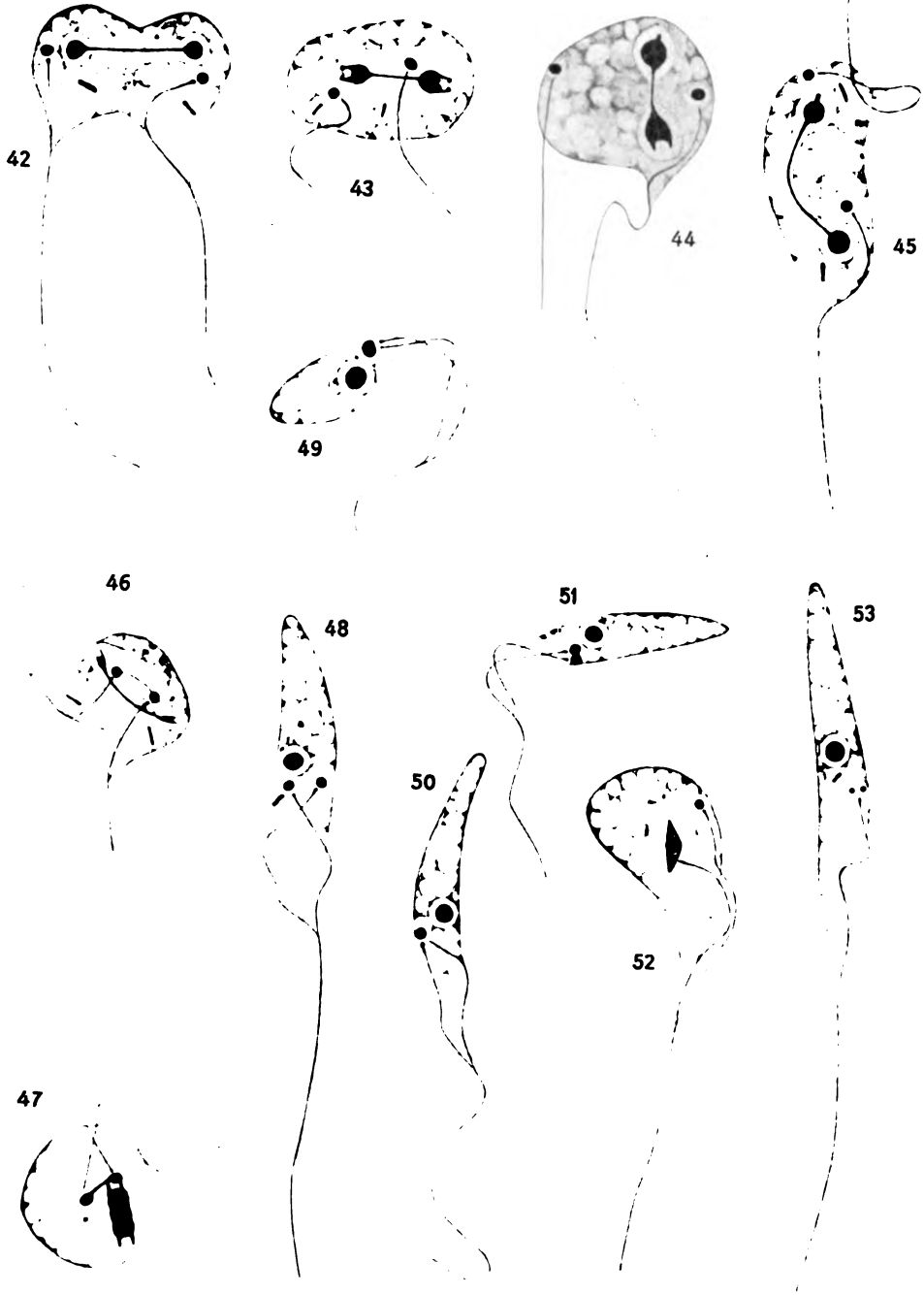






O. Nieschulz gez.

Verlag von Gustav







Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Breslau.)

**Studien über Kernbau und Kernteilung von  
*Myxidium Lieberkühni* BÜTSCHLI**

**Zugleich ein Referat über den Stand der Kernprobleme  
bei den Myxosporidien.**

Von

**Hans Bremer.**

(Hierzu Tafel 8 u. 9 und 4 Textfiguren.)

---

**Inhaltsübersicht.**

	Seite
Einleitung . . . . .	274
I. Historischer Überblick . . . . .	275
II. Kernbau . . . . .	290
Vorbemerkungen . . . . .	290
1. Die generativen Kerne . . . . .	294
2. Die somatischen Kerne . . . . .	298
a) Die vegetativen Kerne . . . . .	299
b) Die somatischen Kerne der Sporenbildungsstadien . . . . .	302
c) Zusammenfassung und Diskussion . . . . .	306
III. Kernteilung . . . . .	309
1. Beschreibung . . . . .	309
a) Prophase . . . . .	312
b) Metaphase . . . . .	317
c) Anaphase . . . . .	322
d) Telophase . . . . .	325
2. Theoretisches zur Kernteilung der Myxosporidien . . . . .	327
a) Entstehung der Spindel . . . . .	328
b) Das Chromosomenproblem . . . . .	332
c) Das Caryosomproblem . . . . .	335

### Einleitung.

Nachdem gegen Ende des 19. Jahrhunderts eine Reihe von Arbeiten die Formenmannigfaltigkeit der Myxosporidien, insbesondere ihrer Sporen, und ihre allgemeinsten Lebenserscheinungen kennen gelehrt hatten, sahen die seit 1900 erschienenen ihre Hauptprobleme fast durchweg in der Sporenbildung und den mit ihr verknüpft gedachten Sexualitätserscheinungen. Und das mit gewissem Recht: ist es doch die Ausbildung formkonstanter, artlich verschiedener, hochdifferenzierter und mit einem mehrzelligen Hilfsapparat versehener Fortpflanzungskörper, der die Myxosporidien, ähnlich wie die Myxomyceten, aus der Reihe der Protozoen heraushebt und darum als besondere Lebenserscheinung besondere biologische Analyse verlangt.

Die allgemein-cytologischen Probleme sind daneben bei dieser Protozoengruppe etwas in den Hintergrund getreten und die hergehörigen Angaben finden sich in den Texten vielfach zerstreut vor. So ist z. B. eins dieser Probleme, der Kernbau und die Kernteilung, zwar schon vielfach erörtert, aber noch nicht geschlossen als Hauptthema behandelt worden. Aus dieser Tatsache entnimmt vorliegende Arbeit die Berechtigung, die in den verschiedenen Aufsätzen gefundenen Beobachtungen darüber vereinigt zu referieren, durch eigene Untersuchungen an einer Myxosporidienart zu ergänzen und so den Versuch zu machen, den derzeitigen Stand dieses Kernproblems bei unserer Protozoenordnung einheitlich darzustellen.

Möglich wird dieser Versuch dadurch, daß hier eine systematisch einheitliche Gruppe vorliegt, die Schlüsse von den Verhältnissen bei einer Art auf die der anderen in ziemlich weitgehendem Maße gestattet.

Die Tatsache, daß das die Kernfragen so nahe berührende Sexualitätsproblem nicht besonders erörtert werden wird, hat den oben erwähnten Grund, daß dies schon reichlich von anderer Seite geschehen ist. Seine cytologische Seite aber, die in unserem Zusammenhang besonders interessieren würde, vor allem die Frage der Reduktionsteilung, hat bisher überhaupt noch keine positiven Unterlagen, und sie konnten auch in der vorliegenden Arbeit nicht gefunden werden.

Es ist mir ein besonderes Bedürfnis, Herrn Geheimrat Professor Dr. DOFLEIN für die mannigfache Anregung und Unterstützung zu danken, die der Arbeit durch ihn zuteil geworden ist.

## I. Historischer Überblick.

Für die Behandlung der Kernprobleme durch die Autoren bis zum Jahre 1911 ist es zum Teil schwierig, einheitliche Gesichtspunkte durchzuführen; ihre Angaben sind darum in einigermaßen chronologischer Reihenfolge referiert. Soweit sie in Beziehung zum Sexualitätsproblem stehen, finden sie sich bei ERDMANN (1917a) zusammengefaßt.

BÜTSCHLI (1881, p. 632), der Entdecker der Myxosporidienkerne, erwähnt ihre große Zahl in jedem Individuum, und von ihrem Bau „Hülle“ und „Nucleolus“.

Von der Struktur sagt GURLEY (1894, p. 76) nichts, dagegen erwähnt er, daß die kleinsten Kerne nur in den jüngsten Formen vorkommen, und spricht den Grundsatz aus, daß die Kerne der Myxosporidien durch Teilung, also nach dem Satze *omnis nucleus e nucleo* entstehen.

THÉLOHAN (1895, p. 240—243) spricht von der auffälligen Größenverschiedenheit der Kerne und zeigt die Tatsache, daß die dispolen Arten deren nur wenige haben. Bezüglich der vielen Kerne der polyspolen Myxosporidien meint er, daß die Mehrzahl von ihnen in keiner funktionellen Beziehung zum Leben des Individuums selber, sondern zur Sporenbildung stehen. Er macht auch die ersten genaueren Angaben über Kernbau und Kernteilung: Die „chromatische“ Substanz ist meist in einer zentralen Kugel zusammengefaßt, neben der Granulationen vorkommen und fehlen können. Die Kernteilung bezeichnet er mit Bestimmtheit als Mitose: es bilden sich chromatische Kernfäden, die Kernmembran löst sich auf, und eine typische Spindel entsteht, von der THÉLOHAN zwei Abbildungen gibt, die dem Metazoenschema entsprechen.

Auch DOFLEIN (1898, p. 305—308) beschreibt als Kernstruktur eine zentrale „Chromatosphäre“ und verschiedenartige Anordnung des Chromatins im übrigen Kernraum auf einem „achromatischen Netz“. In dem Zustand, „wo die Chromatosphäre aufgelöst und das Gesamtchromatin auf dem Kerngerüst fein verteilt ist“, erblickt er das Anfangsstadium der Kernteilung, von der er als erster genauere Angaben, und zwar über *Chloromyxum*, macht. Er leugnet den metazoenartigen Teilungstyp: Sammlung des Chromatins in einer Äquatorialplatte und folgende Teilung in zwei Tochterplatten mit gleichzeitiger Bildung einer streifig strukturierten Spindel findet zwar statt, aber der Vorgang geschieht innerhalb der nur undeutlicher

gewordenen Kernmembran, und die Spindel hat nicht die bei Metazoen übliche Form, sondern in der Metaphase „dehnt sich die achromatische Substanz nach beiden nun entstehenden Spindelpolen hin haubenförmig aus“, und in der späten Anaphase, die die häufigsten Bilder liefert, findet man, daß „das den Tochterkernen zufallende Chromatin; in zwei dichten Klumpen geballt, die Enden einer tönchensförmigen achromatischen Spindel einnimmt“. Neben dieser Mitose findet nach DOFLEIN bei der multiplikativen Vermehrung einfache und multiple Amitose statt.

Im Gegensatz zu dieser letzten Beobachtung findet SCHRÖDER (1907) außer einer später zu besprechenden typischen eine „zurückgebildete und abgekürzte Art von Mitose“ (p. 364), und zwar bei den „kleinen“ Kernen von *Sphaeromyxa Sabraezesi* in ihrem vegetativen Dasein. Nach seinen Bildern sieht er Zerfall der Kerne in zwei Teile vermittelt durch eine tönchenspindelähnliche Figur. Die typische Mitose findet nach SCHRÖDER nur bei der Sporenbildung statt. Auch er hat jedoch nur einzelne Stadien davon gesehen, insbesondere die Aneinanderreihung von Chromatingranulis zu zwei Fäden, wobei er nicht entscheidet, ob diese primär oder durch Spaltung aus einem entstehen und tonnenförmige Spindeln, an deren Ende sich das Chromatin „zu einer kompakten Masse zusammenzieht, sich abrundet und zu neuen Kernen auflockert“ (p. 365). Klar geworden ist ihm der Zusammenhang nicht, insbesondere fehlt ihm ein Metaphasestadium. Die Ruhestuktur der „großen“ Kerne beschreibt er (p. 364): „deutlich erkennt man eine Kernmembran, ferner ein Kerngerüst, in dessen Maschen besonders unter der Kernmembran Chromatingranula liegen, sowie einen nicht sehr großen Binnenkörper und meist eine Vakuole“.

Nach KEYSSELITZ' (1908) Untersuchungen über *Myxobolus Pfeifferi* besteht der Kern aus einer Membran, einem „Linialveolarwerk, auf dem das Chromatin in den Teilungspausen fein verteilt liegt“ (p. 254) und dem „aus einer Platin- und Chromatinkomponente bestehenden Caryosom, das in einer strukturlosen ‚achromatischen Kernsaftzone‘ liegt“ (Fig. I). KEYSSELITZ unterscheidet somatische und generative Kerne. Die ersteren sind chromatinärmer, und ihr Caryosom färbt sich vielfach nur schwach mit Kernfarbstoffen; sie vergrößern sich durch Anreicherung des Kernsaftes, bei dieser Blähung kann der Gegensatz zwischen chromatischer und achromatischer Kernzone schwinden. Die somatischen Kerne können verschmelzen, legen sich zur Zeit der Sporenbildung zu Agglutinationshaufen zusammen und gehen schließlich zugrunde. Die generativen Kerne leiten die Sporen-

bildung ein. Die dabei auftretenden Caryokinesen beschreibt KEYSSELITZ ziemlich genau (Fig. I): Nach ihm schnürt zunächst das Caryosom ein gleich großes oder kleineres Sekundärcaryosom ab. Dieses läßt auf verschiedene Art und Weise zwei Centrosomen aus sich hervorgehen, die aber „später auseinanderrücken und undeutlich werden“ (p. 255). Das weitere Schicksal des Caryosoms ist nach KEYSSELITZ, daß es sein Chromatin an die Zelle abgibt, wobei ein schwach färbbarer Plastrinrest übrig bleibt, oder daß es, seltener, sich mit seiner chromatischen Substanz an der chromatischen Kernteilungsfigur beteiligt. Inzwischen hat sich nämlich aus den einzelnen Chromatinkörnchen ein Knäuelstadium herausgebildet, vermutlich aus einem

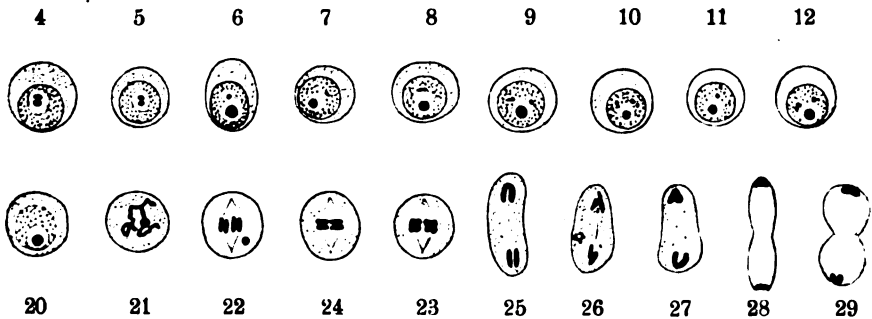


Fig. I. (Nach KEYSSELITZ 1908.)

einheitlichen Chromatinfäden gebildet. Gleichzeitig wird die Kernmembran aufgelöst. Der Chromatinfaden zerfällt in mehrere Stücke, und schließlich erscheint eine Platte von vier Chromosomen, im Äquator einer Spindel liegend, an deren Polen die nunmehr wieder sichtbaren Centrosomen liegen. Jetzt teilen sich die Chromosomen quer, je zwei Elemente verschmelzen aber in jeder Tochterplatte wieder untereinander, so daß diese schließlich aus je „zwei der Äquatorialebene parallel gelegenen Stäbchen“ bestehen, „von denen jedes die Wertigkeit von zwei Chromosomen besitzt“ (p. 256). Dann stellen sich die Stäbchen in die Längsrichtung der Spindel ein und rücken an die Pole, wobei sie durch Plastrinfäden miteinander in Verbindung bleiben, von denen man „entweder zwei die Gangspur der Teilstücke des Kernes anzeigende Fäden“ beobachtet oder „nur einen einzigen . . ., der aus der Aneinanderlagerung zweier Fäden hervorgegangen ist. Die zwei Stäbe der Tochterkerne verschmelzen an ihren Polenden miteinander. Ihre Konturen werden undeutlich, das Chromatin lockert sich auf, nachdem häufig zuvor der Zerfall eines jeden Stäbchens in seine beiden Teilstücke eingetreten ist.

Es bildet sich ein kleiner lockerer Kern, in dem man noch kein Caryosom bemerkt. Später findet man . . . die typischen Kerne vor“ (p. 256).

Wie schon gesagt, liegt in der KEYSSELITZ'schen Arbeit die erste eingehendere Beschreibung der Kernteilung eines Myxosporidis vor. Eine Kritik seiner Deutungen sei für später aufgehoben, hier nur auf seine Auffassung vom Wesen des Myxosporidiencaryosoms aufmerksam gemacht, weil sie in den Arbeiten anderer Forscher derselben Zeit wiederkehrt. HARTMANN (1911) hat diese Anschauung dahin präzisiert, daß hier ein „Pseudocaryosomkern“ vorliegt, d. h. daß nicht das Caryosom selber die Rolle eines Teilungsorganells spielt, sondern nur das in ihm enthaltene und zu Beginn der Teilung aus ihm heraustretende Centriol. Dem restlichen Caryosom verbleibt danach die Bedeutung eines Nucleolus.

Denselben Gesichtspunkt hat MERCIER (1908), wenn er schreibt, daß während der Kernteilung das Sekundärcaryosom (Nomenklatur!) verschwindet, indem es sein Chromatin in Form von Chromidien in das Cytoplasma entläßt. Was die Kernteilung selbst betrifft, so unterscheidet er wie SCHRÖDER zwei verschiedene Arten, deren eine nach ihm nur während der angenommenen Gametogenese erfolgen und in typischer Mitose mit Spindel, Centrosomen und vier Chromosomen bestehen, die andere, während der Sporenbildung, eine Promitose sein soll.

Auch nach AWERINZEW (1911) beginnt bei *Myxidium* sp. die Kernteilung damit, daß ein schon im Ruhezustand innerhalb des Caryosoms sichtbares Centriol aus dem Binnenkörper austritt und sich teilt.

In einem gewissen Gegensatz dazu stehen seine Befunde bei der Sporenbildung von *Ceratomyxa drepanopsettae* AWERINZEW (1908). Darnach „teilt sich der Innenkörper in zwei Teile und ordnet sich . . . an den gegenüberliegenden Polen des Kernes an, welcher sich selbst langsam . . . in die Länge streckt. Zu der Zeit, wo der intranucleäre Körper bereits nach den Polen des Kernes auseinandergetreten ist, ordnet sich das übrige, nicht in dem Caryosom enthalten gewesene Chromatin in der Äquatorialregion des Kernes an und differenziert sich allmählich zu mehreren Chromosomen, während gleichzeitig die um diese Zeit entstehenden, von einem der neugebildeten Kinetozentren zum anderen verlaufenden achromatischen Fäden deutlich hervortreten“ (p. 87). Hier wird das Caryosom also einmal als chromatinhaltig angenommen (was auch p. 88 noch ausdrücklich be-

tont wird), außerdem aber als Kinetocentrum bezeichnet und in dieser Eigenschaft sogar mit dem Blepharoplast verglichen.

Die wenigen Bilder von Caryokinesen, die AWERINZEW, schematisierend, beigibt, genügen allerdings nicht für den von ihm beschriebenen Kernteilungsverlauf. Zudem findet sich Taf. VIII Fig. 19 ein Kern, der Chromatin „in Gestalt gekrümmter Fäden von verschiedener Länge“ enthält, ohne daß ein Caryosom in ihm vorhanden ist, ein Bild, das sich nicht recht in den von ihm angenommenen Kernteilungsverlauf einfügt.

AWERINZEW hat diesen Gegensatz auch selbst empfunden: (p. 88) „dabei gelang es mir nicht, in solchen Kernen einen echten intranucleären Körper zu entdecken, sondern es waren nur ein oder zwei kugelförmige Chromatinhäufungen an irgendeiner Stelle zu sehen, welche ohne Zweifel wirklichen, ihres Chromatins zum Teil verlustig gegangenen intranucleären Körpern gleichzustellen sind, deren Ähnlichkeit mit dem intranucleären Centrosom in dieser Gestalt noch mehr hervortritt.“

Soweit AWERINZEW zur Caryosomfrage bei Myxosporidien; über das Chromosomproblem gibt er nur an, daß eine konstante Zahl anscheinend nicht festzustellen ist. An der Spindel hat er übrigens beobachtet, daß ihre Fasern stets tordiert sind.

Für die Struktur des Ruhekerne sind seine Angaben wenig fördernd, er hebt die Schwierigkeit der Beobachtung infolge der äußerst geringen Größe der Kerne hervor.

Über dieses Thema finden sich bei JOSEPH (1907), der übrigens gar keine Kernteilungen beobachtet hat, für *Chloromyxum protei* JOSEPH noch die Angaben, daß die Kerne eine Membran haben, homogen sind und nur „1—2 runde, plattgedrückte, intensiv gefärbte Binnenkörper“ enthalten, „die wahrscheinlich innen ganz oberflächlich der mutmaßlichen Membran anliegen“.

AUERBACH (1910) bringt, für Kernfragen neu, die Beobachtung an *Myxidium bergense* AUERB., daß in den jüngsten, einkernigen vegetativen Stadien, nach seinen 1912 modifizierten Ansichten bei der Propagationszellbildung im monosporen Typ, der Kern „seine chromatische Substanz ziemlich diffus im ganzen Plasma verteilt“ (1910, p. 106), eine Angabe, die vereinzelt geblieben ist wie auch seine Erklärung der Entstehung der verschiedenen Kerngrößen im Myxosporidienkörper (1910) bzw. bei der Sporenbildung (1912): zwei der oben beschriebenen Stadien sollen verschmelzen, nachdem das eine seine chromatische Substanz zur Hälfte diminuiert hat. Der



aus dem letzteren stammende Kern des nunmehr zweikernigen Plasmakörpers ist der kleinere.

Die Zusammenfassung der damals vorliegenden Arbeiten in der AUERBACH'schen Monographie (1910) ist noch verhältnismäßig arm an Beobachtungstatsachen aus dem Gebiet der cytologischen Kernfragen. Reichlicheres Material haben die seit 1912 erschienenen Abhandlungen (LO GIUDICE 1912, PARISI 1913, DUNKERLY 1915, GEORGEWITSCH 1915/17, DAVIS 1916, MAVOR 1916, ERDMANN 1917, SCHUURMANS STEKHOVEN 1919/20, STEPELL 1919) beigebracht, so daß einheitliche Behandlung und schärfere Präzisierung der Probleme möglich ist.

Bei der Struktur der Ruhekerne führen die Größe- und Dichteunterschiede in der Hauptsache zum Problem des verschiedenen Baues und der Entstehung von somatischen und generativen Kernen.

Die beiden Hauptprobleme, die sich aus den Beobachtungen über die Kernteilung ergeben, sind:

1. Das Chromosomenproblem:

- a) Die Herkunft der Chromosomen,
- b) ihre Zahl und Individualität,
- c) ihr Teilungs- bzw. Verschmelzungsverhalten.

2. Das Caryosomproblem:

- a) Beteiligung des Caryosoms am Chromosomenaufbau?
- b) Seine Beteiligung am Spindelaufbau?

Dies sind die Hauptprobleme, die hier zusammengefaßt referiert werden sollen. Ihre Diskussion und Erörterung anderer Einzelfragen wird bei Besprechung der eigenen Untersuchungen geschehen.

J. GEORGEWITSCH (1915, 1917) hat den Entwicklungskreis von *Henneguya gigantea* NEM. und von *Ceratomyxa Hérouardi* GEORGEW. untersucht. Bei der ersten Form findet er einen prinzipiell wichtigen Größenunterschied der Kerne im zweikernigen Amöboidkeim: seiner Ansicht nach sind sie als Micro- und Macrogametenkerne zu bezeichnen. Weniger bedeutungsvoll sind ihm anscheinend die Größendifferenzen bei den Kernen der Propagationszellen: sie sind verschiedene Wachstumsstadien: „Le noyau ... est très grand par comparaison au corps cellulaire, surtout chez des petits éléments, entourés d'une mince couche de protoplasma, qui s'agrandit à mesure que l'élément grandit. D'où la différence<sup>1)</sup> dans la grandeur relative des noyaux dans ces éléments différents“ (p. 396).

<sup>1)</sup> Von mir gesperrt.

Bei *Ceratomyxa Hérouardi* unterscheidet er in jüngsten Stadien dreierlei Kernformen: den Zygotenkern und die aus ihm entstehenden vegetativen und generativen Kerne. Den ersteren beschreibt er als groß; er „... présente un caryosome excentrique, entouré d'un halo clair et une partie périphérique, extracaryosomique, avec de la chromatine disséminée en fines granulations sur le réseau achromatique“ (p. 384).

Die beiden anderen Kernarten unterscheiden sich durch Größe und Chromatingehalt, und zwar ist der vegetative größer und hat das „réseau de linine rendu plus visible que chez le syncaryon, par la moindre quantité de matières chromatiques“, während die kleineren generativen Kerne „se distinguent... par leur avidité plus grande pour les matières colorantes, ce qui suppose une partie plus considérable et plus dense de chromatine...“ (p. 385).

Eine interessante Übereinstimmung mit diesen Angaben zeigt die Untersuchung MAVOR'S (1916) über eine andere Art der Gattung *Ceratomyxa*, *C. acadensis* MAV. Auch hier ist zunächst ein ein-kerniges Stadium vorhanden, und dessen Kern von bedeutender Größe und ähnlicher Struktur: „The size of the nucleus, relative to that of the succeeding stages, is rather large. It shows a reticular structure, in which chromatin granules are embedded“ (p. 556). Es fehlt allerdings danach der Binnenkörper. Auch hier gehen aus diesem Kern durch Teilung an Größe und Färbungsverhalten verschiedene Kerne hervor: „The single nucleus... divides by an unequal division giving rise to two nuclei differing in size and staining reaction... one of these nuclei, usually the larger, stains faint red, or almost pink, with GIEMSA'S stain, while the other stains a deep crimson“ (p. 556). Ihrem Schicksale nach sind die kleinen dichten Kerne (den Schluß auf höheren Chromatingehalt zieht MAVOR nicht) generativ, die großen weniger dichten, „trophonuclei“, d. h. vegetativ.

Auch bei der Sporenbildung unterscheidet MAVOR die „germ-nuclei“ mit unverändert bleibender Struktur, mit „deeply staining granules, mostly at the periphery, connected by achromatic strands passing through the nuclei“ (p. 559) und mit nur bisweilen vorkommendem Binnenkörper, von den Kernen mit vegetativer Funktion, also den abgeflachten Schalenkernen und den Polkapselkernen, die größer werden, und bei denen „the nuclear net does not show clearly, probably on account of a movement of achromatin toward the periphery“ (p. 562).

Dagegen hat MAVOR (1916 a) bei *Myxidium Lieberkühni* wohl

auch Kerne zweier Größenarten gefunden, aber "no essential differences of structure" (p. 375) in ihnen.

Auch DAVIS (1916) findet bei der dispolen Form von *Sphaerospora dimorpha* ein Stadium mit einem einzigen Kern, dessen Struktur identisch ist mit der von GEORGEWITSCH beschriebenen, nur daß er auch am Binnenkörper eine Struktur beschreibt: "a deeply staining outer portion enclosing a central mass which stains less intensively" (p. 338). Aus ihm gehen zwei gleichaussehende Kerne hervor, beide in endogenen Zellen, "each surrounded by a layer of dense cytoplasm" (p. 338), von denen der eine durch Zunahme der Größe und Rückbildung der "area of surrounding cytoplasm" (p. 339) zum vegetativen Kern sich umbildet, während der andere mit unverändertem Aussehen sich teilt und seinen Abkömmlingen nach als generativ zu betrachten ist. Also: beträchtlichere Größe der vegetativen Kerne bei fehlendem Strukturunterschied beider Kernarten. Ein solcher bildet sich erst bei der Sporenentstehung aus: nunmehr verlieren die generativen Kerne ihren Binnenkörper und zeigen eine „tendency ... for the chromatin to collect in larger and larger masses" (p. 339).

In derselben Weise findet DAVIS bei den vielkernigen polysporen Formen seines Objekts einen deutlichen Unterschied zwischen vegetativen und generativen Kernen: die ersteren sind größer, mit, "a well defined and evenly distributed reticulum of chromatin, and also contain at least one (rarely two) large rounded nucleolus ..." (p. 347), "never surrounded by a specially differentiated area of cytoplasm as are the generative." Die letzteren "are always much smaller ..., surrounded by a — area of cytoplasm", "the chromatin is scattered in irregular clumps through the nucleus and there is usually no nucleolus."

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die bisher angegebenen Autoren ein ständiges Nebeneinandervorkommen von generativen und vegetativen Kernen im Plasma der Myxosporids beobachten, und PARISI (1913) scheint sich seinen Bildern nach ihnen anzuschließen. Bezeichnend ist, daß diese Beobachtungen zunächst an den leicht überselbaren, wenigkernigen dispolen Formen gemacht worden sind, und Bearbeiter polyspore Formen sind es, die leugnen, daß dieser Unterschied von generativen und vegetativen Kernen von vornherein vorhanden ist.

Bei *Chloromyxum Leydigi* sind nach ERDMANN (1917) in vegetativen Individuen vor der Sporenbildung nur gleichförmige, „vegetative“, Kerne vorhanden. Ihr Bild ist: kompaktes Caryosom und brockiges Außenchromatin, nach Fixierung in SCHAUDINN'Scher Flüssigkeit.

Die generativen Kerne sollen sich durch Strukturänderung aus den vegetativen umbilden, indem sie „nicht mehr ein deutliches Caryosom und Außenchromatin“ zeigen, sondern „von zarten chromatischen Fäden“ umspinnen sind (p. 301).

In ähnlicher Weise beschreibt LO GIUDICE (1912) wie bei *Myxobolus ellipsoides* THÉL. aus undifferenzierten Kernen (seine Abbildungen deuten auf nicht genügende Fixierung) bei der Propagationszellbildung solche entstehen, in denen „si comincia a distinguere un sottile reticolo“.

Gegen diese Ansicht wendet sich SCHUURMANS STEKHOVEN (1919, 1920) einmal aus logischen Gründen: „Eine netzförmige Kernstruktur ist ja noch kein Beweis, daß die Kerne statt vegetativ generativ geworden sind“ (1919, p. 47) dann aus seinen sachlichen Beobachtungen an *Myxobolus*, die ihn eine Umwertung vegetativer Kerne in generative nicht hat finden lassen. Seiner Ansicht nach liegen die Kernstrukturverhältnisse folgendermaßen: „Die ersten Myxosporide weisen . . . nur große Kerne auf (1920, p. 265). Bei ihnen „liegt entweder ein ununterbrochener Belag kleinster Chromatinkörnchen“ der Kernmembran an, „oder die Struktur des Außenkernes ist die eines Netzes mit weiten Maschen“. Dazu gehört ein kleines Caryosom, oder „Mitunter kann das Caryosom auch fehlen. Dann findet sich ein Anzahl kleinster Chromatinbröckchen durch den ganzen Kernraum zerstreut“ (1920, p. 262).

Aus derartigen Kernen gehen einerseits kleinere Kerne derselben Struktur hervor, die sich nach Ansicht des Autors nicht mehr teilen. „Wir halten es für sicher, daß sie die sog. vegetativen (oder somatischen) Plasmakerne darstellen“ (1920, p. 265).

Andererseits zeigen bestimmte Kerne die Tendenz zur Vergrößerung, zur Verdichtung des Außenkerns, zur Vergrößerung des Caryosoms und Ausbildung einer scharf abgegrenzten „Saftzone“ um dasselbe. Sie umgeben sich mit einer Lage dichteren Cytoplasmas. Die Änderungen bezwecken unseres Erachtens nichts anderes als die Umwandlung von gewöhnlichen Endoplasmakernen zu Kernen, um die herum sich die Propagationszellen auskristallisieren werden (Fig. II).

Wir dürfen also behaupten, daß alle Kerne . . ., welche solch einen Bau aufweisen, sich früher oder später an der Bildung der Fortpflanzungskörper beteiligen werden. Man könnte daher diese Kerne am besten ‚Propagationskeime‘ nennen“ (1920, p. 269).

Ich kann mir nicht versagen, auf die Unterschiede in der Nomenklatur hinzuweisen, die gerade in der Darstellung von

ERDMANN und SCHUURMANS STEKHOVEN hervortreten, und die eine schärfere Begriffsfassung wünschenswert erscheinen lassen. Bei ERDMANN entstehen „generative“ Kerne aus „vegetativen“, bei SCHUURMANS STEKHOVEN sowohl „Propagationskeime“ als „vegetative oder somatische“ Kerne aus „gewöhnlichen Endoplasmakernen“. Der gemeinsam gebrauchte Name des „vegetativen“ Kernes entspricht bei beiden verschiedenen Begriffen, bei ERDMANN dem des Kernes eines „vegetativen“, nicht in Fortpflanzung begriffenen Individuums oder Teiles eines solchen, bei SCHUURMANS STEKHOVEN dem des für die Fortpflanzung nicht mehr in Betracht kommenden Kernes. Meines Erachtens muß man bei Formen wie den Myxosporidien nach ihrem bisher bekannten Entwicklungsverlaufe und den daraus zu ziehenden theoretischen Folgerungen zweierlei Arten von Kernen unterscheiden: generative und somatische. Ihre Definition richtet sich nicht nach der augenblicklichen Funktion, sondern nach ihren Potenzen. In diesem Sinne ist ein Kern generativ, wenn er alle Potenzen enthält, sich also an der Fortpflanzung beteiligen kann, wenn er es auch unter Umständen augenblicklich nicht tut. Dahin gehören also auch die „gewöhnlichen Endoplasmakerne“ von SCHUURMANS STEKHOVEN und die „vegetativen Kerne“ von ERDMANN, soweit sie sich in „generative“ umzuwandeln vermögen. Somatisch hat man dagegen einen Kern zu nennen, der unter Verlust seiner Fortpflanzungsfähigkeit spezielle Funktionen für das Individuum erfüllt. Von derartigen Kernen kann man vegetativ diejenigen nennen, die offenbar im Dienste der allgemeinen Lebensverrichtungen des Individuums stehen, wie die „vegetativen Kerne“ von SCHUURMANS STEKHOVEN und die „trophonuclei“ MAVOR'S. Daneben gibt es bei den Myxosporidien noch die Kerne der somatischen Hilfszellen bei der Sporenbildung mit ganz speziell differenzierter Funktion.

Die weitere Diskussion sei bis zur Erörterung der eigenen Angaben verschoben, hier nur noch die Ansicht von STEPELL (1919) verzeichnet, daß *Leptotheca coris* STEPELL nur die größeren, mit großem Binnenkörper und bröckeligem Außenchromatin versehenen Kerne sich zu Sporenanlagen auszubilden vermögen.

Die Teilung der Kerne geht nach GEORGEWITSCH, DAVIS und SCHUURMANS STEKHOVEN in Gestalt einer echten Mitose vor sich: aus einem Spirem bilden sich Chromosomen, die unter gleichzeitiger Auflösung der Kernmembran zu einer Äquatorialplatte zusammentreten und entlang einer Spindel auf die Pole verteilt werden. Das Vorkommen von Centrosomen dabei wird von GEORGE-

WITSCH für *Henneguya gigantea* als regelmäßig angenommen, von SCHUURMANS STEKHOVEN für *Myxobolus Swellengrebeli* bisweilen gezeichnet, ohne besonders betont zu werden, von DAVIS für *Sphaerospora dimorpha* geleugnet.

Abweichende Angaben über Kernteilung machen ERDMANN und STEPELL, außerdem GEORGEWITSCH für die heteropole „Zygoten“-Kernteilung von *Ceratomyxa Hérouardi*, die in einer ungleichen Teilung des Caryosoms mit dazwischen ausgespannter Spindel bestehen soll. Nach der ersten Autorin verlaufen die Teilungen „vegetativer“ Kerne bei *Chloromyxum Leydigi* nur unter Bildung einer Binnenkörperspindel, während die generativen Teilungen sich davon „durch die nur hier auftretende besondere Anordnung des Chromatins“ unterscheiden (1917, S. 304).

STEMPELL beschreibt für die vegetativen Kernteilungen von *Leptotheca coris* eine, im übrigen nicht näher untersuchte, „Art primitiver Caryokinese“ (p. 123), für den Beginn der Sporenbildung eine Kernknospung, von der schon SCHUURMANS STEKHOVEN (1920, p. 285) betont, daß sie eine „bisher bei den Myxosporidien unbekannte Erscheinung“ darstellt. Danach ballt sich das Außenchromatin „an drei dicht unter der Kernmembran gelegenen Stellen stärker zusammen“ (1919, p. 127), und aus jeder dieser Chromatinansammlungen entsteht durch Abschnürung und Neubildung des Binnenkörpers ein selbständiger Kern.

Wenn nun demnach auch in der neueren Myxosporidienliteratur die Mitose, also Verteilung der Chromatinsubstanz auf Chromosomen in der Kernteilung, fast allgemein angenommen wird, so bestehen doch Unterschiede in der Beurteilung der Herkunft dieser Chromosomen. Drei Möglichkeiten sind gegeben: sie stammen entweder aus dem Außenkern oder dem Binnenkörper oder aus beiden zusammen. DAVIS neigt der dritten Ansicht zu: „Usually the spireme can be traced into one or more irregular masses of chromatin imbedded in achromatic material. These masses are probably disintegrating nucleoli, the chromatin of which is taking part in the formation of the chromosomes“ (1916, p. 341). Er stützt diese Ansicht auf färberische Unterschiede innerhalb des ruhenden Binnenkörpers: „an outer portion which shows a great affinity for chromatin stain, and is, in all probability chromatin; and an inner portion, which stains less readily and is evidently composed of plastin“ (l. c.), wonach also der „nucleolus“ aus einer chromatischen und einer achromatischen Komponente besteht.

SCHUURMANS STEKHOVEN schwankt noch zwischen allen drei

Ansichten. Wenn er (1920, p. 278) sagt, daß die Chromosomen in der Telophase „bald zu einem neuen Caryosom verschmelzen“, so setzt er dabei auch umgekehrt nur die zweite Möglichkeit voraus: Entstehung der Chromosomen aus dem Binnenkörper. An anderen Stellen neigt er zur Annahme einer gemischten Chromosomenbildung aus Binnenkörper und Außenkern, ja läßt auch die Möglichkeit der Entstehung nur aus dem Außenkern offen, z. B. p. 296: „Die Chromosomen gehen teilweise, vielleicht auch ganz aus dem Außenkern hervor.“

GEORGEWITSCH gibt für *Henneguya gigantea* an, daß das Spirem aus dem Außenkern entsteht.

Ganz eigenartig und durch wenige Bilder belegt ist die Darstellung von Lo GIUDICE, wonach das Außenchromatin erst in den Binnenkörper übergeht („i singoli granuli di cromatina si raccolgono tutti nel cariosoma, il reticolo nucleare si dissolve . . .“) (1912, p. 69) und darauf durch Teilung desselben die Chromosomen entstehen („la cromatina del cariosoma si rilascia, diviene meno compatta; avviene una divisione dei cromosomi . . .“).

Die für Protozoen besonders bedeutsame Frage der Zahlenkonstanz und Individualität der Chromosomen beantwortet die neuere Literatur meist im bejahenden Sinne, wenn auch die Angaben, wohl infolge der Kleinheit der Objekte und der oft dichten Struktur von Äquatorial- und Tochterplatten vielfach schwankend sind.

Am bestimmtsten spricht sich DAVIS (1916) für *Sphaerospora dimorpha* aus: „... there are, without doubt, six chromosomes. As regards size these chromosomes can be readily grouped into three pairs, one of which is considerably larger than the other two, one smaller, while the third pair is intermediate in size“ (p. 341). Also Garnitur von drei individualisierten Chromosomenpaaren.

Auch GEORGEWITSCH gibt für *Henneguya gigantea* eine „plaque équatoriale avec huit chromosomes de grandeur inégale“ an (1915, p. 396).

Für die Gattung *Myxobolus* glaubt SCHUURMANS STEKHOVEN die konstante Chromosomenzahl vier feststellen zu können, jedenfalls trifft sie für seinen *Myxobolus destruens* und die Art *Pfeifferi* nach KEYSSELTZ bestimmt zu. Seine Zeichnungen berechtigen auch zu dem Schlusse, daß es sich hier um echte Chromosomen mit eigener Form handelt, nicht um passiv durch die Bewegung geformte Chromatinsegmente, wie sie z. B. bei Amöben auftreten.

Im Gegensatz dazu zeichnet ERDMANN bei ihren Mitosen von *Chloromyxum Leydigi* als Chromosomen „Kugeln, keine Stäbchen“.

Sie „ordnen sich in zwei Platten an und strecken sich ein wenig“ (1917, p. 304).

Über die Art der Chromosomenverteilung finden sich nur Angaben bei SCHUURMANS STEKHOVEN. Er nimmt Längsteilung, also den Metazoentyp, an und macht sie durch Bilder von in ihrem Längsverlaufe parallel nebeneinander liegenden Chromosomen wahrscheinlich. Zeitlich kann diese Teilung nach ihm am Schluß der Metaphase liegen, wie bei dem gewöhnlichen Schema, aber auch in die Prophase verschoben sein: „... Annahme, daß entweder aus dem Spirem zunächst vier Chromosomen gebildet werden, die dann nachher, nach Ablauf einer Längsspaltung, über die beiden Pole der Spindel verteilt werden, so daß jeder Pol der Teilungsfigur gleichviele Chromosomen mitbekommt, oder daß der Zerfall des Spirems verzögert wird und aus dem Spirem sofort acht Chromosomen hervorgehen“ (1920, p. 278). In diesem Zusammenhang sei auch nochmals auf das von KEYSSELITZ angegebene Vorkommen einer Chromosomenverschmelzung in der Anaphase aufmerksam gemacht.

Die Bedeutung des Binnenkörpers, von den meisten Autoren „Caryosom“ genannt, und die Rolle, die er bei den funktionellen und Teilungsänderungen der Kernstruktur spielt, ist noch nicht sehr geklärt. Wichtig ist, daß er durchaus nicht in allen Myxosporidienkernen ein regelmäßiger Bestandteil ist; ERDMANN'S Satz: „Ein starkes Caryosom mit wenig Außenchromatin und eine deutliche erkennbare Kernmembran bilden den typischen Myxosporidienkern“ (1911, p. 291) hat, wenigstens was den Binnenkörper anbetrifft, Geltung für die meisten untersuchten Arten, nicht z. B. aber für *Sphaeromyxa Sabralesi* nach SCHRÖDER (1907), wo nur die großen Kerne „einen nicht sehr großen Binnenkörper“ (p. 364) haben, die kleinen nach seinen Zeichnungen überhaupt keinen. Ferner gibt MAVOR (1916) für *Ceratomyxa acadensis* an, daß die zwei Kerne der jüngsten Stadien nur bei Delafield-Färbung „under certain conditions“ einen Binnenkörper zeigen, und zwar auch nur „distinguishable as a granule slightly larger than the others, and surrounded by a clear area“ (p. 556), und über die Sporoblastenkerne heißt es: „In certain cases ... a slightly larger granule is separated from the rest. This granule probably<sup>1)</sup> represents the Binnenkörper“ (p. 559). Bei *Sphaerospora dimorpha* DAVIS (1916), wo die Kerne der jüngsten Stadien „a conspicuous nucleolus“ (p. 338) haben, fehlt dieser über-

<sup>1)</sup> Von mir gesperrt.



haupt in den höheren Stadien der Sporenbildung der disporen Form, und in der polysporen Form sind alle generativen Kerne an dem Fehlen des Binnenkörpers zu erkennen, auch die zur Bildung der multiplikativen Fortpflanzungskörper, der „gemmulae“, dienenden.

DAVIS neigt also zu der Ansicht, daß der Eintritt der generativen Kerne in die Propagationszellenbildung von einem Verluste des Binnenkörpers begleitet ist, und dasselbe beobachtet ERDMANN bei *Chloromyxum Leydigi* (1917, p. 301): „Der Kern“ (nämlich der generative) „zeigt nicht mehr ein deutliches Caryosom und Außenchromatin . . .“

Zu einer gegensätzlichen Annahme führen SCHUURMANS STEKHOVEN seine *Myxobolus*-Studien. „Hier haben die Kerne der jüngsten Stadien ein kleines Caryosom“ oder statt dessen ein Anzahl kleiner Chromatinbrocken (1920, p. 269), und die Vergrößerung des Caryosoms, neben anderen Erscheinungen, zeigt ihre Umbildung in „Propagationskeime“ an.

In ähnlicher Weise schwankend wie die Ansichten über das Verhalten des Binnenkörpers bei Funktionsänderungen der Kerne sind auch die über das zu seiner Definierung besonders wichtige Teilungsverhalten.

So finden sich bei GEORGEWITSCH prinzipielle Gegensätze in den Angaben über das Verhalten des „caryosome“ bei der Kernteilung von *Henneguya gigantea* und *Ceratomyxa Hérouardi*. Die Teilung beginnt bei der ersten Form damit, daß aus dem „Caryosom“ das Centrosom hervorknospt und der übrigbleibende Rest verschwindet, was also den Angaben von KEYSSELITZ entspricht und zur Definition des „caryosome“ als Pseudocaryosom im Sinne HARTMANN's führen würde. Bei der zweiten Art wird dagegen die heteropole Teilung des Zygotenkerns „précédée par la division en deux parties inégales du caryosome, entre lesquelles se voit un fuseau caryokinétique“ (1917, p. 384). Und bei den generativen Kernen gibt es ein „multiplication de leurs caryosomes, en deux, trois ou même plusieurs grains caryosomiques, ce qui est en connexion intime avec leurs divisions répétées“ (p. 385). Diese Angaben, in Verbindung mit der ausdrücklichen Definition der „caryosomes“ seiner Agamonten als „grains chromatiques uniques“ lassen keine andere Deutung zu, als daß es sich nach GEORGEWITSCH hier um chromatische Massen handelt, die bei der Caryokinese verteilt werden.

Der letzten Ansicht ist auch SCHUURMANS STEKHOVEN, wenn er (1920, p. 278) meint, daß die vier Chromosomen jeder Tochterplatte zu einem neuen Caryosom verschmelzen. Es ist schon oben berichtet

worden, daß er gegen Ende seiner Arbeit seine Ansicht dahin ändert, daß vielleicht der Außenkern sich an der Bildung der Chromosomen beteiligt, ja vielleicht die einzig chromatische Komponente ist. Die letztere Annahme würde dem Binnenkörper den Chromatingehalt also absprechen, die zweite ihn als aus Chromatin und „Achromatin“ zusammengesetzt betrachten.

DAVIS betont die letztgenannte Deutung, mit morphologischer und morphogenetischer Begründung. Sein „nucleolus“ weist, wie oben dargestellt, zwei färberisch unterscheidbare Zonen auf. Bei der Teilung nun sieht er Reste des „nucleolus probably“ sich an der Spirembildung beteiligen (p. 341), während in einem anderen Falle „the well-defined remains of the nucleolus can be distinguished at one side of the spindle“ (l. c.) in der Anaphase. Also gemischte Zusammensetzung des Binnenkörpers und verschiedenes Verhalten der Komponenten in der Teilung.

Der letzte Fall trägt zugleich zu der von den Autoren sonst nicht diskutierten Frage der Beteiligung des Binnenkörpers an der Spindelbildung bei, und zwar im verneinenden Sinne.

### Eigene Untersuchungen an *Myxidium Lieberkühni*.

#### Material und Methoden.

Als Untersuchungsmaterial dienten die Harnblasen von 52 Hechten, die zu allen Jahreszeiten untersucht wurden. Von den Tieren waren acht nicht oder nur sehr wenig infiziert, alle übrigen wiesen reichliche Infektion auf.

Die Lebenduntersuchung der Myxidien wurde im Hechtharn selbst vorgenommen. Da der Hecht bei der Tötung gewöhnlich den Harn von sich gibt, wurde dem lebenden Fisch diese Untersuchungsflüssigkeit mit der Pipette entnommen und die darin befindlichen Myxidien im hängenden Tropfen beobachtet. Hält man diesen Tropfen in genügend dünner Schicht, so erreicht man damit eine gewisse Ausbreitung der Myxidien, die eine Lebendbeobachtung der Kerne manchmal gestattet, während diese sonst durch die reichlich vorhandenen Einschlüsse meist völlig verdeckt sind. Freilich fördert diese Methode jedesmal nur verhältnismäßig wenige Individuen zutage und verringert damit die Wahrscheinlichkeit, Kernteilungsstadien zu Gesicht zu bekommen, die an und für sich bei der offenbar großen Teilungsgeschwindigkeit nur gering ist, und sich nur bei der Untersuchung von großen Mengen fixierten Materials

steigert. Aus solchem stammen darum meine Kernteilungsbilder auch sämtlich.

Als gute Fixierungsmittel erwiesen sich ein Gemisch von gleichen Teilen konzentrierter Sublimatlösung und absoluten Alkohols (nach SCHRÖDER, Zusatz von Eisessig wurde schon von AWERINZEW wider-raten), ferner die schwache FLEMMING'sche Lösung, die scharfe Bilder liefert, allerdings durch Fixierung massenhafter fettartiger Endoplasmaeinschlüsse die Übersichtlichkeit oft stört.

Fixiert wurden Ausstriche und ganze Harnblasenstücke, ferner die nach obiger Methode gewonnenen hängenden Tropfen, bei denen man allerdings die tadellose Konservierung mit großem Material-verlust bezahlen muß. STEMPELL (1919) hält das Ausstreichen für eine rohe Methode, doch hat es den großen Vorteil, vor Irrtümern zu bewahren, die durch zerschnittene Bilder entstehen können. Ich fand, daß man bei großer Geschwindigkeit des Ausstreichens, wobei man das Deckglas aus den haltenden Fingern sofort in die darunter bereitstehende Fixierungsflüssigkeit fallen läßt, Präparate ohne Schrumpfungen und Vakuolisierungen erhält.

Gefärbt wurde schließlich nur noch mit Eisenhämatoxylin-Heiden-hain und mit Giemsa. Wenn man an die Eisenhämatoxylinfärbung nur die Forderung stellt, daß sie Bestandteile verschiedenen Dichte-grades durch verschieden tiefe Schwärzung darstellt, so kann man durch stufenweises Differenzieren oder Färben desselben Objektes alle Bestandteile zeitweise mit genügender Deutlichkeit sehen. Dieses Ideal wurde hier freilich nicht erreicht. Gründe dafür waren die Kleinheit der Objekte und die Notwendigkeit, Massenpräparate her-zustellen, wenn man überhaupt genügend Bilder von der Kernteilung zu Gesicht bekommen wollte.

Die GIEMSA-Färbung erwies sich als günstig für die färberische Differenzierung von Binnenkörper, Außenkern und Plasma auf allen Stadien. Wenn gleiche Färbung verschiedener Strukturen in ver-schiedenen Bildern auch nicht ohne weiteres als Beweis gleicher stofflicher Zusammensetzung angesehen wurde, so machte sie doch schnell auf einen Zusammenhang der Vorgänge aufmerksam, wie er dann auch bei anderer Färbung nachgewiesen werden konnte.

---

## II. Kernbau.

Zweierlei muß den Angaben über Kernbau vorangeschickt werden: einmal die Diskussion der Bedeutung, die die Beobachtungsbedingungen

auf das beobachtete Bild haben, dann die Erwägung der Tatsache, daß es sich bei Myxosporidien um Protozoen handelt, die vielkernig sind und durch Ausbildung kernhaltiger somatischer Strukturen über das sonstige Verhalten der Einzeller hinausgehen.

Der Einfluß der Beobachtungsbedingungen scheint vielfach nicht genügend berücksichtigt worden zu sein. Es genügt nicht, auf „guten“ Fixierungen fußend, alle durch sie erhaltenen Bilder für relativ lebenswahr zu halten und insbesondere feine Strukturveränderungen dann ohne weiteres dem Verhalten im Leben zuzuschreiben.

Vor allem sind es meines Erachtens zwei Einwirkungen jedes Fixierungsmittels, die auch bei Anwendung eines und desselben Mittels jedesmal graduell verschieden ausfallen können, und die darum bei Deutung der gewonnenen Bilder nach Möglichkeit ausgeschaltet werden müssen: Die Quellung bzw. Entquellung des vorliegenden Biokolloids und die Koagulationsform der sich verfestigenden Phasen.

In diesem Sinne betrachte man Fig. 1. Sie zeigt Ruhekerne von Propagationszellen. Im Falle a ist der Kern von einem zarten, dichten, radiär angeordneten Netzwerk durchzogen, das Pansporoblastenplasma fast homogen; bei b ist in beiden die Substanz auf die Grenzflächen und ein grobes, unregelmäßig verlaufendes Netzwerk dazwischen beschränkt, zum Teil zu dichten Klumpen zusammengeballt. Beide Bilder werden in der Literatur beschrieben und als strukturverschieden gedeutet, z. B. von SCHUURMANS STEKHOVEN (1920) als „homogene“ und „netzformige“ Kerne, wo Strukturänderung mit Funktionsänderung im Zusammenhang steht. Natürlich soll damit an der sachlichen Richtigkeit dieser speziellen Angaben keine Kritik geübt, und nur im Falle der Fig. 1 auf folgendes hingewiesen werden: Beide Bilder stammen aus demselben, mit FLEMMING'scher Lösung fixierten Präparat, einem Schnitt durch einen Harnblasenhohlraum, und stellen beide Randzonen von größeren *Myxidium*individuen dar. Sie lagen im Schnitt nur etwa 75  $\mu$  voneinander entfernt, die Bilder zeigen dasselbe Stadium an, und ihr verschiedenes Aussehen ist nur auf verschiedene Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit zurückzuführen, was aus dem verschiedenen Aussehen des vegetativen Körperplasmas sowie daraus ersichtlich ist, daß alle Kerne der näheren Umgebung von a sowohl wie von b jeweils ein ähnliches Strukturbild zeigen wie das abgebildete.

Im oben angegebenen Falle von SCHUURMANS STEKHOVEN entsprechen beide Bildstrukturen verschiedenen Lebensstrukturen, wie aus dem Zusammenliegen derartiger Kerne in einem einzigen kleinen

Individuum in seinen Fig. 44 u. 45 zu erkennen ist (Fig. II); in unserem näher ausgeführten Falle sind es Fixierungsstrukturen. Das mahnt zur Vorsicht bei der Frage der Vergleichbarkeit von Strukturbildern fixierten Materials, bei der nur etwa folgende Tatsachen mit einiger Sicherheit werden festgestellt werden können: Mischungsgrad, Dichte und Mengenverhältnis der den Kern zusammensetzenden Komponenten

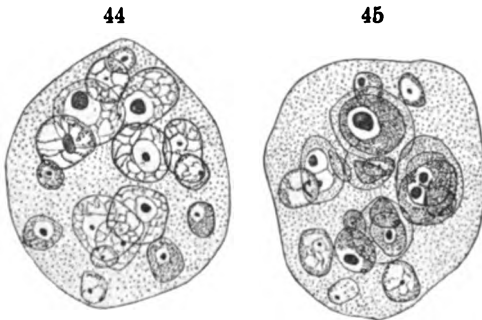


Fig. II (Nach SCHUURMANS-STEKHOVEN 1920).

und von Strukturformen nur diejenigen, die bei verschiedener Fixierung konstant in eigenartiger Gestalt auftreten, wie z. B. Binnenkörper und Chromosomen. Alles übrige wird nur Vergleich mit dem Aussehen im Leben einwandfrei nachweisen können. Keinesfalls aber dürfen z. B., wie dies teilweise geschehen ist, punktförmige Verdichtungen, die meiner Erfahrung und Kenntnis der publizierten Abbildungen nach stets im fixierten Bilde vorkommen können, ohne lückenlose Darstellung ihrer Entwicklung als selbständige morphologische Bildungen aufgefaßt werden.

Diesen Vorbemerkungen methodischer Natur mögen sich noch einige inhaltliche anschließen: Man bekommt in den vielkernigen Myxosporidien jeweils gleichzeitig sehr verschiedene Kernbilder zu sehen. Der Grund dafür liegt darin, daß einmal verschiedene Wachstums- und Entwicklungsstadien, dann verschiedene Funktionen der Kerne sich in verschiedener Größe und Struktur äußern.

Seit THÉLOHAN ist es allen Myxosporidienforschern aufgefallen, daß die Größe der Kerne in einem Individuum ungemein verschieden sein kann. Da dies oft mehrere hundert sind, die in ihren Lebensäußerungen weitgehend unabhängig zu sein scheinen, hat diese Tatsache auch von vornherein nichts verwunderliches.

Ein ganz bestimmtes Problem hat erst SCHRÖDER (1907) dadurch in die Frage der Kerngröße gebracht, daß er bei *Sphaeromyxa Sabraezesi* LAV. ET MESN. „zwei typisch verschiedene Kernarten“ von recht verschiedener Größe und Färbungsintensität (p. 363) beschreibt: die kleinen ( $2\ \mu$ ) sind nach ihm dichter und demgemäß färbbarer, die großen ( $3-4\ \mu$ ) von maschigem Bau. Ähnliches gibt BOSANQUET (1910) für *Myxidium Mackiei* Bos. an: „... a large number of nuclei,

apparently of two varieties some vesicular, others smaller and solidlooking“ (fügt allerdings hinzu: „It was difficult . . . to make sure that the latter were not merely granules of deeply stained material“).

Damit wäre Kerngröße und -Struktur in feste Beziehung zu einander gebracht und dadurch zwei allgemeingültige Kerntypen geschaffen. Das stimmt in der Einfachheit nach der Mehrzahl der von den Autoren beschriebenen Objekte und meinen Erfahrungen bei *Myxidium Lieberkühni* nicht. Fig. 2 zeigt der Struktur nach zwei verschiedene Kernarten: solche mit großem und andere mit kleinem Binnenkörper. Beide Arten sind zum Teil gleich groß, zum Teil ist ein Größenunterschied dadurch entstanden, daß die Kerne mit kleinen Binnenkörper eine bestimmte Größe nicht überschreiten, während die anderen über sie hinauszuwachsen vermögen. Im übrigen sind, wie auch SCHUURMANS STEKHOVEN (1920) betont, Übergänge vorhanden. Wachstum und die häufigen heteropolen Teilungen sind die beiden Faktoren, die ständig für das Vorhandensein von Größenunterschieden sorgen, und das einzige Gesetz, das sich bei *Myxidium Lieberkühni* wenigstens, dafür feststellen läßt, ist, daß gewisse Kerne, die unten näher zu beschreibenden somatischen, nicht über ein gewisses niedriges Maß hinauswachsen, andere, die generativen, ein etwas höheres erreichen können. Übrigens zeigen auch die SCHRÖDER'schen Figuren, besonders Fig. 3, neben den beiden Kernarten maschige Kerne, die an Kleinheit den dichten nichts nachgeben.

Mit dieser Ablehnung der prinzipiellen Verknüpfung von Größe und Struktur bei den Kernen im Myxosporid soll natürlich nicht abgestritten werden, daß in bestimmten Stadien der Fortpflanzung größenverschiedene Kerne mit Regelmäßigkeit auftreten. Diese bekannte Tatsache hat zu einem weiteren Problem geführt, das manche Autoren dadurch zu lösen geglaubt haben, daß sie das Vorliegen von Anisogameten annahmen. Ich habe nicht die Absicht das viel-erörterte Sexualitätsproblem unten zu diskutieren, und will darum an dieser Stelle die Frage vom Standpunkt der Kerngröße betrachten. Entweder bei Entwicklung der Propagationszellen oder im fertigen Amöboidkeim soll die Gametenkopulation stattfinden. Im ersteren Falle, bei der Bildung endogener Zellen im Plasma des Myxosporids, sind nun tatsächlich Stadien mit zwei sehr ungleichen Kernen häufig zu sehen; ein zytologisch einwandfreies Bild ihrer Verschmelzung jedoch existiert nicht. Die beiden Kerne des Amöboidkeims aber (Fig. 4) habe ich bei *Myxidium Lieberkühni* stets an-

nähernd gleich gefunden, ebenso wie SCHUURMANS STEKHOVEN (1919, p. 40) bei *Myxobolus Swellengrebeli* SCH. ST. Damit ist jedenfalls die allgemeine Annahme einer Anisogamie im Amöboidkeim unmöglich.

Nochmals sei hervorgehoben: viele der für prinzipiell wichtig gehaltenen Größenunterschiede der Kerne lassen sich durch Wachstumsdifferenzen in den relativ unabhängigen Energiden erklären, andere durch Verschiedenheit des Entwicklungsstadiums, z. B. durch Quellung zu Beginn der Prophase, noch andere durch Funktionsunterschiede. Es bleibt als Entstehungsart der Größendifferenzen von vielleicht prinzipieller Bedeutung die heteropole Teilung übrig, die weiter unten diskutiert werden soll, deren Bedeutung jedenfalls vor restloser Klärung des Schicksals ihrer Produkte aber nicht angegeben werden kann. Ein allgemeines Unterscheidungskriterium für die Kerne kann nicht die Größe liefern, sondern nur die Struktur. Auf sie sei im folgenden Kapitel eingegangen.

### 1. Generative Kerne.

Man kann bei *Myxidium Lieberkühni* von einem bestimmten Gesichtspunkt, nämlich dem der Größe des Binnenkörpers, stets zwei gut unterscheidbare Kernkategorien finden: eine mit deutlichem großen und eine mit auffallend kleinem oder fehlendem Binnenkörper. Mit dem Ausdruck „Größe des Binnenkörpers“ ist hier natürlich nicht ein absolutes Maß gemeint, sondern ihr Verhältnis zur Größe des Gesamtkernes. Dieses drückt dann nicht die allgemeine Tendenz des Binnenkörpers aus proportional zum Wachstum des ganzen Kernes sich zu vergrößern, sondern einen besonderen Faktor, der wohl sicher in einer quantitativen Beziehung zur potentiellen Funktionsintensität des Binnenkörpers steht, wenn er ihr auch nicht genau zu entsprechen braucht. Die untere Grenze dieser Verhältniszahl ist:

$$\frac{\text{Durchmesser des Binnenkörpers}}{\text{Durchmesser des Kernes}} = \text{etwa } \frac{1}{3}$$

für die erste Kategorie. Die Zahlen für die andere sind meist ganz wesentlich kleiner und bei der Schwierigkeit der Messung derartig kleiner Strukturen überhaupt oft kaum feststellbar. Zur Veranschaulichung diene Fig. 2.

Freilich darf hierbei nicht verschwiegen werden, daß Übergänge zwischen beiden Kategorien vorkommen. So in Fig. 3 in dem linken der drei gezeichneten Kerne. Trotzdem ist man im allgemeinen

nicht im Zweifel, welcher der beiden Arten man einen Kern zuzuordnen hat, so in Fig. 3 bei den beiden rechten und in Fig. 2 bei sämtlichen Kernen. Der Grund für diesen Widerspruch liegt darin, daß die Kategorien aufgestellt sind nach einem morphologischen Gesichtspunkt, während es sich tatsächlich zum Teil um funktionelle Verschiedenheiten handelt, die in der morphologischen Struktur nicht absolut treu wiedergegeben zu werden brauchen, vielleicht auch darin, daß die binnenkörperschwachen Kerne aus den anderen durch Umbildung entstehen, wie weiter unten erörtert werden soll.

Ich sehe mich veranlaßt, die Kerne mit großem Binnenkörper nach ERDMANN'S Vorgang (1917 p. 291) als „typische Myxosporidienkerne“ zu bezeichnen. Die Gründe dafür sind einmal ihre überwiegende Häufigkeit im Individuum und das Vorkommen desselben Kerntypus bei fast allen Myxosporidienarten und überhaupt in allen Protozoengruppen (Karyosomkerne), dann aber auch die Beobachtung, daß sie in allen Entwicklungsstadien von *Myxidium Lieberkühni*, soweit sie vorlagen, vorhanden sind.

Die Form irgendeines Teiles in einem Organismus ist stets der Ausdruck zweier Faktoren: der in ihm liegenden Potenzen und seiner funktionellen Beziehungen zur Umgebung. Sucht man für eine morphologische Beschreibung eine Normalform als Ausgangspunkt für die übrigen Formen, so wählt man dazu eine, deren innerer morphologischer Charakter am wenigsten durch Einwirkungen funktioneller Art getrübt ist. Eine solche liegt in unserem Falle vor in den Kernen des Amöboidkeimes innerhalb der reifen Spore, deren Funktion in diesem offensichtlichen Ruhestadium auf den geringsten Grad herabgesetzt ist. Sie weisen stets einen deutlichen Binnenkörper auf (Fig. 4, 20). Auch in den aus ihnen hervorgehenden jüngsten beweglichen Formen finden sich stets derartige Kerntypen, neben ihnen treten nunmehr auch Kerne mit kleinem Binnenkörper auf (Fig. 5, 6). Ältere Myxidien weisen ebenfalls beide Kernarten auf (Fig. 2), ebenso wie die durch multiplikative Vermehrung entstandenen Tochterindividuen. An der Sporenbildung beteiligen sich zunächst ausschließlich Kerne mit deutlichem Binnenkörper (Propagationszellen Fig. 10—14). Die anderen, zum Teil sehr frühzeitig vorhanden, zum Teil später entstehend, betätigen sich im Dienste nur der Hilfsapparatur, die für die jungen Keime in Gestalt der verschiedenen Sporenteile geschaffen wird. Die Kontinuität von Struktur und Keim vermitteln jedenfalls nur die mit deutlichem Binnenkörper versehenen Amöboidkeimkerne.

Hier liegen also offenbar die wahrhaft generativen Kerne



vor, generativ nicht nur in dem Sinne, daß sie die Fortpflanzung einleiten, sondern in dem, daß sie das gesamte Erbgut enthalten, soweit man es sich im Kerne lokalisiert denkt, und darum normalerweise jederzeit für die Fortpflanzung in Betracht kommen, auch wenn sie diese Funktion gerade nicht ausüben.

Ob sie beim Eintritt in diese Funktion ihre Struktur ändern, ist dann eine Frage nicht prinzipieller Bedeutung, die „vegetativen“ Kerne von *Chloromyxum Leydigi* tun es nach ERDMANN 1917 bei der Umwandlung in „generative“, die „gewöhnlichen Endoplasmakerne“ von *Myxobolus destruens* nach SCHUURMANS STEKHOVEN 1920 bei ihrer Umbildung in „Propagationskeime“; ich habe für *Myxidium Lieberkühni* zwischen Kernen des Amöboidkeimes, freien Binnenkörperkernen im Plasma des vegetativen Tieres und den Kernen der Propagationszellen keine wesentlichen Strukturunterschiede gefunden.

Auf die Struktur dieser Kerne sei nun näher eingegangen:

Die Fig. 7–9 stellen nach dem Leben gezeichnete Kerne von Propagationszellen dar, wegen ihrer Größe besonders günstige Untersuchungsobjekte. Der der Fig. 7 ist ein homogener rundlicher Körper, im Innern einen exzentrisch gelagerten, kleineren, runden, stärker lichtbrechenden Binnenkörper enthaltend. In den Fig. 8 und 9 ist der Außenkern heterogen strukturiert, und zwar treten in Fig. 8 radspeichenartige, in Fig. 9 netzförmige Verdichtungen auf, als optischer Querschnitt eines einfacheren oder komplizierteren Wabenwerkes, in dessen Wände bei dem rechten Kern der Fig. 9 noch stärker lichtbrechende Substanzen eingelagert sind (Prophase?).

Die Verschiedenheiten in der Außenkernstruktur sind nicht verwunderlich. Sicher kann ein und derselbe Kern als kolloidaler Körper bei verschiedenem Quellungsgrad verschiedene Struktur im Leben aufweisen. Die Gründe dieser Differenzen im Quellungsgrad aufzuzeigen ist hier nicht der Platz, es sei nur auf die mannigfachen Reizeinwirkungen aufmerksam gemacht, denen die Kerne auf dem Wege zu und während der mikroskopischen Untersuchung ausgesetzt sind.

Wo Strukturen im Außenkern zu sehen sind, da scheint der Binnenkörper in ihnen gleichsam aufgehängt und nupmehr nicht rund, sondern etwas polygonal umgrenzt. Diese letztere Tatsache ist vielleicht darauf zurückzuführen, daß er nicht nur von der Oberflächenspannung, sondern auch vom Zug der an ihn ansetzenden Strukturen beeinflußt wird, der Vorwölbungen seiner Substanz hervorrufen und damit seine zähflüssige Beschaffenheit erweisen würde. Vielleicht rührt dieses Aussehen aber auch daher, daß er von einer

Hülle der dichteren Außenkernkomponente umgeben ist, worauf seine etwas dichtere Beschaffenheit an der Oberfläche in der Fig. 9 hinweist. Entscheiden ließ sich diese Frage nicht, wahrscheinlich ist beides der Fall.

Vergleicht man diese Kernbilder mit denen im fixierten Zustande (Fig. 10—15), so fallen zwei Hauptveränderungen auf, die die Fixierung hervorruft: Das ist einmal eine Tendenz zu stärkerer Abrundung, wohl hervorgerufen durch die Kontraktion bei der Verfestigung. Sie betrifft den ganzen Kernumriß, der fast kreisrund wird, bis auf eine Zuspitzung des Binnenkörperpoles, dann den Binnenkörper selbst. Er hat offenbar nicht an relativer Größe abgenommen, woraus man vielleicht schließen kann, daß seine Abrundung hervorgerufen wird weniger durch eigene Kontraktion als durch die der an ihn angeheftet gewesenen Außenkernstrukturen, deren Angriffspunkte sich von ihm losgelöst haben, so ihre Zugwirkung auf ihn aufgebend.

Jedenfalls entsteht durch diesen Vorgang die zweite Hauptveränderung, die „Kernsaftzone“ um den Binnenkörper, ein überaus häufiges Fixierungsbild, von den Autoren, die nur oder vorwiegend mit fixiertem Material gearbeitet haben, oft als morphologisches Merkmal betrachtet. KEYSSELTZ 1908 beschreibt bei den generativen Kernen von *Myxobolus Pfeifferi* eine chromatische und eine von Chromatin freie Kernzone und das Verschwinden ihrer Grenzen ist nach ihm eine bei den vegetativen Kernen vorkommende Erscheinung; GEORGEWITSCH 1917 führt einen „halo clair“ um das „caryosome“ als Bestandteil des Kernes an, und SCHUURMANS STEKHOFEN 1920 verwendet die schärfere oder weniger scharfe Ausprägung der Kernsaftzone zur unterschiedlichen Beschreibung von Kerntypen. Das hat auch meines Erachtens im allgemeinen seine Berechtigung, denn eine typische auftretende, gut ausgebildete „Kernsaftzone“ bedeutet sicher einen ganz bestimmten Quellungszustand des Außenkerns, ihr typisches Fehlen eine Veränderung desselben, also einen physiologischen Vorgang. Nur ist die „Kernsaftzone“ als Fixierungsprodukt außerdem auch den verschiedenen äußeren Bedingungen der Fixierung unterworfen und kann darum im Einzelfalle nur mit Vorsicht gedeutet werden.

Als weiterer Beweis für ihre postmortale Entstehung sei angeführt, daß sie in Bildern von Ruhekernen gleicher Art auch fehlen (Fig. 14), ferner, daß man die Entstehung ähnlicher Bildungen bei der Fixierung direkt unter dem Mikroskop verfolgen

kann, wenn man größere Objekte verwendet, wie z. B. die große Nucleolen enthaltenden Zellkerne der Wurzelspitze von *Allium cepa*.

Der fixierte Kern erscheint also als im ganzen runder, nur an einer Stelle mit einer Auftreibung versehener Körper mit einem dieser Stelle genäherten runden Binnenkörper in einer runden bis ellipsoiden hellen Zone. Der Binnenkörper erscheint durchaus homogen — Ausnahmen wie die in Fig. 15 abgebildete ließen keinerlei Gesetzmäßigkeit erkennen — und mit Eisenhämatoxylin bis zu weitgehender Differenzierung tiefschwarz gefärbt. Das Auftreten mehrerer Binnenkörper in einem Kern (in der Literatur für andere Arten oft angegeben und auch hier, wenigstens in der Zweizahl, nicht selten gefunden) ist nichts prinzipiell Bedeutsames, wenn man in dem Binnenkörper kein individualisiertes Organell erblickt. Ich habe mich außerdem überzeugt, daß es sich in diesem Falle meist um Telophasestadien handelt. Der Außenkern enthält ein Netz- oder Maschenwerk meist in der Form, daß Kernoberfläche und Umgrenzung der hellen Zone von stärker färbbarer Substanz kontinuierlich ausgekleidet und durch sie radiär verbunden sind (Fig. 12, 13).

Ein Unterschied in der Einwirkung der angewandten Fixierungsflüssigkeiten zeigt sich insofern, als bei Sublimatfixierungen das Kernnetzwerk deutlich granuliert, also aus dichteren und weniger dichten Komponenten zusammengesetzt erscheint (Fig. 11), während FLEMING-Fixierung das Netzwerk in homogenerem Zustande (Fig. 12), ja bei einigermaßen stärkerer Differenzierung den ganzen Außenkern homogen erscheinen läßt. Diese Unterschiede stimmen überein mit den von v. WASIELEWSKI und KÜHN 1914 bei der Fixierung von Amöbenkernen gefunden: Bei Behandlung mit Sublimat neigt das Objekt mehr zu Schrumpfung, bei Osmiumsäure zu Quellung.

Fig. 13 zeigt das Aussehen eines Kernes bei Sublimatfixierung und GIEMSA-Färbung: Der rote Außenkern hebt sich stark von dem umgebenden blauen Plasma der Propagationszelle ab, von ihm wieder der tiefviolettblaue Binnenkörper.

Die Größe derartiger Kerne schwankt etwa zwischen 1,7 und 3,4  $\mu$ . Anschauung geben die Bilder. Kleine Individuen haben meist kleinere derartige Kerne als größere, die größten findet man in den ersten Stadien der Propagationszellbildung.

## 2. Somatische Kerne.

Es handelt sich hier um Kerne, die nach ihrer Rolle in der Entwicklungsgeschichte des *Myxidium*-Individuums sich nicht als

im oben behandelten Sinne generativ erweisen, nach ihrer Struktur zu der oben genannten zweiten Kategorie der binnenkörperlosen oder -schwachen Kerne gehören. Es sei hier nochmals betont, daß die Kernkategorien nach diesen beiden Gesichtspunkten nicht ausschließlich identisch sein, sich decken müssen, und die theoretische Diskussion der Übergangsformen auf späterhin verschoben.

#### a) Die vegetativen Kerne.

Sie treten sehr zeitig in der Entwicklung der Myxidien auf. Frisch ausgeschlüpfte Amöboidkeime habe ich nicht untersuchen können, sie enthalten nach dem in der Spore sichtbaren Inhalt höchstwahrscheinlich zwei (oder einen) Binnenkörperkerne. Von den jungen, durch Plasmotomie sich vermehrenden multiplikativen Stadien habe ich in der Fig. 5 ein zweikerniges abgebildet. Es enthält neben einem in einer Propagationszelle liegenden generativen Kern einen zweiten kleineren ohne deutlichen Binnenkörper. Derartige Kerne und solche mit zwar deutlichem aber sehr kleinem Binnenkörper finden sich in mehr oder minder großer Zahl in allen derartigen Stadien. (Fig. 6 zeigt ein vierkerniges Individuum mit zwei generativen und zwei vegetativen Kernen; seine Kleinheit und Lage im Präparat unter lauter fast gleich kleinen Formen weist auf seine Jugend hin, es zeigt auch, daß die vegetativen Kerne nicht ohne weiteres als „kleine“ bezeichnet werden können.) In größeren Stadien sind sie in sehr großer Menge vorhanden (Fig. 2). Bei der Sporenbildung treten sie gegenüber den massenhaft sich vermehrenden generativen Kernen in den Hintergrund. Über das Vorkommen ihnen ähnlicher Kerne in den Propagationskeimen werde ich unten berichten. Später sieht man sie neben den Sporen im vegetativen Plasma liegen, mit dem sie nach deren Freiwerden zugrunde gehen. Dieses Verhalten berechtigt wohl, sie funktionell mit dem vegetativen Leben des *Myxidiums* in Beziehung zu bringen und sie darum als vegetative Kerne zu bezeichnen.

Ihre Größe ist ziemlich konstant 1,6—2,2  $\mu$ . Sie sind kleineren generativen Kernen an Durchmesser gleich, haben jedoch nicht deren Wachstumsvermögen.

Ihre Form ist ähnlich der der generativen Kerne die rundliche des Flüssigkeitseinschlusses in flüssiger Umgebung, freilich nicht so konstant: Sie sind häufig ausgesprochen länglich (Fig. 2). Diese Tatsache soll bei dem noch auffälligeren Verhalten der somatischen Sporenbildungskerne diskutiert werden. Der Binnenkörper liegt, wenn vorhanden, ebenfalls in einer Vortreibung des Kernraumes.

Wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, handelt es sich dabei in dieser scharfen Ausprägung um eine Fixierungserscheinung. Die Frage drängt sich auf, ob die im Gegensatz zu den meisten anderen Karyosomkernen stets exzentrische Lage des Binnenkörpers bei den Myxosporidienkernen von seinem aktiven Verhalten, etwa lokaler Herabsetzung der Oberflächenspannung, herrührt oder ob er passiv durch die Druckverhältnisse im Außenkern in diese Lage gezwungen wird. Sie ist nach dem derzeitigen Stande der Kenntnisse von Kernbau kaum zu beantworten, höchstens weist die Tatsache auf eine Lösung im letzteren Sinne hin, daß die relativ so verschieden großen Binnenkörper der generativen und der somatischen Kerne in dieser Hinsicht sich gleich verhalten.

Das genauere Studium lebender Kerne von dieser Kleinheit gelang mir nicht in wünschenswertem Maße. Fixierte Präparate zeigen sie ebenfalls von deutlich netzförmigem Bau (Fig. 16, 17). Das Netz durchzieht den ganzen Kernraum, meist ohne von einer deutlichen „Kernsaftzone“ unterbrochen zu werden, die Netzfäden sind meist feiner, dabei aber gewöhnlich schärfer begrenzt als in den generativen Kernen, was auf ein weniger dichtes Zwischenmedium schließen läßt. Dieser Schluß scheint mir auch durch den Ausfall der GIEMSA-Färbung bestätigt zu werden, die bei genügend starker Differenzierung ein scharf rotes Netz auf farblosem Grunde sehen läßt (Fig. 17), während die Binnenkörperkerne, stets das Netz in leicht rot gefärbter Umgebung zeigen.

GEORGEWITSCH 1917 führt in dem entsprechenden Falle bei *Ceratomyxa Hérouardi* die geringere Färbbarkeit der vegetativen Kerne auf einen Mangel an Chromatingehalt zurück. Er spricht von einem „réseau de linine rendu plus visible . . . par la moindre quantité de matières chromatiques“ (p. 385). Ich möchte für *Myxidium Lieberkühni* über die gegebene Erklärung des verschiedenen Färbungsergebnisses nicht hinausgehen, da ich über den Gehalt der vegetativen Kerne am Chromatin, d. h. in die Chromosomenbildung eingehender Substanz, bei dem Fehlen von Teilungsbildern nichts aussagen kann.

Der Binnenkörper ist, wie im vorher beschriebenen Falle, tief-schwarz bei Eisenhämatoxylin, dunkelblau bei GIEMSA-Färbung. Sein Durchmesser überschreitet nie  $\frac{1}{4}$  des Kerndurchmessers und ist fast in allen Fällen höchstens  $\frac{1}{7}$  davon oder weniger.

Über die Vermehrung derartiger Kerne kann ich nichts Sicheres aussagen. Einwandfreie Kernteilungsbilder habe ich nicht gefunden.

Hantelformen, wie sie AUERBACH 1911 Fig. 8 abbildet, habe auch ich gesehen, aber nie an Stellen guter Erhaltung der Myxidien.

Das Amitose oder „eine zurückgebildete und abgekürzte Art der Mitose“ (SCHRÖDER 1907, p. 364) vorliegt, ist in der Literatur mehrfach vermutet worden, am bestimmtesten von DAVIS: „the vegetative nucleus . . . undergoes no further changes, but rarely may, in later stages, divide amitotically“ (p. 339). Mitotisch teilen sich die vegetativen Kerne von *Myxidium Lieberkühni* bestimmt nicht. Es ist zwar einem fixierten Kernteilungsbilde in Meta- oder Anaphase nicht anzusehen, welche Struktur die daraus hervorgehenden Ruhekerne gehabt haben würden. Jedoch habe ich nie frei im vegetativen Plasma liegende Mitosen von entsprechender Kleinheit gesehen.

Nur bei der Entstehung der vegetativen Kerne spielt die mitotische Teilung vielleicht eine Rolle. Bei dem zahlreichen Vorkommen heteropoler Mitosen halte ich es für möglich, daß die vegetativen Kerne durch eine solche Teilung aus generativen hervorgehen, wenn auch ein Beweis dafür aus dem eben genannten Grunde nicht geliefert werden kann. Eine entsprechende, stark ungleiche Kernteilung in Telophase zeigt Fig. 19.

Als weitere Möglichkeit der Entstehung vegetativer Kerne bleibt jedoch noch ihre direkte Umbildung aus Binnenkörperkernen. Für diese Frage wird die Besprechung der somatischen Kerne in den Sporenbildungszellen noch Material beibringen, und dafür würden die Übergangsformen sprechen.

Die Entscheidung dieser Frage würde wohl durch das Studium der jüngsten, aus dem Amöboidkeim geschlüpften Stadien gebracht werden können. Daß dies bisher nicht möglich war, erscheint als eine wesentliche Lücke der vorliegenden Arbeit.

Sind die vegetativen Kerne jedoch fertig ausgebildet, so teilen sie sich nicht mehr oder höchstens amitotisch. Bei dem immer mehr zutage tretenden pathologischen Charakter der Amitose bei Protozoen (BELAR 1921) kann man infolgedessen sagen, daß die vegetativen Kerne prinzipiell ihr Teilungsvermögen eingebüßt haben.

Diese Ansicht befindet sich in Übereinstimmung mit der von DAVIS 1916 für *Sphaerospora dimorpha*: „... the vegetative nucleus . . . undergoes no further changes . . .“ (p. 349) und von SCHUURMANS STEKHOVEN 1920 für *Myxobolus destruens*: „Die kleinen Kerne teilen sich nicht weiter. Sie bilden die „Plasmakerne“ oder „somatische Kerne“ und gehen nach Ablauf der Sporenbildung mit dem gänzlich ausgemerzten Plasma zugrunde“.

### b) Die somatischen Kerne der Sporenbildungszellen.

Jede Myxosporidien-spore enthält bei ihrer Bildung bekanntlich außer dem generativen Amöboidkeim eine Reihe von Zellen, die nur die zur Propagation des Keimes notwendige Hilfsapparatur liefern: die Polkapsel- und Schalenzellen, wozu bei den Formen mit Doppelsporen im Pansporoblasten, wie auch bei *Myxidium Lieberkühni*, die Pansporoblastenhüllzellen treten. Sie sind ihrer Funktion nach also rein somatischer Art.

Die Grenzen dieser Zellen pflegen auf dem Präparat im allgemeinen nicht klar hervortreten; was aber stets deutlich zu erkennen und, wenigstens von einem gewissen Stadium an, zu identifizieren ist, das sind ihre Kerne. Über ihre Struktur sei hier einiges mitgeteilt.

Fig. 4 ist das typische Bild einer Spore kurz vor ihrer völligen Reife, diese Form eignet sich infolge des Mangels einer durch Färbbarkeit störenden Schale besser zur Abbildung als eine reife Spore, und zeigt etwa die gleichen Kernstrukturen wie eine solche. In der Mitte liegen die beiden Amöboidkeimkerne, wie oben beschrieben, durch rundliche Form, großen Binnenkörper, verhältnismäßig dichte Außenkernsubstanz und dichtere Plasmaumhüllung gekennzeichnet. Etwas höher im Bilde befindet sich der eine Schalenzellkern — der andere lag in anderer optischer Ebene und blieb ungezeichnet —, länglich, mit hauptsächlich an der Oberfläche vereinigte, nur zu wenigen Fäden im Innern ausgebildeten dichteren Substanz, ohne Binnenkörper. An den beiden Polen sieht man proximal neben den Anlagen der Polkapseln die Polkapselkerne, ebenfalls stark in die Länge gezogen und von relativ wenig dichtem Kerninnern, mit sehr kleinem Binnenkörper stark exzentrisch an einem Pole.

Rundliche Form der somatischen Kerne bei sonst gleicher Struktur ist in Fig. 20 zu sehen, welche eine Hälfte einer noch reiferen Spore (siehe die Form der Spore und der Polkapsel) darstellt.

Dem eben geschilderten Bilde gegenüber zeigt Fig. 21 ein weniger weit gediehenes Stadium, wie man an der noch unausgebildeten Form der ganzen Sporen und der Polkapselanlagen erkennen kann. Die Amöboidkeimkerne zeigen dasselbe Bild wie im reiferen Stadium, nur daß der eine statt eines großen zwei kleinere Binnenkörper zeigt. Die Schalenzellkerne, von denen in der einen Spore beide, in der anderen einer abgebildet sind, haben die oben geschilderte längliche Form, daneben etwas mehr Kernnetzsubstanz und einen kleinen Binnenkörper. Die vier gezeichneten Polkapsel-

kerne sind durchweg rundlicher als bei der reiferen Form, das Kernnetz besteht im allgemeinen aus mehr Substanz, und der Binnenkörper ist, mindestens bei zweien derselben, bedeutend größer, dem der Amöboidkeimkerne an Größe nichts nachgebend. Vollkommen binnenkörperlos sind die beiden hier sichtbaren Pansporblastenhüllkerne, im übrigen von etwas verdichteter, unscharf begrenzter Oberfläche und spärlichem Kernnetz.

Während die Sporoblasten der Fig. 4, 20, 21 so flach sind, daß man meist fast alle ihre Kerne annähernd in einer optischen Ebene zu sehen bekommt, sind die Pansporoblasten des auf Fig. 22 wiedergegebenen früheren Stadiums noch durchaus rundlich. Von den 14 vorhandenen Kernen sind hier 8 durch Kombination zweier optischer Ebenen bei mittlerer (Fig. 22 a), 3 bei tiefer Einstellung (Fig. 22 b) gezeichnet. Bis auf einen sind sämtliche Kerne hier typische „Karyosomkerne“, mit verhältnismäßig, wenn auch nicht überall gleich, dichtem Außenkern und einem deutlichen großen Binnenkörper. Da die Zahl der Kerne bis zu den erörterten reiferen Stadien gleich bleibt, müssen wir annehmen, daß die binnenkörper schwachen somatischen aus Binnenkörperkernen, oder wofern man physiologische Bedeutung morphologischer Struktur parallel setzen darf, aus generativen Kernen sich umbilden. Nur an der äußersten Oberfläche finden sich zwei Kerne (hier ist in Fig. 22 b einer gezeichnet), die durch Struktur und Fehlen des Binnenkörpers den oben beschriebenen somatischen Kernen in ihrer äußersten Ausbildung ähneln. Es sind dies nach Lage und Struktur die Pansporoblastenhüllkerne, die sehr frühzeitig in Funktion treten und darum auf sehr frühen Stadien ihre typische Struktur erhalten.

Betrachtung der Fig. 23–28 lehrt, daß zwei derartig strukturierte Kerne schon im vier- und fünfkernigen Stadium, einer im zweikernigen Stadium der Sporenbildung auftreten können. (Entsprechende dreikernige Stadien habe ich nicht gefunden.) Es scheint also bei *Myxidium Lieberkühni* die von KEYSSELITZ, AUERBACH, GEORGEWITSCH, DUNKERLY und STEPELL an anderen Objekten gewonnene Ansicht die richtige zu sein, in den „kleinen“ Kernen der Sporenanfangsstadien die Pansporoblastenhüllkerne zu sehen. Es würde das ein Verhalten sein, das seine Analogie bei der Sporenbildung der Actinomyxidien fände. SCHUURMANS STEKHOVEN leugnet es und zeichnet 1919 Fig. 130 ein fünfkerniges Stadium von *Myxobolus Swellengrebeli*, das „augenscheinlich . . . aus der vierkernigen Mutterform durch eine Teilung eines der kleinen Kerne hervorging“ (1919, p. 58), welches Verhalten deren somatischer Natur wider-



sprechen würde. Ich betone nochmals, daß m. E. weniger auf die Kleinheit als die Struktur derartiger Kerne Gewicht gelegt werden muß. Fig. 28 zeigt ebenfalls ein Stadium mit zwei großen und drei kleinen Kernen. Der eine der kleinen Kerne gehört der Struktur nach jedoch zu den generativen Binnenkörperkernen, während die anderen beiden, eben die vermutlichen Pansporoblastenhüllkerne, nach Form und Struktur somatisch sind. Mehr als zwei somatische Kerne aber habe ich bis zum vierzehnkernigen Stadium und der Ausbildung der Schalenkerne nicht gefunden.

Es darf hier die bekannte Tatsache nicht unerwähnt bleiben, daß neben der in umgekehrter Richtung kurz skizzierten Reihe von Sporenbildungsstadien eine andere von endogenen Zellbildungen vorhanden ist, die sich dadurch auszeichnet, daß in ihnen nur gleich große (von Wachstumsdifferenzen abgesehen) und gleich strukturierte Binnenkörperkerne vorhanden sind. Dies sind einmal die große Mehrzahl der zwei- und dreikernigen Stadien (Fig. 29, 30). Ich habe, wie gesagt, Dreierstadien bisher nur in dieser Form gefunden, was mir die KEYSSELITZ'sche Deutung von der Entstehung der Viererstadien mit zwei „kleinen“ Kernen durch „Gametoblastenkopulation“ für *Myxidium Lieberkühni* jedenfalls nicht als ausgeschlossen erscheinen läßt. Ebenso ist die Ansicht von KEYSSELITZ nicht von der Hand zu weisen, daß diese gleichkernige Reihe die Propagationszellen erster Ordnung darstellt, die sich vor ihrer Weiterentwicklung zu Sporen erst voneinander trennen, wenn auch von dieser Reihe mehrkernige Stadien als die Dreierformen vorkommen, wie das sechskernige der Fig. 31. Diese endogenen Zellbildungen mit nur generativen Kernen unterscheiden sich von denen mit gleich starkem, aber generativ + somatisch gemischtem Kernbestand meistens noch durch dichteres Plasma und deutlichere Zellgrenzen (vgl. Fig. 23—31).

Eine weitere Erörterung der Sporenbildungsprobleme soll in diesem Rahmen unterbleiben, zumal das vorliegende Material zu Entscheidungen nicht ausreicht. Für unser Thema würde dadurch auch nur entschieden werden, zu welchem Zeitpunkt in der Sporentwicklung die somatischen Kerne erstmalig auftreten. Es genügt darauf hinzuweisen, daß dies sehr frühzeitig geschieht, daß die ersten beiden dieser Kerne vermutlich die Pansporoblastenhüllkerne sind, und daß bei *Myxidium Lieberkühni* kein Beweis dafür gefunden wurde, daß sie sich bis zum vierzehnkernigen Stadium vermehren.

Die Fig. 23—25 machen es nicht unwahrscheinlich, daß sie ebenso aus Binnenkörperkernen durch Umbildung entstehen, wie

dies für die Schalen- und Polkapselkerne gezeigt wurde. Diese Umbildung generativer in somatische Kerne scheint sich danach in drei Richtungen zu äußern: 1. in der Verkleinerung des Binnenkörpers, 2. im Verlust ihrer rundlichen Eigenform, 3. in der Dichteabnahme ihres Außenkerns.

Das Karyosomproblem bei *Myxidium Lieberkühni* soll im Anschluß an die Besprechung der Kernteilung zusammenhängend erörtert werden. Hier sei nur hervorgehoben, daß bei dem vorliegenden Objekt Verkleinerung des Binnenkörpers immer parallel geht mit Verlust der Teilungsfähigkeit.

Die Form der somatischen Kerne bei der Sporenbildung ist bei weitem nicht so konstant rundlich wie die der generativen. Häufig ist eine ausgesprochen längliche Gestalt („wurstförmig“ KEYSSELTZ) und alle Übergänge von der rundlichen zu ihr. Diese Tatsache kann zwei Faktoren zu Ursachen haben, meistens wohl eine Kombination von beiden: Eine Zunahme des Außendrucks in bestimmten Richtungen und eine Abnahme des Innendrucks.

Der erste Faktor wirkt wohl hauptsächlich bei der Ausbildung der meist länglichen Form von Pansporoblastenhüll- und Schalenkernen. Die ersteren liegen von vornherein in einer verhältnismäßig dünnen, dabei wohl sicher dichteren Außenschicht des Pansporoblasten und werden dadurch abgeflacht. Die Schalenkerne kommen im Laufe der Entwicklung in eine ähnliche Außenschicht der Sporoblasten zu liegen. Zieht man ferner in Betracht, daß die ursprünglich runden Pansporoblasten bei der Reifung sich abflachen und bipolar ausdehnen, so kann man sich denken, daß bestimmte Kerne die gleiche Formänderung erleiden.

Besonders werden das diejenigen sein, deren Oberflächenspannung abgenommen hat, was offenbar bei den somatischen Kernen der Fall ist. Das morphologische Bild eines solchen Kernes zeigt ja im allgemeinen verhältnismäßig starke Substanzverdichtung an der Oberfläche bei geringer Dichte des Innern. Es sind nun allgemein die Oberflächenspannung herabsetzende Stoffe, die sich an der Grenzfläche ansammeln. Die Annahme liegt nahe, wenn sie auch an fixierten Präparaten nicht beweisbar ist, daß diese an der Oberfläche angesammelten Substanzen leicht mit der Umgebung in Berührung treten und damit eine Funktion ausüben können. Ist diese Funktion beendet, so findet man die Kerne dann auch ihrer dichten Oberflächenschicht beraubt (vgl. die Pansporoblastenhüllkerne der Fig. 21), vom Aussehen leerer Blasen, degeneriert, kurz vor dem Ziele aller Somatischen, der natürlichen Auflösung. So also wäre der Gegen-

satz zu fassen: generative Kerne ohne wesentliche vegetative Funktionen mit erhaltener starker Oberflächenspannung — somatische Kerne mit irgendwelcher vegetativer Funktion durch die Stoffe, die sich an der Oberfläche ansammeln und deren Spannung herabsetzen.

Das gilt wenigstens für die somatischen Kerne der Sporenbildung, für welche es auch von MAVOR 1916 bestätigt wird durch die schon oben zitierte Angabe eines „movement of chromatin toward the periphery (p. 562). Besonders instruktiv sind auch in dieser Hinsicht die Fig. 77 und 78 der KEYSSELITZ'schen Arbeit.

### c) Zusammenfassung und Diskussion.

Will man den Gegensatz zwischen generativen und somatischen Kernen bei den Myxosporidien allgemein darstellen, so findet man in der Literatur noch recht wenig Übereinstimmung darüber.

Die Entwicklung des Gegensatzes zwischen den generativen und den vegetativen Plasmakernen („Restkernen“) im Laufe der Entwicklung des Myxosporids wird von der Mehrzahl der Autoren, die sich mit dieser Frage befaßt haben, in dem Sinne geschildert, daß er bei den jüngsten Formen durch ungleiche Kernteilungen entsteht. Die eigenen oben angegebenen Beobachtungen haben sein frühzeitiges Auftreten dargelegt ohne die Frage seiner Entstehung entscheiden zu können. Sehr bestimmt äußern sich MAVOR 1916, DAVIS 1916 und GEORGEWITSCH 1917, nach denen direkt aus dem ursprünglichen einkernigen Stadium ein solches mit einem generativen und einem somatischen Kern hervorgeht, und AWERINZEW 1908 mit den doppelten Kernzahlen. Weniger bestimmt sagt KEYSSELITZ 1908 darüber, daß die somatischen Kerne „im Anfang der propagativen Periode“ (p. 299) entstehen, und SCHUURMANS STEKHOVEN 1920, daß die jüngsten Myxosporide gleiche Kerne haben, dann aber Kerne auftreten, die sich nicht weiter teilen und somatischen Charakter haben. Alle diese Autoren eint, daß das Primäre die im Sinne oben gegebener Definition generativen Kerne sind und die somatischen sich aus ihnen sekundär ableiten, ein Verhalten, das auch theoretisch postuliert werden muß. Daß daneben auch Strukturänderungen der generativen Kerne vor ihrem Eintritt in die propagative Zellbildung beschrieben werden, wie Außenkernverdichtung und Binnenkörpervergrößerung für *Myxobolus destruens* von SCHUURMANS STEKHOVEN 1920, ist für dieses Problem nicht von prinzipieller Bedeutung.

Gerade umgekehrt aber scheint es von ERDMANN 1917 angefaßt, wenn sie p. 297 fragt: „Wie entstehen aus den vegetativen

Kernen Kerne, welche später zur Grundlage der geschlechtlichen Vorgänge dienen?“ Wie aus ihren dieser Frage folgenden Ausführungen hervorgeht, identifiziert sie die „geschlechtlichen Vorgänge“ mit der Sporenbildung, eine Annahme, die, wie auch SCHUURMANS STEKHOVEN betont, noch des endgültigen Beweises bedarf. Wenn man diese Frage also auf die Entstehung von propagativen aus vegetativen Kernen bezieht, so erheben sich Bedenken gegen die Art der Fragestellung, die zum Teil schon oben vorweggenommen wurden, um dabei Definitionen der vorliegenden Kernarten geben zu können.

Hier sei nochmals betont, daß es bedenklich erscheint, die Kerne des nicht sporenbildenden „vegetativen“ Tieres als vegetative Kerne zu bezeichnen. Das ist eine Analogie mit den Verhältnissen bei den meisten anderen Protozoen, bei denen man das ganze Individuum mit allen seinen Teilen ohne Zweideutigkeit als vegetativ bezeichnen kann, wenn es sich nicht fortpflanzt, indem man dabei stillschweigend die Voraussetzung macht, daß es jederzeit ganz in Fortpflanzung übergehen kann. Aber für die Myxosporidien gilt noch die von SCHUURMANS STEKHOVEN 1919 zitierte EMERYsche Frage: „I Missosporidi sono Protozoi?“ Lassen auch Kernstruktur und mangelnde Gliederung an der bejahenden Antwort dieser Frage keinen Zweifel, so ist andererseits angesichts der weitgehenden Unabhängigkeit und Differenzierung der Energiden in dem vielkernigen Myxosporidienkörper ihre Einzelligkeit zu bestreiten: sie, wenigstens die polysporen Formen, sind Plasmodien, und sie enthalten stets generative und somatische Bestandteile ebenso wie *Volvox*, und darum ist bei der Bezeichnung ihrer Teile auf diese Unterscheidung zu achten. ERDMANN, die im übrigen (1917, p. 321) die Myxosporidien ebenfalls für Synzytien hält, ist bei *Chloromyxum Leydigi* auf das Problem des Unterschiedes von generativen und somatischen Kernen im vegetativen Plasma des Tieres nicht eingegangen, und ihre oben erwähnte Frage gilt nur für die Strukturänderung generativer Kerne zur Ausübung ihrer Fortpflanzungsfunktion.

In ihrer zusammenfassenden Darstellung (1917 a) kommt sie dann auch auf das erstere Problem zu sprechen, wenn sie betont: „The somatic residual nuclei are well defined in mono-, di- or poly-sporous non disporoblastic Myxosporidia. Their analogy has not thus far been discovered in disporoblastic polysporous forms“ (p. 738). Ich glaube durch die leicht übersehbaren Strukturverhältnisse bei *Myxidium Lieberkühni* das Vorkommen der somatisch-vegetativen „residual nuclei“ auch für disporoblastische Formen nachgewiesen zu haben.

Übersichtlich sind die Strukturverhältnisse der Kerne bei unserem Objekt insofern, als man allgemein einen dichten Außenkern und einen relativ großen Binnenkörper für ein Kennzeichen der generativen Kerne ansprechen kann. Für die anderen Myxosporidien lassen die Literaturangaben eine einheitliche Auffassung dieser Strukturen noch nicht zu.

Eins wird vielfach betont: die größere Dichte der generativen, die geringere der somatischen Kerne. Die geringere Färbbarkeit der letzteren geben KEYSSELITZ 1908, AWERINZEW 1908, MAVOR 1916, GEORGEWITSCH 1917 an. Daß in diesem Falle von Chromatinarmut gesprochen wird, habe ich schon oben zurückgewiesen: Das Kriterium des Chromatins, die Chromosomen, hat noch niemand in den somatischen Kernen gesehen. Auf die von DAVIS 1916 gefundenen Strukturunterschiede wurde in dem vorhergehenden Kapitel aufmerksam gemacht.

Größenunterschiede werden allgemein angegeben, freilich in beiderlei Sinne. So sind z. B. innerhalb der Gattung *Ceratomyxa* die „vegetativen“ Kerne der Art *drepanopsettae* nach AWERINZEW kleiner, die der Arten *acadiensis* nach MAVOR und *Hérouardi* nach GEORGEWITSCH größer als die generativen. Die „vegetative nuclei“ von *Sphaerospora dimorpha* sind nach DAVIS „much larger“ (p. 347), bei *Myxobolus destruens* sind nach SCHUURMANS STEKHOVEN die somatischen Kerne kleiner. Meine Untersuchungen an *Myxidium Lieberkühni* lassen sie jedenfalls die Größe der generativen nicht erreichen.

Ganz uneinheitlich sind auch die Beobachtungen über die Binnenkörpergröße; den eigenen geradezu entgegengesetzt die von DAVIS 1916, wonach die „vegetative nuclei“ der polysporen Form von *Sphaerospora dimorpha* einen „nucleolus“ haben, die „generative nuclei“ nicht, und die von ERDMANN 1917, wo die generativen Kerne in den Inseln „ein kleines Karyosom“ (p. 302) haben. Weitere Einzelheiten habe ich oben zusammengestellt.

Ich glaube, daß Nachuntersuchungen mancher Objekte bei verbesserter Fixierung eine einheitlichere Auffassung der Frage ermöglichen wird. Dann sind aber auch wesentliche Strukturunterschiede derselben Kernart zweier verschiedener verwandter Arten kein absoluter Grund ihre gleiche oder ähnliche Funktion zu leugnen, wenigstens solange die Funktionen der einzelnen Strukturteile eines Kernes noch so wenig bekannt sind wie derzeit. Schließlich ist es auch in einer Untersuchung über morphologische Strukturen notwendig begriffliche Unterschiede zu schaffen, man muß sich aber darüber klar sein, daß die ihnen zugrundeliegenden Erscheinungen

sich nicht vollständig mit ihnen decken müssen. So wurde darauf hingewiesen, daß die große Mehrzahl der Kerne bei *Myxidium Lieberkühni* nach ihrem Aussehen in die Klassen der generativen und somatischen sich scheiden läßt, daß aber einzelne Kerne äußerlich Übergänge darstellen. Man kann sich das vielleicht so vorstellen, daß die fort- oder rückschreitende Entwicklung bestimmter Eigenschaften, die von einem zum anderen Typus führt, graduell verschieden stark vorliegen kann, z. B. der Verlust der Fähigkeit zur normalen Teilung, und daß solche Zwischenstufen auch in der morphologischen Struktur zum Ausdruck kommen können. Für diesen Punkt wäre an die Darstellung von DAVIS zu erinnern, wo der äußere Unterschied zwischen generativen und somatischen Kernen durch eine Strukturänderung ursprünglich gleichaussehender Kerne entsteht, an die Ausbildung der somatischen Sporenhiltskerne, und schließlich an einen analogen Fall aus einer anderen Protozoengruppe: CHATTON 1911 gibt an, daß die somatischen Zellen von *Pleodorina californica* erst im Laufe der Entwicklung des Individuums als solche erkennbar werden.

Wie dieser Unterschied aber auch entstehen mag, vorhanden ist er bei den Myxosporidien sicher, und sie erheben sich dadurch über die Protozoennorm. Freilich, wenn die Angaben über den Verlust der Teilungsfähigkeit bei dem somatischen Kerne stimmen — und ich habe vorläufig keinen Grund daran zu zweifeln —, so liegt hier ein Typ der Somausbildung vor, der von dem der Metazoen prinzipiell verschieden ist. Denn gerade die Teilungsfähigkeit der Somabestandteile ist es, die zur Differenzierung von Organen und damit zur Ausbildung des Metazoencharakters führt, ihr Fehlen nimmt dem Soma der Myxosporidien die Entwicklungsmöglichkeit und drängt es in eine sekundäre Rolle neben dem generativen Anteil.

---

### III. Kernteilung.

Für die Kernteilung der Myxosporidien gilt in starkem Maße das, was für die Behandlung der zytologischen Kernprobleme bei dieser Gruppe überhaupt gesagt wurde: sie ist stets bei dem Bestreben, den ganzen Entwicklungskreis oder die Befruchtungsvorgänge bei einem Myxosporid darzustellen, nebenbei mitbeschrieben worden. Die Folge dieser Behandlungsweise ist, daß sie bisher

nicht in ihrem ganzen Verlaufe geschlossen aufgezeigt worden ist, wenn auch ihr näheres Studium, so z. B. von SCHUURMANS STEKHOVEN 1920, als wünschenswert bezeichnet wurde.

Tatsächlich bietet dieses Studium auch gewisse Schwierigkeiten. Sie liegen einmal in der Kleinheit des Objekts, dann in der offenbar großen Geschwindigkeit des Vorganges. Diese letztere Tatsache ist offenbar der Grund dafür gewesen, daß z. B. JOSEPH 1907 bei seinen Untersuchungen über *Chloromyxum protei* überhaupt keine Kernteilungen gefunden hat. Ferner ist man stets auf Kombination fixierter Bilder angewiesen, da es bisher nicht gelungen ist, Myxosporidien genügend lange unter Bedingungen lebend zu erhalten, die gleichzeitig ihre zytologische Untersuchung gestatteten. Auch die Fixierung verschiedener Präparate zu aufeinanderfolgenden Zeiten würde für die zeitliche Aufeinanderfolge der Stadien ohne Wert sein, da die Karyokinesen in einem Individuum stets in voller Unabhängigkeit voneinander ablaufen und man darum die verschiedensten Stadien öfters in ein und demselben Individuum nebeneinander sieht. Es gibt allerdings ein Kriterium, daß die richtige Aufeinanderfolge fixierter und gefärbter Bilder mit großer Sicherheit festzustellen gestattet. Das ist das jeweilige Verhalten von Binnenkörper und Außenkern zueinander, ein Verfahren, das bisher nicht genügend berücksichtigt worden ist, und das gerade bei *Myxidium Lieberkühni*, wo in den meisten Kernen ein großer deutlicher Binnenkörper vorhanden ist, sich sehr leicht handhaben läßt.

Daß der Kernteilungsverlauf wenigstens für eine Art der Myxosporidien einmal möglichst geschlossen dargestellt werde, scheint von einigem theoretischen Wert zu sein. Sind doch die Deutungen der verschiedenen Kernteilungsbilder bei den Protozoen und ihrer Abweichungen von dem für Metazoen bekannten Schema noch so wenig übereinstimmend, daß jede möglichst vollständige Beschreibung aus einer in dieser Hinsicht noch ziemlich unerschlossenen Gruppe zur Klärung beitragen muß. Bei dieser Gelegenheit muß leider gesagt werden, daß Lückenlosigkeit in der Beschreibung der Kernteilung nicht erreicht werden konnte.

Daß es sich bei der Kernteilung der Myxosporidien, mindestens bei der Mehrzahl ihrer Arten, um echte Mitose mit Auflösung der Kernmembran, Bildung einer Spindel und mehrerer Chromosomen handelt, steht seit THÉLOHAN 1895 und besonders seit KEYSSELTZ 1908 fest. Zu den Metaphase- und Anaphasebildern dieses letzteren Autores ist bisher kaum viel Neues hinzugefügt worden. Dagegen muß gesagt werden, daß die einleitenden und die abschließenden

Vorgänge der Kernteilung bisher verhältnismäßig wenig beachtet worden sind. Über ihren Wert für die Beurteilung des gesamten Kernteilungsverlaufes braucht wohl aber kein Wort verloren zu werden.

Zwei von den Autoren, die mit neuzeitlicher mikroskopischer Technik gearbeitet haben, stehen der Auffassung der Myxosporidienkernteilung als echter Mitose in obigem Sinne entgegen: ERDMANN 1917 und STEPELL 1919. Ihre Auffassungen sollen hier vorweg diskutiert werden.

ERDMANN beschreibt die Kernteilungen von *Chloromyxum Leydigi* mit folgenden Worten (1917, p. 304 Fig. IV): „die chromatischen Bröckchen runden sich und ordnen sich nahe einem Pole der Zelle an, hier bilden sie eine Äquatorialplatte, in der ich aber nur Kugeln, keine Stäbchen beobachten konnte. Diese Kugeln ordnen sich in zwei Platten an und strecken sich ein wenig. Sie rücken voneinander fort, bleiben aber in beiden Hälften miteinander verbunden; das



Fig. IV. (Nach ERDMANN 1917.)

ganze Gebilde macht einen gitterartigen Eindruck“. Aus dem Ausdruck „Äquatorialplatte“ und „zwei Platten“ geht hervor, daß ERDMANN unter dem von ihr beschriebenen Kernteilungsvorgang eine Art Mitose versteht. Ihre Fig. 41—44, die sich darauf beziehen, lassen jedoch nichts von einer solchen erkennen: Möglicherweise liegt hier ein Fixierungsfehler vor (vgl. den geschrumpften Kern der Fig. 41) oder eine abnorme Teilungsform, wie ich sie unten zu beschreiben Gelegenheit haben werde. Jedenfalls kann ich die ERDMANN'schen Figuren mit der ganz ungewöhnlichen Form und Anordnung der Chromosomen nicht als normale Kernteilungsbilder, und ihre Ansicht demnach nicht für geeignet halten, die von den übrigen Autoren angenommene zu erschüttern.

Dasselbe gilt von der schon durch SCHUURMANS STEKHOVEN 1920 als vereinzelt bezeichneten Annahme eines amitotischen oder „primitiv karyokinetischen“ Kernknospung bei *Leptotheca coris* durch STEPELL 1919 und seinen Fig. 24—39, die ja auch zum größten Teil als „stark gequetscht“ bezeichnet sind.

Es ist natürlich klar, daß innerhalb der Ordnung der Myxosporidien einzelne Arten eine von der anderen recht verschiedene Form der Kernteilung haben können, wie dies ja bei Protozoen überhaupt nichts Seltenes ist. Prinzipielle Gegensätze innerhalb einer sonst systematisch so geschlossenen Gruppe anzunehmen könnte man



jedoch nur dann gezwungen werden, wenn cytologisch absolut einwandfreie Bilder dies unabweisbar machten. Das scheint jedoch hier nicht der Fall zu sein.

Meine Untersuchungen haben auch für *Myxidium Lieberkühni* die Annahme einer echten Mitose bestätigt; die folgenden vier Kapitel sollen deren vier Phasen beschreiben.

Vorweg sei noch bemerkt, daß die Beschreibung sich auf die Kernteilungen ein- und zweizelliger Propagationskeime beschränkt. Dies hat seinen praktischen Grund in der Größe der hierin vorkommenden Kerne, die allein die Einzelstrukturen genügend klar zu beobachten gestattet. Theoretisch ist das natürlich sehr bedauerlich; so kann ich z. B. keine Anhaltspunkte für oder gegen das Vorkommen von Reduktionsteilungen geben. Dieses und andere Probleme bleiben künftiger Bearbeitung; für das Vorhaben, den Kernteilungsverlauf einer Myxosporidienart überhaupt zu beschreiben, waren die Propagationszellen jedenfalls das geeignetste Material.

#### a) Prophase.

Es wurde schon hervorgehoben, daß die die Kernteilungen der Myxosporidien einleitenden Vorgänge bisher wenig beachtet worden sind. Die meisten Autoren, welche die Teilung beschreiben, beginnen mit einem Fadenspirem, das sich im Kerne bildet. Dies ist ein Stadium, das sich im Mitoseschema allgemein findet, und ihm geht in diesem Schema eine Blähung des Kernes, eine Auflockerung und Umordnung seiner Substanzen voraus. Es wird gezeigt werden, daß der Myxosporidienkern sich auch in diesen Vorgängen dem allgemeinen Typ der Mitose einfügt. Die Ausbildung des Spirems ist von SCHRÖDER 1907 in einem Bilde, Fig. 8, gezeichnet worden. KEYSSELITZ 1908 widmet ihr einige Worte: „... zieht sich das Chromatin auf den Bahnen des Liningerüsts, das eine größere Struktur annimmt, zusammen und erscheint ... in Form von kleinen Kügelchen ... die einzelnen Chromatinkörnchen treten nunmehr auf den vorgezeichneten Liniubahnen miteinander in Verbindung, und es entsteht ein lockeres Knäuelstadium“ (p. 255). Im übrigen hat er sein Hauptaugenmerk auf die von ihm angenommene Ausbildung von Centrosomen gerichtet.

Ich konnte bei *Myxidium Lieberkühni* die Strukturen der früheren Prophase in verhältnismäßig sehr häufigen Bildern beobachten: offenbar ist es hier das am längsten dauernde Stadium.

Um sie neben den Strukturen des Ruhekerns einwandfrei zu beschreiben, ist sehr sorgfältige Fixierung und Färbung notwendig: wie aus Fig. 1 hervorgeht, tritt die für die zeitige Prophase typische Entmischung des Außenkerns und die Zusammenziehung stark färbbarer Substanzen auch im Ruhekern bei nicht einwandfreier Fixierung auf, und tadellos erhaltene Ruhekernstrukturen in der Nachbarschaft sind darum eine notwendige Kontrolle für die Entscheidung, daß eine Entmischung der Kernsubstanz Eintritt in die Prophase bedeutet.

Es sei vorweg betont, daß ich — im Gegensatz zu KEYSSELITZ, AWERINZEW und LO GIUDICE — in diesem Stadium keine Vorgänge am Binnenkörper feststellen konnte, die seinen Bestand als solchen angreifen. Im Gegenteil: der unveränderte Binnenkörper bei veränderter Außenkernstruktur war mir das Kriterium für die frühe Prophase. Die Rechtfertigung dieses Verhaltens glaube ich in der weiteren Darstellung geben zu können. Es soll damit nicht gesagt werden, daß bei allen Myxosporidienarten die Veränderungen am Binnenkörper auf dem gleichen Stadium auftreten müssen, jedenfalls steht aber für *Myxidium Lieberkühni* fest, daß die Kernteilung nicht durch derartige Vorgänge eingeleitet wird, was für ihre theoretische Bedeutung von prinzipieller Wichtigkeit ist.

Unter diesen Voraussetzungen ließ sich aus den Präparaten folgendes für die frühe Prophase erschließen:

Die erste deutlich werdende Teilungsveränderung ist die des Quellungszustandes im Außenkern. Es kommt zu einer Entmischung, Ausdifferenzierung einer dichteren Substanz, nach ihrem späteren Verhalten des Chromatins, in kleinen Partikeln. Dabei kann die ursprüngliche radiäre Anordnung der Außenkernsubstanz einigermaßen erhalten sein (Fig. 35), später schwindet sie mehr und mehr (Fig. 36). Die Chromatinpartikel nehmen an Größe und Färbbarkeit, d. h. Dichte, zu. Ob es sich dabei um ihre Aneinanderlagerung oder um neue Ausdifferenzierung von Chromatin handelt, ist nicht zu entscheiden. Das zweite ist sicher zu erwarten, das erste scheint nach Fig. 39 auch einzutreten: hier sind verhältnismäßig wenige sehr große Chromatinansammlungen zu sehen. In anderen Kernen, offenbar späteren Stadien, findet man diese Chromatinmassen in länglicherer Form (Fig. 38, 41); das Endresultat dieses Stadiums ist die Ausbildung vielfach geknickter und kurz verzweigter, zum Teil miteinander anastomosierender Chromatinfäden (Fig. 38, 42—44).

Der Weg, auf dem dieses Ziel erreicht wird, scheint nicht in

allen Fällen derselbe zu sein. In den Fig. 38 und 40 bilden sich die Fäden offenbar durch Aneinanderlagerung von „Körnchen“ bzw. ihre direkte Verbindung durch neue sich ausdifferenzierende Chromatinsubstanz längs der achromatischen Netzfäden. In den Fig. 37 und 39 dagegen scheint eine starke Chromatinkonzentrierung an einigen Punkten (Netzknoten) zunächst einzutreten, die später wohl zur Ausbildung länglicher Strukturen führen wird. Inwieweit die Fixierung bei dieser verschiedenen Ausbildung der Strukturen eine Rolle spielt, läßt sich nicht recht entscheiden: beide kommen im selben Präparat vor, und so kann man wohl annehmen, das verschiedener Quellungs Zustand zu verschiedener Form der Entmischung führt.

Parallel mit dieser Ausdifferenzierung des Chromatins im Außenkern tritt ein Netz feinerer Fäden in demselben immer deutlicher zutage. Sie verbinden die Chromatinfäden in Querverzweigungen und treten auch an deren Enden hervor, so daß sie auch in ihnen wahrscheinlich vorhanden sind. Diese feinen „achromatischen“ Netzfäden treten auch im fixierten Präparat an den Binnenkörper heran, um den in diesem Stadium die „Kernsaftzone“ nicht zu beobachten ist, ein Beweis veränderten Quellungs Zustandes im Außenkern, der sich bei der Fixierung nicht mehr so stark kontrahiert, wie der des Ruhekerns.

Veranlaßt wird diese Änderung durch vermehrten Wassergehalt des Kerns, eine allgemeine Prophaseerscheinung, die hier sichtbar wird durch die Zunahme der relativen Kerngröße auf diesem Stadium (Fig. 39, 43, 44). Mit ihr im Zusammenhang steht anscheinend eine Auseinanderdrängung des Kerninhalts; jedenfalls zeigt der optische Querschnitt (Fig. 37) das Chromatin größtenteils an der Kernoberfläche angesammelt, und auch der Binnenkörper pflegt der Oberfläche dicht anzuliegen (Fig. 37, 43).

Die den Kernraum umspannende und ihn vom umgebenden Plasma trennende Haut verschwindet allmählich: auf dem Stadium der Fig. 39 ist eine Grenze noch schwach zu erkennen, auf dem der Fig. 44 nicht mehr. Zwischen Kernsubstanz und Zytoplasma wird damit eine Mischung möglich; eine Grenzflächenspannung und damit Eigenform des Kerns existiert zum Schluß nicht mehr: der Kern folgt in einer Form der der ihn einschließenden Propagationszelle, besonders deutlich in der langgestreckten Zelle der Fig. 44.

Wenn oben gesagt wurde, daß der Binnenkörper während dieser Vorgänge unverändert bleibt, so müssen hier einige Einschränkungen gemacht werden. In einem ist diese Aussage voll gültig: er bleibt

in seinem Bestande einheitlich bestehen. Es sind also weder strukturelle Änderungen in ihm wahrzunehmen, die berechtigen würden an eine Lösung seiner Masse zu denken, noch auch findet eine Abgliederung ganzer Stücke von ihm statt: es liegt also kein Anlaß vor, seine Beteiligung am Aufbau der Chromatinfäden anzunehmen. Auch die Abschnürung eines Körpers, der als Sekundärkaryosom oder Centriol anzusprechen wäre, habe ich der Prophase nie wahrgenommen. Die weitere Erörterung dieser Frage bleibt für später vorbehalten. Eine Veränderung des Binnenkörpers scheint sich höchstens in umgekehrter Richtung zu vollziehen: die Fig. 36, 39 und 44 zeigen ihn von ganz erheblicher Größe. Es handelt sich dabei aber nicht um eine Substanzzunahme, wie sie Lo GRUDICE annimmt, der die Chromatinpartikel des Außenkerns in ihm aufgehen läßt. Fig. 43 gibt die Erklärung dieser Erscheinung: sie führt den Binnenkörper in Seitenansicht vor und zeigt, daß er stark abgefacht ist, wohl infolge zweier Vorgänge, der oben erwähnten Auseinanderdrängung des Kerninhalts und gleichzeitig vielleicht einer Abnahme der Oberflächenspannung, die auf physikalisch-chemische Änderung seiner Substanz — Vorbereitung der späteren Auflösung — hindeuten mag. In Flächenansicht muß ein solcher scheibenförmig gewordener Binnenkörper bei quantitativ unveränderter Masse größer aussehen.

Die weitere Ausbildung des chromatischen Anteils führt zu dem den meisten Autoren wohlbekannten Stadium des Spirems (Fig. 45, 46). Es sei hier zunächst darauf hingewiesen, daß der Binnenkörper neben dem Fadenknäuel stets in aller Deutlichkeit und Unversehrtheit zu finden ist: das Spirem entsteht bei *Myxidium Lieberkühni* also lediglich aus dem Außenkern ohne Beteiligung des Binnenkörpers. Besonders klar wird das auf GIEMSA-Präparaten, wo neben dem tiefroten Spirem (rot ist die Farbe auch des ruhenden Außenkerns) deutlich der rundliche tiefblaue Binnenkörper zu sehen ist (Fig. 46), aber auch an Eisenhämatoxylinpräparaten ist die Tatsache mit genügender Deutlichkeit erkennbar.

Das Spirem besteht sicher aus einer Mehrzahl einzelner Fäden. Ihre Zahl ist nicht genau festzustellen; Bilder vorhergehender (Fig. 42, 43), wie auch der folgenden Stadien machen die Zahl vier wahrscheinlich. Jedoch ist das Stadium, in dem die Chromatinfäden ihre größte Länge haben, den ganzen Kernraum erfüllen und sich dabei vielfach überschneiden, zur Feststellung dieser Tatsache ungeeignet. Anzeichen irgendwelcher Längsteilung der Fäden zu dieser Zeit habe ich nie wahrgenommen.

Das achromatische Netz, das bei der Bildung der länglichen chromatischen Massen so deutlich hervortrat, ist auf dem Stadium des eigentlichen Spirems verschwunden, und damit auch die Verzweigungen und Anastomosen der Chromatinfäden. Soweit einzelne „achromatische“ Fäden noch in dem blassen Kernraum zu sehen sind, stehen sie in direktem Zusammenhang mit dem umgebenden Plasma.

Auf das Stadium des Fadenknäuels folgt das der Bildung der eigentlichen Chromosomen. Daß sie jetzt als einzelne gut unterscheid- und zählbare Chromatinsegmente sichtbar werden, geschieht in der bekannten Weise durch Verkürzung und Verdickung der Fäden (Fig. 47, 48). Ihre Vierzahl läßt sich jetzt vielfach mit großer Klarheit feststellen (Fig. 49), eine Zahl, die in auffälliger Übereinstimmung steht mit den Angaben von KEYSSELTZ über *Myxobolus Pfeifferi* und von SCHUURMANS STEKHOVEN über die Myxoboliden überhaupt.

Die Chromosomen sind von verschiedener Größe. Ob diese Größenunterschiede konstant sind, wie es DAVIS 1916 erstmalig für einen Myxosporidienkern behauptet, kann ich nicht mit Sicherheit sagen. Die Schwierigkeit, darüber genaue Angaben zu machen, kommt daher, daß die Chromosomen auf diesem Stadium bei relativ großer Länge wohl nie in einer einzigen zur Blickrichtung senkrechten Ebene zu sehen sind, und die perspektivische Verkürzung einzelner Teile von ihnen eine Beurteilung der Größe erschwert, auf späteren Stadien aber sind sie meist zu großer Unübersichtlichkeit zusammengedrängt. Außerdem bleibt bei solchen Angaben zu bedenken, daß verschieden starkes Ausfallen der Färbung solcher kleinen Strukturen zu Verwischung auch der relativen Größenverhältnisse führen muß, da die Adsorptionsflächen der kleinsten Körper verhältnismäßig größer sind als die der größeren.

Es darf nicht übergangen werden, daß neben der Vierzahl der Chromosomen auch größere Zahlen gefunden werden, in Fällen wo es infolge des Aussehens des Kernes — die Kernmembran ist aufgelöst und Vermischung mit dem Zytoplasma eingetreten — nicht möglich ist, vor dem Spirem liegende Stadien anzunehmen. Einwandfreie Feststellung dieser Zahlen ist mir nicht möglich gewesen. In den beiden deutlichsten Fällen der Fig. 50 und 51 scheint es sich um acht Chromosomen zu handeln, besonders ist das aus der etwas gequetschten Propagationszelle der Fig. 51 abzulesen, wenn man berücksichtigt, daß hier ein Chromosomen zerrissen zu sein scheint. Stimmt die Zahl, dann bleibt als wahrscheinlichste Deutung die, daß schon auf diesem Stadium, vorzeitig, eine Teilung in die

Tochterchromosomen eingetreten ist, eine Wiederholung entsprechender Bilder und Angaben von SCHUURMANS STEKHOVEN 1920 über *Myxobolus destruens* (Textfig. III).

#### b) Metaphase.

Die Vorgänge, die zur Bildung der Äquatorialplatte und der Spindel führen, unterliegen offenbar der Wirkung von innerhalb der Zelle auftretenden Kräften zweierlei Art: einer zentripetal und einer polar gerichteten. Die erstere führt dazu, daß von jetzt an die Chromosomen im Zentrum der Zelle sich vereinigen. Die Fig. 49, wo ihre Schleifenmitten alle einander zugekehrt sind, scheint den Anfang dieser Bewegung zu veranschaulichen, die Bilder von Fig. 52 an bis zur Anaphase zeigen in der immer engeren Aneinanderlagerung der Chromosomen ihren weiteren Verlauf.

Die zweite, eine Polarität des Zellraumes hervorrufende Kraft äußert sich einmal darin, daß im Wabenwerk des Plasmas (in wabiger Struktur zeigt es sich meistens im fixierten Zustande) eine durch die Mitte verlaufende parallelstreifige Anordnung sich vielfach zeigt (Fig. 52—54). Außerdem treten an den Chromosomen, deren Teile bisher regellos nach allen Seiten gerichtet waren (Spirem), zwei Hauptrichtungen auf, die parallel und senkrecht zu einer durch den Zellraum gelegt gedachten Achse stehen. Die Bilder illustrieren das, besonders Fig. 52—55, 57, 59. Nur dadurch ist es auch möglich, bei Polansicht die Äquatorialplatte mit allen Schleifenenden abzubilden, wie es in Fig. 60 geschehen ist. Diese Einordnung aller Chromosomenteile in zwei Hauptrichtungen ist wohl so zu denken, daß diejenigen Stücke, die einen Winkel von weniger als  $45^\circ$  zur Krafrichtung bildeten, in diese, alle mit größerem Neigungswinkel senkrecht zu ihr eingestellt werden.

Sehr interessant sind die Vorgänge, die sich zu und teilweise vor dieser Zeit am Binnenkörper abspielen. Es ist das Stadium, wo er beginnt seine Form als solcher einzubüßen und schließlich zu verschwinden, um erst in der Telophase wieder aufzutauchen. Vor allem kann man beobachten, daß dieselbe Polarität hervorrufende Kraft an ihm sichtbar wird, wie an den Chromosomen und der Grundsubstanz des Teilungsraumes: sie ordnet seine sich lockernde Substanz in ihre Richtung ein (Fig. 56—59).

Was diese „Lockerung“ und sein Verschwinden betrifft, so handelt es sich dabei zunächst sicher nicht um Lösung. Deren morphologische Äußerung wäre entweder ein Kleinerwerden des ganzen Binnenkörpers, hervorgerufen durch konzentrischen Abbau,

oder ein tropfiges „Abbröckeln“ des Randes oder schließlich das Auftreten inhomogener Stellen im Innern. Von alledem habe ich nie etwas gefunden, höchstens wäre eine gleichmäßige Lösung von der Peripherie her nicht unmöglich, da sich bei der relativen Ungleichheit der Binnenkörpergrößen am einzelnen fixierten Bilde das Gegenteil nicht beweisen läßt; die positiven Befunde eines anderen Vorganges stehen dem jedoch entgegen. Auch Fragmentierung des Binnenkörpers oder Ausstoßung einzelner Teile konnten niemals festgestellt werden.

Was sich beobachten läßt, kann man m. E. nur als einseitiges Aufquellen bezeichnen. Der Binnenkörper wird auf diesem Stadium (Fig. 55, vgl. die Stellung der Chromosomen) an einer Seite, und zwar stets an der dem Zellzentrum zugewendeten (Fig. 55—58) heller, d. h. weniger dicht. In Fig. 56 ist an dieser Stelle ein bei Eisenhämatoxylin schwärzung dunkelgrauer kegelförmiger Zipfel nach dem Zellzentrum und damit auf die Chromosomen zu ausgetreten, während in entgegengesetzter Richtung Form und tiefe Schwärzung des Binnenkörpers erhalten geblieben sind. Auf dem Stadium der Fig. 57 ist dieser Zipfel, noch weiter aufgeheilt, über das Zentrum hinausgewachsen, das ganze Gebilde liegt inmitten der parallel dazu gerichteten Chromosomen. (Zu diesem Bilde muß allerdings bemerkt werden, daß es in zur Blickrichtung schräger Ebene gezeichnet werden mußte, um alle Einzelheiten einheitlich darzustellen; so ist der Zusammenhang zwischen Zipfel und Binnenkörper nicht absolut beweisbar, ersterer kann auch von letzterem nur am Ende überlagert sein.) Fig. 58 zeigt an Stelle des rundlichen Binnenkörpers ein länglich-keilförmiges graues Gebilde, am spitzeren Ende deutlich dunkler, in der Mitte umgeben von den Chromosomen. Nach der bisherigen Deutung ist in diesem Falle das dunklere Ende der Ursprungsort der Aufquellung, und deren weiterer Verlauf scheint zunächst linear nur in einer Richtung zu erfolgen, worauf das verbreiterte, weniger dichte Ende der Struktur hinweist, das aussieht, als ob die vorquellende Substanz hier auf den Widerstand des den ehemaligen Kernraum umgebenden Plasmas gestoßen wäre. Unterstützend für diese Auffassung wirkt auch Fig. 59, wo der zu einem ziemlich dünnen Faden ausgezogene Binnenkörper am kurzen Ende gerade, am längeren wie unter Gegen- druck schraubenartig gewunden erscheint.

Der ganze Vorgang ist infolge der meist sehr dichten Aneinanderlagerung der Chromosomen und der Einbeziehung des Binnenkörpers in ihren Komplex nur ziemlich selten deutlich zu sehen.

Zunächst fand ich nur häufig Bilder wie das der Fig. 62, wo aus einem wirren Chromosomenklumpen einseitig ein hellerer Zipfel herausragt. Damit scheint es mir erwiesen, daß das unter selten günstigen Umständen in den Fig. 55–59 festgelegte Verhalten des Binnenkörpers nicht ein abnormes ist.

Zusammenfassend kann man sagen, daß der Binnenkörper von einer Seite her aufquillt und dabei zwischen den sich zu einem Ring um ihn anordnenden Chromosomen hindurchdringt. Fig. 63, bei Schrägansicht und schlechter Differenzierung der Chromosomen gezeichnet, illustriert das am deutlichsten.

Was weiter aus dem Binnenkörper wird, läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden. Die Abnahme des Dichteunterschiedes zwischen ihm und seiner Umgebung hindert daran, die aus ihm hervorgehenden Strukturen eindeutig zu bestimmen. Genügend klare Giemsa-Bilder der folgenden Stadien waren bisher nicht zu erhalten.

Die Chromosomen sind nunmehr meist so stark konzentriert, daß man von ihrer Anordnung und Zahl nicht mehr viel sehen kann. Nur in seltenen Fällen (Fig. 66, Polansicht Fig. 69) erkennt man eine deutliche Äquatorialplatte oder besser einen Äquatorialring von vier Chromosomen.

Zu dieser Zeit findet man gewöhnlich auch eine mehr oder minder deutliche „achromatische“ Spindel von der Äquatorialplatte nach den Polen der Zelle hin ausgebildet. Ihre Form ist auf den einzelnen Bildern überaus verschieden. In Fig. 64 und 65 erstreckt sich nach dem einen Pole von der Äquatorialplatte eine typische Halbspindel, während nach dem anderen fächerförmig divergierende Verdichtungen zu sehen sind. Daneben findet man Ganzspindeln, stets spitzpolig, im übrigen jedoch, besonders in ihrer Breite, sehr verschieden gestaltet (Fig. 66–68). Streifige Struktur ist in ihnen im allgemeinen nicht zu sehen, öfters jedoch eine die Pole verbindende zentrale Verdichtung (Fig. 68). Centriolartige punktförmige Verdichtungen an den Polen sind ganz selten, also sicher nicht konstante morphologische Strukturen.

Die zeitliche Aneinanderreihung der von der „achromatischen“ Kernkomponente erzeugten Teilungsfiguren stößt in der Metaphase auf ziemliche Schwierigkeiten. Die bisher angewandte Methode aus dem Vergleich des Formwechsels eines Bestandteils mit dem der Umgebung die Reihenfolge der Gesamtbilder festzulegen, versagt hier einigermaßen angesichts der Unübersichtlichkeit der chromatischen und den geringen Dichteunterschieden in der achromatischen



Figur. Viele Formunterschiede mögen auch weniger genetisch auseinander ableitbar als durch verschiedenen Ablauf bedingt sein.

Für die Genese der Spindel läßt sich zunächst feststellen, daß die Halbspindeln zeitlich den Vollspindeln vorangehen müssen: beginnende Anaphasen zeigen stets zweipolige Spindeln, was ja auch theoretisch nicht anders zu erwarten ist, wenn man die Spindel als bipolaren Verteilungsmechanismus auffaßt. Wenn damit auch nicht mit Sicherheit behauptet werden soll, daß die Ganzspindeln stets aus Halbspindeln entstehen müssen, so ist doch festzustellen, daß ein solcher Entwicklungsgang der Spindel vorkommt und zwar, nach der Häufigkeit der Halbspindeln zu schließen, häufig.

Es wäre bei der Darstellung der Spindelentstehung also noch zu fragen, wie die Halbspindel entsteht, und wie sie in die Ganzspindel übergeht.

Eine mögliche Lösung der ersten Frage drängt sich bei Vergleich der Fig. 58 und 65 auf. In beiden findet sich innerhalb des Teilungsraumes außer den Chromosomen eine kegelförmige Struktur. Sie wird in Fig. 58 gebildet von dem, wie oben beschrieben, nach einer Seite aufquellenden Binnenkörper, dessen Substanz an der vorquellenden Seite, offenbar unter dem Gegendruck des umgebenden Zytoplasmas auseinandergedrängt wird. Diese Auseinanderdrängung muß noch stärker werden, wenn bei weiter fortgesetzter Quellung die Binnenkörpersubstanz einerseits immer weiter in der Zelle vorwärtsgeschoben, andererseits immer weniger dicht wird. Voraussetzung für eine solche Quellungsfigur des Binnenkörpers ist, daß der Quellungsdruck an seinem Ausgangspunkte, dem durch größere Dichte der Substanz in der Fig. 58 hervorgehobenen ursprünglichen Orte des Binnenkörpers, ein festes Widerlager besitzt. Daß dies tatsächlich der Fall ist, wird durch die Erwägung wahrscheinlich gemacht, daß der Binnenkörper des Ruhestadiums durch irgendwelche, ihrer Natur nach noch rätselhafte Spannungsverhältnisse im Kernraum mit absoluter Regelmäßigkeit bei *Myxidium Lieberkühni* in exzentrischer Lage festgehalten wird. Der weitere Verlauf der Quellung unter den geschilderten Voraussetzungen würde also zu einer Verteilungsfigur der Binnenkörpersubstanz führen, die vom Ursprungsorte der Bewegung divergierend in den Zellraum ausstrahlen würde, eben der in den Fig. 64 und 65 gezeichneten Halbspindel.

Es muß betont werden, daß diese Schilderung der Genese der Halbspindel eine theoretische Deutung der am häufigsten gesehenen Bilder dieses Stadiums darstellt, und daß andere Bilder nicht in

den geschilderten Verlauf hineinpassen, wie die in Fig. 52—54 und 59 gezeichneten. Doch ist dabei zu bedenken, daß die dort für den Formwechsel hauptsächlich verantwortlich gemachten Kräfte, der Quellungsdruck der Binnenkörpersubstanz und der Druck des umgebenden Cytoplasmas, der kolloidalen Natur ihres Substrates nach ungemein veränderliche Größen sein müssen. So kann z. B. bei der Quellung Grad und Geschwindigkeit der Wasseraufnahme schwanken, die Dispersion kann mit verschiedener Geschwindigkeit und Intensität erfolgen, und auch innerhalb der quellenden Substanz können noch Regionen sehr verschiedenen Dispersionsgrades bestehen. Das alles läßt sich nicht übersehen, da ja der aktivierende Faktor der Quellung letzten Endes unbekannt ist. Die Binnenkörperfigur der Fig. 59 ist vielleicht zurückzuführen auf große Dichte, seiner Substanz, die darum durch den Gegendruck nicht auseinandergedrängt, sondern winklig abgebogen wird; die Bilder 52—54, wo an den Chromosomen und ihrer achromatischen Umgebung eine polar gerichtete Bewegung sichtbar ist, mit dem Binnenkörper an einem Pole, ohne daß Binnenkörpersubstanz sich ersichtlich an den Bewegungsfiguren beteiligt, sind möglicherweise durch große regionale Verschiedenheit des Dispersionsgrades im Binnenkörper zu erklären, der z. T. sehr stark verflüssigt, z. T. sehr dicht erhalten ist. Doch führen solche Erklärungsversuche einzelner Bilder eigentlich zu weit: es genügt der Versuch aus den häufigen und aneinander reihbaren Beobachtungen die Deutung eines normalen Geschehens zu gewinnen.

Kehren wir zu diesem Deutungsversuche zurück, so ist die weitere Frage zu erwägen, wie aus der Halbspindel die Ganzspindel entsteht. Klare Übergangsbilder beider Formen konnten bisher nicht gefunden werden — eine fühlbare Lücke der vorliegenden Untersuchung. Bedenken wir jedoch, daß wir in der der Umgebung gegenüber fixierten Lage der Halbspindelspitze eine Bedingung für die Entstehung dieser Figur erblickten, so müssen wir folgern, daß das Aufhören dieser Fixierung bei weiterdauerndem Quellungsdruck zu einer Änderung der Spindelform führen muß, in dem Sinne, daß die Quellung nunmehr auch nach der Richtung ihres bisherigen Ursprungs, also bipolar, erfolgt, und wir können annehmen, daß sie unter den vorliegenden, uns unbekanntem Spannungsverhältnissen im Zellraum zum Bilde einer zweipoligen Spindel führt. Das dazu geforderte Nachlassen der Fixierung des Halbspindelpoles in seiner Umgebung wird durch die Fig. 54—58 nicht unwahrscheinlich gemacht. Die an dieser Stelle gesammelte dichte Binnenkörpersubstanz nimmt im Verlaufe der Quellung mehr und mehr an Dichte

und Masse ab, so daß am Ende dieses Vorganges an diesem Punkte andere Spannungsverhältnisse herrschen müssen als anfangs.

Hier sei nochmals hervorgehoben, daß die Deutung der Entstehung der zweipoligen Spindel aus der einpoligen die theoretische Ausfüllung einer Lücke in den Beobachtungen darstellt, mehr als Arbeitshypothese für künftige Untersuchungen gedacht. Auch der Erklärungsversuch der Halbspindelentstehung, besser mit Bildern belegt, ist als solcher aufzufassen: die sehr interessanten achromatischen Kernteilungsfiguren bei *Myxidium Lieberkühni* erforderten eine vorläufige Deutung. Die dabei angewandte Methode der Diskussion von Bewegungen kolloidaler Massen nach dem morphologischen Bilde ihrer Dichteunterschiede hat ihre großen Mängel. So kann sie z. B. auch in der Substanzfrage keine Entscheidung bringen, insbesondere in dem Problem, ob nur Binnenkörpersubstanz in die Spindel eingeht oder daneben auch solche anderer Herkunft, wie es insbesondere die Fig. 52—54 möglich erscheinen lassen.

Mit dem Auseinandertreten der Äquatorialplatte in zwei Tochterplatten beginnt die

### c) Anaphase.

Zu dieser Zeit erst scheint die Spaltung der Chromosomen gewöhnlich einzutreten. Jedenfalls erkennt man in der Metaphase, wenn eine Zählung überhaupt möglich ist, stets vier Chromosomen, und erst durch die Tochterplatten wird diese Zahl verdoppelt. Über Ausnahmen in der Prophase wurde berichtet.

Ob die Chromosomenspaltung eine Längs- oder Querteilung ist, konnte nicht ermittelt werden. In den meisten Fällen liegen die Chromosomen in der Äquatorialplatte so dicht an- und übereinander, daß man keinen deutlichen Einblick erhält. Klare Längsspaltung wurde nie gesehen — am ehesten erinnert Fig. 68 an eine solche —, doch liegt der Analogieschluß nahe, daß die Chromosomen bei der großen Ähnlichkeit ihrer länglichen Eigenform (Fig. 48, 51, 66) mit der der typischen Metazoen-Mitose ebenso längsgespalten werden wie diese. Andererseits deutet Fig. 71 mit rundlichen Chromosomen auf Querteilung hin.

Die theoretische Bedeutung dieser Frage soll unten im Anschluß an die Diskussion der anderen darüber gemachten Beobachtungen bei Myxosporidien erörtert werden. Hier sei noch auf die große Labilität der Chromosomenform auf diesem Stadium als offenbare Ursache der Unsicherheit in diesem Problem aufmerksam gemacht. Sie ist mit großer Wahrscheinlichkeit auf beginnende Wiederver-

flüssigung des Gelzustandes der Chromosomen zurückzuführen. Dafür spricht auch die Tatsache, daß man häufig schon die Äquatorialplatte mehr oder minder verklumpt vorfindet (Fig. 61, 65) eine Erscheinung, die bei den Tochterplatten dann zur Regelmäßigkeit wird. Ich war zunächst geneigt, derartige in einen oder zwei Klumpen verschmolzene Äquatorialplattenbilder auf Überfärbung zurückzuführen, was auch häufig der Fall ist; doch brachte in Einzelfällen weitere Differenzierung dann Entfärbung des ganzen Komplexes.

Diese Verklumpung führt im Verein mit dem offenbar sehr schnellen Ablauf der frühen Anaphase dazu, daß man nur sehr selten gute Bilder von Tochterplatten zu sehen bekommt. Zwei sind in Fig. 72 und 73 abgebildet: sie zeigen je vier Chromosomen mit deutlichen Größenunterschieden, die in gleicher Reihenfolge in beiden Platten wiederkehren, auf der Oberfläche einer spitzpoligen, in ihrem zentralen Teil zylindrisch begrenzten Spindel.

Sonst zeigen sich fast stets Merkmale der Chromosomenverschmelzung (Fig. 68, 74 ff.): in Fig. 68 sind schon bei der Trennung je zwei zweiwertige Chromosomen vorhanden; in Fig. 74 besteht eine Tochterplatte aus vier einwertigen, die andere aus zwei zweiwertigen Chromosomen; in Fig. 75 sind die Chromosomen beider Tochterplatten in der einen Hälfte verschmolzen, in der anderen (vielleicht nur unter dem Einfluß der Quetschung in diesem Präparat) voneinander getrennt; auf Fig. 76 und 78 sind in jeder Tochterplatte zwei zweiwertige, auf den Fig. 79—81 der späteren Stadien nur noch je ein vierwertiges Chromatinelement zu sehen. Auf der Polansicht der Fig. 77 ist noch eine Andeutung der vier ursprünglichen Elemente sichtbar.<sup>1)</sup>

Form und Richtung der Chromatinelemente auf diesem Stadium geben ein deutliches Bild ihrer Bewegung: zunächst parallel angeordnet (Fig. 72—74), konvergieren sie meistens später mit ihren polwärts gerichteten Enden (Fig. 76), um schließlich den Enden der Zentralspindel haubenförmig aufzusitzen (Fig. 79—81). Ihre Verschmelzung führt dabei zu weitgehender Aufgabe der Chromosomenindividualität: mitunter findet man, daß einzelne Chromatintröpfchen oder, wie in Fig. 83, wohl infolge der langsameren Bewegung weniger verdichtete Anteile nachgeschleppt werden.

<sup>1)</sup> In allen diesen Fällen soll der Ausdruck „...wertig“ lediglich bedeuten, daß es sich um Chromatinelemente handelt, die in ihrem Gesamtumriß aus der Verschmelzung mehrerer Chromosomen hervorgegangen sind, ohne einen auf theoretische Deutung hinielenden Nebensinn.

Die aus der Verschmelzung der Tochterplatten entstandenen, nunmehr an den Polen der Spindel angelangten Chromatinkörper imponieren durch ihre Größe und tiefe Färbbarkeit (Fig. 80, 81). Sie sind auf diesem Stadium Binnenkörpern nicht ganz unähnlich, wie denn auch tatsächlich deren direkte Entstehung aus ihnen vielfach angenommen wurde. Die Ähnlichkeit wird unterstützt dadurch, daß jetzt auch die Teilung des Cytoplasmas vor sich geht und damit jeder Chromatinkörper in eine besondere Zelle gerät. Vor der Verwechslung schützt jedoch ihre nicht rundliche, sondern „polkappenartige“ Form, ihre Färbung durch die GIEMSA-Farbe, die Tatsache, daß die sie umgebende Masse nicht Außenkernsubstanz ist, sondern Cytoplasma, was an der Struktur und GIEMSA-Farbe stets deutlich erkannt wird, vor allem aber ihr weiteres Schicksal.

Die Veränderung des achromatischen Teiles der mitotischen Figur besteht in einer Streckung der Zentralspindel, die im Endstadium zu einem die polaren Chromatinkörper verbindenden Cylinder führt (Fig. 80). Er ist meistens strukturlos, bisweilen sind seine Grenzflächen und eine axiale Partie besonders verdichtet (Fig. 78, 82). Häufig ist dieser „Membrancyylinder“ (DOFLEIN) etwas verkrümmt (Fig. 82), bisweilen beulig aufgetrieben (Fig. 78), so daß man als die treibende Kraft seiner Entstehung am besten eine vom Zentrum her nach beiden Polen stemmende annehmen muß.

Daß das Chromatin in der Anaphase durch eine aus der Mitte der Äquatorialplatte nach den Polen zu wirkende Kraft verteilt wird, ist mir besonders durch abnorme Kernteilungen wahrscheinlich geworden, die man bisweilen findet (Fig. 84, 85). Hier ist das Chromatin in kleinen Partikeln rings um eine axiale Verdichtung in verschiedener Entfernung vom Zentrum angeordnet, ohne Anzeichen irgendwelcher chromosomaler Wertigkeit, wie explosionsartig unter dem Druck einer von innen her polwärts wirkenden Stoßkraft zerrissen. Ich habe derartige Bilder zunächst für Produkte schlechter Fixierung gehalten, mich aber dann bei ihrem Vorkommen auf verschiedenen Präparaten in einwandfrei fixierter Umgebung, in einem Falle direkt neben normalen Anaphasebildern, von ihrer relativen Lebenswahrheit überzeugt. Angesichts der oben erwähnten Tatsachen, daß die frühe Anaphase sehr schnell verläuft, und daß dabei die Chromosomensubstanz im Beginne der Wiederverflüssigung steht, sind sie zu verstehen als Produkte abnorm schnell wirkender Stemmkraft der Spindel auf weitgehend verflüssigtes Chromatin.

Die auf diesem Stadium beginnende Zellteilung bietet das typische Bild hantelförmiger Durchschnürung. Sie führt bei ein-

zelligen Propagationskeimen mit ihren scharfen Zellgrenzen besonders deutlich, meist zur Bildung ungleich großer Tochterzellen (Fig. 80—83). Dieser „heteropolen Teilung“ ist große theoretische Bedeutung beigelegt worden, insbesondere soll sie Macro- und Microgameten bilden. Ich habe keinerlei cytologische Belege für derartige Ansichten gefunden. Das Chromatin ist auf beide ungleichen Zellpartner meist in gleicher Menge verteilt, soweit sich das überhaupt beurteilen läßt (Fig. 83), und auch in der Struktur habe ich keine gesetzmäßigen Unterschiede finden können. Ich habe also keinen Anlaß, der heteropolen Teilung prinzipielle Bedeutung zuzuschreiben, glaube vielmehr, daß sie dadurch zustande kommt, daß die die Zellteilung hervorrufenden Oberflächenspannungsdifferenzen in der endogenen Zelle nicht gegen ein homogenes Außenmedium wirken, sondern gegen das wohl stark heterogene des plasmatischen Cytoplasmas.

Daß im Laufe der Sporenentwicklung ein Zweizellstadium mit verschiedenen Kernen, einem generativen und einem somatischen, vorkommt, ist bekannt und wurde auch oben dargelegt. Für die Entstehung dieses Stadiums sagt aber die heteropole Teilung nichts aus. Es ist ebenso denkbar, daß es durch Aneinanderlagerung zweier von vornherein ungleicher Zellen entsteht oder daß von zwei ursprünglich gleichen Zellen die eine infolge irgendwelcher, vielleicht trophischer Verhältnisse zu einer somatischen sich umbildet.

#### d) Telophase.

Die erste Erscheinung, die darauf hindeutet, daß die nunmehr vollständig getrennten Kernsubstanzen wieder in den Ruhezustand überzugehen beginnen, ist eine Auflockerung der durch die Verschmelzung der chromatischen Tochterplatten entstandenen Körper (Fig. 82), wohl infolge Quellung durch Flüssigkeitsaufnahme zu denken. Gleichzeitig scheint der polwärts gerichtete Druck, der die Auseinanderbewegung dieser Körper veranlaßt hat, aufzuhören; denn ihre Form, vorher meist haubenförmig mit einem senkrecht zur Bewegungsrichtung gestellten größten Längsdurchmesser, offenbar unter der Einwirkung dieses Druckes und des Widerstandes der polwärts gelegenen Cytoplasmamassen entstanden, geht mehr und mehr in eine rundliche über (Fig. 86 ff.). Es entstehen so Blasen, deren Inhalt aus Anteilen verschiedener Dichte besteht. Die dichteren Massen erscheinen auf dem fixierten Bilde als Klumpen oder Streifen (Fig. 86, 87), häufig als fädige Bildungen mit verdickten Enden an den Oberflächen der Blase, die den Ein-

druck erwecken, als ob eine von innen her wirkende Kraft die Klumpen auseinandertriebe, die dabei streifige Rückstände hinterlassen (Fig. 88). Beide Tochterkerne brauchen dabei nicht das gleiche Tempo der Auflockerung aufzuweisen (Fig. 86, 88). Als Grenzflächen der Blasen beginnen Kernmembranen mehr oder minder deutlich zu werden.

Im weiteren Verlaufe dieser Entwicklung kommen Tochterkerne zustande, deren Struktur stark an die der Prophase vor der Spirembildung erinnert: man sieht im fixierten Präparat färbbare Massen in kleinen Einheiten von großer Zahl auf ein weniger färbbares Wabenwerk verteilt. Was diese Telophasestadien von den entsprechenden der Prophase unterscheidet, ist neben ihrer relativen Kleinheit das Fehlen des Binnenkörpers. Für dessen Beurteilung ist es von Wichtigkeit, daß hier ein Stadium vorliegt, in dem noch keinerlei sichtbare Spuren von ihm vorhanden sind (Fig. 86, 89): kleine stärkere Verdichtungen (Fig. 89, 90) sind ihrer Substanz nach nicht bestimmbar, als Binnenkörper selbst sind sie sicher nicht anzusprechen, und bei GIEMSA-Färbung ist der ganze Tochterkern rot wie der ihm den Ursprung gebende Chromatinkörper, ohne jede blaue Komponente. Jedenfalls gehen die Chromatinkörper der Anaphase bestimmt nicht, wie einige Autoren von anderen Myxosporidienkernen es beschreiben, in die Binnenkörper der Tochterkerne über.

Vom Wiederauftreten der Binnenkörpersubstanz kann erst dann die Rede sein, wenn größere Einschlüsse von runder Gestalt sichtbar werden (Fig. 91 ff.). Eine gute Hilfe für diese Feststellung bietet die GIEMSA-Färbung: hier sieht man nunmehr inmitten des rotgefärbten Tochterkernes blaue Verdichtungen auftreten. Ein Vergleich der Fig. 92 mit der Fig. 86 zeigt, daß die GIEMSA-Färbung sehr wohl imstande ist, verschiedene Kernkomponenten auch in verschiedenen Stadien färberisch zu unterscheiden. Die vom Chromatin stammenden Verdichtungen der Fig. 86 sind rot, die des neuauftretenden Binnenkörpers der Fig. 92 blau gefärbt, und daß es sich dabei um verschiedene Stadien handelt, beweist die Struktur der Umgebung: in Fig. 86 sind noch Reste der Zentralspindel zu sehen, und die Tochterkerne haben eine zu dieser gleichmäßig senkrecht orientierte Lage; auf dem späteren Stadium der Fig. 92 ist die Zentralspindel vollständig verschwunden, und die Kerne stehen, gegeneinander verschoben, schief zu einer sie verbindend gedachten Linie.

Bei zunehmender Masse und Dichte der Binnenkörpersubstanz

unter gleichzeitigem Dichteausgleich im Außenkern hebt auch die Eisenhämatoxylinfärbung den Unterschied beider jetzt deutlich hervor (Fig. 93—95). Man sieht dabei, daß die erstere meist an zwei Stellen sich sammelt, und daß diese beiden runden Verdichtungen häufig durch eine weniger dichte, aber von der Umgebung sich deutlich abhebende gerade Linie verbunden sind. Auf dieser Linie scheint das Abströmen der Substanz von einer Stelle zur anderen nach einer Richtung hin vor sich zu gehen. Fig. 93 zeigt zwei kleine Binnenkörper von gleicher Größe, weit voneinander entfernt, Fig. 94 zwei verschieden große, einander genähert, woraus man wohl schließen kann, daß der kleinere seine Substanz nach dem größeren hin abgibt, bis schließlich der einzige große Binnenkörper des Ruhekerns resultiert. Daß dieses Ergebnis auch auf anderem Wege erreicht werden kann, zeigt Fig. 95 im linken Kern, wo das Zusammenströmen der Binnenkörpersubstanz offenbar von mehreren Seiten her erfolgt.

Ich glaube, daß die Angaben über das Vorkommen mehrerer Binnenkörper im Myxosporidienkern meist auf derartige Telophasebilder zurückgeführt werden können. Zu dem für die Bedeutung des Binnenkörpers wesentlichen Problem, ob seine Substanz in der Telophase neu gebildet wird oder sich durch Sammlung während der Caryokinese mit dem Außenkern sich mischer und nunmehr wieder entmischer Elemente oder schließlich durch Verdichtung unvermischter gebliebener flüssiger Substanz neu gruppiert, sagen diese Beobachtungen allerdings nichts aus.

Auch über das Schicksal der Zentralspindel in der Telophase können keine bestimmten Angaben gemacht werden, sicher nur die negative, daß sie nicht als Ganzes verschmolzen und eingezogen wird, wie das für Amöben z. B. beschrieben wurde (v. WASIELEWSKI u. KÜHN 1914 u. a.). Reste von ihr sind in der Telophase als streifige Strukturen bald zwischen den Tochterzellen, bald innerhalb derselben<sup>1)</sup> zu sehen (Fig. 82, 86, 91, 93), und sie scheinen durch Umordnung dieser Strukturen durch anders gerichtete Kräfte zu verschwinden.

## 2. Theoretisches über die Kernteilung der Myxosporidien.

Die Darstellung der Kernteilung von *Myxidium Lieberkühni* hat gezeigt, daß sie im allgemeinen als echte Mitose zu bezeichnen ist.

<sup>1)</sup> Dabei ist zu berücksichtigen, daß die Tochterzellen endogene Zellen sind, d. h. daß auch ihre Umgebung aus Protoplasma besteht.



Damit ist von neuem bestätigt, was andere Autoren für andere Myxosporidien schon angegeben haben: die echte Mitose kann also als Kernteilungstyp der Myxosporidien überhaupt mit Sicherheit betrachtet werden.

Besonderer Besprechung bedürfen noch einige Punkte, in denen die Myxosporidienmitose sich von dem allgemeinen Schema unterscheidet; das sind meines Erachtens a) Entstehung der Spindel, b) das Verhalten der Chromosomen in gewisser Hinsicht und schließlich c) Vorhandensein und Verhalten des Binnenkörpers.

#### a) Entstehung der Spindel.

Über diese Frage sagt die bisherige Myxosporidienliteratur nichts aus; die darin gegebenen Bilder sind entweder etwas schematisiert und zeigen dann sehr gleichmäßig gebaute, typische, streifige Spindeln (KEYSSELITZ, AWERINZEW) oder sie führen sehr verschiedene Spindelformen vor (SCHUURMANS STEKHOVEN), ohne jedoch über ihre Entstehung Aufklärung zu geben. Es kann darum zur Erörterung der allgemeinen Bedeutung des Problems nur auf die Zeichnungen der vorliegenden Arbeit und die Darstellung in deren Kapitel „Metaphase“ verwiesen werden.

Dort wurde gesagt, daß der Weg zur Bildung der zweipoligen über das Stadium einer Halbspindel häufig zu gehen scheint. (Das gilt wenigstens für *Myxidium Lieberkühni*, auf welche Myxosporidienart mangels anderer Angaben hier allein eingegangen werden kann.) Die einpolige Spindel wurde ihrerseits theoretisch zurückgeführt auf eine Quellungsfigur des Binnenkörpers, deren Ausgangspunkt — Pol — der ursprüngliche Ort desselben ist, und deren Form aus dem Widerstande dieses Poles einerseits, dem des umgebenden Plasmas andererseits gegen den Quellungsdruck der Binnenkörpersubstanz abgeleitet wurde. Der Übergang dieser Form in die der zweipoligen Spindel wurde so gedacht, daß mit dem Substanzschwunde am ursprünglichen Pole dessen formgebende Bedeutung gegenüber der des Plasmawiderstandes herabgesetzt wird, so daß in der ganzen Quellungsfigur gleichmäßigere Druckverhältnisse geschaffen werden, die — im besonderen unbekannt — zu der zweipoligen Form der Spindel wahrscheinlich führen.

Soweit die Deutung der vorliegenden Bilder. Weiteres darüber kann angesichts des spärlichen, wenn auch deutlichen Materials nicht ausgesagt werden. Doch ist es notwendig, zu einigen sich daraus ergebenden Fragen allgemeinerer Bedeutung Stellung zu nehmen.

Das ist zunächst das Substanzproblem der Spindel bei den Protozoen. Am klarsten ist es gelöst worden von KÜHN 1920 für *Vahlkampfia*: Binnenkörper- und Spindelsubstanz sind dort während des ganzen Kernteilungsverlaufes identisch. Diese eindeutige Lösung ist möglich, weil im Kern der *Vahlkampfia* stets nur zwei Komponenten vorhanden sind: der die Chromosomen liefernde Außenkern und der die Spindel erzeugende Binnenkörper. Bei wohl fast allen anderen Protozoenkernen tritt aber von der Prophase an eine dritte Komponente auf, indem im Außenkern Entmischung eintritt in das Chromatin und eine wenig dichte Flüssigkeit, die im allgemeinen wohl mit dem indifferenten Namen „Grundsubstanz“ belegt wird. Mit einiger Sicherheit kann das Substanzproblem dann noch gelöst werden, wenn die Kernmembran bei der Kernteilung erhalten bleibt, so von DOFLEIN 1916 bei *Pyxidicula* zugunsten der Binnenkörpersubstanz, soweit nicht, wie dort hervorgehoben wird, die Membran gelöste passierende Stoffe sich beteiligen. Wird aber, wie im vorliegenden Falle, die Kernmembran schon in der Prophase gelöst, so daß Vermischung der Kerngrundsubstanz mit dem Cytoplasma eintreten kann, dann wird die Frage mit morphologischer Methode nicht mehr exakt lösbar. Die Fig. 52—54 mit ihren streifigen Strukturen neben erhaltenen Binnenkörpern lassen es sogar nicht als ausgeschlossen erscheinen, daß Spindelbildung eintreten kann zunächst ohne Beteiligung des Binnenkörpers, da mit der Methode der Dichtedifferenzierung nicht nachgewiesen werden kann, ob Bestandteile des Binnenkörpers schon gelöst sind oder nicht. Doch stehen dieser Annahme die Fig. 55—58 entgegen.

Das Bewegungsproblem der Spindel muß bei morphologischer Methode auf ein Formproblem zurückgeführt werden. Dabei ergibt sich im vorliegenden Falle, daß der vergehende Binnenkörper und die werdende Spindel ähnliche oder auseinander ableitbare Formen zeigen, so daß bei beiden auf die gleiche Bewegungsursache geschlossen werden kann. Ob vom Binnenkörper die treibende Kraft dieser Bewegung ausgeht, oder ob er sowohl wie die Spindel nur von gleichen, außerhalb von ihnen liegenden Kräften bewegt wird, läßt sich nicht exakt entscheiden. Doch sind für die erste Alternative Anhaltspunkte gegeben, für die zweite keine. Jedenfalls sind — dem sichtbaren Bilde nach — Quellungserscheinungen am Binnenkörper in den meisten Fällen die ersten Anzeichen einer polar gerichteten Bewegung, woraus hier, unterstützt durch die entsprechenden Angaben für Protozoenkerne bei v. WASIELEWSKI und KÜHN 1914, DOFLEIN 1916, 1918, 1920, KÜHN 1920, mit Wahrschein-

lichkeit geschlossen wird, daß die Bewegungserscheinungen in der achromatischen Kernteilungsfigur auch bei den Myxosporidien auf Quellung zurückgeführt werden können. Durch welche Verhältnisse die Quellung ihrerseits hervorgerufen wird, ist noch vollständig unbekannt.

Auch auf einen Teil des Polaritätsproblems der intranucleären Spindel scheinen mir die vorliegenden Befunde einiges Licht zu werfen. KÜHN 1920 sagt p. 322 über diese Frage bei *Vahlkampfia*, daß unter anderem „die Ausbildung der Polarität der Teilungsfigur . . . auf autonomen Vorgängen in der Binnenkörpermasse beruht“. Wir haben oben die Teilungsfigur von *Myxidium* in ihrer Entstehung im Prinzip auf den gleichen Vorgang zurückgeführt wie die von *Vahlkampfia*: die Quellung des Binnenkörpers, und können darum auch die Ausbildung ihrer Polarität in denselben verlegen, freilich nicht mit derselben exakten Beweisführung, wie sie dort möglich war. Die dabei in unserem Falle zunächst zutage tretende Einpoligkeit der Bewegung verdient meines Erachtens als Spezialfall besondere Analyse im Hinblick auf ihre Bedeutung für das Polaritätsproblem.

Unter Polarität in einer bewegten Masse versteht man die Tatsache, daß deren Bewegung sich auf eine oder mehrere bestimmte Richtungen beschränkt. Die einer derartigen Bewegung zugrunde liegende Kraft „erklären“ heißt sie in ihre der Entstehung nach mehr oder minder bekannte Komponenten derart zerlegen, daß sie als deren Resultante erscheint. Gehen wir mit diesem Programm an die Analyse der Entstehung der einpoligen Teilungsfigur von *Myxidium*, so finden wir im Ruhekern einen mit größter Konstanz stets exzentrisch gelagerten Binnenkörper. Die Gründe dieser Erscheinung kennen wir nicht, können in ihr jedoch den Beweis dafür erblicken, daß der Kernraum bezüglich seiner inneren Spannungsverhältnisse kein allseitig-symmetrischer Körper ist. Auch zu Beginn der eigentlichen Teilungsbewegungen, am Ende der nur die chromatischen Teilungsfiguren berührenden Prophase, sehen wir den Binnenkörper stets exzentrisch am Rande des durch Auflösung der Kernmembran gebildeten „Teilungsraumes“ neben der zentralen Ansammlung der Chromosomen (Fig. 52—56). Zu diesem Zeitpunkte setzt seine Aufquellung ein. Da wir ihre Ursachen nicht kennen, können wir von vornherein annehmen, daß sie nach allen Seiten gerichtet sein kann, und werden nur dann eine Richtung als bevorzugt betrachten, wenn sie der Quellung den geringsten Widerstand entgegensetzt. Das ist aber der Fall in dem während der

Prophase durch Wasseraufnahme stark verdünnten, auch bei Färbung sich dem umgebenden Plasma gegenüber sich als weniger dicht zeigenden zentralen Teilungsraum. Unsere Erwartungen, nach diesem hin die Hauptmasse der Binnenkörpersubstanz vorquellen zu sehen, wird noch übertroffen durch die Tatsache, daß die Aufquellung nur in dieser Richtung geschieht. Ob hierbei besondere Verhältnisse mitspielen, wie etwa Einwirkung der Chromosomen auf die Quellung (KÜHN 1920 hat bei *Vahlkampfia* Abhängigkeit des Quellungszustandes eines Teiles der Spindel von dem der Chromosomen als möglich hingestellt, p. 273), wissen wir nicht. Jedenfalls können wir mit Wahrscheinlichkeit behaupten, daß die einseitige Aufquellung des Binnenkörpers mindestens zum Teil bedingt ist durch seine Lokalisierung in einer nach verschiedenen Richtungen hin verschieden dichten Umgebung, und daß somit zwei Komponenten der Unipolarität in der Bewegung der Binnenkörpersubstanz dargestellt werden durch den Quellungsdruck und ein Widerstandsminimum in der Richtung der wenigst dichten Substanz.

Hat der quellende Binnenkörper den Teilungsraum durchschritten, so stößt er an dessen Ende erneut auf den höheren Widerstand dichteren Plasmas (Fig. 58, 59). Daß seine Bewegung dabei einpoligen Charakter behält, kann, wie oben beschrieben, nur verstanden werden, wenn man annimmt, daß der Ursprungsort der Quellung seiner Umgebung gegenüber fixiert ist. Für diese Tatsache spricht aber die ständige Exzentrizität des Binnenkörpers, solange er als solcher vorhanden ist. Als dritte Komponente der genannten Unipolarität käme also noch die, ihrem Wesen nach unbekannt, Spannungsasymmetrie in Frage, die den Binnenkörper in seiner exzentrischen Lage hält.

Ein Ausgleich derselben nach Schwund der dichten Binnenkörpersubstanz kann vielleicht für den Übergang der Uni- zur Bipolarität verantwortlich gemacht werden, wie oben dargestellt wurde. Doch kann eine Analyse mit dem vorliegenden Material nicht versucht werden, wie denn auch die vorhergehenden Sätze nur als theoretischer Versuch anzusehen sind, besondere, von der Protozenkernteilungsnorm sich unterscheidende Befunde für allgemeinere Probleme auszuwerten.

In diesem Sinne wäre noch anzuführen, daß im allgemeinen der Binnenkörper in den Protozenkernen zentral liegt, so daß nach den angestellten Erwägungen ein gleichzeitiges Aufquellen nach verschiedenen Richtungen möglich sein müßte. Wir wissen nicht, woher es kommt, daß dabei regelmäßig zwei entgegengesetzte bevorzugt

werden, sehen jedoch bei den abnormen Kernteilungen von *Vahlkampfia* bei KÜHN 1920 Multipolarität auftreten.

b) Das Chromosomenproblem bei den Myxosporidien.

Aus der allgemeinen Charakteristik der Myxosporidienkernteilung als einer echten Mitose ergibt sich die Forderung, daß in ihr echte Chromosomen auftreten müssen, d. h. solche mit autonomer Form und konstanter Zahl. Bestätigt sich dies, so muß es von Wichtigkeit sein für die Beurteilung der Protozoenkernteilung überhaupt. Je mehr Protozoen gefunden werden, deren Kernteilung in dieser wesentlichen Beziehung sich derjenigen der Metazoen anschließt, in desto stärkerem Grade müssen alle diejenigen Fälle, in denen anderes Verhalten des Chromatins bei Teilung der Protozoen beobachtet wird, als Ausnahmefälle erscheinen, nachprüfungswert daraufhin, ob sie auf mangelhafter Beobachtung beruhen oder ob ihre Begründung in besonderen Lebensverhältnissen einzelner Vertreter dieses Tierstammes gefunden werden kann; jedenfalls muß dann die Bildung echter Chromosomen immer mehr als allgemeine Lebenserscheinung betrachtet werden.

Alle bisherigen Befunde an Myxosporidien scheinen in dieser Richtung zu liegen. Ein Beweis für die Individualität der Chromosomen wird nach Lage der Dinge für diese Klasse nicht in dem Maße zu erbringen sein, wie es z. B. BOVERI 1909 für *Ascaris* getan hat. Man begnügt sich ja wohl im allgemeinen mit der Feststellung, daß eine bestimmte Chromosomengarnitur vorhanden ist, d. h. eine konstante Anzahl mit konstantem Größenunterschied und einigermaßen konstanter Form (soweit sie nicht durch Bewegungsverhältnisse im Kern verwischt wird).

Eine derartige Garnitur scheint auch im Myxosporidienkern vorzuliegen: die konstante Chromosomenzahl ist für eine Reihe von Formen erwiesen. Es sind dies bisher:

- Myxobolus Pfeifferi* — 4 (nach KEYSSELITZ 1908 und MERCIER 1908),
- Myxobolus Swellengrebeli* — 4 (nach SCHUURMANS STEKHOVEN 1919),
- Myxobolus destruens* — 4 (nach SCHUURMANS STEKHOVEN 1920),
- Myxobolus rohita* — 2? (nach SOUTHWELL und PRASHAD 1918),<sup>1)</sup>
- Henneguya gigantea* — 4 (nach GEORGEWITSCH 1914),
- Myxidium Lieberkühni* — 4 (eigene Angabe),
- Sphaerospora dimorpha* — 6 (nach DAVIS 1916).

<sup>1)</sup> Die Originalarbeit lag mir nicht vor. Zitiert nach SCHUURMANS STEKHOVEN 1920.

Das Überwiegen der Zahl 4 sei festgestellt, ohne theoretische Folgerungen daran zu knüpfen.

Größenunterschiede der Chromosomen sind aus den meisten gegebenen Kernteilungsbildern ohne weiteres zu ersehen und werden auch häufig angegeben (s. o.) Bilder wie die Fig. 72 und 73 sprechen für ihre Konstanz. Diese wird bisher nur von DAVIS 1916 fest behauptet; welche Schwierigkeiten ihren exakten Nachweis verhindern, habe ich oben dargelegt.

Ein Analogieschluß von einiger Wahrscheinlichkeit läßt jedoch vermuten, daß die Myxosporidienchromosomen in ihrer Größe und Form, mindestens in gewissen Stadien, weniger von den Verhältnissen ihrer Umgebung abhängen (wie dies bei vielen Protozoen, z. B. den Amöben und manchen Flagellaten der Fall zu sein scheint), als von einer in ihnen selbst liegenden Gesetzmäßigkeit: das ist ihre Entstehung durch Verkürzung und Verdickung aus den Fäden eines Spirems, analog der Entstehung der Metazoenchromosomen. Die daraus sich ergebende Schleifenform, mit der die Chromosomen in die Metaphase eintreten, kann man kaum anders als eine autonome Form bezeichnen.

Auch die Entstehung des Spirems selbst deutet darauf hin, daß wir in den Chromosomen hier denen der Metazoen wesensgleiche Bildungen zu sehen haben. Es wurde oben klar dargelegt, daß der Fadenknäuel bei *Myxidium Lieberkühni* einzig und allein aus dem Außenkern hervorgeht, ohne Beteiligung des daneben intakt sich findenden Binnenkörpers. Wo entgegenstehende Vermutungen sich finden (AWERINZEW 1911, DAVIS 1916, SCHUURMANS STEKHOVEN 1920), da haben die betreffenden Autoren meist die frühe Prophase nicht beobachten können. Nur DAVIS macht eine positive Beobachtung über Beteiligung des Binnenkörpers an der Chromosombildung, setzt aber selbst die Sicherheit seiner Angabe durch Zufügung des Wortes „probably“ herab (1916, p. 341). Es kann also als sicher bezeichnet werden, daß die Chromosomen der Myxosporidien durch Kondensierung aus fein im Kernraum verteiltem Chromatin entstehen, wie beim Metazoenschema, nicht aus einer schon im Ruhekern vorhandenen größeren Chromatinansammlung heraus.

Die Homologie der Myxosporidienchromosomen mit denen der Metazoen würde noch augenfälliger sein, wenn ihre Teilung in die Tochterchromosomen sich als eine Längsteilung nachweisen ließe. SCHUURMANS STEKHOVEN gibt dies an, ohne jedoch einwandfreie Bilder davon als Beweis zuzufügen. Die eigenen Untersuchungen brachten keine Klärung der Frage, ob Längs- oder Querteilung vor-

liegt. Wo die Chromosomen in Schleifenform in die Äquatorialplatte eintreten, liegt allerdings der Analogieschluß auf Längsteilung nahe. Wir können nach dieser Form und ihrer Entstehung aus einem Spirem „eine feste lineare Anordnung von Teilkörpern niederer Ordnung in ihnen annehmen, wie das vielfach für Metazoenchromosomen geschieht“ (KÜHN 1920, p. 309). Diese Struktur würde aber Längsspaltung mit Wahrscheinlichkeit bedingen. Die Unübersichtlichkeit der Metaphase hinderte bisher genaue Feststellungen. Etwas besser würden die Bilder zu übersehen sein, wo schon in der Prophase eine größere als die sonst beobachtete Chromosomenzahl zu finden ist, wenn die Annahme stimmt, daß hier eine vorzeitige Chromosomenteilung vorliegt. Von *Myxidium Lieberkühni* wurden oben zwei derartige Bilder vorgeführt (Fig. 50, 51), SCHUURMANS STEKHOVEN 1920 liefert entsprechende in seinen Fig. 52, 54, 55, 57—59, und hier sind mitunter zwei einander ähnliche Schleifen in einer Entfernung und Lage zueinander zu sehen, die ihre Entstehung durch Längsspaltung aus einer einzigen Schleife nicht unwahrscheinlich macht (Textfig. III).

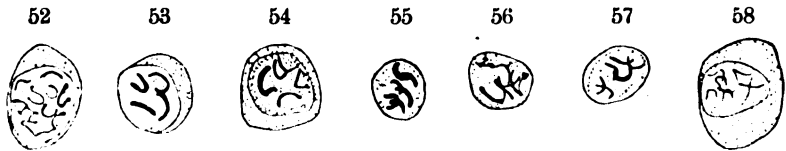


Fig. III. (Nach SCHUURMANS STEKHOVEN 1920.)

Der Grund für die Unsicherheit in dieser Frage bei den Myxosporidien, und vielleicht auch bei den vielen anderen Protozoen, scheint mir in einer gewissen Labilität der Chromosomenform zu liegen. Die Tendenz, aus dem Gelzustand der Mitose in den Solzustand des Ruhezustandes überzugehen, scheint aus noch nicht feststellbaren Gründen hier manchmal sehr zeitig in Tätigkeit zu treten. Die dadurch bedingte „Erweichung“ der Chromosomen tritt deutlich in Erscheinung bei ihrer oben dargestellten Verschmelzung zu zwei- und vierwertigen Komplexen schon in der Anaphase und bisweilen sogar schon in Metaphase, einem Vorgang, der außer bei *Myxidium* auch bei *Myxobolus Pfeifferi* von KEYSSELITZ 1908 beobachtet wurde (p. 256 und Fig. 24—27).

Es dürfte ein näher zu untersuchendes Problem sein, ob die Myxosporidienkernteilung in dieser Hinsicht nicht einen Übergangstyp darstellt zwischen dem bekannten Metazoenschema mit Erhaltung der formeigenen, gelartigen Chromosomen von der Pro- bis

in die Telophase und dem extremen Protozoentyp, wo es zur Ausbildung von Chromosomen mit autonomer Eigenform nicht kommt (Amoeben KÜHN 1920, p. 309). Zwei Faktoren würden dann jede Stufe einer solchen Reihe charakterisieren: die maximale Viskosität, die ein Chromatinsegment überhaupt erreicht, und der Zeitpunkt, zu dem dieses Maximum erreicht wird. Es würde bei dem letztgenannten Typ niedriger liegen als bei der Norm der Metazoemitose, bei den Myxosporidien diese Norm erreichen, aber schon in der Metaphase wieder absinken, ein Vorgang, der beim Mitoseschema erst in den Schluß der Anaphase verlegt werden müßte. Förderlich würde dieser Anschauung sein, daß bei den lyophilen Kolloiden Sol- und Gelzustand kontinuierlich durch alle Übergänge verbunden sind. Welche Rolle in dieser zunächst rein physikalisch-chemisch gedachten Reihe die Frage der Vererbungsstruktur der Chromosomen spielen würde, kann hier nicht erörtert werden.

#### c) Das Caryosomproblem bei den Myxosporidien.

In fast allen „typischen“ Myxosporidienkernen — bei genauerer Nachprüfung wird sich diese Aussage vielleicht noch mehr verallgemeinern lassen — findet sich ein großer, rundlicher, homogener, stark färbbarer Körper von im Leben wahrscheinlich zähflüssiger Konsistenz. Er ist in den vorhergehenden Zeilen stets als Binnenkörper bezeichnet worden, dem Namen für einen Begriff, der von allen in Betracht kommenden, den geringen Kenntnissen über seine Funktion entsprechend, den geringsten Inhalt und weitesten Umfang besitzt. Nun entspricht aber das Aussehen des typischen Myxosporidienkernes so vollständig dem, was man seit langem unter den Protozoen als „Caryosomkern“ bezeichnet, das nichts übrig bleibt, als auch für die Myxosporidien sich mit dem Begriff des Caryosoms auseinanderzusetzen.

Dieser Begriff stimmt nach SIEDLECKI 1905 ursprünglich von E. B. WILSON und sollte eine größere Chromatinanhäufung im Kerngerüst bezeichnen. Bei dieser Begriffsbestimmung<sup>1)</sup> ist der Binnenkörper der Myxosporidien bestimmt nicht als „Caryosom“ zu bezeichnen; denn Chromatin ist diejenige Substanz, die zu Beginn der Kernteilung die Chromosomen liefert und in ihrem Verlauf in ihnen konzentriert ist; und nach der vorhergehenden Beschreibung hat

<sup>1)</sup> Sie ist nunmehr veraltet; da jedoch eine Reihe von Autoren den Binnenkörper der Myxosporidien als Caryosom bezeichnet hat zu einer Zeit, in der sie noch Geltung hatte, muß auch sie hier zur Diskussion gestellt werden.



der Binnenkörper in unserem Fall mit der Chromosomenentstehung nichts zu tun. Für *Myxidium Lieberkühni* wurde das nachgewiesen; wo für andere Arten andere Meinungen dem entgegenstehen, da kann man dem betreffenden Autor Widersprüche in seinen eigenen Angaben nachweisen (AWERINZEW 1909 und 1911, GEORGWITSCH 1914 und 1917, s. o.), oder erklärt er selber definitive Angaben nicht machen zu können (DAVIS 1916, p. 341) „probably“, SCHUURMANS STEKHOVEN 1920, p. 296 „vielleicht“). Jedenfalls habe ich aus keinem bisher veröffentlichten Bilde einen Widerspruch gegen die Verallgemeinerung finden können: der Binnenkörper der Myxosporidien enthält kein Chromatin.

Ohne zunächst auf die Wandlung einzugehen, die der Caryosombegriff im Laufe der Zeit durchgemacht hat, will ich die bisher unwidersprochene Annahme erörtern, daß der Binnenkörper der Myxosporidien ein Pseudokaryosom ist, d. h. ein Körper vom Werte eines Nucleolus, der aber in sich die lokomotorische Komponente birgt, enthalten in dem während der Teilung aus ihm austretenden Centriol. Diese Ansicht ist auf die Untersuchungen von KEYSSELITZ 1908 hin von HARTMANN 1911 theoretisch festgelegt und von AWERINZEW 1911 bestätigt worden.

Zu der Erörterung ihrer Grundlagen sei auf die Arbeit von KEYSSELITZ, als die ausführlichere und besser mit Bildern belegte, eingegangen. Seine Darstellung besagt, in Kürze wiederholt, folgendes: In der Prophase schnürt das „Caryosom“ eine Hälfte oder häufiger ein kleineres Stück als „Sekundärcaryosom“ ab, das aus sich entweder direkt oder indirekt durch mehrere Teilungen die beiden Centrosomen entstehen läßt. Diese rücken an die Kernmembran und sind später, nachdem sie eine Zeitlang undeutlich geworden sind, an den Polen der Spindel wiederzufinden.

Gegen diese Darstellung läßt sich zuerst der Einwand erheben, daß hier derselbe Name „Centrosomen“ für verschiedene Bildungen gebraucht wird, deren Kontinuität in Pro- und Metaphase gar nicht erwiesen ist.

Ferner gestatten die belegenden Bilder, KEYSSELITZ' Fig. 2—16 (Textfig. I), nicht den Schluß, daß es sich wirklich um Prophasestadien handelt. Es wurde oben betont, daß bei Wandlungen eines Objektes, die nicht im Leben, sondern in fixierten Präparaten studiert wurden, die Aufeinanderfolge der Stadien nur durch Vergleichung aller in Betracht kommenden Strukturen, aber nicht an den Veränderungen einer einzigen bestimmt werden kann. In den genannten Figuren ist aber von irgendwelchen Strukturveränderungen im

Außenkern nichts zu sehen. Es bleibt die Möglichkeit, daß die „Centrosomen“ von KEYSSELTZ unbestimmbare Verdichtungen der Außenkernsubstanz darstellen, wie sie im fixierten Bilde sehr häufig in manchen Stadien zu finden sind. Auch die punktförmigen Verdichtungen in den mit größerer Sicherheit als Prophasebilder anzusprechenden Fig. 17—20, können jede andere Herkunft ebensogut haben als die aus einem Sekundärkaryosom. Irgendein Beweis für ihre Genese liegt jedenfalls in den KEYSSELTZ'schen Bildern nicht.

Bei dieser Gelegenheit sei erwähnt, daß ich häufig an der Außenseite der Kernmembran bei Ruhekernen ein bis mehrere färbare Körner gefunden habe (Fig. 60), über deren Herkunft bei dem Mangel jeder Gesetzmäßigkeit in Zahl und Größe höchstens nach ihrer Lage die sonst ganz in der Luft schwebende Vermutung ausgesprochen werden kann, daß es sich um Produkte der Reaktion zwischen Kern und Cytoplasma handelt. Sie sind bis auf ihre Lage an der Außenseite der Kernmembran den KEYSSELTZ'schen Centrosomen ähnlich.

Das „Sekundärkaryosom“ selbst läßt sich allerdings nach KEYSSELTZ' Fig. 2—6 nicht als zufällige Bildung abtun. Die eigenen Fig. 92—94 sind diesen Bildern ähnlich: hier wurde der abgebildete Vorgang als Zusammenfließen des neuen Tochterkaryosoms in der Telophase gedeutet. Die zunächst ebenso möglich erscheinende Deutung als Durchschnürung eines vorher einheitlichen Körpers wird durch die Reihenfolge der Stadien, hier durch die Veränderung der Außenkernstruktur — vom Körnigen ins Homogene — widerlegt. Und daß es sich hier um Telophase handelt, nicht um Prophase, zeigt einmal die relative Kleinheit der Kerne, dann die Tatsache, daß solche Kerne mit zwei Binnenkörpern in der ganz überwiegenden Mehrzahl der Fälle stets zu Paaren vereinigt gefunden werden.

Meines Erachtens ist also die Deutung und zeitliche Zuordnung der KEYSSELTZ'schen Bilder über das Verhalten des „Caryosoms“ in der Prophase nicht richtig, ihr Zusammenhang mit den Bildern von — an sich problematischen und in anderen Fällen meist nicht gefundenen — Centriolen in der Metaphase unbewiesen: damit entfallen die Grundlagen für eine Auffassung des Binnenkörpers der Myxosporidien als Pseudocaryosom.

Es bleibt von engeren Begriffen, unter die der Binnenkörper hier fallen könnte, der des Nucleolus und des Caryosoms in seiner veränderten Bedeutung.

Soweit man „Nucleolus“ als rein morphologischen Begriff

gebraucht, den einer abgegrenzten, nicht chromatischen Substanzanhäufung im Kern, ohne damit auf die (wahrscheinlich verschiedene) Funktion solcher Körper einzugehen, liegt kein Anlaß vor, den Binnenkörper der Myxosporidien nicht als „Nucleolus“ zu bezeichnen, wie es DAVIS 1916 auch tut. (Er verbindet den Namen allerdings mit der Auffassung, daß der „nucleolus“ sich am Aufbau der Chromosomen beteiligt.) Nur ist damit nicht viel gewonnen.

Man sträubt sich in der Protozoenliteratur dagegen, den Binnenkörper als Nucleolus zu bezeichnen, wie es A. MEYER 1920 p. 199 haben will. Der Grund dafür ist außer der relativen Konstanz seiner beträchtlichen Größe und seiner Form wohl die Tatsache, daß man Anhaltspunkte für seine bestimmte Funktion zu haben glaubt, bestehend in irgendeinem verursachenden Einfluß auf die in der Kernteilung auftretenden Bewegungen. In den Fällen, wo er eine derartige Funktion auszuüben scheint, wird er Caryosom, im neueren Sinne des Wortes, genannt: „Nur solche zentrale Binnenkörper, welche die lokomotorische Komponente bei der Kernteilung liefern, sind „Caryosome“ (HARTMANN 1912).

Es wäre also zu untersuchen, ob der Binnenkörper der Myxosporidien in diesem Sinne als Caryosom bezeichnet werden kann.

Dafür könnte zunächst die Tatsache angeführt werden, daß bei *Myxidium Lieberkühni* nur die mit großem Binnenkörper versehenen Kerne offenbar teilungsfähig sind. Freilich bedarf sie, außerdem nur noch von SCHUURMANS STEKHOVEN 1920 für *Myxobolus destruens* in ähnlicher Form bestätigt, erst noch der Nachprüfung für andere Myxosporidien, ehe daraus allgemeine Schlüsse auf die Funktion des Binnenkörpers in dieser Ordnung gezogen werden können.

Für die Lösung dieser Frage muß dann festgestellt werden, daß der Binnenkörper nach den bisherigen Angaben, soweit er in ihnen nicht mit dem als Verschmelzungsprodukt der Chromosomen auftretenden Chromatinkörper verwechselt worden ist, und auch nach den hier vorliegenden, während der Kernteilung als sichtbare Struktur verschwindet, um an ihrem Abschluß wieder als solche neu aufzutreten. Daß dabei ein Teil von ihm ausgestoßen wird, wie SCHUURMANS STEKHOVEN 1920 p. 296 angibt, konnte für *Myxidium Lieberkühni* nicht bestätigt werden. Es ist auch meines Wissens nirgends durch beweiskräftige Bilder belegt, und die in der vorliegenden Arbeit gegebenen bezeugen seine Aufquellung bzw. Auflösung (beides ja nur graduelle Unterschiede desselben Vorganges) an Ort und Stelle. Das bedeutet aber für seine eventuelle Funktion im Teilungsgeschehen einen der Ausstoßung entgegen-

gesetzten Vorgang, denn bei der Ausstoßung würde eine Entfernung der Binnenkörpersubstanz aus dem Teilungsgeschehen vorliegen, bei Auflösung an Ort und Stelle kann, physikalisch-chemisch betrachtet, der Zusammenhang dieser Substanz mit den Teilungsvorgängen eher noch intensiver sein, als wenn sie, unvermischt mit der Umgebung und durch eine deutliche Grenzfläche von ihr getrennt, zum sichtbaren Binnenkörper kondensiert ist. Wie aber auch sein Verschwinden während der Kernteilung vor sich gehen mag, jedenfalls ist eine kausale Verknüpfung zwischen ihr und dem Binnenkörper nicht zu leugnen, und nun zu fragen, ob Anzeichen dafür vorliegen, daß der Binnenkörper in diesem Zusammenhange ein verursachender Faktor ist.

In diesem Sinne wäre es interessant, genau den Zeitpunkt zu ermitteln, zu dem die strukturellen Veränderungen an ihm sich zu zeigen beginnen. Seine Verkleinerung als kompakte Struktur tritt dann ein, wenn die gerichteten Bewegungen im Teilungsraum einsetzen. Das würde darauf hindeuten, daß er in kausalem Zusammenhang steht nicht mit dem Beginn des gesamten Mitosevorganges, sondern nur mit den eigentlichen Teilungsbewegungen. Immerhin bleibt unsicher, ob der Zeitpunkt der strukturellen Veränderung auch wirklich zusammenfällt mit dem des eventuellen Funktionsbeginns.

Wesentlicher für das Problem scheinen die in den Fig. 56—59, 62—65 abgebildeten Vorgänge zu sein. Hier durchquillt die Binnenkörpersubstanz von einer Seite her die zentrale Chromosomenansammlung an derselben Stelle, an der später die Spindel zu sehen ist, und diese zeigt in bestimmten Fällen eine gewisse Ähnlichkeit mit Quellungsformen der Binnenkörpersubstanz (vgl. Fig. 65 und 58). Ferner sind Spindel und Binnenkörper nie gleichzeitig zu sehen (contra DAVIS, s. o.). Daraus wäre möglicherweise die Anschauung zu gewinnen, daß die Spindel, und damit der Trennungsmechanismus der Tochterchromosomen, aus dem Binnenkörper entsteht, eine Anschauung, die mit den Ergebnissen an verschiedenen anderen Protozoen übereinstimmen würde (DOFLEIN, KÜHN) und die auch oben theoretisch vertreten wurde.

Freilich ist eine Kontinuität zwischen Binnenkörper und Spindel in unserem Falle nicht erwiesen. Dagegen scheinen z. B. die Fig. 52 bis 54 zu sprechen, in denen Verdichtungen an dem Orte und in der Richtung der späteren Spindel zu sehen sind bei gleichzeitiger Anwesenheit eines abseits davon liegenden Binnenkörpers. Damit ist die Möglichkeit gegeben, daß Spindelanfänge sich bilden auch

ohne Beteiligung der Binnenkörpersubstanz, wenn man nicht annehmen will, daß diese hier doch schon teilweise gelöst ist — und darauf scheinen die relative Kleinheit und die unregelmäßigen Umrisse des Binnenkörpers hinzudeuten.

Es ist also sehr wahrscheinlich, daß der Binnenkörper durch Bewegungen seiner Substanz direkt die Trennung der Tochterchromosomen vornimmt, daß er also gewissermaßen substantiell die lokomotorische Komponente darstellt, wenn auch die Beteiligung anderer Faktoren dabei nicht ausgeschlossen ist.

Ferner sind Andeutungen dafür vorhanden, daß der Binnenkörper auch im entwicklungsphysiologischen Sinne hier die Bedeutung einer lokomotorischen Komponente hat, da nach den oben niedergelegten Gedanken über Polaritätsentstehung seine Lokalisation im Kernraume offenbar Einfluß ausübt auf die Richtung der ersten Teilungsbewegungen. Für diese Anschauung ist es interessant, daß auch in den Fig. 52—54, die gegen die Auffassung des Binnenkörpers als substantieller lokomotorischer Komponente zu sprechen scheinen, der Binnenkörper stets an dem einen Pole der in Chromosomen und Grundsubstanz sich zeigenden Bewegungsrichtung steht.

Es hat sich also nichts ergeben, was verbieten würde, den Binnenkörper der Myxosporidien als Caryosom im neueren Sinne zu bezeichnen. Mangels eines strengen Beweises ist von dieser Namengebung jedoch Abstand genommen worden.

---

### Literaturverzeichnis.

- AUERBACH, M. (1910): Die Cnidosporidien. Eine monographische Studie. Leipzig.  
 — (1912): Die Sporenbildung der Myxosporidien. Zool. Anz. Bd. 40.  
 AWERINZEW, S. (1908): Studien über parasitische Protozoen. I. Die Sporenbildung von *Ceratomyxa drepanopsettae* mihi. Arch. f. Protistenk. Bd. 14.  
 — (1911): Sporenbildung bei *Myxidium spec.* aus der Gallenblase von *Cottus scorpius*. Arch. f. Protistenk. Bd. 23.  
 BÉLAR, K. (1921): Untersuchungen über Thecamöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 43.  
 BOSANQUET, C. W. (1910): Brief notes on two Myxosporidian Organisms. Zool. Anz. Bd. 36.  
 BOVERI, TH. (1909): Die Blastomerenkerne von *Ascaris megaloccephala* und die Theorie der Chromosomenindividualität. Arch. f. Zellforsch. Bd. 3.  
 BÜSCHLI, O. (1881): Beiträge zur Kenntnis der Fischpsorospermien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 35.

- CHATTON, E. (1911): *Pleodorina californica* à Banyuls sur mer. Son cycle évolutif et sa signification phylogénique. Bull. Sci. France et Belg. Sér. 7 Vol. 44.
- DAVIS, H. S. (1916): The structure and development of a Myxosporidian Parasite of the squeteague, *Cynoscion regalis*. Journ. Morph. Vol. 27.
- DOPLBIN, F. (1898): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Über Myxosporidien. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 11.
- (1916): Lehrbuch der Protozoenkunde. 4. Aufl. Jena.
- (1916a): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. VIII. *Pyxidicula operculata* (AGARDH). Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 39.
- (1918): Dasselbe. IX. *Rhizochrysis*, eine Übergangsform unter den niederen Protozoen. Ebenda Bd. 40.
- (1920): Dasselbe. X. Über *Polytomella agilis* ARAGAO. Ebenda Bd. 41.
- DUNKERLY, J. S. (1914/15): *Agarella gracilis*. Proc. of the Roy. Phys. Soc. of Edinburgh.
- ERDMANN, RH. (1917): *Chloromyxum leydigi* und seine Beziehungen zu anderen Myxosporidien. Arch. f. Protistenk. Bd. 37.
- (1917a): New Facts and Views concerning the Occurrence of a Sexual Prozess in the Myxosporidian Life Cycle. The Americ. Natural. Vol. 51.
- GEORGEWITSCH, J. (1915): Etude du cycle évolutif chez les Myxosporidies. Arch. Zool. exp. gén. T. 54.
- (1917): Recherches sur le développement de *Caratomyxa Hérouardi* GEORG. Ebenda T. 56.
- GURLEY, R. R. (1894): The Myxosporids or Psorosperms of Fishes. Rep. Un. St. Comm. of Fish and Fisheries. Washington. Part. 18.
- HARTMANN, M. (1911): Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. Jena.
- (1912): Protozoa. Handwörterb. d. Naturwiss. Bd. 7.
- JOSEPH, H. (1907): *Chloromyxum protei* n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 8.
- KEYSSSELITZ, G. (1908): Die Entwicklung von *Myxobolus Pfeifferi*. Arch. f. Protistenk. Bd. 11.
- KÜHN, A. (1920): Untersuchungen zur kausalen Analyse der Zellteilung. I. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 46.
- LO GIUDICE, P. (1912): Studi sui Cnidosporidi. Pavia.
- MAVOR, J. W. (1916): On the Life History of *Ceratomyxa acadensis* Contr. Zool. Labor. of the Mus. of compar. Zool. at Harv. College No. 269.
- (1916a): On the occurrence of a Parasite of the Pike in Europe, *Myxidium Lieberkühni* BÜTSCHLI in the Pike on the American Continent and its Significance. Biol. Bull. Vol. 31.
- MERCIER, L. (1908): Notes sur les Myxosporidies. Arch. Zool. exp. gén. 4<sup>e</sup> série T. 3.
- PARISI, B. (1913): Sulla *Sphaerospora caudata* PAR. Ref. Arch. f. Protistenk. Bd. 33.
- SCHRÖDER, O. (1907): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Myxosporidien. *Sphaeromyxa Sabrazesi* LAV. et MESN. Arch. f. Protistenk. Bd. 9.
- SCHUURMANS STEKHOVEN, J. H. jun. (1919): Die Sexualität der Myxosporidia. Arch. f. Protistenk. Bd. 40.
- (1920): Myxosporidienstudien. II. Die multiplikative und propagative Entwicklung der Myxosporidien. Arch. f. Protistenk. Bd. 41.
- SIEDLECKI, M. (1905): Die Bedeutung des Caryosoms. Bull. Ac. Sc. Cracovie.
- STEMPELL, W. (1919): Untersuchungen über *Lepthotheca coris* n. sp. und das in derselben schmarotzende *Nosema marionis* TH&L. Arch. f. Protistenk. Bd. 40.

THELOHAN, P. (1895): Recherches sur les Myxosporidies. Bull. Soc. Fr. Belg. Vol. 26.  
 WASIELEWSKI, TH. v. u. A. KÜHN (1914): Bau und Teilung des Amöbenkernes.  
 Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 38.

### Tafelerklärung.

Alle Figuren sind mit Zeichenapparat in Höhe des Objektisches entworfen. Benutzt wurde ZEISS hom. Imm. 1,5 mm bei Tub. 160 mm und, wofern nichts anderes angegeben wird, Comp. Oc. 18. Fl. = FLEMMING, S.-A. = Sublimat-Alkohol, E.-H. = Eisenhämatoxylin HEIDENHAIN, G. = GIEMSA.

#### Tafel 8 u. 9.

- Fig. 1. Teile von *Myxidium Lieberkühni*. Comp. Oc. 12. Schnitt. Fl. E.-H.  
 Fig. 2. Teil eines Individuums mit generativen und somatischen Kernen.  
 Vergr. ca. 1500. S.-A. E.-H.  
 Fig. 3. Generativer Kern, somatischer Kern und Übergangsform. S.-A. E.-H.  
 Fig. 4. Fast reife Spore. S.-A. E.-H.  
 Fig. 5. Zweikerniges Individuum mit einem generativen und einem somatischen Kern. S.-A. G.  
 Fig. 6. Vierkerniges Individuum mit zwei generativen und zwei somatischen Kernen. S.-A. G.  
 Fig. 7—9. Kerne von Propagationszellen nach dem Leben.  
 Fig. 10—15. Kerne von Propagationszellen fixiert.  
 Fig. 10—11. S.-A. E.-H.  
 Fig. 12. Fl. E.-H.  
 Fig. 13. S.-A. G.  
 Fig. 14—15. S.-A. E.-H.  
 Fig. 16—17. Kerne mit kleinem Binnenkörper.  
 Fig. 16. S.-A. E.-H.  
 Fig. 17. S.-A. G.  
 Fig. 18. ? Amitose, somatische Kerne. S.-A. E.-H.  
 Fig. 19. Heteropole Teilung. Comp. Oc. 12. S.-A. E.-H.  
 Fig. 20. Spore in Reifung. S.-A. E.-H.  
 Fig. 21. Sporenbildung, früheres Stadium. In den Sporoblasten Beginn der Schalen- und Polkapselbildung. S.-A. E.-H.  
 Fig. 22. Sporenbildung. 14 kerniger Pansporoblast. S.-A. E.-H. a) Kombination mittlerer Einstellungen. b) Hohe Einstellung.  
 Fig. 23—25. Sporenbildung. Zweierstadium. S.-A. E.-H.  
 Fig. 26—27. Sporenbildung. Viererstadium. In eine Ebene kombiniert. S.-A. E.-H.  
 Fig. 28. Sporenbildung. Fünferstadium. S.-A. E.-H.  
 Fig. 29—31. Propagationszellen I. Ordnung. S.-A. E.-H.  
 Fig. 29. Zweierstadium.  
 Fig. 30. Dreierstadium.  
 Fig. 31. Sechserstadium (2 Kerne fortgelassen).  
 Fig. 35—51. Prophasestadien.

- Fig. 35—39. Ausdifferenzierung des Chromatins. S.-A. E.-H.  
 Fig. 40—44. Bildung des Spirems.  
 Fig. 40—42. S.-A. E.-H.  
 Fig. 43. Fl. E.-H.  
 Fig. 44. S.-A. E.-H.  
 Fig. 45—48. Das Spirem.  
 Fig. 45. S.-A. E.-H.  
 Fig. 46. a - c dieselbe Zelle bei hoher, mittlerer und tiefer Einstellung. S.-A. G.  
 Fig. 47—48. S.-A. E.-H.  
 Fig. 49. Beginnende Chromosomenkonzentrierung. S.-A. G.  
 Fig. 50—51. Vorzeitige Chromosomenteilung. S.-A. E.-H.  
 Fig. 52—69. Metaphasestadien.  
 Fig. 52—54. Beginnende Metaphase. S.-A. E.-H.  
 Fig. 55—59. Quellungserscheinungen am Binnenkörper.  
 Fig. 55. S.-A. G.  
 Fig. 56—59. S.-A. E.-H.  
 Fig. 60—62. Äquatorialplatten in Entstehung.  
 Fig. 60. Fl. E.-H.  
 Fig. 61. S.-A. G.  
 Fig. 62. S.-A. E.-H.  
 Fig. 63. Äquatorialring und aufgequollener Binnenkörper.  
 Fig. 64—65. Halbspindeln. S.-A. E.-H.  
 Fig. 66—68. Ganzspindeln. S.-A. E.-H.  
 Fig. 69. Äquatorialring in Polansicht. S.-A. E.-H.  
 Fig. 71—85. Anaphasestadien.  
 Fig. 71. Beginnende Anaphase? S.-A. E.-H.  
 Fig. 72—73. Auseinanderweichen der Tochterplatten. S.-A. E.-H.  
 Fig. 74. Dasselbe. In einer Platte zwei Doppelchromosomen. Fl. E.-H.  
 Fig. 75. Dasselbe. In beiden Platten je ein Doppel- und zwei einfache Chromosomen. S.-A. G.  
 Fig. 76. Dasselbe. Je zwei Doppelchromosomen. Stark differenziert. S.-A. E.-H.  
 Fig. 77. Tochterplatte in Polansicht. S.-A. E.-H.  
 Fig. 78. Ausgebauchte Zentralspindel. Fl. E.-H.  
 Fig. 79—83. Späte Anaphase. Tochterplatten zu einfachen Chromatinkörpern verschmolzen.  
 Fig. 79. Dieselben fast an den Polen der Spindel. S.-A. E.-H.  
 Fig. 80. Dieselben an den Polen der Spindel. S.-A. E.-H.  
 Fig. 81. Dasselbe. S.-A. G.  
 Fig. 82. Beginnende Auflockerung der Chromatinkörper. S.-A. E.-H.  
 Fig. 83. „Nachschleppen“ von Chromatin. S.-A. G.  
 Fig. 85. Abnorme Anaphase. S.-A. G.  
 Fig. 86—95. Telophasestadien.  
 Fig. 86 u. 92. S.-A. G.  
 Fig. 87—91, 93—95. S.-A. E.-H.



Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Würzburg.

**Der Einfluß der Umwelt auf Macronucleus und Plasma  
von *Stentor coeruleus* EHRBG.**

**Ein experimenteller Beitrag zur Frage der Kernplasmabeziehungen.**

Von

**Dr. Hans-Adam Stolte.**

(Hierzu 10 Tabellen und 30 Textfiguren.)

---

**Inhaltsübersicht.**

	Seite
<b>Einleitung</b> . . . . .	<b>344</b>
<b>Vorbemerkungen</b> . . . . .	<b>345</b>
<b>Das Ausgangsmaterial</b> . . . . .	<b>346</b>
<b>A. Experimenteller Teil</b> . . . . .	<b>347</b>
a) Der <b>Macronucleus</b> . . . . .	<b>347</b>
b) Das <b>Plasma</b> . . . . .	<b>359</b>
c) Der <b>Teilungsvorgang</b> . . . . .	<b>366</b>
<b>B. Theoretischer Teil</b> . . . . .	<b>377</b>
a) Die <b>Kernplasmabeziehungen</b> . . . . .	<b>377</b>
b) <b>Literaturbesprechung</b> . . . . .	<b>382</b>
<b>Literaturverzeichnis</b> . . . . .	<b>387</b>

---

**Einleitung.**

Als RICHARD HERTWIG zu Beginn des Jahrhunderts seine Kernplasmatheorie formulierte, gab er der Frage nach den Beziehungen dieser beiden Zellbestandteile, die seit KLEBS' (1887), HOFERS (1888)

und KORSCHELT's (1889) Untersuchungen das Interesse der Biologen wachgehalten hatte, einen tieferen Sinn durch die Annahme einer konstanten Relation der Zellkomponenten und der Zellteilung als einer Regulation der Relationsstörungen. Eine Anzahl seiner Schüler versuchte diese Theorie durch Untersuchungen an Infusorien auf eine exakte Grundlage zu stellen, so KASANZEFF (1901), POPOFF (1907, 1908—10), RAUTMANN (1909) und ALLESCHER (1912), während in noch größerem Maßstabe an Metazoen analoge Untersuchungen vorgenommen wurden. Es seien hier nur die Namen BOVERI, CONKLIN, ERDMANN, GODLEWSKI, KOEHLER und MARKUS genannt; in jüngster Zeit hat O. HARTMANN (1917, 1918, 1919 a, b, c) das Verhältnis von Kern, Plasma und Nucleolus im Temperaturexperiment mannigfach untersucht, verwandte dafür aber nur diesen einen Faktor, während RICHARD HERTWIG (1908) in programmatischer Weise zur Begründung seiner Theorie die experimentelle Prüfung der Wirksamkeit aller Faktoren forderte.

Merkwürdige Formen des blauen Stentors, auf die mich Herr Prof. SCHLEIP hinwies, veranlaßten mich, dem Teilungsvorgang und seinen Bedingungen bei diesem Heterotrichen meine Aufmerksamkeit zu schenken. Es stellte sich bald heraus, daß Großkern und Plasma ebenfalls den Änderungen des Milieus weitgehend nachgeben. Hier hatte also die Untersuchung einzusetzen, sollte der Teilungsvorgang verstanden werden. In einem letzten Abschnitt mußten dann die Beziehungen zwischen Kern und Plasma erörtert werden.

---

### Vorbemerkungen.

Das Material stammte aus einem Tümpel von einigen Quadratmetern Oberfläche in der Nähe Würzburgs, der durch Quellzufluß am Grunde den sauerstoffbedürftigen Stentoren gute Lebensbedingungen bot. Nach langen Bemühungen stellte die folgende Kulturmethode „normale“ Bedingungen dar: in Zimmermannschalen wurden zu einigen ccm Aquariumwasser mehrere Pipetten Kahlhaut eines Salataufgusses vermischt mit etwa demselben Quantum einer in Knopflösung gezüchteten Grünalge gegeben. Alle anderen Methoden konnten keine normalen Nährmedien liefern, da gewöhnlich ein oder mehrere zum normalen Milieu notwendige Faktoren bei ihnen fehlten. Es waren das:

Liebig's Fleischextraktlösung 0,025—0,05 Proz. für Objektträgerkulturen,

$\frac{1}{30}$  n-Ringerlösung,

Einprozentige Kartoffelstärke,

Strohaufguß, brauchbar vom 3.—7. Tage bei 15° C,

Colibakterien-Colpidium + 1 Proz. Pepton + 1 Proz. Traubenzucker („zweigliedrige Reinkultur“ nach OEHLER (1920)).

Zur Färbung wurde Boraxkarmin verwendet, das durch kräftige Differenzierung dem Plasma möglichst wieder entzogen wurde, wodurch Großkern sowohl wie Kleinkerne sich in den Totalpräparaten deutlich abhoben. Schnittpräparate wurden mit Hämalaun und DELA-FIELD's Hämatoxylin gefärbt.

### Das Ausgangsmaterial.

Die Beobachtung im Freien ließ auffällige Größenvarianten des Plasmas und des Großkerns erkennen. Verschiedene Autoren konnten bei Infusorien mehrere Lokalrassen feststellen und so lag es nahe, auch in den großen und kleinen Stentoren verschiedene Rassen zu erblicken, wie das auch GRUBER (1892) und ALLESCHER (1912) getan haben. In der Folge stellte sich allerdings der Sachverhalt als wesentlich anders heraus; deshalb konnten in dem Freilandmaterial nur immer die größten Formen verglichen werden, während die kleinen unberücksichtigt bleiben mußten. Das Experiment überzeugte mich, daß selbst auf engstem Raume die Außenfaktoren so verschieden sein können, daß sie sich in Form und Verhalten des Kulturmaterials widerspiegeln. Solche Änderungen haben aber nur den Charakter einer Modifikation. Ich möchte schon an dieser Stelle bemerken, daß den Fragen der Variabilität und Vererbung in dieser Arbeit nicht nachgegangen werden soll. Das verbietet schon die Methode, die das Einzelindividuum in den Vordergrund der Untersuchung stellt.

Die jahreszeitlichen Unterschiede des Freilandmaterials waren in die Augen springend:

4. Dez. 1920. Nur noch eine dünne Eisschicht nach längerer trockener Kälte, bedeutende Größenunterschiede des Materials. „Großkernsegmentzahlen“ größter Formen: 8, 5, 7, 8, 8, 7, 8, 10, 4, 6, 10 (Fig. 1).

31. Mai 1921. Segmentzahlen größter Formen: 12, 16, 11, 11 (Fig. 2).

12. Juli 1921. Sehr heiße Tage, ca. 30° C, Tümpel sehr wasserarm mit reicher Algenflora und Fauna. Segmentzahlen größter Formen: 14, 13, 9, 18, 13, 14, 15, 9, 8, 15, 6, 9, 10 (Fig. 3).

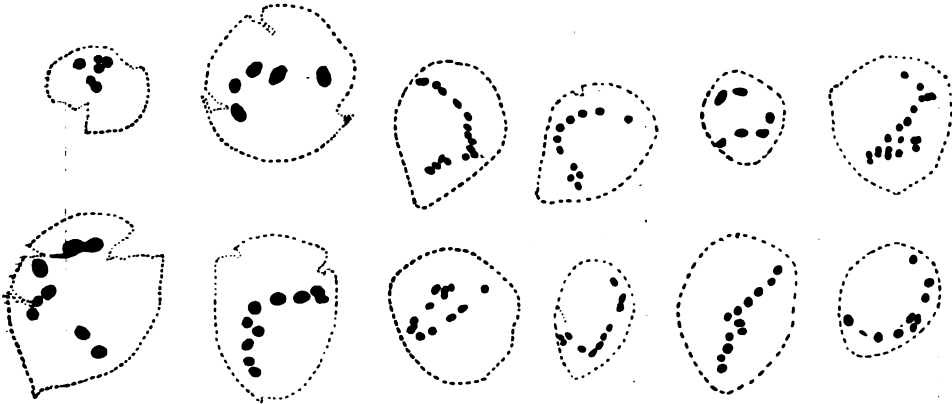


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Wir stellen also fest, daß in erster Linie die Anzahl der Großkernsegmente in den verschiedenen Jahreszeiten erheblich variieren. Ein Blick auf Fig. 1—3 läßt aber noch andere Schwankungen der Zellbestandteile erkennen. Wir beobachten eine wechselnde Größe der einzelnen Kernsegmente wie auch Verschiedenheit in der Gestalt des gesamten Großkerns. Bedeutend ist auch der Unterschied in der Größe des Plasmakörpers. Beobachtungen in dieser Richtung machten mit der Tatsache verschiedener Größe der Teilprodukte und mit der wechselnden Struktur des Plasmas bekannt.

## A. Experimenteller Teil.

### a) Der Macronucleus.

Die wechselnde Zahl der Macronucleussegmente war auch früheren Untersuchern bereits aufgefallen. STEIN (1859) gibt Schwankungen von 4—13, BÜTSCHLI (1887—89) von 4—20 Segmenten an, JOHNSON (1893) die Werte 9—20. Erst PROWAZEK (1904) geht auf die Ursachen dieser Schwankungen ein. Er stellte fest, daß Hunger die Zahl der Großkernsegmente vermindert. Auch gibt er Kurven der Segmentzahlen bei verschiedener Temperatur an, aus denen hervorgeht, daß bei 25° C die Werte kleiner sind als bei 15° C. Er schließt daraus auf eine höhere Chromatinresorptionsfähigkeit des

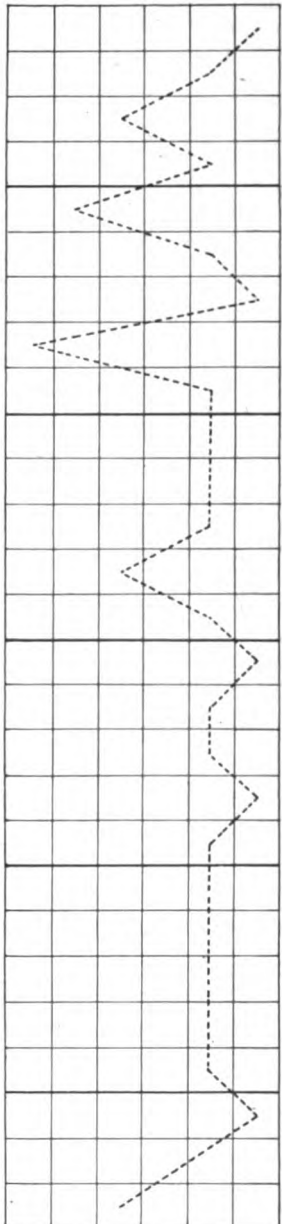
Tabelle I.

Z5 20-25° C

Februar 1921

März 1921

Zahl der Kernsegmente	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.	25.	26.	27.	28.	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	
	12 Teilg.	.	.	.	8	.	.	12-15	.	10-12	9	9	9	.	8	10-12	8-10	8	.	7	7	7	7	7	7	8	8	8



Änderung der Außenbeding.

Z6

Datum:

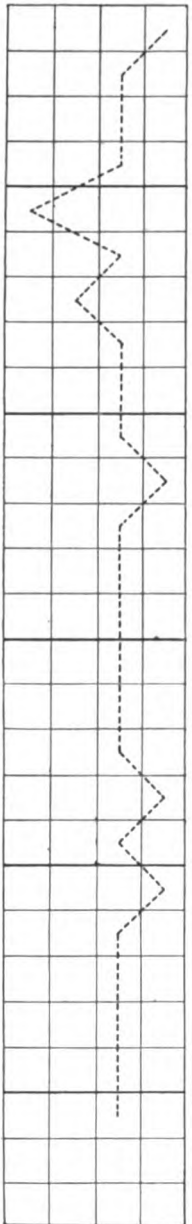
Zahl der Kernsegmente

Teilungsrate

1  
2  
3  
4

Änderung der Außenbeding.

	F.	W.	F.	A.	W.	F.A.	W.A.	kein F.	F.A.	F.A.	F.	F.															
20-25° C																											
Februar 1921	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.	25.	26.	27.	28.	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.
	9	.	.	.	10-12	.	10	.	7-9	11 Teilg.	.	8	.	8	6	6	6	.	.	4	7	7	8	7	8		
März 1921																											



F. W.

A. W.F.A.

W.A. kein F.

W. F.A.

F.

F. = Futter, W. = Wasser, A. = Algen.

Plasmas bei höherer Temperatur im Sinne RICHARD HERTWIG'S. ALLESCHER berichtet in ihrer Arbeit über den Einfluß der Gestalt des Kernes auf die Größenabnahme hungernder Infusorien von *Stentor*-Kernen, deren Segmente im Hunger auf 5—6 reduziert wurden, bei Ausgangswerten von 19—21. Reduzierte, kaum mehr sichtbare Großkernglieder wechseln oft mit gut ausgebildeten regelmäßig ab (siehe Abbildung bei ALLESCHER).

In meinen Kulturen fand ich die Beobachtung bestätigt, daß Reduktion und Vermehrung der Großkernglieder der Menge der zugeführten Nahrung parallel läuft. Ich will hier nur ein Beispiel aus der Kultur Z anführen, einer Einzelkultur von 8 Klonen, von denen Z5 und Z6 in der Tabelle I dargestellt sind. Sie wurden in der Hauptkulturmethode gehalten: Salataufguß + Algen. Die Menge des Futters sowie die Temperatur konnten nicht von kleinen Schwankungen freigehalten werden. Trotzdem ist aus der Tabelle deutlich zu ersehen, daß Segmentzahl und Teilungsrate bei neuer Futterzufuhr eine Vergrößerung erfahren. So schwanken in Z5 die Segmentwerte von 7 bis 12—15 und in Z6 von 4 bis 10—12. Die Näherungswerte ergaben sich aus der Lebendbeobachtung, da die mit Futter vollgestopften Stentoren nur schwer die Macronucleussegmente erkennen lassen; deshalb war oft überhaupt ihre Zählung unmöglich. Die Werte der Tabelle I sind nun keineswegs extrem, sondern geben nur die Werte des fortgeführten Teilproduktes an, während die übrigen abgetötet wurden. Auf ihre Großkernsegmentzahlen komme ich bei anderer Gelegenheit zu sprechen. Wie die Zunahme so ist auch die Verminderung der Segmentzahl aus Tabelle I abzulesen, nachdem die Kulturen einige Tage ohne Futter gelassen wurden. Dabei kommt es vor, daß die Wirkung erst nach einigen Tagen sich bemerkbar macht. Die ungleiche Änderung in den Parallelkulturen ist erklärlich wenn wir bedenken, daß die Qualität des Futters nicht genau zu bestimmen und die Quantität nicht immer gleichmäßig zu verteilen war. Diese Unregelmäßigkeiten glaubte ich vermeiden zu können bei Kultur in Fleischextraktlösung nach WOODRUFF auf Objektträgern. In der bekannten Konzentration von 0,025 Proz. hatte diese Methode den Charakter einer Hungerkultur, während 0,05 Proz. die obere Grenze der möglichen Konzentration darstellte. Etwa jeden dritten Tag wurde die Lösung übergekocht, eine Impfung mit einer Bakterienart fand nicht statt, so daß also nur die Bakterien als Futter zur Verfügung standen, die bei der unsterilen Behandlung sich in der Flüssigkeit entwickelten. Erwähnenswert

ist die Tatsache, daß oft am Fuß der Stentoren eine Bakterienkultur beobachtet wurde, die allen Waschpassagen trotzte und in der neuen Nährflüssigkeit sofort für Bakterien sorgte. In diesem Falle fanden die Stentoren oft völlig ausreichende Ernährungsbedingungen. Aus der Gruppe unter solchen Bedingungen gehaltener Zuchten möchte ich die Kultur R erwähnen: Außergewöhnlich kleine Freilandformen (RS mit 2, RT mit 4 Großkernsegmenten, Länge etwa 147  $\mu$ ) wurden ab 8. Dez. im Objektträger mit WOODRUFF'Scher Fleischextraktlösung gezüchtet: Die Änderung der Macronucleusteile zeigt die Zusammenstellung. Besonders bemerkenswert ist es, daß die Versuchstiere sich nicht teilten, obwohl aus der Vergrößerung des Macronucleus auf günstige Lebensbedingungen geschlossen werden muß. Die Länge des Tieres stieg auf das Vierfache des Ausgangsmaßes. Bei alledem waren diese kleinen Formen sehr empfindlich und hielten sich nicht sehr lange. Immerhin ist bei RS wie bei RT eine Vermehrung der Kernsegmente um das Doppelte erzielt worden:

Tabelle II.

	8. 12.	9. 12.	10. 12.	11. 12.	12. 12.	13. 12.	14. 12.	
RS:	2(F) <sup>1)</sup>	4—5	5—6(F)	5—6	4—5	5,5	7—5,5	
RT:	4	—	5	—	6	6	6	
	15. 12.	16. 12.	17. 12.	18. 12.	19. 12.	20. 12.	21. 12.	
RS:	6—7	3—4	3	verloren gegangen				
RT:	6	7	6	6	7	7	7	
	22. 12.	23. 12.	24. 12.	25. 12.	26. 12.	27. 12.	28. 12.	29. 12.
RT:	7	7	11	11	11	11	9	+

<sup>1)</sup> F = Futterwechsel.

Schließlich sei noch ein Beispiel dafür angeführt, daß Abkömmlinge eines Ausgangstieres unter verschiedenen Ernährungsbedingungen eine unterschiedliche Kernsegmentenzahl aufweisen, daß also wechselnde Kerngröße nicht Rassenunterschiede bedeuten. Kultur VIII, ein Stentor am 11. Nov. 1920 mit 0,025 Proz. Fleischextraktlösung angesetzt, teilte sich in einem seiner Abkömmlinge am 4. Dez. in zwei Tochtertiere. Hatte das Muttertier 13 Segmente, so gibt das Protokoll für Tochtertier a „zahlreiche“ Segmente an, also etwa soviel wie das Muttertier, für b 10 Segmente. Am 10. Dez. wird a in neue, b in alte Bouillon gebracht. Am 12. Dez. hat a 8—9, am 14. Dez. 5 große Segmente, während b folgende Werte zeigt: 12. Dez.: 15, 14. Dez.: 13 oder 14, 15. Dez.: 15, 17. Dez.: 13—14, 18. Dez.: 15—16, 19. Dez.: 12, 20. Dez.: 12 bis 13. Dazu

sei bemerkt, daß vom 17. Dez. ab 0,05proz. Bouillon an b gefüttert wurde. Hier zeigt sich, daß die alte Fleischbrühe und die stärkere Konzentration dem Stentor die Anlage eines größeren Macronucleus ermöglichte als die neue noch nicht so stark von Bakterien infizierte Bouillon. Diese Beispiele mögen genügen zur Bestätigung einer Tatsache, die schon mehrfach in der Literatur in demselben Sinne gedeutet wurde. Abbildungen des Endzustandes der beiden Tochterindividuen a u. b (Fig. 4, 5) mögen die Ausführungen beschließen.

Aus diesen Beobachtungen ist zu folgern, daß jedem Nahrungsquantum eine bestimmte Anzahl Großkerne entspricht, wie nicht nur ein Vergleich der Freilandstentoren im Winter und im Sommer bestätigt, sondern auch meine Kulturen deutlich machen (Durchschnittswert während des Winters 8–9 Segmente, im Sommer etwa 12). Man muß annehmen, daß die geringsten Segmentzahlen im Winter bei schmaler Kost zu finden sind. Daß dem so ist, zeigt Kultur RS, ein Freilandstentor mit zwei Segmenten. Stentoren mit nur einem Segment wurden ebenfalls beobachtet, im Experiment auch im Sommer. Diese Formen mit geringer Kernmasse sind äußerst empfindlich und gedeihen wohl nur unter engbegrenzten Bedingungen, im Gegensatz zu größeren Formen aber auch bei Futtermangel. Ihre Entstehung verdanken sie anderen Ursachen, nämlich einem degenerativen Prozeß des Plasmas. Extrem hohe Werte finden sich im Freien natürlich nur im Sommer, wo reiche Nahrungsquellen zur Verfügung stehen: die Zahl der Segmente schwankt dann um 20. Es mag wundernehmen, daß an dieser Stelle nie von Temperaturwirkungen die Rede ist. Ich bin aber auf Grund früherer Untersuchungen zu der Überzeugung gelangt, daß dieser Faktor zu komplex ist und in Teilfaktoren zerlegt werden muß.

Ist man aber nun überhaupt berechtigt, die Segmentzahlen verschiedener Individuen untereinander zu vergleichen, wo doch offensichtlich die Größe des einzelnen Segments bei wechselnden Bedingungen außerordentlich schwankt? Mit anderen Worten: müssen die Mengen an Macronucleussubstanz miteinander verglichen werden oder stellt jedes Großkernglied eine Einheit dar, gleichgültig welche Menge von Kernsubstanz sie aufweist?

Eine Antwort darauf gibt die Beobachtung möglichst normaler Teilungsvorgänge. Sie zeigt, daß die Tendenz besteht, den Tochtertieren die gleiche Anzahl von Großkernsegmenten mitzugeben, wie sie die Mutter besaß, z. B. (s. Tab. III):



Fig. 4. Fig. 5.





Sommer. Die gleiche Erscheinung übermäßig vergrößerter Kerne findet sich aber auch in allen Momenten der „Depression“, von CALKINS zuerst beschrieben und auch bei *Stentor* häufig von mir beobachtet. Ehe ich jedoch näher darauf zu sprechen komme, müssen wir ausführlicher auf die verschiedenen Möglichkeiten des Kernwachstums bei *Stentor* eingehen.

Der rosenkranzförmige Kern von *Stentor coeruleus* besteht aus einer Reihe perlförmiger stark färbbarer Chromatingebilde, die durch eine Membran, die nur schwach sich mit den üblichen Kernfarbstoffen tingiert, zusammengehalten werden. In der normal funktionierenden Stentorenzelle liegt der Rosenkranz diagonal in Richtung der größten Plasmaausdehnung gestreckt, die Perlen in ungefähr gleichem Abstand voneinander (Fig. 6). Eine Vermehrung der Kernsubstanz kann offenbar an zwei Stellen einsetzen: an den Gliedern selbst durch Wachstum oder durch Teilung einzelner Glieder sowie durch Neubildung von Perlen an den Enden der Perlschnur. Diese Wachstumsformen wurden häufig beobachtet (Fig. 7, 8, 9).

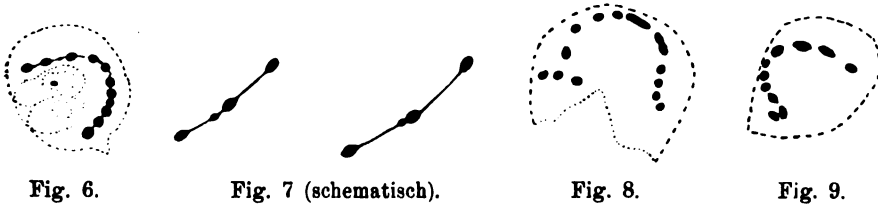


Fig. 6.

Fig. 7 (schematisch).

Fig. 8.

Fig. 9.

Die erstere Art der Kernsubstanzvermehrung wird zwischen jeder Teilung beobachtet, da ja normalerweise die Masse des Kerns auf das Doppelte vermehrt werden muß, die letztere ist als Zeichen des Anbauwachstums anzusehen. Neue Perlenbildung führt dann oft zu Kernen mit umgeschlagenen Enden, in extremen Fällen zu zwei parallelen Perlreihen (Fig. 5), Zustände, die nach Teilung niemals mehr zu beobachten sind. Solche doppelten Kernsegmentreihen traten in den Fleischextraktkulturen öfter auf. Hungerkulturen fallen immer durch die geringe Zahl der Kernsegmente auf, die gewöhnlich auch von einem kleinen Plasmakörper umgeben sind. Die einzelnen Segmente liegen je nach der Plasmamenge mehr oder weniger weit voneinander getrennt, verbunden nur durch Strecken der Kernmembran, die manchmal noch Anzeichen geschwundener Segmente in Form leichter Verdickungen erkennen läßt (Fig. 10a, b). Auch die Entstehung neuer Segmente nach Hungerzuständen können wir beobachten. Entweder wachsen die

Reste früherer Macronucleusglieder wieder heran oder es trennt sich ein großes Segment in zwei in einem einfachen Durchschnürungsvorgang. Diesen Vorgängen bei Nahrungszufuhr entsprechen bei Abnahme der Futtermenge entgegengesetzte, also: Schwinden einzelner Knoten und Verschmelzung zweier Segmente in eines (Fig. 7 a, b).

Diese Zeilen mögen genügen zum Verständnis in der Funktion begründeter Kernveränderungen. Weshalb schwindet nun aber ein-

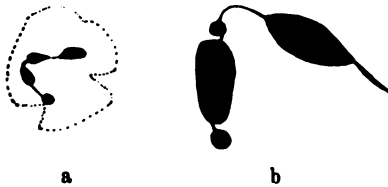


Fig. 10. Comp. Oc. 4, Obj. 7 (LEITZ).

mal ein Knoten an seiner ursprünglichen Stelle und im anderen Falle wandert die Chromatinsubstanz hinüber zum nächsten Segment? Schon BÜTSCHLI hat in seinem Infusorienwerk (1887 bis 1889) eine vergleichende Betrachtung über die verschiedenen

Grade der Differenzierung bei den Großkernen der Infusorien angestellt und sieht in dem rosenkranzförmigen verschiedener *Stentor*-Arten den höchsten Grad der Differenzierung, weil hier der innigste Konnex zwischen Kern und Plasma durch eine bedeutendere Oberflächenvergrößerung gegenüber dem kompakten Kern erreicht ist. Diese letztere Form als in gewisser Weise primitivste anzusehen sind wir wohl berechtigt durch die Tatsache, daß bei jeder Teilung der *Coeruleus*-Kern vorübergehend die kompakte Form annimmt und gewissermaßen ein primitiveres Stadium rekapituliert. Aus diesem kompakten Stadium geht der neue Rosenkranz normaler hervor (Verschwinden der umgeschlagenen Enden!). Trotzdem aber zu diesem Zeitpunkt ein gewisser Ausgleich von Gestaltabnormitäten statthat, bleibt die besondere Großkernform bestehen und dies beweist, daß eine Abhängigkeit von Kräften vorliegt, deren Sitz außerhalb des Kernes liegt. Ich werde den Beweis antreten, daß diese Abhängigkeit in der Struktur des Plasmas zu suchen ist, die die Form, d. h. die Größe der Segmente und ihren Abstand voneinander bedingt.

Das *Stentor*-Plasma ist normalerweise großvakuolig und wird unter Hungerwirkung schnell stärker vakuolisiert. Nun läßt sich auf Schnittbildern feststellen, daß nur im Hyaloplasma Kernsubstanz eingelagert ist. In dem Maße der Vakuolisierung müssen also an den Stellen, wo Vakuolen liegen, Großkernsegmente schwinden und es entstehen so die unregelmäßigen Perlschnuren der Hungerform. Näher kann ich darauf erst bei Besprechung des Plasmaverhaltens eingehen. Ich wollte hier nur auf die Abhängigkeit gewisser Macro-

nucleusveränderungen hinweisen, die dadurch erst verständlich werden. Besteht zwischen Struktur des Plasmas und Größe der Kernsegmente eine so enge Beziehung, so ist die wechselnde Kernform ebenso wie die Plasmastruktur milieubedingt.

R. HERTWIG (1902, 1903), KASANZEFF (1901), WALLENGREN (1902), POPOFF (1907, 1908—10), ENRIQUES (1912) u. a. kamen zu der Überzeugung, daß die Vergrößerung des Kernes der Ciliaten durch Hunger wie durch Depressionszustände infolge zu reichlichen Futters in abnorme Bahnen gedrängt werde. Es war deshalb zu untersuchen, ob etwa Hunger oder Depressionen als die bewirkenden Faktoren bei Größenzunahme des *Stentor*-Kernes anzusehen seien, soweit diese nicht durch die oben erwähnte Relation erklärt wurde. Ich sagte schon, daß das normale Kernwachstum ohne Neubildung von Segmenten zwischen zwei Teilungen zur Verdoppelung der Chromatinmasse führen muß, da die Tendenz besteht, den Tochtertieren dieselbe Segmentzahl und die halbe Kernmasse des Muttertieres zu übertragen. Nun ist aber die Teilungsrate sehr wechselnd, wie uns Tabelle I zeigt, und wenn wir auch annehmen müssen, wie im dritten Abschnitt auseinandergesetzt werden wird, daß bei beschleunigter Teilung ein ebenso beschleunigtes Kernwachstum stattfindet, so wäre es andererseits gewagt behaupten zu wollen, daß bei Herabsetzung der Rate oder wenn Teilungsvorgänge überhaupt sistiert werden, das Kernwachstum nun ebenfalls stillstehe. Und in der Tat geht das Kernwachstum weiter, nur meist langsamer, da dieselben Bedingungen, die die Teilungsrate herabsetzen, auch häufig das Kernwachstum hindern. Man findet also in Kulturen mit niederer Teilungsrate häufig vergrößerte Kerne (Fig. 4, 5, 11). Diese Vergrößerung kann aber auch andere als äußere Ursachen haben und ohne schon an dieser Stelle das ganze Problem der Kernplasmabeziehungen aufrollen zu wollen, möchte ich an R. HERTWIG'S Ansicht erinnern, daß eben gerade durch die unterdrückte Teilung der Kern in den Depressionszustand kommt und sich über die Norm vergrößert. Das wäre auch ein Hinweis, daß es sich bei dieser gleichmäßigen Vergrößerung des ganzen Kernes um das Teilungswachstum handelt im Gegensatz zu dem davon verschiedenen funktionellen Wachstum, der Neubildung von Segmenten. Beide Modi, qualitativ verschieden, würden hier an verschiedenen Stellen des Macronucleus vor sich gehen und damit deutlicher als bei den Versuchsobjekten HERTWIG'S und seiner Schüler, Infusorien mit kompakten Kernen, erkennbar sein. Einen Einblick in die Ursachen der Kernschwellung (= Teilungswachstum) gewann ich durch die

wechselnde Versuchsanordnung meiner Kulturen. Es ergab sich mit aller Deutlichkeit, daß Kulturen, denen genügend Sauerstoff zugeführt wurde, die Erscheinung abnorm vergrößerter Kerne niemals zeigten (Fig. 12). [Es handelt sich bei den Abbildungen



Fig. 11.



a



b



c

Fig. 12.

um Exemplare der Kultur Z: 12a ist ein Beispiel für den Zustand des Macronucleus bei Beginn der Kultur (12. Febr. 1921), 12b für den Endzustand am 6. März 1921, nachdem diese Kultur seit 27. Febr. ohne Futter und Algen blieb. 12c gibt ein Bild vom Endstadium einer anderen Teilkultur (10. März 1921), die mit Ausnahme von 3 Tagen (ohne Futter, aber mit Algen) unter normalen Bedingungen lebte. Die Wirkung ist offensichtlich: Während 12b durch Futter- und Algenmangel in einen Depressionszustand geraten ist, ist bei 12c am Macronucleus keinerlei Schädigung zu bemerken. Der kleinere Plasmakörper weist darauf hin, daß die Futtermenge geringer ist, als unter natürlichen und Ausgangsbedingungen (12a)]. Dagegen kamen meine ersten Kulturen sämtlich nach Tagen oder höchstens einigen Wochen zum Stillstand unter typischen Depressionserscheinungen, d. h. trotzdem die Stentoren vollgestopft mit Nahrung waren (*Colpidium* u. a.) teilten sie sich nicht mehr, der Plasmakörper wurde kleiner und der Macronucleus blieb im alten Zustand oder vergrößerte sich. Auch Wasserwechsel konnte den Depressionszustand nur verzögern, nicht verhindern. Dagegen fehlten nicht nur bei Z, sondern bei allen algenführenden Kulturen die Depressionserscheinungen und wo sie mangels genügender Algenzufuhr auftraten, konnten sie schnell durch Erneuerung dieser Sauerstoffspender beseitigt werden. Nur selten kamen die Teilungsvorgänge zum Erlöschen. Sie erwiesen sich, wie später darzulegen ist, durchaus abhängig vom Sauerstoffgehalt des Mediums. Ich möchte diese wichtigen Verhältnisse an einigen Kulturprotokollen demonstrieren, muß aber diese weitläufigen Listen in zusammengezogener Form wiedergeben, da es sich nur um einen Unterschied der Gruppen WXY und  $W_A X_A Y_A$  handelt, nämlich um Algenzugabe bei der A-Gruppe.

Tabelle IV.

Bezeichnung der Kultur	W	X	Y	W <sub>A</sub>	X <sub>A</sub>	Y <sub>A</sub>	Teilkultur von X <sub>A</sub>
Kulturdauer	5. 1.—18. 1.	5. 1.—18. 1.	5. 1.—16. 1.	5. 1.—15. 2.	5. 1.—8. 2.	5. 1.—28. 1.	5. 1.—24. 2.
Durch Fixierung unterbrochen oder ausgestorben	Fix.	+	Fix.	+	+	Fix.	Fix.
Gesamtzahl der Teilungen	8	9	6	53	43	24	61
Zuchttemperatur	Zimmertemperatur						ca. 20° C.
Schwankungsgrenzen der Segmentzahl	6—10	6—10	6—11	0—20	5—14	2 oder 4 bis 15	5—12
Abgestorbene Exemplare während der Zucht	5	5	3	12	6	4	5

Die Gesamtzahl der Teilungen ist in der A-Gruppe unverhältnismäßig viel größer als in der ohne Algen, wenn man berücksichtigt, daß die Teilprodukte zur Hälfte sofort nach der Teilung ausgeschaltet wurden, um die Kultur nicht so stark anwachsen zu lassen. Der Unterschied in der Zahl der Teilungsschritte als Anzeichen fehlender depressiver Erscheinungen bei den A-Kulturen scheint mir die wichtigste Tatsache dieser Gegenüberstellung.

Noch einleuchtender sind die Resultate bei der Kultur Z. Hier wurde besonderer Wert auf gleichmäßige Bedingungen gelegt, um Depressionszustände, die bei den vorher besprochenen Kulturen sich in ungleichen Teilungen und Teilungshemmung äußerten, zu vermeiden. Es bleiben deshalb auch Depressionen von längerer Dauer aus: Die Rate des Teilungsvorgangs, der für die Zuchttemperatur von ca. 20°C normalerweise sich in 24 Stunden wiederholen müßte, ist zeitweise, wenn neues Futter gegeben wurde, bedeutend höher und nur in ganz wenigen Fällen unterbleibt einmal die Teilung über 24 Stunden.

Wie Tabelle V beweist, sind die Segmentzahlen im Durchschnitt für alle acht Kulturen gleich, obwohl die Ausgangswerte 9 und 12 betragen. Es handelt sich also bei den verschiedenen Segmentzahlen nicht um Rassen, sondern um verschiedene Milieubedingungen, auch im Freien. Gegenüber den stark variierenden Werten der Zuchten W-Y und W<sub>A</sub>-Y<sub>A</sub> sind hier extreme Segmentzahlen sehr selten und finden ihre äußersten Grenzen mit 4 und 16 Kernsegmenten, ein Beweis für gleichmäßige Sauerstoff-

Tabelle V.

Segment- zahl :	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	Ausgangs- werte
Z <sub>1</sub> :	1	2	3	7	3	13	2							9
Z <sub>2</sub> :		1	2	4	4		2	1						12
Z <sub>3</sub> :		1	1	4	7	4	6	1	3				1	12
Z <sub>4</sub> :	1			1	5	1	5	1			2	1		12
Z <sub>5</sub> :		4	1	6	12	3	2	2		2				12
Z <sub>6</sub> :	1	3	6	2	8	2	4	2						9
Z <sub>7</sub> <sup>a</sup> :			1	1	5	5	2	3						12
Z <sub>7</sub> <sup>b</sup> :			2	4	4	6	1	3						6
Z <sub>8</sub> :	1		1	1	2		2	3	2					12
Summe :	4	11	17	30	50	34	26	13	5	2	2	1	1	

zufuhr. Das Auftreten depressiver Kernveränderungen erklärt sich aus der zeitweiligen Abänderung der Zuchtbedingungen (s. Fig. 12). Jedenfalls machen die Z-Stentoren den Eindruck durchaus lebenskräftiger und keinerlei Schädigungen ausgesetzter Formen. Anders die W-Y-Zuchten, bei denen Algen fehlten. W kam nur bei einem Abkömmling über die dritte Teilung hinaus, nach der fünften werden die üblichen Anzeichen der Depression sichtbar: Kernvergrößerung bei dichter Ansammlung von Futterorganismen im Plasma (Fig. 13).



Fig. 13.



Fig. 14.

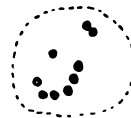


Fig. 15.

Etwa ebenso verhält sich Y. Die Kultur endet nach vier Teilschritten in Formen, die durch wenige sehr große Macronucleusglieder ausgezeichnet sind (Fig. 14). In abgeschwächtem Maße bietet sich uns ein ähnliches Bild bei Betrachtung der A-Kulturen. Hier war die Algenzugabe noch unregelmäßig. Die Zahl der Teilungsschritte ist ge-

stiegen (Tab. IV) aber die Teilungsrate bleibt niedrig und die Kerne zeigen eine schwache Vergrößerung.

Vom gleichen Ausgangstier abgezweigte Wärmekulturen besitzen noch etwa einen halben Monat später normale Macronuclei und teilen sich lebhaft (Fig. 15). Dieses Verhalten war außergewöhnlich und fand bei späteren Versuchen eine Erklärung in der

Tatsache, daß in hoher Temperatur die Algen abstarben und für die Futterbakterien einen vorzüglichen Nährboden abgaben.

Alle diese Beispiele geben aber noch keinen Einblick in die kausalen Zusammenhänge der Kernveränderungen. Die schon früher aufgedeckte Beziehung zwischen Kern- und Plasmastruktur läßt vermuten, daß eine Betrachtung der Milieueinflüsse auf das Plasma die Kenntnis der Wechselwirkung zwischen beiden Komponenten erweitern wird.

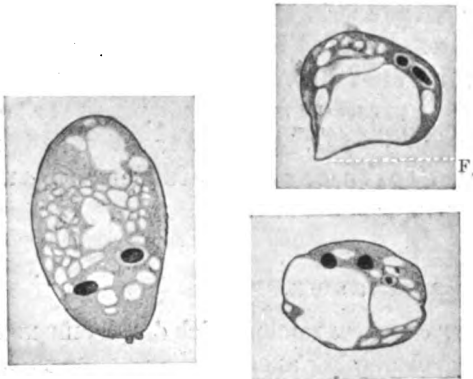
Überblicken wir nochmals das Resultat unserer Kernuntersuchung, so läßt sich zusammenfassend sagen: Außenbedingungen verändern den Macronucleus in zweierlei Richtung: in Segmentzahl und Segmentgröße. Die Vermehrung der Segmentzahl stellt das funktionelle Wachstum dar und ist abhängig von der Quantität der Nahrung bei gleichem Stoffumsatz. Die Vergrößerung der Segmente bedeutet eine Funktionsherabsetzung (= Depression), die ausgelöst wird durch Hunger oder überreiche Ernährung und durch Sauerstoffzufuhr behoben werden kann. Der Ort der Veränderungen im rosenkranzförmigen Kern steht in Abhängigkeit von den Zustandsänderungen des umgebenden Plasmas. Diese Erkenntnisse auf das verschiedene Aussehen der Sommer- und Winterstentoren angewandt, deuten diesen Unterschied so: die kleinen aber zahlreichen Sommerkernsegmente lassen lebhaftere Funktion erkennen bei reichlicher Futter- und Sauerstoffzufuhr, die großen aus weniger Segmenten zusammengesetzten Winterkerne geben einen Funktionszustand wieder, der durch verminderten Stoffumsatz (tiefe Temperatur) und wenig Nahrung verursacht wird.

#### b) Das Plasma.

Das Entoplasma von *Stentor coeruleus* zeichnet sich durch eine netzförmige Struktur aus, die sich grobmaschig anastomosierend durch den ganzen Körper erstreckt. BÜTSCHLI (1887—89) stellte fest, daß die Vakuolisierung bei *Stentor* nahezu den höchsten Grad unter den Infusorien neben der von *Blepharisma* und *Condylostoma* erreicht hat. Diese Vakuolenbildung zeigt eine ausgesprochene Stufenfolge unter ungünstigen Bedingungen, vor allem unter Ernährungsschwankungen. Wir wissen durch die Untersuchungen von KASANZEFF (1901) und



WALLENGREN (1902), daß Hunger und Depressionszustände neben einer Kernvergrößerung eine stärkere Vakuolisierung des Plasma herbeiführen. Es war also zu untersuchen, ob mit Kernvergrößerung auch bei *Stentor* stärkere Vakuolenbildung einhergeht. Das war tatsächlich in meinen Hungerkulturen durchweg der Fall: die großen Vakuolen, die zu wenigen oft den ganzen Plasmaleib erfüllen, waren am lebenden Material ebensogut sichtbar wie an gefärbten Dauerpräparaten. Die bei Hungerformen so häufigen Verlagerungen des Großkerns, seine unregelmäßige Segmentfolge, sowie die offensichtlichen Zerreißen des Rosenkranzkernes in völlig ungleiche Teile ließen vermuten, daß Kerngestalt und Plasmastruktur in enger Beziehung zueinander stehen. Während man schon auf Schnitten durch normale Stentoren sieht, daß die Kernsubstanz stets an den Stellen dichteren Plasmas liegt (Fig. 16 a), also in den Strängen und an ihren Kreuzungspunkten, zeigen Schnittpräparate durch Hungerformen mit aller Deutlichkeit, daß die Macronucleusglieder in ihrer Lage streng an das Plasma gebunden sind, so daß der Kern im vakuolenreichen Plasma eine randständige Lage einnimmt und meist aus wenigen großen Segmenten besteht, niemals aber Segmente in Vakuolen zu liegen kommen (Fig. 16 b). Aus dieser Abhängigkeit des Kerns von der Plasmastruktur ist auch die oft außerordentliche Verschiedenheit der Segmentgröße der Kerne erklärlich (Fig. 17). An Punkten mit



a Fig. 16.

b

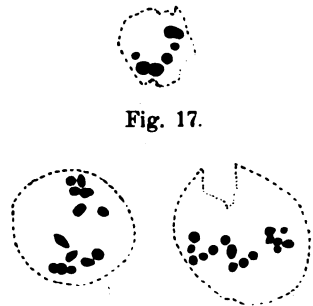


Fig. 17.

Fig. 18.

größerer Plasmaanhäufung liegen größere Segmente als an Orten mit zarteren Plasmasträngen, und lange Verbindungsstücke zwischen einzelnen Segmenten (Fig. 10) weisen auf große Vakuolen. Diese langen zarten Kernmembranen prädestinieren den Macronucleus für

abnorme Zerreißen, die denn auch häufig beobachtet werden konnten (Fig. 18). Zwei kontinuierliche Reihen von Veränderungen sind also festzustellen, die im Kern und Plasma parallel laufen: Aus dem gleichmäßig gebauten Rosenkranz mit gleichen Segmenten wird durch ungünstige Außenbedingungen, die eine immer stärkere Vakuolen- oder Cavulabildung im Plasma erzeugen, ein Kern mit unregelmäßig gebauten schließlich zu wenigen großen zusammenfließenden Segmenten, deren immer größerer Abstand durch die Kernmembran überbrückt wird. Ebenso abhängig ist die Lage des gesamten Großkerns im Plasma: ist sie normalerweise etwa diagonal, so wird durch Plasmastrukturänderung der ganze Kern verlagert, häufig wird er wandständig, wo der plasmatische Wandbelag sich am längsten erhält (Fig. 16 b). Teile des Ectoplasmas ohne oder mit geringer Schicht von Entoplasma falten sich häufig ein (F. in Fig. 16 b). Die Mitte eines solchen Stentors wird gewöhnlich von einer großen Vakuole erfüllt, so daß die Formen das Aussehen einer Pflanzenzelle haben. Als ein weiteres Anzeichen der Schädigung der Zelle sinkt später der Macronucleus zusammen, ein Vorgang, der im nächsten Abschnitt besprochen werden soll.

Die ganze Reihe von Vorgängen kann natürlich auch in entgegengesetzter Richtung ablaufen, wenn die besseren Außenbedingungen die Plasmavakuolisierung zurückdrängen. Jedenfalls legen diese Beobachtungen von dem innigen Konnex zwischen den beiden Zellbestandteilen, Großkern und Plasma, Zeugnis ab.

Es bleibt noch die Frage offen, welche Außenbedingungen die oben beschriebenen Strukturveränderungen im Entoplasma hervorrufen. Bei Nahrungsmangel war die zunehmende Vakuolisierung ganz offensichtlich und wir können die schon häufig berichtete Tatsache konstatieren, daß die Menge und Größe der Vakuolen der Größe des Futtermangels parallel gehen. Aber eine zweite nicht minder wichtige Beziehung besteht bei *Stentor*: in allen Fleisch-extraktplattenkulturen war die Größe des Plasmakörpers auffällig gering und die Teilungsrate niedrig, während solche Kulturen im Uhrgläschen überhaupt nicht lebensfähig waren, den gleichen Mißerfolg hatten Zuchten, die mit einer „zweigliederigen Reinkultur“ (ÖHLER), nämlich *Colpidium-Bakterium-coli*, gefüttert wurden in der Hoffnung durch genaue Dosierung des Futters bessere Zuchtergebnisse zu erzielen. Die Stentoren warfen ihr Blau in einer Hülle aus, kugelten sich ab, fraßen wenig, teilten sich kaum mehr, wurden winzig klein und gingen allmählich zugrunde. Man sollte meinen, daß bei der großen Flüssigkeitsoberfläche in einem eingeschlifenen

Objektträger diesen Kulturen genug Sauerstoff zugeführt worden wäre. Die Zuchtergebnisse brachten mich auf den Gedanken, daß die fetthaltigen Lösungen durch Bildung eines Oberflächenhäutchens den Sauerstoff am Zutritt hindern. *Coli-Colpidium*-Kulturen mit Algen gediehen jedenfalls bedeutend besser. Für die oben angeführte Vermutung spricht folgende Beobachtung: Es war verschiedene Male zu sehen daß Stentoren, in deren Zuchtschale Spuren des zur Bezeichnung der Zuchten benutzten Fettstiftes geraten waren sich nicht mehr teilten. Es können natürlich auch andere Schädigungen die Teilung zum Stillstand gebracht haben, doch ist das weniger wahrscheinlich, da Aussehen und Verhalten solcher Stentoren völlig normal war. Die Teilungsrate scheint dagegen ein sehr empfindlicher Indikator schädlicher Bedingungen zu sein. Die geringe Größe der Individuen könnte vielleicht so betrachtet werden, daß sowohl Fleischkulturen als auch die *Colpidiumcoli*-Reinkultur für *Stentor* Hungerkulturen sind. Doch lieferten Hungerkulturen mit Algenzusatz ganz andere Resultate. Man sah große tiefblaue Formen, deren Ectoplasma stellenweise Längsfalten bildete und deren Entoplasma in der oben geschilderten Weise durch Vakuolen verdrängt war (Fig. 16 b). Der Unterschied der beiden Kulturgruppen besteht im Fehlen oder im Mangel an Sauerstoff in den Fleischextrakt- und *Coli-Colpidium*-Kulturen (Fig. 4, 5, kleiner Plasmakörper, große Kerne infolge Nahrungsaufnahme) und in der Anwesenheit reichlichen Sauerstoffs und keinerlei Nahrung in den Hungerkulturen vom 1.—3. März 1921 (Fig. 16 b, großer Plasmakörper, kleine Kerne). Damit ist der Beweis erbracht, daß der Sauerstoff des Mediums zusammen mit der verfügbaren Nahrungsmenge die Größe des Plasmakörpers bestimmt.

Haben somit die verschiedenen „Hunger“formen ihre Erklärung gefunden, so bleibt noch übrig auf die Ursache der Depressionszustände einzugehen. Sie traten in sauerstoffarmen Kulturen auf und fehlten ganz in den Kulturen mit Algen, wie schon oben berichtet wurde. Das Plasma war reichlich mit Nahrungsvakuolen durchsetzt, die mit meist gar nicht oder wenig verdauten Futterorganismen erfüllt waren. Auch diese Plasmazustände konnten immer schnell durch reichliche Algenzugabe, also Sauerstoffzufuhr, beseitigt werden. Das äußere Bild solcher Depressionen ist also ganz das des übermäßigen Fütterungszustandes, während sie physiologisch als Assimilationshemmung aufgefaßt werden müssen, veranlaßt durch Sauerstoffmangel bei reichlicher Futterzufuhr. Der Sauerstoffgehalt spielt also eine überaus wichtige Rolle als Außenfaktor, denn sein

Fehlen ruft auch bei reichlicher Nahrung Funktionsstörungen im Stentororganismus hervor, die sich im Unterbleiben von Verdauungsvorgängen kundtun. ENRIQUES (1912) wies schon darauf hin, daß Hunger und Degenerationserscheinungen (er untersuchte *Stylonychia*) verwechselt werden können und schließt daraus, daß Degeneration eine Art Hunger sei eines Plasmas, das nicht verdauen könne. Die Ursachen dafür gibt er nicht an. Sie liegen nach meiner Meinung in einer Art Lähmung der verdauenden Funktion des Plasmas, eine Lähmung, die bei Anwesenheit genügenden Sauerstoffs nicht eintritt oder durch seine Zufuhr aufgehoben werden kann, also wohl durch Stoffwechselprodukte veranlaßt wird.

Betrachten wir von diesem Standpunkte aus nochmals die Größenunterschiede der Winter- und Sommerformen (Fig. 1—3): Die Winterformen, ausgezeichnet durch große Segmente meist in geringer Anzahl, eingelagert in einen großen Plasmaleib verdanken diesen dem großen Sauerstoffgehalt des Wassers bei tiefen Temperaturen. Ist doch bei voller Sättigung mit Luft die in einem Liter destillierten Wassers gelöste Sauerstoffmenge bei  $0^{\circ} = 14,4$  mg, bei  $30^{\circ} = 7,5$  mg (PÜTTER 1911). Vermutlich braucht diese Menge Sauerstoff gegenüber den Sommerformen nicht einmal verhältnismäßig groß zu sein, denn der bei tiefer Temperatur herabgesetzte Stoffumsatz erübrigt intensive Oxydationsvorgänge. Dieser mangelhafte Stoffumsatz drückt sich in der Größe der Segmente aus und in ihrer geringen Zahl (Hungerstruktur des Plasmas). Im Gegensatz dazu bedeuten die vielsegmentigen kleinen Kerne der Sommerformen reiche Nahrung, intensiven Stoffumsatz und genügende Oxydation der Stoffwechselprodukte, also rege Funktion der Stentorenzelle. Überwiegend finden sich kleinere Plasmakörper: die intensive Stoffwechselvorgänge verbrauchen den größten Teil des Sauerstoffs und ergeben eine geringere Teilungsgröße. Immerhin sind in algenreicher Umgebung auch große Formen häufig. (Große Oberflächen-, kleine Grundform.)

Die Wirkung der Außenfaktoren in ihrer Gleichzeitigkeit konnte auch in Kulturen festgestellt werden. Ich verfolgte das Verhalten der Freilandformen in hohen Standgläsern, an deren Grunde ein durchgeseibter Detritus des Fundorts sich befand. Die Gläser standen in einem Kelleraquarium bei  $5^{\circ}$  C. Nach einiger Zeit entwickelte sich in ihnen eine reiche Algenflora, während später die von dem Detritus ausgehenden Zersetzungsprozesse für den Gasgehalt des Mediums ausschlaggebend wurden. Entsprechend war das Aussehen der Stentoren:

10. Dez. 1920: Plasma groß, Kernsegmente groß (Fig. 19).

15. Dez. 1920: Plasma kleiner, Kernsegmente kleiner (Fig. 20): erhöhte Nahrungsaufnahme und Teilungsrate.

25. Dez. 1920: Plasma ebenso und größer, Kernsegmente ebenso und größer, häufig ungleichmäßig (Fig. 21): reichliche Nahrungsaufnahme, Beginn der Schädigung.

4. Jan. 1921: Plasma klein, Kernsegmentzahl klein, Segmente größer, unregelmäßig (Fig. 22): Schädigung, Sauerstoff- und Nahrungsmangel.



Fig. 19.

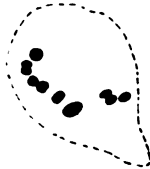


Fig. 20.



Fig. 21.



Fig. 22.

In den Figg. 19—22 sind jeweils die größten Exemplare abgebildet.

Noch eine andere Gruppe von Experimenten möchte ich zum Beweise heranziehen. Im Sommer 1921 wurden 16 Parallelkulturen unter den verschiedensten Bedingungsgruppierungen angesetzt. Das Ausgangsmaterial (s. Fig. 3) war bei ca. 30° C am 12. Juli 1921 gesammelt. Die 16 verschiedenen Kulturbedingungen im Aquariumwasser waren:

- I. Algen allein.
- II. Algen + Aufgußfutter.
- III. Algen + Colpidiumreinkultur.
- IV. Aufgußfutter ohne Algen.
- V. Colpidiumreinkultur ohne Algen.
- VI. Algen + Aufgußfutter in kleinem Glas bei 30° C (hohe T.).
- VII. " " " " großem Glas bei 30° C.
- VIII. " " " " kleinem Glas bei 20° C (tiefe T.).
- IX. " " " " großem Glas bei 20° C.
- X. " " " " bei 34° C.
- XI. " " " " bei tiefer Temperatur.
- XII. Aufgußfutter + 0,1 Proz. CaCl<sub>2</sub>.
- XIII. Algen + 0,1 Proz. CaCl<sub>2</sub>.
- XIV. Algen + Aufgußfutter + 0,1 Proz. CaCl<sub>2</sub>.
- XV. Eingedunstetes kalkhaltiges Wasser + Aufgußfutter + Algen.
- XVI. Aufgußfutter + 0,3 Proz. CaCl<sub>2</sub>.

Auf die Einzelheiten der Versuche soll nicht eingegangen werden, nur in zusammengefaßter Form möchte ich die Resultate bei der letzten Prüfung der Kulturen am 4. Aug. mitteilen. I, III, V, VI und XIII gingen sehr bald ein. Algen und Colpidienkultur für sich genügten nicht als Futter und die Kultur VI bei hoher Temperatur und wenig Wasser gedieh ebensowenig. Etwas besser hielt sich VII, doch war auch diese Zucht am 31. Juli ausgestorben. Von den am 4. Aug. noch im Gange befindlichen Kulturen zeigte II verschieden große Formen, IV solche mit großen Kernsegmenten, VIII sehr große, tiefblaue Plasmaformen, IX weit über 100 blaue große und mittelgroße Formen, X dagegen kleine blaue Stentoren mit zahlreichen Segmenten und XI mittelgroße bis große Individuen mit hellem Blau. Zucht XII hatte zahlreiche verschieden große Formen aufzuweisen, während XIV, XV und vor allem XVI sich durch kleinere häufig vakuolige Plasmakörper mit geringeren Kernsegmentzahlen auszeichnen. Deutlich zeigte sich dabei die Wirkung des  $\text{CaCl}_2$  als die einer Schutzlösung. Ich vermute, daß durch sie die Zersetzungsprozesse zurückgedrängt wurden.

Ich möchte noch bemerken, daß Herr Prof. BRESSLAU gelegentlich eines Gesprächs die günstige Wirkung einer 0,1proz.  $\text{CaCl}_2$ -Lösung in Infusorenkulturen erwähnte. Eine nähere Untersuchung der Kalziumchloridwirkung steht noch aus.

Im vorstehenden ist verschiedentlich des Stentorblaus Erwähnung getan worden und ich möchte deshalb noch kurz auf sein Verhalten eingehen. Da es in den Algenkulturen in den tiefsten Tönen auftrat, nahm ich lange Zeit an, daß seine Menge von der Quantität des gelösten Sauerstoffs abhängig sei, die oben erwähnte Kulturengruppe von Juli 1921 brachte aber die Gewißheit, daß die Menge des Farbstoffs eine Funktion des Stoffumsatzes ist. Daß auch bei Sauerstoffmangel der Farbstoff schwindet, indem er bei stärkeren Insulten in Form eines blauen Schleiers abgeworfen wird, erklärt sich aus der Hemmung der verdauenden Funktion der Stentorzelle unter solchen Bedingungen.

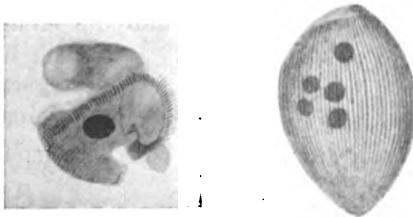
Zusammenfassend kann also über die Änderungen am Plasmaleib durch Außenbedingungen gesagt werden: Die Stränge des großmaschigen Entoplasmas sind entsprechend der Abnahme der Futtermenge mehr oder weniger von Vakuolen ersetzt oder verdrängt. Aber nicht nur Hunger, sondern auch Sauerstoffmangel bei reichlicher Fütterung führt zu stärkerer Vakuolisierung.

Andererseits ist von der Sauerstoffmenge die Größe des Plasmakörpers bei gleicher Futtermenge abhängig. Deshalb finden wir im Winter und im Sommer in algenreichen Gewässern große Plasmaformen, im Sommer in algenarmem Milieu und in sauerstoffarmen Medien kleine Formen.

### c) Der Teilungsvorgang.

Es bleibt noch übrig die Abänderungen der Teilung kennen zu lernen, die durch den Wechsel der Außenbedingungen hervorgerufen werden. Damit wird noch mehr Licht auf die Kernplasmabeziehungen bei *Stentor* fallen und dies wird zu Betrachtungen allgemeiner Art Anlaß geben, die im zweiten Teile mitgeteilt werden sollen.

Der normale Teilungsvorgang ist in seinen Hauptzügen seit JOHNSONS (1893) Untersuchung bekannt. Von dieser Norm bis zu den extremsten Formen der Kern- und Plasmateilung bestehen alle Übergänge, derart, daß es schwer ist, die Grenzen des Normalen zu bestimmen. *Stentor* ist in der Gestaltbildung in so hohem Maße von Außenbedingungen abhängig, daß man sich fast scheut dem Satze zuzustimmen, daß bei der Teilung immer zwei typische Tochterstentoren entstehen; nicht nur der Macronucleus kann in einem der beiden Teilprodukte fehlen, sondern auch das Plasma nimmt Formen an, die nur noch durch das mehr oder weniger erhaltene *Stentor*-Blau und einige oft abgeänderte Differenzierungen



a Fig. 23. b

der Pellicula als zu *Stentor* gehörig sich dokumentieren. Bei der Durchmusterung von Freilandmaterial beobachtete ich lanzettförmige Gebilde, deren Herkunft nur noch durch einige Membranellen an der Spitze und die Körperstreifung festzustellen war. Die Färbung war fast ganz verschwunden, einige wenige Kernsegmente lagen zusammengeballt in der Mitte dieses Teilgebildes (Fig. 23). Ein anderes Exemplar zeigte die typische *Spirostomum*-Form vor allem in der Lage der Wimperzone und unterschied sich von diesen Heterotrichen nur durch die tiefblaue Farbe und durch

das Fehlen der bekannten Kontraktionen. Wo ist hier eine Grenze zwischen normalem und abnormem Verhalten? Und was heißt selbst „normale Bedingungen“? Vielleicht gibt es eine Gruppierung von Außenbedingungen, unter denen auch diese Abnormitäten lebensfähig sind, die unter den gewöhnlichen Verhältnissen nach wenigen Tagen absterben.

Gehen wir davon aus, daß der normale Verlauf der Teilung Plasma und Macronucleus in zwei gleiche Hälften zerlegt, so haben wir damit einen Ausgangspunkt, von dem aus wir die Ursachen der Abweichungen von dieser Norm studieren können. Der erste Schritt der Teilung am Kern besteht in einer Zusammendrängung der einzelnen Kernglieder und schließlich in dem Übergang in die Stabform an Stelle der Rosenkranzform. Vermutlich läßt die bedeutende Schwellung der einzelnen Kernglieder diese Verdichtung der Perlschnur zustande kommen. Darauf folgt als nächstes Stadium der kompakte Kern. Nach einer gewissen Zeit nimmt der Kern wieder ein stabförmiges Aussehen an und von den beiden Enden her erfolgt nun die Bildung der neuen Segmente in doppelter Zahl. Inzwischen ist die „formative Periode“ (JOHNSON), also das Hervorwachsen der adoralen Wimperzone an der Seite des Stentors bis zur Körpermitte soweit gediehen, daß nunmehr eine Querrfurche den Plasmakörper einschnürt und gleichzeitig den Kern durchtrennt. Das geschieht etwa wenn die Segmentbildung von beiden Macronucleusenden her in der Mitte angelangt ist. Schließlich erfolgt die Loslösung der fertigen Tochtertiere. Die Beobachtung abnormer Vorgänge unter zufällig oder absichtlich veränderten Bedingungen ergab wichtige Aufschlüsse zur Analyse des Teilungsvorgangs. Es handelt sich da 1. um Bewirkung abnormer Teilungsvorgänge, hervorgerufen a) durch abnormes Kernverhalten, b) durch abnorme plasmatische Vorgänge und 2. um explosive Zerteilungen der Stentoren ohne gleichzeitige Teilungsvorgänge.

1a. Wie weiter oben ausgeführt wurde, muß unter ungünstigen Bedingungen, z. B. Hunger, starke Vakuolisierung des Plasmas mit Abnahme der Kernsubstanz zusammentreffen. Eine Folge davon ist dann leicht eine ungleiche Verteilung der Großkernsubstanz innerhalb der Kernmembran. An Stellen mit dichtem Plasma ballen sich die Segmente, während an Punkten, wo sich Vakuolen ausdehnen, nur Kernmembran liegt. Geht der schädigende Prozeß weiter, so kommt es an solchen Stellen der Membran zu Zerreißen und mehrere selbständige Macronuclei liegen im Plasma, die beim folgenden Teilungsvorgang sich auch selbständig kondensieren (Fig. 24a).



Eine Möglichkeit des Wiederverschmelzens solcher Teilkerns ist schon deshalb nicht denkbar, weil sie von einer vollständigen Membran umgeben sind, wie schon JOHNSON richtig nachwies. Diese Teilkerns mit ihren Micronuclei werden bei der Teilung als ebensoviele Centren wirken und deshalb das Plasma in ebensoviele Stücke zerlegen. Als

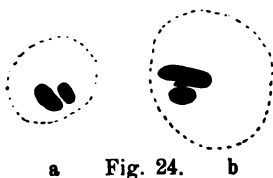
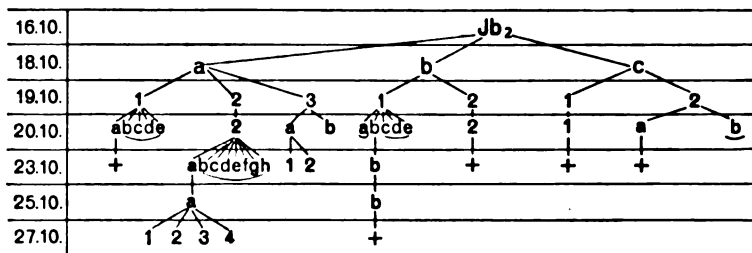


Fig. 24. a b

Beispiel für derartige Vorgänge möchte ich das Teilprotokoll der Zucht J vom 9. Okt. 1920 wiedergeben, deren Abkömmling Jb ab 15. Okt. in 20°, ab 19. Okt. in 25° C gehalten wurde. Während die Teilungsrate in Zimmertemperatur normalerweise 48 Stunden betrug (bei 25° C 24 Stunden),

traten bei einzelnen Abkömmlingen in dieser Zeit vielfache Teilungen ein, die sehr verschieden große Stentoren produzierten. Daß sie sich, soweit sie weiter beobachtet wurden, meist nicht mehr teilten, spricht für ihren abnormen Funktionszustand.

Tabelle VI.



Es scheint mir, daß dieses Verhalten dem entspricht, was GRUBER (1886) unter Teilung ohne dazwischenliegendes Wachstum versteht. Er gibt dafür ungünstige Bedingungen an und vermutet, daß solche Vorgänge zur Conjugation führen müßten. Über ihre direkten Ursachen sagt er nichts aus. Auch GREELEY (1902) berichtet von seinen Stentorkulturen, daß sie bei 25–28° C schnell 5–7mal sich teilten und dann bald abstarben. Hier muß ebenfalls die hohe Temperatur als Schädigung angesehen werden. Die oben beschriebenen Kern- und Plasmaveränderungen erklären die in der Tabelle niedergelegten Beobachtungen. Solche Kernzerreißen mögen aber auch erst bei der Kernkondensation eintreten, wo sicherlich die verschiedensten Zug- und Druckkräfte wirken. Dann liegen die beiden Kernteile noch in einer Form beieinander, die einer einzigen Masse nahekommt (Fig. 24 b). Als zweifelhaft, ob durch Kern-

zerreiung oder die spter zu besprechende ungleiche Teilung zustande gekommen, mssen Formen betrachtet werden, die als IB in zweigliedriger Reinkultur gezogen wurden. Die Endstadien dieses Klons sind z. T. in Fig. 25 wiedergegeben. Sie sind ungleich nach Kern- und Plasmamasse, obgleich sie unter den verhltnismig gleichen Bedingungen eines eingeschliffenen Objekttrgers lebten. Mit Sicherheit kann bei dieser Zuchtmethode Sauerstoff- und Nahrungsmangel angenommen werden.

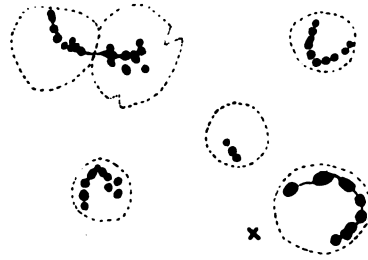


Fig. 25. X = kurz vor Teilung.

1b. Die nunmehr zu besprechende ungleiche Teilung hat ihre letzte Ursache zwar in plasmatischen Vorgngen, damit soll aber nicht gesagt sein, da nicht auch gleichzeitig Kernzerreiungen vorkommen. Das Ausschlaggebende fr diese Gruppe ist allerdings das Verhalten des Plasmas. Vor allem in den Kulturgruppen WXY und  $W_A X_A Y_A$  wurden diese ungleichen Teilungen wohl als Folge knappen Futters und mangelnder Sauerstoffzufuhr beobachtet. Aber auch im Freien konnte dieselbe Beobachtung gemacht werden. Eingangs wurde schon mitgeteilt, da in einer Population von *Stentor coeruleus* neben groen stets kleine Formen sich finden, die deshalb oft (GRUBER 1892, ALLESCHER 1912) als verschiedene Rassen bezeichnet wurden. Die GRUBER'sche „Zwerggrasse“ wurde spter allerdings von SCHUBERG (1896) als *Stentor multiformis* angesprochen. Schon die ersten Kulturen unter nicht sonderlich gnstigen Ernhrungsbedingungen brachten solche wesentlich kleineren Individuen hervor. Wie die Beobachtung der Teilungsvorgnge ergab, wurde dabei eine recht verschiedene Zahl von Kernsegmenten auf die Tochtertiere verteilt: oft waren die Unterschiede der Segmentzahlen nur gering und konnten bei gnstigeren Bedingungen schon in den nchsten Teilungsschritten wieder ausgeglichen sein (a), oft waren sie recht erheblich und blieben bestehen (b). Ich gebe fr beide Flle ein Beispiel:

Tabelle VII.

a) $W_1$ b:	10-8-10	{	9-9-7-8
			8-10
			6-8-10
b) $W_{A_1}$ $a_1$ :	12-15-10	{	12-15
			7-7-7-12?-7

Ich will auf weitere gleiche Beispiele verzichten und zur Besprechung der extremen Grenzfälle übergehen:

Am 7. Jan. 1920 teilte sich das Zuchttier  $W_{As}$  in die Tochtertiere a mit 20 Segmenten und b mit fraglicher Segmentzahl. Konnte der Segmentbestand von b nicht sofort festgestellt werden, so ergab sich schon am nächsten Tage, daß b überhaupt keine Macronucleus-segmente erhalten hatte. Das Protokoll lautete:

Tabelle VIII.

6. 1.	7. 1.	8. 1.	9. 1.	10. 1.	11. 1.	12. 1.	13. 1.		
$W_{As}$	a = 20	---	10 -- 15	---	---	11 -- 9	---	Die Zahlen bezeichnen die Anzahl der Segmente.	
									8 -- ?
									10 -- 11 < 9
b = ?	0 -- 0	fixiert	8 -- 8	8 -- 7					

Am 4. Tage der Beobachtung wurde der kernlose *Stentor* fixiert (Fig. 26), da nach seinen Drehbewegungen an Ort und Stelle sein Absterben zu erwarten war. Der Schwesterstentor, doch wohl auf diese Weise mit abnorm viel Macronucleus-substanz versehen, ist normal; die große Segmentzahl wird beim nächsten Teilungsschritt aber nicht beibehalten, sondern auf die Hälfte reduziert und der Kern damit auf die normale Größe gebracht. Das bedeutet, daß die anfängliche Segmentzahl im Verhältnis zur Plasmastruktur zu groß war. Dieser Fall ist in meinen Kulturen der einzige seiner



Fig. 26.

Art geblieben. Wie diese Teilung zustande kam wird sofort klar, wenn ich berichte, daß am 7. Jan. der zwanzigsegmentige Kern nach dem Stirnfeld zu verschoben war, so daß die konvexe Seite des Macronucleus diesem zugewendet war. Es war also anscheinend durch einen schädigenden Einfluß der Kern verlagert und bei der darauffolgenden Teilung nur Plasma abgeteilt worden. Auch das Plasma solcher großvakuoliger Formen scheint sich zu verschieben, wie neuerdings SCHMIDT (1921) für *Bursella spumosa* berichtet. Ohne Kernverlagerungen wurden ungleiche Teilungen ebenfalls häufig beobachtet. In den Kulturgruppen WXY und  $W_A X_A Y_A$ , die bei knappem Futter bzw. geringer Sauerstoffzufuhr gehalten wurden, kamen Fälle vor, wo die am *Stentor* herabwachsende Wimperzone eine Teilung erwarten ließ. Die Erwartung, am nächsten Tage

zwei Tochterindividuen zu finden, bestätigte sich nicht. Was war hier vorgegangen? Zufällige Beobachtungen brachten Klarheit: ein die Teilung vorbereitender Stentor konnte beobachtet werden, wie er an dem unteren Ende ein Stück Plasma einschnürte, das sich kurz darauf abtrennte. In einem Falle konnte ich feststellen, wie wenige Sekunden später das Plasmastückchen zerplatzte und nur noch die Reste des blauen Farbstoffs am Grunde der Uhrschale sichtbar blieben. Diese abortive Teilung gibt den Schlüssel zum Verständnis aller Grade ungleicher Teilung!

Während beim normalen Teilungsvorgang das bis zur Mitte der Myonemlänge abwärts wachsende Wimperband dort umbiegt und die beiden Tochtertiere abschnürt, ändert sich in Fällen, wo ungünstige Bedingungen ein ausreichendes Wachstum verhindern, die Länge dieses Wimperbandes nicht. Offensichtlich reicht es bei Individuen, die immer mehr im Wachstum zurückbleiben, weiter nach der Spitze zu, teilt also bei jedem Teilungsschritt immer kleinere Schwesterstentoren ab, während das obere Tier etwa gleich groß bleibt. Solche Fälle konnte ich öfter beobachten. Am 21. Dez. bot das Zuchttier  $V_3 b_2$  einen Anblick, wie ihn Fig. 27 wiedergibt. Die Teilungsfurche dieses langgestreckten Stentors in Fleischextraktlösung trennte gerade noch das unterste Segment des Macronucleus ab. Ohne Macronucleussegment erfolgte eine Teilung bei  $Xb1$  am 2. Jan. 1921 (Fig. 28). Ein anderer Fall von  $Ya$  wurde oben geschildert und verschiedentlich finden sich in meinen Protokollen Bemerkungen wie: Wimperstreifen bis  $\frac{5}{6}$  der Gesamtlänge herabwachsend. Ein besonders merkwürdiges Verhalten beobachtete ich bei einer Teilung, wo die Furche nicht horizontal, sondern vertikal vom Fußende her einschneidet, so daß ein zweifüßiges Individuum entstand, ähnlich dem, das FAURÉ-FREMIET (1906) als Monstrosität beschreibt. Diese Tatsachen machen auch die Herkunft des Stentorblaus erklärlich am Grunde der Zuchtschalen, deren Insassen soeben eine Periode lebhaftester Teilung hinter sich hatten: Sie rühren von zahlreichen Abortivteilungen, wobei die kernlosen Plasmamassen bald zerfallen. Diese Erscheinungen sind nur verständlich unter der Annahme, daß die Teilungsrate von einer gewissen Rhythmik beherrscht wird, daß also Wachstum und Teilung unabhängig sich



Fig. 27. Fig. 28.  
(schematisch)

auswirken. Dieser Rhythmus ist auch tatsächlich vorhanden, so groß auch die Veränderlichkeit der Teilungsrate durch Außenbedingungen, an größeren Zeiträumen gemessen, ist. Er wird gestört durch die Abortivteilungen, denn nach einer oder mehreren solcher Teilungen bleibt der Stentor einige Tage meist in Kugelform unverändert liegen. Später beginnen diese Vorgänge von neuem, die Rate ist verändert und was das Wichtigste ist: das Wimperband erreicht nurmehr die Mitte des Plasmakörpers. Es ist also wieder möglich, daß beim nächsten Teilungsschritt gleich große Individuen entstehen. Wenn auch vermutet werden könnte, daß während der Ruheperiode der Stentor herangewachsen sei und nun die alte Teilungsgröße wieder erreicht ist, so sprechen doch gewichtige Gründe für eine andere Auffassung. Beobachten wir das Verhalten der Micronuclei während der Teilung, so bemerken wir, daß zur Zeit, wo das Wimperband am Stentor herabwächst, die Micronuclei sich vergrößern. Sie sind zu dieser Zeit deutlicher sichtbar als sonst (Fig. 29. Ein Micronucleus neben einem Macronucleusglied). Wenn auch das von mir angewandte Borax-

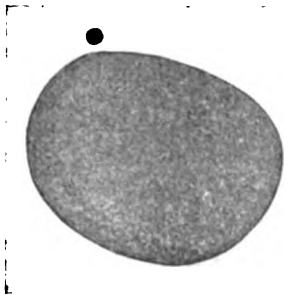


Fig. 29.

LEITZ Komp. Ok. 4  $\frac{1}{12}$  Ölimm.

karmin für die Färbung des Micronucleus nicht vorteilhaft war, konnte ich doch feststellen, daß die Kleinkerne zur besagten Zeit Spindelform annehmen und eine feine Zellplatte war in einem Falle festzustellen. Ich gab mich mit dieser Feststellung zufrieden, da sie nur eine Bestätigung der Angaben von JOHNSON brachte, daß in der „formativen Periode“ eine Teilung der zahlreichen (nach MULSOW [1906] etwa 50) Micronuclei erfolgt. In dem Falle

der abortiven Teilung verbleibt also nicht nur häufig der gesamte Bestand an Macronucleussubstanz in einer immerhin verkleinerten Plasmamasse, sondern es verdoppelt sich auch die Zahl der Micronuclei. Wiederholen sich diese abnormen Teilungen, so führen sie zu einem Übermaß an Kleinkernen. Wir wissen noch so gut wie nichts über die Rolle der Micronuclei bei der Teilung, und es soll nur die Vermutung geäußert werden, daß eine solche Anhäufung von Kleinkernsubstanz eine Störung des Teilungsrhythmus bedeuten könnte, auf die der Stentor mit Teilungsstillstand antwortet. Was während dieser Ruheperiode im Plasma vorgeht, konnte ich bisher

noch nicht ergründen, denn da in diesem Stadium offensichtlich auch die Verdauungsvorgänge eingestellt sind, ist bei allen Totalpräparaten ebenso wie lebenden Stentoren das Entoplasma dicht von Futterorganismen erfüllt, wodurch der lebende Kern sich der Beobachtung entzieht und eine Deutung der im Dauerpräparat neben dem Macronucleus sich färbenden Einschlüsse erschwert wird, besonders wenn sie bereits angedaut sind. Die in Frage kommenden Stentoren hatten ein Aussehen, wie es Fig. 13 darstellt. Bei Wiederbeginn der Teilungsvorgänge dagegen ist das Plasma vollkommen klar. Es liegt am nächsten hier eine Umregulierung der Kernfunktionen anzunehmen, wie MORGAN (1901) bei Regenerationsversuchen beobachtete. Ob diese mit Macronucleuserneuerung verbunden ist, muß unentschieden bleiben. Für eine solche Deutung spräche das außerordentlich regelmäßige Aussehen des Macronucleus nach solchen Teilungsdepressionen, das aber auch durch eine Strukturänderung des Plasmas zustande kommen könnte.

Ich hatte schon weiter oben kurz erwähnt, daß die Teilungsrate von Futter- und Sauerstoffmenge abhängig sei. Bei einer geeigneten Kombination (wenig Futter, wenig Sauerstoff) hätte also die Teilungsrate sehr herabgesetzt sein müssen. Das beweisen meine Plattenkulturen mit organischen Lösungen. Die Kulturen mit Fleischextraktlösung gediehen in diesem Punkte recht verschieden und zeigen gewöhnlich sehr große Intervalle zwischen zwei Teilungen. Infolge des Sauerstoffmangels schwindet das Plasma. Daß dies so ist, beweisen Versuche in tieferen Schalen: Die Stentoren gingen hier immer sehr schnell ein, in der Wärme schneller als in der Kälte. Die Objektträgerkulturen hielten sich nur wegen ihrer im Verhältnis zur Flüssigkeitsmenge sehr großen Oberfläche. Die Bestätigung dieser Ansicht brachten die Versuche mit zweigliederiger Reinkultur der Futterorganismen: Colpidien mit Colibakterien in einer Lösung von 1proz. Pepton + 1proz. Traubenzucker wurden auf eingeschliffenen Objektträgern Stentoren als Nahrung geboten. Die erste Reaktion bestand in einem zweimaligen Abwerfen der blauen Hülle. Der nunmehr gelbe Stentor kugelte sich ab und ging bald zugrunde. Nachprüfungen zeigten, daß weder die Colibakterien noch die Nährlösung allein diese Reaktion hervorriefen. Dagegen wurden Colpidien in geringerer Konzentration gut vertragen und natürlich auch gefressen. Auch diese Versuche ergaben (sie wurden später meistens in Uhrschalchen durchgeführt), daß der Sauerstoffmangel eine Plasmaverkleinerung herbeiführte, so daß häufig die Colpidien nicht mehr

eingestrudelt werden konnten und die Stentoren sich mit den Bakterien begnügen mußten. Die Teilungsrate war sehr herabgesetzt. Ich gebe im folgenden die größten Werte der Zeitintervalle zwischen zwei Teilungen für die beiden Versuchsgruppen:

Tabelle IX.

Zucht	Gruppe I (Fleischextraktlösung).						Gruppe II (Coli-bact. — Colpidien).	
	X	RT	Oc	LIV	XI	VIIIb	Ib <sub>1</sub>	I
Datum	17.—31. 1.	8.—30. 12.	10. bis 23. 12	22. 11. bis 6. 12.	8.—20. 12.	4.—20. 12.	9.—24. 6.	7.—27. 6.
Zeitspanne zwischen 2 Teilungen	18 Tage	23 Tage	14 Tage	15 Tage	13 Tage	16 Tage	16 Tage	20 Tage

Von einer Teilungsrate kann man hier nicht mehr sprechen. Die Ernährung ist ausreichend für den Betriebsstoffwechsel, aber ungenügend für den Baustoffwechsel oder der Sauerstoffmangel verhindert die Teilungsvorgänge. Dann würde gelegentliche Teilung mit einer zufällig herbeigeführten Sauerstoffvermehrung zusammenhängen. Ich möchte mich für die letztere Auffassung entscheiden, da bei der Coli-Colpidiummethode Algenzufuhr eine fast normale Teilungsrate hervorrief. Daß natürlich auch Ernährungsverhältnisse mitsprechen, zeigen die Versuche von M. HARTMANN (1921), der bei *Stentor coeruleus* dadurch die Teilung verhinderte, daß er Stücke des Plasmaleibes abschnitt; die regenerativen Prozesse ersetzen also die Teilung.

2. Diesen Schilderungen abgeänderter Teilungsvorgänge möchte ich Mitteilungen gegenüberstellen über anscheinend explosionsartig auseinandergesprengte Microindividuen von *Stentor coeruleus*, die den Anlaß zu dieser Arbeit gaben und nunmehr eine Erklärung finden sollen.

Bei Durchmusterung meines Freilandmaterials, das frisch am Tage vorher eingebracht war, entdeckte ich immer merkwürdige Microformen von *Stentor*, die entweder aus Längsrissen oder Querspaltungen entstanden gedacht werden mußten. Sie hatten meist eine lanzettliche Form, einige Membranellen bedeuteten den Rest der Wimperzone und der Macronucleus lag mit wenigen Segmenten zusammengefallen in der Mitte dieses Gebildes (Fig. 30). Oder das ganze Gebilde bestand nur aus der Wimperzone und ihrer

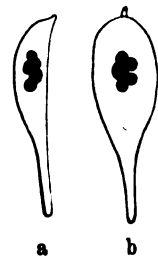


Fig. 30 (schematisch).  
a) Schmalseite.  
b) Breitseite.

nächsten Umgebung (Fig. 23b). Während die erstere Art eine dem normalen *Stentor* ähnliche Bewegung hatte, dreht sich die letztere Form meist im Kreise. Nachdem das Freilandmaterial einige Tage gestanden hatte, waren solche Formen nicht mehr zu finden. Der prinzipielle Unterschied von den vorher besprochenen Teilformen liegt darin, daß hier keine Umbildung zu einem einigermaßen normalen *Stentor* erfolgt. Die Tatsache, daß die Verletzung meist sehr groß ist oder daß der Kern nicht mehr normal funktioniert, kann als Ursache dafür angesehen werden.

Um der Frage, wie sie wohl entstehen möchten, auf den Grund zu kommen, trennte ich am Fundort sofort Boden- und Oberflächenmaterial in der Annahme, daß letzteres vielleicht sich anders verhielte als jenes. Im übrigen wurden auf dem Transport und im Institut beide Arten gleich behandelt. Und wieder traten zahlreiche Microstentoren auf, aber diesmal nur unter den Oberflächenformen. Die Grundformen hatten also die Behandlung, die in Umgießen und Durchschütteln der Gläser bestand, ohne Veränderung vertragen. Es konnte also entweder die Erschütterung sein oder die Imprägnierung des Wassers mit sauerstoffzehrenden Stoffwechselprodukten oder beide Faktoren zusammen, die zur Microindividuenbildung führten. Schüttelversuche, die daraufhin angestellt wurden, hatten zwar den Erfolg, daß Stücke des Ectoplasmas der Stentoren herausgerissen wurden. Aber der Schaden wurde bald wieder repariert durch Umbildung in neues Cortikalplasma; etwa stehengebliebene Reste von Plasma wurden sehr rasch angeschmolzen. Wurde länger und öfter geschüttelt, so zerflossen die Stentoren gewöhnlich. Niemals zeigte sich die für die Microform typische Längs- und Querzerreißung. Konnte also die Erschütterung des Mediums die merkwürdigen Gebilde nicht hervorrufen, so konnten es vielleicht die sauerstoffzehrenden Substanzen. Dafür spricht das unterschiedliche Resultat bei den Oberflächen- und Bodenformen; die letzteren sind an eine geringere Sauerstoffmenge angepaßt und ertragen deshalb Schwankungen des Gasgehalts.

Ich muß an dieser Stelle bemerken, daß zu verschiedenen Jahreszeiten die Stentoren in ihren Ansprüchen an den Sauerstoff des Wassers und an Temperaturen sich sehr verschieden verhalten: waren im Winter 25° die höchsten Temperaturen, die man ihnen zumuten konnte, so waren im Sommer 30° C durchaus Durchschnittswerte, während bei 20° die Zuchten schon den Charakter von Kälteulturen hatten. Das Material vom Juli 1921 war an eine geringe Wassermenge mit stärkster organischer Inanspruchnahme, allerdings bei



reichlichem Algenwuchs, angepaßt. Und so war es nicht verwunderlich, daß in dem Julimaterial keine derartigen Teilformen auftraten. Im Institutsaquarium wurden von diesem Fang zwei Gläser aufgestellt, davon das eine durchlüftet, das andere nicht. Nach 7 Tagen waren die Stentoren dieses letzteren Glases tot, die in jenem wiesen großen blaue Formen auf. Eine dritte Versuchsanordnung, dasselbe Material in Petrischalen, bestätigte die Befunde: hier hatten sich auch ohne Durchlüftung die Stentoren gut gehalten, da die große Oberfläche bei geringer Wassermenge einen reichlichen Gasaustausch ermöglichte, vor allem wenn hin und wieder umgerührt wurde.

All diese Tatsachen beweisen die ausschlaggebende Bedeutung des Sauerstoffs für *Stentor coeruleus*, so daß anzunehmen ist, daß eine Veränderung im Gasgehalt des Mediums vor allem durch Aufrühren des Grundes schädlich ist, was durch zunehmende Vakuolisierung des Plasmas sichtbar wird. In ihrem Gefolge treten dann wohl die Zersprengungen auf, die natürlich -- davon bin ich überzeugt -- durch Schütteln und Durchsieben des Materials begünstigt werden. In dieser Weise, nehme ich an, sind die Microindividuen bei *Stentor coeruleus* entstanden.

Fassen wir kurz zusammen, was über die Bedingungen des Teilungsvorganges zu sagen ist:

Der Teilungsvorgang kann von seinem normalen Ablauf abweichen bis zum Extrem völlig ungleicher Plasma- und Kernteilung. Abnorme Kernteilung hat ihre Ursache in Zerreißen des Kernes infolge schädlicher Einflüsse auf das Plasma und passiver Verlagerungen des Kernes, die soweit gehen können, daß nur noch Plasma abgeschnürt wird. Abnorme Plasma- und Kernteilung wird bedingt durch ungenügende Größenzunahme zwischen zwei Teilungen bei gleicher durch die Ausmaße des Flimmerstreifens bedingter Teilungsgröße. Die Vorgänge des Depressionsstadiums, das auf solche Abortivteilungen folgt, sind vorerst unbekannt. Der Rhythmus der Teilungsrate kann durch Außenbedingungen verändert werden, und zwar spielen Futter- und Sauerstoffmenge die größte Rolle. Die Bildung von Microformen ohne Teilungsvorgang ist der Anreicherung des Wassers mit sauerstoffzehrenden Stoffen zuzuschreiben. Dabei teilt sich das Plasma in meist kernhaltige Längs- und Quer-

stücke, die unter den Durchschnittsbedingungen nicht lebensfähig sind.

## B. Theoretischer Teil.

### a) Die Kernplasmabeziehungen.

Es ergibt sich aus dem Vorstehenden, daß eine Menge von Beziehungen zwischen Kern, Plasma und Teilungsvorgang einerseits und den verschiedenen Außenfaktoren andererseits bestehen. Um sie nochmals zusammen vor Augen zu führen, möchte ich sie in dem folgenden Schema gruppieren:

Tabelle X.

Beschleunigter Stoffumsatz <sup>1)</sup>.

Langsamer Stoffumsatz <sup>2)</sup>.

	Viel Sauerstoff.	Wenig Sauerstoff.	
Viel Futter	Große Kerne mit kleinen Segmenten, normale Plasmastruktur, großer Plasmakörper. Lebhaftige Teilung.	Große Kerne mit großen Segmenten, Plasmastruktur gröber, kleiner Plasmakörper, wenige Teilungen. Depression.	Mittelgroße Kerne mit großen Segmenten, große Vakuolen, große Plasmakörper. Lebhaftige Teilung.
Wenig Futter	Kleine Kerne mit kleinen Segmenten, vakuoliges Plasma, großer Plasmakörper. Lebhaftige Teilung.	Kleine Kerne mit großen Segmenten, vakuoliges Plasma, kleiner Plasmakörper, Teilung selten. Nicht dauernd lebensfähig.	Kleine Kerne mit großen Segmenten, große Vakuolen, großer Plasmakörper. Teilung selten.

<sup>1)</sup> Infolge hoher Temperatur.

<sup>2)</sup> Infolge tiefer Temperatur.

In erster Linie möchte ich betonen, daß dieses Verhalten der Zellkomponenten nur vom jeweiligen Zustand des Ausgangsmaterials aus betrachtet werden muß. Z. B. war die Anpassung an die Konzentration der Stoffwechselprodukte bei den Sommerformen recht weit gediehen, wenn auch die sehr reichlich entwickelten Algen sicherlich starke oxydative Wirkungen entfalteten. Unter diesen Voraussetzungen sind die Ergebnisse ganz eindeutig. Im ersten Teil dieser Arbeit waren die Wirkungen geschildert worden, die die modellierende Tätigkeit der Außenbedingungen an der *Stentoren*-Zelle erzielt. Diese formende Wirkung schien sich ziemlich selbständig auf Plasma, Kern und den Teilungsvorgang zu erstrecken. Nur eine feste Beziehung sahen wir bisher: die verschiedene Größe der Kernsegmente und ihr Abstand voneinander sind der Ausdruck für den Zustand des Plasmas, in das der Kern eingelagert ist. Mit der zunehmenden Vakuolisierung des Plasmas müssen die Ab-

stände der einzelnen Segmente des Macronucleus sich vergrößern, ungleichmäßig werden und eventuell der ganze Großkern seine Lage ändern, da er nur in den Plasmasträngen liegen kann. Die Menge des in solchen Strängen und Kreuzungspunkten angesammelten Plasmas bestimmt die relative Größe des einzelnen Segments. Umgekehrt wird mit zunehmender Homogenisierung des Plasmas die Perlenreihe des Rosenkranzes dichter und gleichmäßiger, und die einzelnen Perlen gleichen sich in der Größe ihren Nachbarn an. Die übrigen Reaktionen auf die Umweltwirkungen, muß man annehmen, laufen vollständig selbständig ab und doch kommen dabei durchschnittlich so normale Größen- und Formverhältnisse zustande, daß die Idee einer festen Größenbeziehung zwischen Kern und Plasma aufkommen konnte. Es sind zwei Ursachen, die dazu geführt haben. Erstens das Zusammenwirken von meist mittleren Außenbedingungen, die wir als die „normalen“ bezeichnen. Und zweitens als viel wichtigere Ursache die Einstellung des Gesamtorganismus auf die gewöhnlich vorhandenen mittleren Außenbedingungen, also sein Angepaßtsein und die Reaktion dieses biologischen Systems auf die Wirkung der Bedingungen an den verschiedenen Angriffspunkten, den Systembestandteilen. Damit ist schon gesagt, daß die Außenbedingungen sich niemals in aller Schärfe auswirken, sondern die sichtbare Wirkung ein Kompromiß darstellt. Nur außergewöhnliche, extreme Faktoren rufen einseitige Reaktionen hervor, die aber häufig mit der Gefahr verbunden sind, daß das lebendige System seinen stationären Gleichgewichtszustand aufgibt und zugrunde geht.

Solche extreme Reaktionen wurden nun auch in den vorliegenden Untersuchungen beobachtet, was sie bedeuten, wird aber erst klar, wenn wir die physiologische Rolle der Zellbestandteile bei *Stentor coeruleus* beurteilen können.

Aus der innigen Beziehung zwischen Struktur des Plasmas und Form des Rosenkranzkernes ist auf einen lebhaften Stoffaustausch zwischen beiden zu schließen und ich will versuchen, das näher zu begründen. Man muß sich vorstellen, daß der Macronucleus einen Schlauch darstellt, die Kernmembran, die alle Eigenschaften organischer Membranen besitzt. An den Stellen, die mit dem umgebenden Plasma in Berührung stehen, bilden sich die Ansammlungen der Chromatinsubstanz, und je nach Plasmamenge und Ernährungszustand sind diese Ansammlungen verschieden groß. Bei einem homogenen wenig vakuolisierten Plasma werden sie im allgemeinen gleich sein, in stark vakuoligem können zwischen großen Kernsegmenten auch ganz unscheinbare auftreten. Eine

tiefgehende Veränderung des Kernes geht bei dem Teilungsvorgang vor sich: der gestreckte Rosenkranz verkürzt sich, seine Glieder verdicken sich und schließlich sinkt die ganze Masse zum kompakten Kern zusammen. Dann wogt die Kernmasse wie eine schwere Flüssigkeit hin und her, wie aus einem Spannungszustand befreit. Die Lösung dieses Spannungszustandes beginnt mit der Quellung der Micronuclei, und gleichzeitig rücken die zahlreichen Kleinkerne zusammen. Vermehrung der Segmente, d. h. Wachstum der Kernsubstanz beobachteten wir am einzelnen Kernglied und an den Enden des ganzen Kernes. JOHNSON (1893) leugnet, daß es zwischen zwei Kernteilungen zu einer Segmentvermehrung kommt, nimmt vielmehr an, daß diese nur nach Kernkondensierung auftritt. Abgesehen von vielen gegenteiligen Einzelbeobachtungen sprechen in erster Linie die Stentoren mit umgeschlagenen Kernenden gegen die Behauptung JOHNSON'S. Dieses Wachstum muß ein Ausdruck der Stoffaufnahme aus dem umgebenden Plasma sein, denn es geht entsprechend der Futtermenge vor sich. Die neugebildeten Segmente werden noch keine Micronuclei besitzen. Erst die nächste Kernkondensation wird eine allgemeine Mischung der Kernsubstanz und eine Neuverteilung der Micronuclei bringen. Dann verschwinden auch die eingeschlagenen Kernenden. Neben diesem funktionellen Kernwachstum muß das Teilungswachstum oder die Kernschwellung unter schädlichen Außenbedingungen als ein wesentlich anderer Prozeß angesehen werden, nämlich als eine Funktionsstörung. Vielleicht läßt sie sich unter der Annahme verstehen, daß Kernstoffe verhindert werden, durch die Membran in das umgebende Plasma zu treten. Daß dieser Zustand stets durch Sauerstoffzufuhr beseitigt wird, zeigt, daß wahrscheinlich Stoffe fermentativen Charakters durch den Sauerstoff aktiviert werden, vor allem aber durch  $H_2O_2$  (Sauerstoff in statu nascendi). Die Hemmung der Fermentbildung geht aber vom Plasma aus, wo durch nicht beseitigte Stoffwechselprodukte der fermentative Prozeß zum Stillstand kommt. Die Wirkung des Sauerstoffs erstreckt sich also zuerst auf das Plasma, wo aus dem Kern stammende Fermente in Tätigkeit gebracht werden und erst in zweiter Linie auf den Kern, wo die Neubildung solcher Fermente wieder belebt wird. Die Kernschwellung bei Stentoren, deren Plasma von unverdaulichem Futter erfüllt ist, und bei Winterformen, wo Mangel an aktivem Sauerstoff und vielleicht Überproduktion an Fermenten bei herabgesetztem Stoffumsatz anzunehmen ist, findet so ihre Erklärung. Diese Depressionszustände können als eine Art Hungerzustand aufgefaßt

werden. Den gleichen Vorgang der Kernschwellung finden wir aber bei der Vorbereitung zur Teilung wieder und die Frage drängt sich auf, ob hier ähnliche Ursachen zugrunde liegen. Außer acht zu lassen ist die Rhythmik des Vorganges und alle Erscheinungen, die damit zusammenhängen. Wenn man nun bedenkt, daß beim Zellwachstum zwischen zwei Teilungen Kern und Plasma wachsen, die Kernoberfläche aber im Verhältnis zur Plasmamasse im Wachstum zurückbleibt, ist verständlich, daß ein Moment eintritt, wo die Schädigungen der Stoffe, die von den abgegebenen Kernsubstanzen im Plasma nicht bewältigt werden, so groß werden, daß sie die Fermentabgabe dieses Kernes stören („Distanzfaktor“, NEMEČ). Dieser wird dadurch geschädigt und mit ihm die Micronuclei, die daraufhin in Teilung eintreten. Zur Bestätigung dieser Ansicht möchte ich auf die Untersuchung von POPOFF (1909) hinweisen, der durch schädliche Chemikalien ebenfalls Micronuclei zur Teilung veranlaßte, der dann Zellteilung folgte. Daß Sauerstoffzufuhr diesen depressionsähnlichen Vorgang beschleunigt, hat damit nichts zu tun. Hier handelt es sich um Änderung der Teilungsrate, des in der Stentorenzelle verankerten Rhythmus. Dieser kann dann umreguliert werden, wenn sich zwischen Wachstum und Teilung ein Mißverhältnis herausgebildet hat. Der neue Rhythmus, der Außen- und Systembedingungen entspricht, arbeitet dann wieder mit einer gewissen Konstanz bis zur nächsten Störung.

Wir müssen also annehmen, daß der Kern die Bildungsstätte fermentartiger Stoffe, vielleicht von Profermenten ist, die ihr Baumaterial aus dem umgebenden Plasma beziehen. Kleine Kernsegmente zeigen dann einen Membranzustand an, der ungehinderten Austritt der Fermente erlaubt und damit die Assimilation im Plasma ermöglicht. Sowohl im Hunger- wie im Depressionsstadium als auch in gewissem Sinne vor der Teilung verhindert eine Zustandsänderung der Kernmembran durch Anreicherung von Stoffwechselprodukten in der Umgebung die Abgabe der Fermentstoffe an das Plasma und führt, vielleicht unter Mitwirkung von Wasseraufnahme, zur Kernschwellung, die durch Sauerstoff behoben wird, bzw. durch den Teilungsvorgang. Es ist zu vermuten, daß der im Wasser gelöste Sauerstoff dabei weniger wirksam ist als das von den Algen abgegebene  $H_2O_2$ . Diese Anschauung würde in manchen Punkten

mit den Ansichten von VERWORN (1892) über die Kernplasmabeziehungen übereinstimmen.

In der gleichen Richtung liegt auch die Erklärung für das Verhalten des Plasmas. Um von der auffallenden Tatsache des Plasmaschwundes auszugehen, nicht nur bei Nahrungsmangel, sondern auch bei Sauerstoffarmut, könnte man auch hier annehmen, daß der Sauerstoff die Plasmahaut durchlässig macht und in seiner Abwesenheit die Plasmahaut sich verdichtet, so daß Wasseraufnahme verhindert wird. Weniger sind es assimilatorische Effekte, die Zellvergrößerung bewirken: das zeigen die großen Plasmakörper in den Sauerstoff-Hungerkulturen und die kleinen in den Nährlösungskulturen, deren ausreichende Futtermengen sich in dem Kernwachstum zu erkennen geben. Gewiß bewirkt der Abbau der Stoffe eine Erhöhung des osmotischen Druckes durch Spaltung der großen Moleküle in kleinere. Wichtiger erscheint für die Größenzunahme der Stentoren die Tatsache, daß  $H_2O_2$  die Permeabilität reversibel erhöht ähnlich wie die Kohlensäure bei den Blutkörperchen, wie HÖBER (1914) nach SZÜTS berichtet, wie ganz allgemein eine normale Komponente eines Stoffes, die in wechselnder Konzentration die Zellen umgibt, befähigt ist die Permeabilität zu ändern.

Die Unterdrückung von Teilungsvorgängen bei den Fleischbrühe- und Reinkulturzuchten ist als Lähmung der Teilungsrate durch Sauerstoffmangel im Plasma aufzufassen, wie JOLLOS (1921) kürzlich ebenfalls die Meinung ausgesprochen hat, daß der erblich festgelegte Sitz der Teilungsrate das Plasma ist. Von diesen Anschauungen aus ist das Verhalten von Macronucleus und Plasma bei *Stentor* in allen Umweltzuständen verständlich. Von normalem Verhalten, das den Anschein einer festen Relation zwischen Kern und Plasma aufkommen ließ, abweichend, drückt sich das eine Extrem in Plasmaschwund und reichlichem Wachstum des Macronucleus, das andere Extrem in einem sehr großen, zum Teil von Vakuolen erfüllten Plasmaleib mit wenigen schmalen Segmenten des Großkerns aus. Wenig Plasma mit wenig Kernsubstanz kommt bei den ungleichen Teilungen häufig vor, großer Kern in großem Plasmaleib fällt unter die Norm. Für das gegensätzliche Verhalten beider Zellkomponenten sehen wir in Nahrungsquantität und der Menge des im Wasser gelösten Sauerstoffs die bewirkenden Faktoren.

## b) Literaturbesprechung.

Im Mittelpunkt aller Untersuchungen an *Stentor* standen von jeher Teilungsvorgang und Kernveränderung. Eine von BALBIANI (1891) zuerst beobachtete Erscheinung, die auch JOHNSON (1893) beschreibt und mit Regeneration bezeichnet und die auch GREELEY (1902) erwähnt, muß durch meine Untersuchungen eine andere Deutung erfahren. BALBIANI beobachtete eine Folge von Erscheinungen genau wie beim Teilungsvorgang (neue Peristomanlage, kompakter Kern). Die Peristomanlage vereinigte sich sodann wieder mit der alten und eine Teilung unterblieb. Da dieser Vorgang besonders unter ungünstigen Bedingungen in Erscheinung trat, liegt es nahe zu vermuten, daß die früheren Autoren die Abortivteilung übersahen und nur die formative Periode beobachteten. Denn für eine Erneuerung eines Organells wie des Peristoms ist eine Kernverdichtung nicht notwendig. Außerdem berichtet JOHNSON, daß ein *Stentor* sich „anstatt“ Regeneration einer Teilung unterzog. Die Kernsegmentvermehrung, die dieser Autor sah, ist ebenfalls mit Teilung vereinbar. Das Verhalten der Micronuclei wird nicht besonders erwähnt und wird vermutlich analog dem bei Teilung sein.

In der ungleichen Teilung sieht SCHUBERG (1891) eine Folge eines mehr oder weniger großen zeitlichen Abstandes von der Conjugation. Das ist schon deshalb unwahrscheinlich, weil die Conjugation bei *Stentor* im Freien anscheinend höchst unregelmäßig auftritt. HAMBURGER (1908) und MULSOW (1913) konnten sie nur im Frühjahr feststellen.

ALLESCHER (1912) geht von der falschen Annahme aus, daß die Stentoren verschiedener Größe Vertreter zahlreicher Rassen seien. PROWAZEK (1904) stellte fest, daß Zwergindividuen vor Depressionen auftreten. Bei solchen Teilungen kamen auch kernlose Stücke vor. Bemerkenswert ist, daß PROWAZEK auch von der Regeneration kernloser Stücke berichtet, allerdings nimmt er die Anwesenheit gewisser chromatischer Substanzen im Plasma an. Aber auch ohne das ist es durchaus verständlich, wenn z. B. von Peristomresten aus ein neues Peristom ohne Kern sich bildet. Über die Lebensdauer kernloser Stücke machte PROWAZEK ähnliche Beobachtungen wie ich oben mitgeteilt habe. Das Verhalten solcher kernloser Stücke ist die beste Illustration einer Abgabe von Stoffen aus dem Kern an das Plasma. Sind im kernlosen *Stentor* diese Stoffe aufgebraucht, so ist die Assimilation unterbrochen und die scheinbar ungestörten Funktionen kommen zum Stillstand. Auch GRUBER (1886) vertrat den Stand-

punkt, daß bei einmal eingeleiteten physiologischen Prozessen der Kern überflüssig ist. Seinen Ausführungen über den normalen Teilungsvorgang bei *Stentor* kann ich nicht beipflichten. So sagt er, daß die Nahrungsmenge für die Teilung unwesentlich ist und bemerkt doch gleich im nächsten Satze, daß seine Kulturen bloß bis zur vierten Generation gediehen sind (doch wohl wegen ungenügender Nahrung!), und zwar ohne Wachstum zwischen den Teilungen. Dieses Verhalten führt nach ihm schließlich zur Conjugation. Auch er beobachtete eine Rhythmik des Teilungsvorganges, die sich in der „Teilung ohne nachfolgendes Wachstum“ ausspricht, und eine festgelegte Teilungsrate von normalerweise 48 Stunden. Daß die Stentoren in reinem Wasser sich nur bis zur vierten Generation hielten und dabei etwa auf  $\frac{1}{4}$  ihres Volumens reduziert wurden, spricht für die Wirksamkeit des Sauerstoffs bei der Teilung. Das ganze Verhalten der GRUBER'schen Stentoren findet seine Erklärung im ungeeigneten Futter.

Der Teilungsvorgang kann schon bei Erscheinen des Wimperbandes nicht mehr rückgängig gemacht werden. Dies wies STEVENS (1903) durch dorsoventrale Teilung eines Stentors in der formativen Periode nach. In beiden Teilen trat nach einiger Zeit Kernkondensation ein. Bei den Abortivteilungen konnten kleinste Plasmastücke ohne Kern nicht mehr funktionieren. In diesem Zusammenhange ist es von Interesse, die Behauptung F. LILLIES (1896) zu vermerken, daß der kleinste Teil eines *Stentors*, der noch zu regenerieren fähig ist,  $\frac{1}{8}$  der Länge und  $\frac{1}{27}$  des Volumens eines *Stentors* betragen muß. Er führt dies auf eine bestimmte Minimalstruktur zurück, die zum Leben notwendig sei. Diese Teilstücke wurden im Schüttelversuch gewonnen. Ich glaube allerdings, daß diese Zahlen nicht die unterste Grenze angeben, vorausgesetzt, daß die Teilstücke einen Kern besitzen, also funktionieren. Schon aus meinen Abbildungen ist ersichtlich, daß Verkleinerung auf  $\frac{1}{64}$  des Normalvolumens möglich ist. Solche Verhältniszahlen zwischen größten und kleinsten Stentoren fand auch MORGAN (1901), ist aber der Meinung, daß die wirklichen Werte weniger extrem sind, da das Plasma Wasser verliert.

Eine eingehende Würdigung muß die Literatur finden, die sich mit den Depressionszuständen der Protozoen befaßt, in erster Linie die Arbeiten der HERTWIG'schen Schule. Nach R. HERTWIG's (1902) und POPOFF's (1908) Angaben führt Hunger und Depression ebenso wie das Teilungswachstum des Kerns zur Kernvergrößerung. Diese letztere stellen beide Autoren (1908) in einer Kurve dar, die unser



Interesse erfordert. Während zwischen zwei Teilungen die Kurve des Plasmawachstums regelmäßig ansteigt, sinkt die Kurve des Kernwachstums zuerst ab, steigt dann sehr flach an und vereinigt sich zuletzt steil ansteigend mit der Plasmakurve. Nach HERTWIG bedeutet dieser letzte Teil das Teilungswachstum, der übrige Teil der Kurve ist die Darstellung des funktionellen Wachstums. Wie verhält es sich aber mit dem ersten Absinken der Kurve? HERTWIG erklärt es mit erhöhter Resorption des Chromatins nach der Teilung. Nach meinen Anschauungen ist diese Kernverkleinerung durchaus verständlich: die Kernschwellung wird nach der Teilung, die ihre Ursachen beseitigt, rückgängig gemacht und damit erklärt sich das Absinken der Kurve.

Aber nicht nur die Kernschwellung als Einleitung der Teilung, sondern auch die depressive Veränderung muß als pathologischer Prozeß angesehen werden, denn sie läßt sich durch günstige Bedingungen bei *Stentor* entweder vermeiden oder rückgängig machen. Damit schließe ich mich Ansichten an, die von ENRIQUES (1912) zuletzt geäußert wurden. Eine weitere Überlegung läßt Zweifel aufkommen, ob parthenogenetische und Conjugationsvorgänge eine im Lebenszyklus begründete Notwendigkeit sind. Es ist nämlich bemerkenswert, daß Conjugation und parthenogenetische Kernerneuerung hauptsächlich bei Formen beobachtet werden, die in polysaprogenen Medien sich aufhalten. Betrachten wir die Gattung *Paramaecium*: wir sehen, daß Conjugation und Parthenogenese bei *putrinum*, *aurelia* und *caudatum* oft beobachtet werden. Sehr viel seltener scheinen solche Prozesse bei *bursaria* zu sein, die bekanntlich in Symbiose mit Grünalgen lebt. Es ist nicht bekannt, daß Infusorien, die symbiotische Algen mit sich führen, eine periodische Kernerneuerung durchmachen. Dagegen ist *P. putrinum* den meisten Conjugationen unterworfen, wie JOUKOWSKY (1898) mitgeteilt hat. *Putrinum* lebt aber in polysaprogenen Umgebung und die häufige Erneuerung des Kernmaterials ist vielleicht gerade deshalb notwendig. Andere Formen mit symbiotischen Algen, wie *Bursella spumosa* (SCHMIDT 1921) und Formen, die an einen sauerstoffreichen Lebensraum angepaßt sind, wurden selten oder gar nicht in Conjugation angetroffen. Das gilt auch für *Stentor*, denn bisher wurde die Conjugation bei *Stentor coeruleus* nur im Frühjahr im Freien und in Aquarien unter anscheinend ungünstigen Bedingungen festgestellt (MULSOW 1913). Schließlich muß hier erwähnt werden, daß M. HARTMANN (1917—21) gerade bei den autotrophen Volvocineen Befruchtungsvorgänge ausschalten konnte, während WOODRUFF (1921),

dessen *Aurelia*-Kulturen bereits bis zur 8000. Generation (Dez. 1920) gediehen sind, diese Kulturen zwar von Conjugationen, nicht aber von parthenogenetischen Kernerneuerungen freihalten konnte.

Nach allem bin ich also geneigt, die depressiven Kernzustände bei den Infusorien durch die Außenbedingungen veranlaßt zu betrachten. Sie sind aber nicht zu vermeiden, weil viele der in Betracht kommenden Formen an polysaprobe Umgebung angepaßt sind. Es ist allerdings nicht immer notwendig, daß solche Formen stets Kernveränderung zeigen, wie JOUKOWSKY (1898) für *Pleurotricha lanceolata* zeigte. Hier traten niemals Degenerationerscheinungen auf. Nur ungleiche Teilprodukte ließen ihn auf verschiedene Bedingungen innerhalb seiner Kulturen schließen. Auch in einem anderen Punkte stimme ich mit JOUKOWSKY überein. Nach ihm ist die Teilungsrate abhängig 1. von Temperatur, 2. von der Menge der Stoffwechselprodukte, 3. von Individualität und Vergangenheit. Ersetzen wir Stoffwechselprodukte durch den Quotienten  $\frac{\text{Nahrungsquantum}}{\text{Sauerstoffmenge}}$ , Individualität durch Reaktionsnorm und Vergangenheit durch die Summe von Regulationen, die als Folge der Depression notwendig werden, so kann man JOUKOWSKY völlig beistimmen. Dieser Autor beobachtete auch die Trennung des Kernes in einzelne Stücke innerhalb des Plasmaleibes wie vor ihm JOHNSON und nach ihm GREELEY und SCHMIDT.

Wie schon oben erwähnt, hat OTTO HARTMANN in einer Reihe von Arbeiten den Temperatureinfluß auf Zelle, Kern und Nucleolus und auf die Relationen zwischen ihnen in den verschiedensten Tiergruppen geprüft. Es ist klar, daß dieser Einfluß vor allem auf heterotrophe Organismen noch weiter analysiert werden kann und außerdem in vielen Fällen gar nicht der entscheidende Faktor ist. Dadurch bleibt das Ergebnis unsicher und deshalb sind HARTMANN'S Resultate an autotrophen Pflanzenzellen klarer. Ein allgemein gültiges Resultat springt bei diesen Untersuchungen nicht heraus, sondern der Verfasser sieht in dem Verhalten der Zellen die Summe innerer und äußerer Bedingungen, die an den Zellbestandteilen in selbständiger Weise angreifen, ein Resultat, dem man beistimmen kann. Von speziellem Interesse ist seine Feststellung, daß die Zellgröße im Sommer stets geringer ist als im Winter, dann die Tatsache, daß die Depression ein ganz anderes histologisches Bild bietet als alternde Zellen, nämlich vergrößerte Kerne. Bedeutsam scheint mir HARTMANN'S Bemerkung, daß die Kernplasmarelation in Teichen größer ist als in Seen. Das Überwiegen der Litoralzone

in jenen und damit die energischere Wirkung der in dieser Zone reichlichen Bodengase mag dabei eine gewisse Rolle spielen, während in Seen das Pelagial für den Gesamtgasgehalt des Wasserbeckens ausschlaggebend ist. In pflanzenphysiologischen Experimenten stellte HARTMANN die Abhängigkeit der Plasmastrukturen von der Temperatur fest, so daß starke Temperaturerhöhung und Hunger dieselben Bilder ergeben, und er berichtet, daß eine Relationsänderung nach seinen Beobachtungen niemals von selbst zurückgeht, wie JOLLOS (1921) das für Protozoen behauptet. In der Arbeit über Größenänderungen der pflanzlichen Chromatophoren betont HARTMANN vor allen Dingen die große Ungewißheit, ob die Zellverkleinerung durch Substanzabgabe oder durch Wasserabgabe erfolgt. Damit wird aber jeder Vergleich von Plasmagrößen illusorisch, worauf schon v. TSCHERMAK (1916) hinwies. Gleich NEMEČ und CHILD ist HARTMANN der Meinung, daß das Alter die Kernmembran verfestigt und so eine relativ geringere Kerngröße resultiert.

Ich möchte den Abschnitt damit beschließen JOHNSON'S Beobachtungen über Physiologie und Biologie der Stentoren kurz zu besprechen. Wie alle Autoren, die sich mit *Stentor*-Kulturen befaßten, gelang es ihm nicht, *Stentor* über einige Generationen hinaus zu züchten. Mit Heuinfus und *Glaucoma* kam keine regelmäßige Teilungsrate zustande, dagegen ergab Zugabe von *Scenedesmus* bedeutend bessere Resultate und der Verfasser konnte wenigstens 10 Generationen beobachten, ganz entsprechend meinen Erfolgen mit Algen. Nach 2—3 Teilungen machte sich die reduzierte Teilungsgröße bemerkbar. Als Grund gibt JOHNSON ungenügende Zeit zum Vollwachstum an. Mir scheint Nahrungsmangel bedeutend wahrscheinlicher, weil eine 24 Stundenrate bei ca. 20° C durchaus normal ist. Auch ohne Futteraufnahme kam Teilung zustande (*Scenedesmus*-Wirkung!). Zwergformen von 5—10 Segmenten hatten relativ sehr viel weniger Plasma. JOHNSON kommt zu dem Resultat, daß bei schmaler Kost *Stentor* am besten gedeiht, wenn auch die Teilung dabei unterbleibt, und er betont, daß die größten Formen keineswegs die fruchtbarsten und kräftigsten sind. Eine Deutung dieser Befunde ist durch meine Ausführungen gegeben worden. JOHNSON'S Kulturbedingungen waren ungünstiger als die entsprechenden Freilandbedingungen, denn nach kurzer Zeit wurden die Abkömmlinge verschieden groß.

Nach Abschluß der Arbeit erschien eine Untersuchung von ZWEIBAUM (1921) in der nachgewiesen wird, daß die Sauerstoffabsorption bei *Paramecium caudatum* doppelt so groß ist nach der

Conjugation wie vorher. Das ist ein neuer Beweis für den Wert des Sauerstoffs für die Kernfunktion, und die Tatsache, daß unter günstigen Bedingungen die Höhe der Sauerstoffabsorption nach der Conjugation längere Zeit erhalten bleiben kann, spricht dafür, daß in erster Linie Außenbedingungen den Kern schädigen und damit Conjugation auslösen.

Damit will ich die Literaturbesprechung abschließen. Aus den vorstehenden Untersuchungen und der Durchsicht der Literatur ist für die Kernplasmabeziehungen die Erkenntnis gewonnen worden, daß es nicht notwendig ist, irgendeine feste Beziehung zwischen Macronucleus und Plasmamenge anzunehmen, sondern daß es sich hier, wie schon WOODRUFF (1913) ohne es näher zu begründen, vermutete, um eine zufällige Kombination mittlerer Bedingungen handelt, die den Eindruck einer bestimmten Relation hervorrufen.

Würzburg, April 1922.

### Erläuterungen zu den Textfiguren.

Sämtliche Figuren sind, soweit nicht schematisch oder mit Angabe der Vergrößerung, mit Comp. Oc. 4, LEITZ' Apochromat 16 mm und Zeichenapparat halb-schematisch gezeichnet. Die Figuren 1—12, 14, 15, 17—22, 24, 25, 27, 28 und 30 sind auf die Hälfte verkleinert wiedergegeben. Die Körperumrisse wurden vielfach in durchbrochener Linie dargestellt, da es sich um Totalpräparate handelt, deren Plasmakörper durch den Druck des Deckglases und entsprechend der Konsistenz des Kanadabalsams mehr oder weniger zusammengedrückt wurde. Verschiedene Formen können also nur bedingt verglichen werden. Die schematischen Zeichnungen haben lebendes Material zur Vorlage gehabt. Die Figuren mit Angabe der Vergrößerung wurden ebenfalls mit Zeichenapparat gezeichnet.

### Literaturverzeichnis.

- 1) ALLESCHER, M.: Über den Einfluß der Gestalt des Kernes auf die Größenabnahme hungernder Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 27 1912.
- 2) BALBIANI, E. G.: Sur les régénérations successives du péristome comme caractère d'âge chez les Stentors et sur le rôle du noyau dans ce phénomène. Zool. Anz. Bd. 14 1891.
- 3) BÜTSCHLI, O.: Protozoa. in: BRONN's Klassen und Ordnungen 1887—89.
- 4) ENRIQUES, P.: Die Nahrung und die Struktur des Macronucleus. Arch. f. Protistenk., Bd. 26 1912.

- 5) FAURÉ-FREMIET, E.: Sur un cas de monstrosité chez *Stentor coeruleus*. Arch. d'Anat. micr. T. 8 1906.
- 6) GREENLEY, A. W.: On the Analogy between the Effects of Loss of Water and Lowering of Temperature (*St. coeruleus*). Amer. Journ. Physiol. Vol. 6 1902.
- 7) GRUBER, A.: Beiträge zur Kenntnis der Physiologie und Biologie der Protozoen. Ber. Nat. Ges. Freiburg Bd. 1 1886.
- 8) —: Einzellige Zwerge. Festschr. f. LEUKART. Leipzig 1892.
- 9) HAMBURGER, C.: Zur Kenntnis der Conjugation von *Stentor coeruleus* nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über die Conjugation der Infusorien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 90 1908.
- 10) HARTMANN, M.: Über den Ersatz der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Regeneration, ein experimenteller Beitrag zur Physiologie des Todes und der Fortpflanzung. „Die Naturwissenschaften“ 1921.
- 11) —: Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Phytomonadinen (Volvocales). I. Mitteil. Arch. f. Protistenk. Bd. 39 1918. II. Mitteil. Sitz.-Ber. preuß. Akad. Wiss. Bd. 52. III. Mitteil. Arch. f. Protistenk. Bd. 43 1921.
- 12) HARTMANN, O.: Über das Verhältnis von Zellkern und Zellplasma bei *Ceratium* und seine Bedeutung für Variation und Periodizität. Arch. f. Zellforsch. Bd. 14 1917.
- 13) —: Über den Einfluß der Temperatur auf Größe und Beschaffenheit von Zelle und Kern im Zusammenhange mit der Beeinflussung von Funktion, Wachstum und Differenzierung der Zellen und Organe. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 44 1918.
- 14) —: Über das Verhalten der Zell-, Kern- und Nucleolengröße und ihrer gegenseitigen Beziehungen bei Cladoceren während des Wachstums, des Generationszyklus und unter dem Einfluß äußerer Faktoren. Eine zellphysiologische Studie. Arch. f. Zellforsch. Bd. 15 1919a.
- 15) —: Über den Einfluß der Temperatur auf Plasma, Kern und Nucleolus und cytologische Gleichgewichtszustände. (Zellphysiol. Exper. an Pflanzen.) Arch. f. Zellforsch. Bd. 15 1919b.
- 16) —: Über die Beeinflussung der Größe pflanzlicher Chromatophoren durch die Temperatur. Arch. f. Zellforsch. Bd. 15 1919c.
- 17) HERTWIG, R.: Über das Wechselverhältnis von Plasma und Kern. Sitz.-Ber. Ges. Morph. u. Physiol. Bd. 18 1902 03.
- 18) —: Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. 23 1903.
- 19) —: Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1 1908.
- 20) HÜBER, R.: Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig 1914.
- 21) HOFER, B.: Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kernes auf das Plasma. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1888.
- 22) JOHNSON, H. P.: A contribution to the morphology and biology of the Stentors. Journ. Morph. Boston Vol. 8 1893.
- 23) JOLLOS, V.: Experimentelle Protistenstudien I. Arch. f. Protistenk., Bd. 43 1921.
- 24) JOUKOWSKY, D.: Beiträge zur Frage nach den Bedingungen der Vermehrung und des Eintritts der Conjugation bei den Ciliaten. Verh. Naturh.-med. Vereins Heidelberg N. F. Bd. 6 1898.

- 25) KASANZEFF: Experimentelle Untersuchungen über *Paramecium caudatum*. Diss. Zürich 1901.
- 26) KLEBS, G.: Über den Einfluß des Kerns in der Zelle. Biol. Centralbl Bd. 7 1887.
- 27) KORSCHULT, E.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 4 1891.
- 28) LILLIE, FR. R.: On the smallest Parts of *Stentor* capable of regeneration. Journ. Morph. Vol. 12 1896.
- 29) MORGAN, P. H.: Regeneration of proportionate Structures in *Stentor*. Biol. Bull. Vol. 2 1901.
- 30) MULSOW, W.: Die Conjugation von *Stentor coeruleus* und *Stentor polymorphus*. Arch. f. Protistenk. Bd. 28 1913.
- 31) OEHLER, R.: Gereinigte Ciliatenzucht. Arch. f. Protistenk. Bd. 41 1920.
- 32) POPOFF, M.: Über den Einfluß chemischer Reagentien auf den Funktionszustand der Zelle. Sitz.-Ber. Ges. Morph. u. Physiol. Bd. 25 1900.
- 33) —: Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen, Festschrift. f. Rich. Hertwig. Arch. f. Protistenk. Suppl. I 1907.
- 34) —: Experimentelle Zellstudien I, II, III. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1, 3, 4 1908—10.
- 35) PROWAZEK, S.: Beiträge z. Kenntnis der Regeneration und Biologie der Protozoen (*Stentor*). Arch. f. Protistenk. Bd. 3 1904.
- 36) PÜTTER, A.: Vergleichende Physiologie. Jena 1911.
- 37) RAUTMANN, H.: Der Einfluß der Temperatur auf das Größenverhältnis des Protoplasmakörpers zum Kern. Arch. f. Zellforsch. Bd. 3 1909.
- 38) SCHIMDT, W. J.: Untersuchungen über Bau und Lebenserscheinungen von *Bursella spumosa*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 95 1920.
- 39) SCHUBERG, A.: Über das Vorkommen von *Stentor multiformis* im Süßwasser. Zool. Anz. Bd. 19 1896.
- 40) —: Zur Kenntnis des *Stentor coeruleus*. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 4 1891.
- 41) STEIN: Der Organismus der Infusionstiere, Leipzig 1867.
- 42) STEVENS, N. M.: Notes on Regeneration in *Stentor coeruleus*. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 16, 1903.
- 43) v. TSCHERMAK, A.: Allgemeine Physiologie I1, Berlin 1916.
- 44) VERWORN, M.: Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 51 1892.
- 45) WALLENGREN: Inanitionserscheinungen der Zelle. Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 1 1902.
- 46) WOODRUFF, L. L.: Cell size, nuclear size and the nucleo-cytoplasmic Relation during the life of a pedigree race of *Oxytricha fallax*. Journ. f. exp. Zool. Vol. 15 1913.
- 47) —: The present Status of the long-continued pedigree culture of *Paramecium aurelia* at Yale-University. P. Nat. Ac. Sci. Washington 7, 1921.
- 48) ZWEIBAUM, J.: Ricerche sperimentali sulla conjugazione degli Infusori. I. Influenza della conjugazione sull'assorbimento dell'O<sub>2</sub> nel *Paramecium caudatum*. Arch. f. Protistenk. Bd. 44 1921.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## Über *Zschokkella rovignensis* spec. nov.

Von  
**Dr. Albin Nemeček,**  
Veterinär-amts-Direktor der Stadt Wien a. D.

(Hierzu Tafel 10.)

---

### Einleitung.

Durch das freundliche Entgegenkommen des Reale Comitato Talassografico Italiano wurde es mir ermöglicht, im Reale Istituto di biologia marina per l'Adriatico in Rovigno, Istria, im Oktober des Jahres 1921 eine Reihe von Untersuchungen über das Vorkommen parasitärer Protozoen bei verschiedenen Meerestieren auszuführen. Es sei mir gestattet, an dieser Stelle dem genannten königlichen Komitee meinen verbindlichsten Dank zum Ausdruck zu bringen. Ebenso ist es mir eine angenehme Pflicht, dem derzeitigen Direktor dieser Station, Herrn Prof. Dr. RAFFAELE ISSEL, für die tatkräftige Unterstützung, welche meine Bestrebungen fanden, meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Unter den zur Untersuchung gelangten Fischen befanden sich sechs Scorpaenen, und zwar fünf Exemplare von *Scorpaena porcus* L. und ein Exemplar von *Scorpaena scrofa* L., welche sämtlich im Meerbusen von Rovigno gefischt wurden. Hiervon erwiesen sich vier Exemplare von *Scorpaena porcus* parasitenfrei und je ein Exemplar von *Scorpaena porcus* und *Sc. scrofa* mit Myxosporidien, und zwar des Genus *Zschokkella* AUERBACH infiziert. Es fanden sich vegetative Formen und freie Sporen, und zwar sowohl freilebend

im Harne als auch an der Oberfläche des nach Art einer Retentionscyste bedeutend erweiterten Ureters vor. Pathologisch-anatomische Veränderungen konnten nicht festgestellt werden. Die Niere war parasitenfrei.

### Technik.

Untersucht wurden die Parasiten sowohl im frischen Zustande in der feuchten Kammer als auch konserviert. Als Fixierungsmittel der Deckglasausstriche und Organstücke diente ausschließlich Sublimatalkohol nach SCHAUDINN (ohne Eisessig). Die feucht behandelten Deckglasausstriche wurden mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN und mit Hämalaun, die Schnitte nach VAN GIESON und MALLORY gefärbt.

### I. Vegetative Formen (Trophozoiten).

Ihre allgemeine Gestalt ist linsenförmig. Sie bilden unter trägen, amöboiden Bewegungen nicht sehr umfangreiche Lobopodien oder zeigen nur langsame Bewegungen nach rechts und links. Ihre Größe schwankt nach Alter und Entwicklungszustand innerhalb bedeutender Grenzen. Die kleinsten Formen (Meronten)<sup>1)</sup>, welche nahezu kreisrund gestaltet sind (Tafel 10 Fig. 1 u. 2) besitzen am fixierten und gefärbten Präparat einen Durchmesser von 4,5—7,5  $\mu$ . Die größten, bereits reife Sporen enthaltenden Trophozoiten erreichen einen Durchmesser bis zu 37,5  $\mu$  (Fig. 13). Die häufigst gefundene Größe lebender, erwachsener Parasiten belief sich auf 25—27  $\mu$ .

Das Protoplasma der erwachsenen Tiere läßt ein vollkommen hyalines Ectoplasma von veränderlicher Dicke und ein stark gekörntes und Kernfarbstoffe gierig aufnehmendes, fettähnliche Körperchen enthaltendes Entoplasma unterscheiden, welches sehr scharf vom Ectoplasma getrennt erscheint und niemals zur Bildung der Lobopodien Verwendung findet (Fig. 3). Das Plasma der Meronten zeigt nur den Charakter des Entoplasmas, während das Ectoplasma bis zur Bildung der ersten Propagationszellen fehlt und erst zu diesem Zeitpunkte sich als schmale, helle Außenzone zu differenzieren beginnt.

Der Kern ist im lebenden Zustande gar nicht oder nur un-deutlich zu erkennen und erscheint am gefärbten Präparat als

<sup>1)</sup> Ich wende diesen für die Teilstücke der Microsporidien gebrauchten Ausdruck auch für die Teilstücke der Myxosporidien an.



typischer Karyosomkern mit einem Durchmesser von etwa  $3\mu$ , welcher meist ein deutliches Außenchromatin erkennen läßt.

## II. Entwicklung.

Die Untersuchung des Gewebes der Niere und des Harnes ergab in keinem Falle die Anwesenheit von Gebilden, welche mit Sicherheit als in den Entwicklungskreis des fraglichen Parasiten gehörig hätten angesehen werden können. Wohl fanden sich im Harn und an der Oberfläche des Harnleiterepithels eine große Menge außerordentlich kleiner, kokkenartiger Körper sowie größere kugelförmig gestaltete Gebilde vor, welche jedoch nicht als Entwicklungsstadien angesprochen werden konnten. Die kleinsten, sicher als jüngste Entwicklungsstadien zu deutende Formen sind die bereits erwähnten Meronten von etwa  $4,5\mu$  Größe. Sie fanden sich — anscheinend nach vollzogener Teilung — in Gruppen zu vier vor (Taf. 10 Fig. 1). Sie wachsen allmählich heran und trennen sich voneinander, wenn sie die Größe von ungefähr  $7\mu$  erreicht haben (Fig. 2).

Die von AUERBACH (1) beobachtete Plasmogamie bei *Zschokkella hildae* AUERB. konnte nicht aufgefunden werden. Möglicherweise war für dieses Stadium die Jahreszeit (Oktober) nicht günstig.

Die heranwachsenden Meronten treten, sobald sie die ungefähre Größe von  $8-9\mu$  erreicht haben, in die Sporenbildung ein. Diese beginnt zunächst mit einer Teilung des vorhandenen Kernes, deren Produkte verschieden geartet sind. Es konnten zwei Typen, welche dem Wesen nach wohl als gleichwertig anzusehen sind, unterschieden werden.

Bei der ersten Type erscheint der Mutterkern eiförmig gestaltet, mit einem größten Durchmesser von etwa  $4,5\mu$  und einem ebenfalls eiförmig gestalteten Karyosom. Der Tochterkern ist rund, bläschenförmig und annähernd gleich groß. Er teilt sich abermals. Die Teilung scheint auf mitotischem Wege zu erfolgen. Centrosomen wurden nicht beobachtet. Wie aus Fig. 8 ersehen werden kann, treten in der Äquatorialplatte acht Chromosomen auf, welche zu je vier auf die Teilkern übertragen werden. In dieser Phase erscheinen die Chromosomen in Form plumper Stäbchen, welche zu je zweien innig aneinander gelagert erscheinen, so daß sie bei schwächeren Vergrößerungen den Eindruck einer Tetrade machen. Nach vollzogener Teilung verkleinern sich die Chromosomen und werden zu vier, weiter auseinanderliegenden kugeligen Gebilden, welche sehr häufig zu je zweien durch zarte Lininfäden miteinander

verbunden sind. Diese Vierzahl von Chromosomen findet sich in allen die künftige Spore bildenden Zellen vor, so daß in der fertigen, noch jugendlichen Spore die Zahl der Chromosomen jeder Zelle vier beträgt, die erst mit dem fortschreitenden Alter undeutlicher wird. Außerdem finden sich mitunter färbbare Körnchen in geringer Anzahl vor (Nucleolen?).

AUERBACH (1, p. 242) gibt an, daß die Zahl der Chromosomen drei, manchmal vier zu betragen scheine. Hierzu möchte ich bemerken, daß die Chromosomen häufig verkleben und je nach der Lagerungsebene nur zwei oder drei gesehen werden, wo sich in Wirklichkeit vier befinden.

Die Zahl der Teilprodukte hängt davon ab, ob nur eine oder mehrere Sporen gebildet werden. Sie umgeben sich mit einer Plasmaportion und bilden so die Propagationszellen erster Ordnung, welche gegen die Umgebung durch eine helle, linienförmige Zone abgegrenzt sind. Aus ihnen entwickelt sich je ein Sporoblast (Fig. 4 u. 5). Der oben erwähnte Mutterkern, welcher bis zur Propagationszellenbildung erster und zweiter Ordnung unverändert erscheint (Fig. 6), ist in diesem Stadium der Entwicklung nicht als rein vegetativer oder Restkern zu deuten, sondern als Kern mit prospektiver, allerdings bei jedem Teilungsschritte abnehmender Potenz. Wie aus Fig. 7 zu ersehen ist, sind in dem hier abgebildeten Trophozoiten zwei in voller Entwicklung begriffene Sporoblasten und ein Kern zu sehen, der eben im Begriff steht, sich mit einem Protoplasmaanteil zu umgeben, aber noch des abgrenzenden hellen Hofes entbehrt. Erscheinungen, welche auf ein allmähliches Verschwinden dieses Kernes hindeuten würden, wurden nicht gefunden. Seine Rolle erscheint durch den gleich zu besprechenden zweiten Typus besser präzisiert.

Der Typus I dürfte auch jener sein, welchen AUERBACH (1) in Fig. 2a—f für die monospore Entwicklung von *Zschokkella hildae* AUERB. in Anspruch nimmt, wobei seine Fig. 2b meiner Fig. 5 gleichzusetzen wäre.

Die zweite Type der Entwicklung charakterisiert sich dadurch, daß sich der ovale Mutterkern in zwei gleich große, rund oder eiförmig gestaltete, etwa  $5 \mu$  im größten Durchmesser haltende und ein großes Karyosom einschließende Tochterkerne teilt. Diese treten neuerlich in Teilung ein und bilden zwei kleinere Enkelkerne mit bedeutend kleinerem Karyosom. Sie umgeben sich mit einem ihrer Kerngröße entsprechenden Protoplasmaanteil, wodurch vier

Zellen gebildet werden, von welchen je zwei von gleicher Größe sind. Bei dieser zweiten Type werden daher sowohl der Mutterkern als auch die Tochter- und Enkelkerne zur Propagationszellenbildung verwendet (Fig. 8). Bei beiden Typen scheinen sich — worauf schon AUERBACH hinweist — die anfangs bestehenden Größendifferenzen vollkommen auszugleichen.

Die Kerne der Propagationszellen 2. Ordnung teilen sich weiter, bis ihre Zahl acht beträgt (Fig. 7). Diese Zahl wurde mehrfach gefunden und scheint typisch zu sein. AUERBACH, welcher die Zahl der Sporblastenkerne bei *Zschokkella hildae* AUERB. mit 7 angibt, erwähnt (1, p. 244) ebenfalls, daß es jüngere Stadien gibt, welche mehr als sieben Kerne aufweisen und bildet auf p. 243 Fig. g einen Sporblasten mit acht Kernen ab, welchen er jedoch als Beginn eines disparen Stadiums deutet. Dagegen spricht jedoch der bei *Zschokkella rovigensis* eben geschilderte Entwicklungsgang. Da sich bei diesem Parasiten in den di- und polysporen Formen niemals zwei Sporen in einem Sporblasten entwickeln, so tritt auch keine Bildung eines 14kernigen Haufens und nachherige Sonderung in zwei Sporenanlagen auf, sondern jeder Sporblast entwickelt sich selbständig und bildet nur die für den Aufbau der Spore nötige Kernzahl aus. Es sind daher diese acht Kerne als nur einem Sporblasten zugehörig anzusehen. Da kein Anlaß vorliegt, die Verhältnisse bei *Zschokkella hildae* AUERB. anders zu deuten, so dürfte die eben geäußerte Ansicht die zutreffende sein.

Von den gebildeten acht Kernen finden nur sechs bei der Sporenbildung Verwendung. Zwei von diesen umgeben sich sehr frühzeitig mit einer größeren Plasmamenge und bilden die sehr ansehnlichen Schalenzellen, welche die übrigen Kerne samt ihren Protoplasmaanteilen einschließen. Von diesen werden zwei zu den Polkapselzellen und zwei finden bei Anlage des Amöboidkeimes Verwendung. Die übrigbleibenden zwei Kerne dürften den Pansporblastenhüllzellkernen entsprechen. Sie scheinen zu degenerieren und verschwinden.

Wie bereits AUERBACH bei *Zschokkella hildae* festgestellt hat, kommt es auch bei *Zschokkella rovigensis* zur Bildung von monosporen Formen, bei welchen entweder ein Protoplasma-rest als schmale, hyaline Zone verbleibt oder ein solcher vollkommen fehlt. Fig. 9 gibt ein Bild einer solchen jugendlichen Monospore ohne Protoplasma-rest. Sie kommen keineswegs selten, aber weit weniger häufig als die di- und polysporen Formen vor.

Bezüglich des Verhaltens des Protoplasmas während der Sporentwicklung wäre zu bemerken, daß die ursprünglich starke Körnelung

allmählich schwächer wird, ohne ganz zu verschwinden. Ferner erscheint erwähnenswert, daß sich nicht selten im Trophozoiten Plasmainseln abscheiden, welche in ihrer Größe ungemein schwanken (Fig. 12). Es finden sich solche, deren Umfang nahezu die Hälfte des ganzen Trophozoiten erreichen und eine verschieden gestaltete, jedoch stets gerundete Form aufweisen, daneben andere, kreisrund geformte, deren Durchmesser etwa 4—5  $\mu$  beträgt. Sie sind alle gegen die Umgebung genau so wie die Propagationszellen I. Ordnung abgegrenzt, lassen aber keinen Kern oder ein sonstiges Zentrum erkennen. Vielleicht dürfte es sich bei den letzteren Formen um die ausgestoßenen Pansporblastenhüllzellkerne handeln.

### III. Die Sporen.

Von der Seite betrachtet erscheinen die Sporen im optischen Durchschnitt wie *Zschokkella hildae* AUERB. überhalbkreisförmig gestaltet (Fig. 10), besitzen jedoch in der Gegend der Polkapseln nicht spitz ausgezogene, sondern entsprechend der kugelförmigen Gestalt der letzteren, abgerundete Ecken. Die zwischen den Polkapseln befindliche interpolare Fläche ist elliptisch gestaltet und etwas eingebuchtet (Fig. 11). Ihr größter Dickendurchmesser beträgt 11—15  $\mu$ . Die Gesamtkörporgestalt der Spore gleicht also einer Linse, von welcher etwa ein Drittel durch einen gegen das Centrum hin bogenförmig geführten Schnitt abgetrennt ist.

Der Suturalrand verläuft in dieser interpolaren Fläche umgekehrt S-förmig und ist hier entsprechend der Flächenkrümmung etwas nach einwärts gebogen. In seinem weiteren Verlaufe umgreift er die eine Polkapselgegend, verläuft weiter bogenförmig und parallel ungefähr längs des sichtbaren inneren protoplasmatischen Randes der gegenüberliegenden Schalenzelle, zieht über den Scheitelpunkt der halbkreisförmigen Sporenwölbung nach der anderen Seite und fortlaufend im gleichen Sinne zur zweiten Polkapselgegend. Er ist nicht verdickt. Entsprechend dem Verlaufe des Suturalrandes sind natürlich die beiden Schalenhälften gestaltet.

Jede umfaßt kappenförmig eine Polkapsel und ist daselbst verdickt. Jede Schalenhälfte hat daher eine entfernte Ähnlichkeit mit einer Haliotisschale, wobei die Polkapseln an jene Stelle zu liegen kämen, wo die Schneckenwindungen beginnen. Auffallend ist die mächtige Entwicklung des protoplasmatischen Teiles der Schalenzellen, welche im breitesten Teile ca. 5  $\mu$  Durchmesser zeigen und einen fast dieselben Dimensionen erreichenden Kern besitzen,

## Übersicht über die bis jetzt

Spezies	Vegetative Form		Sporen					
	Gestalt	Größe in $\mu$	Gestalt	Länge	Breite	Polkapseln		Länge der Polfäden
				in $\mu$	Gestalt	Größe		
<i>Zschokkella hildae</i> AUERBACH 1910 (1 und 2)	amöboid veränderlich	4—12	halbkreisförmig von der Seite gesehen, mit ausgezogenen Ecken	316—28,8	14,4—18,0	kugelförmig	5,6—7,2	ca. 72
<i>Zschokkella nova</i> KLOKACEWA 1914 (6)	nicht beobachtet	?	von d. Polkapsel- seite betrachtet oval mit abgestutzten Enden	9,5—11,5	6,5—7	"	3,0—3,5	?
<i>Zschokkella acheilognathi</i> KUDO 1916 (7)	scheibenförmig	720:550 5—30 dick	ähnlich <i>Zsch. hildae</i> AUERB. mit nur schwach verlängerten Ecken. Von variabler Größe	10—14	6—7	"	3—5	65—70
<i>Zschokkella globulosa</i> DAVIS 1917 (3)	rundlich, schwach amöboid	spori- lierende Formen 15—16	halbkreisförmig, seitliche Ecken deutlich	11	7	"	3	?
<i>Zschokkella rosignensis</i> NEMECZEK 1922	rundlich, schwach amöboid	(5 $\mu$ )* 7,5—37,5 meist 25—27	überhalbkugel- förmig mit voll- kommen abge- rundeten Ecken	18,75—30	10—15	"	3	?

während die den Suturalrand bildenden Teile sehr zart sind. Die Oberfläche der Schale ist glatt.

Die Dimensionen der Spore sind im lebendfrischen Zustande gemessen folgende: Größte Länge im optischen Durchschnitt zwischen den äußeren Grenzen der Polkapseln gemessen 18,75—30  $\mu$ , Breite 15  $\mu$ , Dicke 11—15  $\mu$ . Die Polkapseln erscheinen in ihrer zentralwärts gerichteten Partie dem Amöboidkeim innig angelagert, eiförmig gestaltet und besitzen einen Längendurchmesser von ca. 6,75  $\mu$ . Sie enthalten die kugelförmigen, im Leben grünlich-gelb gefärbten Polkapseln mit einem Durchmesser von ca. 3  $\mu$ . Sie lassen nur wenige Windungen des Polfadens erkennen. Die Richtung ihrer Mündungsöffnungen konnte nicht sicher festgestellt werden, dürfte jedoch wie bei *Zschokkella hildae* in entgegengesetzten Richtungen liegen. Da die Polfäden nicht mit den gewöhnlichen Mitteln zum Ausschellen gebracht werden konnten und KOH nicht mehr zeitgerecht an-

bekannten *Zschokkella*-Arten.

Wirtstier und Sitz des Parasiten	Geographisches Vorkommen	Anmerkung
Harnblase von <i>Physic blennioides</i> BRÜNNICH <i>Gadus callarias</i> L. <i>Gadus virens</i> L.	Bergen (Norwegen)	Suturalrand im Bogen über die Spore verkehrt S-förmig verlaufend. Schale glatt. Vorwiegend mono- spor, selten dispor oder polyspor.
Gallenblase von <i>Carassius vulgaris</i> NORDM.	Rußland?	An einigen Sporen Streifen, welche dem Suturalrand parallel verlaufen, beobachtet. Sporenzahl?
Gallenblase und Gallen- gang von <i>Acheilognathus lanceolatum</i> TEMM. und SCHL.	Tokio (Japan) Mai	Suturalrand bogenförmig, Schale längsgestreift. Manche Sporen myxidiumartig gestaltet. Polyspor.
Harnblase von <i>Sphaeroides maculatus</i>	Beaufort (Nordcarolina, N.-Amerika) August	Suturallinie gedreht um die eigene Achse und schief zur Längsachse. Monospor und dispor.
Harnleiter von <i>Scorpaena scrofa</i> L. und <i>Scorpaena porcus</i> L.	Rovigno (Istria, Italien) Oktober	* jüngste Formen. Suturallinie um die Längsachse ge- dreht, am Zwischenpolfelde ver- kehrt S-förmig. Schale glatt. Meist dispor, weniger häufig mono- und polyspor.

gewendet werden konnte, war es nicht möglich, deren Länge zu bestimmen. Der Kern der Kapselzelle war bei allen Sporen sehr deutlich zu sehen.

Der Amöboidkeim füllt den von den Schalen- und Kapselzellen übriggelassenen Raum zum größten Teile aus, doch findet sich, wie die Beobachtungen am lebenden Tiere und mit HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin gefärbten Präparate ergaben, zwischen den Schalen- und Kapselzellen, namentlich aber an der diesen gegenüberliegenden stärksten Schalenwölbung eine helle, schmale Zone, welche an mit H.E.H. gefärbten Präparaten hellgrau erscheint. Der Keim selbst ist stark granuliert und schließt größere, hellglänzende, fettähnliche Körnchen ein. Er enthält zwei etwa gleich große Kerne von etwa 2,7  $\mu$  Durchmesser. Sie sind daher genau so groß bei *Zschokkella hildae* AUERB.

Wie bereits bei anderen Myxosporidien beobachtet wurde, kommt

es auch bei *Zschokkella rovigensis*, wie aus Fig. 12 ersichtlich ist, mitunter zu einer vorzeitigen Teilung eines der Kerne des Amöboidkeimes. Ohne hier auf die Ursachen und Deutung dieses Vorganges einzugehen, erscheint mir dieses Vorkommnis im konkreten Falle von besonderer Wichtigkeit, weil es gestattet, die Chromosomenzahl der an Ort und Stelle gelagerten generativen Kerne festzustellen. Die Chromosomenzahl dieser generativen Kerne beträgt vier, also ebensoviel als die Chromosomenzahl der somatischen Zellen. Da nun während der ganzen bisherigen Entwicklungsperiode des Trophozoiten weder eine Kernverschmelzung noch in der Spore oder deren Anlage eine Reduktionsteilung, also eine Verminderung der Chromosomenzahl auf die Hälfte festgestellt werden konnte, so muß bei der nachfolgenden Copulation die Zahl der Chromosomen im Synkaryon die doppelte Anzahl, also acht, betragen, falls man nicht — wozu kein Anlaß vorliegt — eine Reduktionsteilung vor Bildung des Synkaryons annimmt. Man muß daher wenigstens die Sporenkomponenten einschließlich der Propagationszellen I. Ordnung dieses Myxosporids als haploide Zellgeneration auffassen. Dieser Ansicht wurde bereits durch Herrn Prof. Dr. MAX HARTMANN in Berlin mir gegenüber mündlich Ausdruck gegeben, bevor sie noch durch die eben angeführten Befunde eine Stütze fanden. Vgl. auch die Arbeit von RHODA ERDMANN (4).

Erst die aus dem Syncarion hervorgehende diploide Zellenfolge dürfte eine Reduktionsteilung erfahren, deren Ort noch unbekannt, vielleicht aber in den in Fig. 1 oder 8 abgebildeten Stadien zu suchen ist. Bei dieser Gelegenheit will ich nicht unterlassen, auf die Fig. 1d und e in AUERBACH'S (1) Arbeit hinzuweisen, dessen plasmogamischen Formen eine gewisse Ähnlichkeit mit den in meiner Fig. 12 abgebildeten Kernverhältnisse des sich teilenden Amöboidkeimkernes besitzen.

Was die Zahl der gebildeten Sporen betrifft, so bilden die Trophozoiten in der überwiegenden Anzahl der Fälle zwei (Fig. 13), weniger häufig drei, vier und ganz vereinzelt auch mehr Sporen. Monospore Formen kamen in bedeutend geringerer Zahl vor und von diesen etwa die gleiche Anzahl mit und ohne Protoplastenhülle.

Wie sich aus der vorangegangenen Schilderung der vegetativen Formen, der Sporenmorphologie sowie der nachfolgenden tabellarischen Zusammenstellung der bisher bekannten Formen von *Zschokkella* ergibt, handelt es sich um eine neue Spezies, welcher ich nach dem Orte ihres Vorkommens den Namens *Zschokkella rovigensis* gebe. Sie unterscheidet sich insbesondere

- VON *Zschokkella hildae* AUERBACH (1, 2) durch die der kugelförmigen Gestalt der Polkapseln angepaßte Abrundung der Ecken,  
 „ „ *nova* KLOK. (6) durch die Körpermaße und Sporendimensionen, ferner durch die glatte Schale und abgerundete Ecken,  
 „ „ *acheilognathi* KUDO (7) durch die Maße, die glatte Schale und die abgerundeten Ecken,  
 „ „ *globulosa* DAVIS (3) durch die Maße, die glatte Schale und die abgerundeten Ecken.

Interessant ist auch der Umstand ihres Vorkommens in geographisch weit voneinander entfernten Orten.

Wien-Purkersdorf, Mai 1922.

### Literaturverzeichnis.

- 1) AUERBACH, M.: Die Sporenbildung von *Zschokkella* und das System der Myxosporidien. Zool. Anz. Bd. 35 Nr. 8 vom 21. Dez. 1909 p. 240—256.
- 2) —: Die Cnidosporidien. Leipzig 1910.
- 3) DAVIS, H. S.: The Myxosporidia of the Beaufort Region. A systematic and biologic study. Bull. Bur. Fish. Vol. 35 p. 201—243 1917.
- 4) ERDMANN, RHODA: Chloromyxum leydigi und seine Beziehungen zu anderen Myxosporidien. Teil II. Arch. f. Protistenk. Bd. 37 p. 276—326, 1917.
- 5) KEYSSELITZ, G.: Die Entwicklung von *Myxobolus pfeifferi*. I. Teil. Ibid. Bd. 11 p. 252—275, 1908.
- 6) KLOKACKWA, S.: Über die Myxosporidien der Karausche. Zool. Anz. Bd. 44 p. 182—186, 1914.
- 7) KUDO, R.: Contributions to the study of parasitic protozoa III. Notes on some Myxosporidia found in some fresh-water fishes of Japan, with the description of three new species. Journ. Parasit. Vol. 3 p. 3—9.

### Tafelerklärung.

Sämtliche Abbildungen sind im Verhältnis von 1:2000 gezeichnet. Beobachtet wurde mit REICHERT's Apochromat Apertur 1,40, Comp. Oc. 12.

#### Tafel 10.

- Fig. 1. Merontenbildung.  
 Fig. 2. Trennung der größer gewordenen Teilstücke.  
 Fig. 3. Vegetative Form im erwachsenen Zustande.  
 Fig. 4. Bildung der Propagationszellen I. Ordnung (Type I).



Fig. 5 Propagationszellen in Vermehrung begriffen. Chromosomen deutlich sichtbar.

Fig. 6. Propagationszellenbildung I. und II. Ordnung. Mutterkern noch unverändert.

Fig. 7. Trophozoit mit einem in voller Entwicklung begriffenen Sporblasten mit acht Propagationszellen II. Ordnung, einem Sporblast mit beginnender Propagationszellbildung II. Ordnung und einem einzelnen, noch nicht voll entwickelten Sporblast.

Fig. 8. Sporblastenbildung nach Type II.

Fig. 9. Junge, noch nicht ausgewachsene Monospore ohne Protoplastmarest.

Fig. 10. Reife, typische Spore.

Fig. 11. Dieselbe vom Polkapselende betrachtet.

Fig. 12. Trophozoit mit Sporblasten und Teilung des Amöboidkeimkernes und fünf Protoplastmaineln.

Fig. 13. Trophozoit mit zwei noch nicht ganz reifen Sporen.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## **Appunti di biologia malarica: Modo di nutrizione e genesi del pigmento nel parassita malarico (nota terza).**

Del

**Dottore Salvatore Comes,**

Libero docente di Zoologia ed Anatomia comparata nella R<sup>a</sup> Università di Palermo.

(Con la tavola 11.)

Le questioni alle quali accenna il titolo della presente Nota non sono nuove nè sono state poco discusse. La genesi del pigmento, per esempio, è stata bene illustrata in molti elementi dei Metazoi da numerose ricerche, i risultati delle quali convergono tutti nell'assegnare al nucleo della cellula pigmentaria una parte preponderante nella produzione del pigmento medesimo.

Si può col PRENANT<sup>1)</sup> ben a ragione affermare che il capitolo della Citologia, che si occupa della origine del pigmento, deve esser considerato come un capitolo speciale di quella parte della citologia, stessa che studia i processi elementari della secrezione e della escrezione. Invece sono meno concordi i risultati delle ricerche sull'origine dei pigmenti nei Protozoi. DOFLEIN<sup>2)</sup> asserisce che essi sembrano costituire spesso prodotti accessori o finali dei processi di nutrizione, ma per alcuni pigmenti bruni ammette ch'essi derivino dallo spezzamento della cromatina nel corpo cellulare e ricorda che, secondo

<sup>1)</sup> PRENANT, A., BOUIN, P. e MAILLARD, L.: *Traité d'histologie*. Tome 1: *Cytologie générale et spéciale*. Schleicher frères, Paris 1904.

<sup>2)</sup> DOFLEIN, F.: *Lehrbuch der Protozoenkunde*. Jena 1915.

R. HERTWIG, le masse pigmentali negli *Actinosphaerium* degeneranti originano appunto dalla sostanza nucleare.

Circa la natura e l'origine del pigmento malarico il Prof. V. ASCOLI<sup>1)</sup>, nel suo recente e grandioso Trattato sulla Malaria, riferendosi alle ricerche di Carbone ed alle proprie fatte nel 1909, conclude affermando che "il parassita altera l'emazia ospite, facendole assumere forma e colorito differenti, fabbrica inoltre del pigmento nerastro la cui parte colorante risulta di ematina". Io mi son limitato a riportare la principale conclusione del Capitolo del Trattato dell'ASCOLI consacrato al pigmento malarico. Nello stesso Trattato l'A. si diffonde sui caratteri fisico chimici della melanina malarica (solubilità, costituzione chimica ecc.) dimostrando erronea la credenza ch'essa derivi dalla trasformazione della emoglobina. Anche PRENANT ammonisce perchè non si consideri come spesso si suol fare le melanine quali figlie dirette delle emoglobine, e FUHRST nega addirittura al pigmento malarico il valore di una melanina, sia per le origini che per le proprietà. Anzi per questo speciale pigmento Manson accoglie il nome di emozoina suggerito dal Sambon.

Dalle ricerche suddette, e specialmente da quelle dell'ASCOLI, se possiamo oramai eccepire come ben definiti alcuni caratteri sulla natura fisico-chimica del pigmento malarico, non si ricava nessuna notizia di fatto intorno alla sua genesi. A questo riguardo gli Autori si sono limitati ad emanare delle ipotesi più o meno attendibili. L'ASCOLI, per esempio, mostra di attribuire principale importanza ai vacuoli del parassita, specialmente nel ciclo asexuale di esso, considerandoli come un organo nutritivo. "Dalla porzione del protoplasma dell'ematozoo che è capace di trasformare l'emoglobina — egli aggiunge — può dipendere anzitutto la grandezza e la forma dei granuli di pigmento, mentre l'intensità del colore sta forse in rapporto con le modalità dell'azione chimica". Come vedesi i due concetti non sono riuniti fra loro da una relazione di causa, per cui non si saprebbe determinare se questa porzione del protoplasma dell'ematozoo capace di trasformare l'emoglobina sia solo quella che circonda il vacuolo nutritivo. Con questo non voglio togliere peso all'ipotesi dell'ASCOLI, anzi per certi riguardi debbo dichiarare che essa soddisfa all'ipotesi che io mi sono formata sulla maniera con cui il parassita malarico si nutre. Io credo, e le numerose osservazioni da me fatte mi hanno confermato in tale credenza, che il

<sup>1)</sup> ASCOLI, V.: La Malaria. Unione Tipografica editrice torinese 1917 (per ulteriori richiami bibliografici rimando alla ricca letteratura riportata in questo Trattato).

parassita malarico del ciclo asessuale si nutra per inglobamento ameboide. Del resto anche GRASSI e FELETTI espressero in certo qual modo tale possibilità nelle loro classiche ricerche sull' *Emamoeba malariae*.

Ho detto in certo qual modo perchè essi hanno visto nelle forme piccole, a somiglianza di altri Autori, veri frammenti di globulo rosso, che non potrebbero altrimenti venire inglobati, ma poichè il fatto secondo loro si verifica troppo di raro nelle forme più sviluppate, per poterlo ritenere come regolare, essi concludono: "Bisogna ammettere che di regola l'*Emamoeba* si nutre per così dire succhiando colla sua periferia il globulo rosso, assume cioè nutrimento liquido che si ricava dal globulo rosso, non sappiamo in qual modo".

JORDAN, nella sua *Fisiologia Comparata degli Invertebrati*, dice però che fra i parassiti della classe degli Sporozoi, ai quali appartengono una serie di importanti agenti patogeni (gli emosporidi ed altri per esempio) molti sono ameboidi (per esempio e temporaneamente i parassiti della Malaria) e prendono il loro nutrimento (i parassiti malarici nell'interno dei corpuscoli rossi, dove si introducono) ameboidicamente (formazione di un vacuolo di nutrizione, e trasformazione di un prodotto della emoglobina nei loro granuli di melanina).

Chi infatti abbia dimestichezza nelle osservazioni del parassita malarico intraglobulare avrà notato quante volte esso contenga un vacuolo, che ne determina spesso il caratteristico anello. Qui è opportuno ricordare, per quello che vale a chiarire il concetto che noi dobbiamo avere del vacuolo o dei vacuoli alimentari, quanto ho scritto sul riguardo in una Nota antecedente. Che noi, guardando sotto il campo del microscopio una forma di parassita malarico ad anello, abbiamo l'impressione d'un vacuolo pieno d'una sostanza che pel colore richiama quello dell'emoglobina dell'emazia, è un fatto indiscutibile e perciò noi continueremo da questo punto di vista obiettivo e diciamo meglio sensistico a parlare di vacuolo o di vacuoli nutritivi. Ma esistono realmente questi vacuoli, nel senso che noi diamo per esempio ai vacuoli alimentari del corpo di una ameba, determinati da inglobamenti pseudopodici di sostanze nutritive, o non piuttosto sono l'effetto d'una delle nostre tante illusioni ottiche? Io, che pure in un primo momento ero per la prima probabilità, sono stato condotto in seguito ad ammettere come più attendibile, in massima, la seconda, perchè essa spiega anche i seguenti fatti da me rilevati nella nota su ricordata: 1° L'esistenza, nell'interno del vacuolo, di organiti essenziali del corpo del parassita,

come p. es. il blefaroplasto<sup>1)</sup> e talora anche il nucleo; 2° la scomparsa del vacuolo nelle forme divenute estraglobulari in seguito all'azione della centrifugazione. È chiaro che tanto il blefaroplasto e le sue derivazioni quanto il nucleo debbon esser compresi nel citoplasma del parassita, che per ciò esiste anche là dove si ha l'impressione di trovarci di fronte ad un vacuolo, ed è chiaro altresì che, se esistesse un vacuolo pieno di sostanza tanto somigliante alla emoglobina, esso o dovrebbe persistere nelle forme estraglobulari della centrifugazione o dovrebbe per effetto stesso della centrifugazione scomparire, lasciando però visibili tracce della sua presenza, ciò che non avviene affatto. D'altro lato è inverosimile pensare alla inalterabilità di colore e di struttura del contenuto del vacuolo, che tanto si mostra affine per questi due caratteri allo stroma dell'emazia. In realtà si tratta d'una sovrapposizione del plasma del parassita sulla porzione sottile dell'emazia, sovrapposizione che rende quello trasparente, e lascia vedere il fondo di quest'ultima contornata dai bordi del corpo del parassita, visibili questi pure per ragioni ottiche, cioè perchè sovrapposti allo stroma dell'emazia nella porzione più spessa della medesima. Certamente non si può escludere con questo ragionamento l'esistenza reale d'uno o più vacuoli, basta pensare che il protoplasma delle parti periferiche s'interni nell'emazia con zaffi più o meno profondi che possono pure arrivare a confluire, limitando, nel loro interno, una porzione notevole dello stroma. E che zaffi, propaggini, veri e propri pseudopodi vengano emessi dal corpo del parassita vien dimostrato da quelle granulazioni bluastre osservate e descritte in emazie centrifugate che rivelano una porzione del citoplasma non potuta staccare per le sue intime connessioni con l'emazia.

Comunque la questione possa venire risolta, la posizione del nucleo, in entrambe le spiegazioni che della esistenza del vacuolo si vogliono dare, sta a dimostrare che esso occupa quella parte dell'ematozoo in cui i processi del ricambio sono più attivi e più notevoli quindi i prodotti di disintegrazione.

Questo vacuolo può essere anche doppio o multiplo, specialmente in certi schizonti maturi del *Plasmodium vivax*; ma semplice, doppio o multiplo, un fatto sempre costante attira soprattutto la nostra attenzione: che cioè il nucleo del parassita si trova a limitare col vacuolo o con uno dei vacuoli che contiene il suo corpo cellulare,

<sup>1)</sup> COMES, S.: Studi sulla morfologia malarica. Parte I. Sull'esistenza e sul comportamento del blefaroplasto nel parassita malarico (ciclo umano di sviluppo). Atti Acc. Gioenia Sc. Nat. Ser. 5 Vol. 12 1918.

mentre rimane riunito al resto del medesimo mediante due banderelle di citoplasma sottili tanto che se ne rende spesso difficile la osservazione. Io credo che questo fatto, non messo bene in evidenza da altri Autori, data la sua grande frequenza, non sia semplicemente casuale. Io credo che il nucleo, il quale fluisce lungo i pseudopodi in modo da mettersi in contatto diretto col vacuolo abbia una parte importante nei fenomeni di trasformazione della sostanza contenuta dal vacuolo medesimo. Questa sostanza, tenuto conto del suo comportamento coi reattivi, non sembra differenziarsi dall'emoglobina dell'emazia. Ora, che anche il nucleo dei Protozoi abbia influenza sui processi del metabolismo, come è stato del resto dimostrato in quasi tutti gli elementi metazoarici, fu da me dimostrato, e in un caso per noi molto interessante, in quanto che la sostanza di nutrizione era rappresentata pure dai corpuscoli rossi, in un infusorio parassita emofago. *Balantidium entozoon* EHRBG.<sup>1)</sup> Adunque, nell'attribuire al nucleo del parassita malarico una parte direttiva nei processi del metabolismo, mi trovo di accordo con fatti analoghi rilevabili nello studio di altri Protozoi parassiti.

Un altro fatto che appoggia questa attiva partecipazione nucleare nei fenomeni metabolici, che han luogo nel vacuolo nutritivo, in cui lo stroma corpuscolare è stato assunto pare per pseudopodi del parassita, insinuantisi nella emazia parassitata, è dato dalla particolare posizione che occupa rispetto a questo il parassita medesimo. Su tale posizione richiamai l'attenzione in apposita Nota, alla quale rimando quindi il lettore<sup>2)</sup>.

Ora che esista un indiscutibile rapporto fra la presenza del vacuolo o dei vacuoli nutritivi e il pigmento, lo dimostra la mancanza del pigmento in quelle forme piccole dove ancora non si riscontra un vacuolo alimentare; per contro il pigmento comincia a rendersi visibile soltanto in quelle forme in cui è apparso il vacuolo. Questo particolare è illustrato dalle fig. 1, 2 e 3.

In questo caso sembra che i granuli più piccoli di pigmento siano allineati sull'orlo citoplasmatico che limita il vacuolo, specialmente dalla parte in cui il protoplasma si assottiglia in processi quasi filiformi, che vanno a riunirsi al nucleo o che inglobano addirittura questo organite dentro il vacuolo, mentre i più grossi si trovano sparsi nella parte del citoplasma più lontana dal vacuolo

<sup>1)</sup> COMES, S.: Quelques observations sur l'hémophagie de *Balantidium entozoon* EHRBG. etc. Arch. f. Protistenk. Bd. 15 1909.

<sup>2)</sup> COMES, S.: Appunti di biologia malarica: rapporti di posizione fra il parassita malarico e l'emazia. Boll. Soc. Scienze Naturali ed economiche Palermo, 1920.

e dal nucleo, quando quello più non esiste. Questo caso si nota nelle forme schizontiche molto avanzate nello sviluppo e nelle forme gametocite (fig. 4 e 5).

Il parassita della terzana benigna, a cui si riferiscono le figure riportate, mostra con evidenza i fenomeni dei quali abbiamo tenuto parola. Da quello che si è detto è possibile ricavare la conseguenza che i granuli di pigmento originano per effetto di un processo metabolico, che ha sede nel vacuolo nutritivo sotto la dipendenza di sostanze nucleari, che hanno il potere di provocare tale trasformazione<sup>1</sup>). Nelle categorie di tali sostanze molto sospetta è, a mio credere, la zona latteata, che costituisce un'area bianca quasi costante nelle fasi di sviluppo del parassita e che potrebbe rappresentare la dimostrazione morfologica di questo carattere trofico del nucleo. Le considerazioni fatte si riferiscono al *P. vivax* e al *P. malariae*.

Nel *P. praecox*, quantunque le modalità differiscano nei dettagli, per le marcate differenze specifiche, esse sono tuttavia un'esplicazione d'un analogo processo metabolico. Io mi riferirò all'origine del pigmento nelle forme più nette di distinzione fra il *P. praecox* e i due precedenti, che sono appunto le semilune malariche rappresentanti i macrogametociti. Come è noto, in queste forme non si ha la presenza di vacuolo nutritivo, eppure il pigmento vi è rappresentato in una forma caratteristica per questa specie. Esso è infatti giallo brunastro, talvolta con tutte le nuances che vanno dal giallo d'oro al nero di seppia. La mancanza del vacuolo nutritivo insieme con la contemporanea presenza d'una abbondante formazione pigmentale, potrebbe metterci in imbarazzo, togliendo importanza al vacuolo stesso nella genesi del pigmento. Ma un fatto pure costante, anzi esso colpisce per la sua costanza, è la disposizione perinucleare del pigmento medesimo, disposizione che infatti è stata osservata da tutti gli Autori. Anzi per questa concordanza di osservazione mi si è spesso affacciata la domanda di sapere perchè nessuno degli Autori abbia avuto il sospetto, fondandosi anche sulle conoscenze che intorno all'origine del pigmento ci offre la Citologia generale, di attribuire al nucleo del parassita una parte principale nella produzione pigmentacea.

Io, in base appunto a queste considerazioni comparative che non permettono di allontanarci dai grandi schemi dentro i quali

<sup>1</sup>) Seguendo questo punto di vista, le granulazioni di MAURER che spesso è dato riscontrare nel protoplasma del parassita malarico intraglobulare (vedi fig. 7-11) e che per la colorazione richiamano la cromatina nucleare, con la quale stringono talora evidenti rapporti, si possono considerare come fasi gradatamente progressive della formazione del pigmento.

ordinatamente si connettono i fenomeni biologici fondamentali, che avvengono nell'interno della cellula di qualunque organismo, sia che essa rappresenti una parte infinitesimale dello organismo metazoario, sia che costituisca da sola un organismo, cioè un protozoo, mi son subito messo dinanzi questo dubbio. Infatti non potevo pensare che il pigmento, la cui origine nucleare è indiscutibile, come ho fatto rilevare in principio della presente Nota, in molte cellule pigmentarie dei Metazoi, e in quelli fra i Protozoi che furon meglio studiati, potesse sottrarsi a questa maniera di origine per quello che riguarda il parassita malarico. A provare queste identità di comportamento si presta soprattutto lo studio delle semilune malariche per un duplice motivo: primamente perchè, essendo esse inalterabili dall'azione del chinino, si possono considerare più naturali (cioè meno suscettibili di alterazione) che non nelle forme delle altre due specie i fenomeni che in esse si riscontrano, in secondo luogo perchè i rapporti fra nucleo e pigmento sono in esse più diretti per la mancanza del vacuolo nutritivo. Il nucleo delle semilune si può ascrivere alla categoria dei nuclei vescicolari (fig. 12 e segg.) in quanto vi è dato distinguere un certo numero di cariosomi. In questa speciale struttura nucleare, che secondo me ha un'importanza notevole per spiegare certe oscure fasi del ciclo biologico di *P. praecox*, che si connettono con problemi ancora essi insoluti della patologia malarica (recidive) e sulla quale non si è fissata l'attenzione dei Malariologi, vorrei potermi fermare più a lungo, ma non è questo il luogo, nè le osservazioni da me raccolte al riguardo possono dirsi esaurienti.

Ora, per tornare al nostro argomento, ognuno di questi granuli cariosomici, ovvero soltanto quelli di una determinata zona nucleare, si circonda di un'area pigmentata in giallastro, che, se per un certo tempo rimane distinta dal granulo cariosomico (fig. 13 e 14), finirà poi col trasformarsi insieme con questo in un granulo di pigmento (fig. 15—22). Spesso la trasformazione dei granuli cromatici in granulazioni pigmentarie non interessa tutti i granuli cromatici ma soltanto quelli che si trovano alla periferia del nucleo medesimo (fig. 15—17). I granuli di pigmento spesso si accumulano, perdendo di solito la loro individualità, in piccoli ammassi disposti alla periferia del nucleo (fig. 18), e stanno ad indicare in tali condizioni uno stato più avanzato di formazione pigmentaria, al quale si passa gradatamente per un altro nel quale pur manifestando la tendenza di radunarsi a mucchi si presentano ancora individualizzati. Alcuni si radunano al di fuori del nucleo in una specie di gomito granuliforme (fig. 15) altri in una specie di formazione reticolare che



comprende nelle sue maglie i cariosomi non trasformati (fig. 22). Però, accanto a queste forme in cui si è avuta una produzione di pigmento per attività parziale del nucleo, ce ne sono altre non meno istruttive in cui si è riscontrata una totale trasformazione della sostanza nucleare in pigmentata, per la semplice ragione che non esiste più nucleo, nè granuli, anche sparsi, di cromatina, bensì nella zona occupata prima dal nucleo si notano ammassamenti più o meno notevoli di granuli di melanina (fig. 19—21). In qualcuna di tali forme spesso è dato riconoscere, nell'interno di ogni granulazione di pigmento, di solito di forma batteroide, un granulo cromatico, che rappresenta il cariosoma primitivo, il punto di partenza della trasformazione in pigmento. In tal caso, e in alcuni di quelli ultimamente ricordati, pare di trovarci in uno stadio di vera degenerazione, non dissimile da quella descritta da R. HERTWIG in *Actinosphaerium*. Ma questi casi sono da considerare come estremi di un processo più ridotto, che si deve ammettere nel normale, anzi sono da ritenere tanto più illustrativi quanto più essi, aumentando la intensità del fenomeno, ce ne forniscono una spiegazione sicura, che non avremmo mai acquistata, osservando i processi normali i quali si esplicano per così dire sub limine observationis. Sta di fatto, per tanto, che non è raro riscontrare delle semilune in cui al posto del nucleo si osserva una massa pigmentata granulosa, reticolata o compatta. Quale sia il destino ulteriore di queste semilune non sarebbe facile determinare con sicurezza; forse, per la mancanza del nucleo in tal modo degenerato, è possibile che esse vadano in rovina, e che sia questa una causa di distruzione delle semilune malariche.

Dalle riportate osservazioni credo si possa con saldo fondamento concludere che in tutte e tre le forme del parassita malarico il pigmento ripeta una origine nucleare diretta (*P. praecox*) o indiretta, mediante l'attività del vacuolo alimentare (*P. vivax* e *P. malariae*).

Se vogliamo mettere in connessione questo risultato con l'opinione prevalente, secondo la quale il pigmento deriva dall'emoglobina o dalla ematina (ASCOLI) nulla vieta supporre che ciò avvenga, nell'ambito delle modalità da me descritte, in seguito ad una trasformazione di queste sostanze alla quale trasformazione prende parte più o meno diretta il nucleo del parassita<sup>1)</sup>.

Palermo, Aprile 1922.

<sup>1)</sup> Le riferite osservazioni furono fatte nel semestre Marzo—Agosto 1918, mentre l'Autore prestava servizio militare in qualità di aiutante nel Laboratorio Batteriologico dell'Ospedale Militare Principale di Palermo.

**Spiegazione delle figure della tavola.**

Tutte le figure furono disegnate con oc. comp. 8, Obj.  $\frac{1}{18}$  imm. om. tubo evaginato a 160 mm di un Koritska Mod. Med. Carta sul tavolo. Le figg. 1, 2, 3, 5, 6, 7, 11, 13 furono tratte da preparati con GRAMSA. La figura 4 fu tratta da un preparato con Eosina azzurra. Le fig. 8, 9, 10, 12, 14—22 furono tratte da preparati col metodo Leihsmann.

**Tavola 11.**

Le figure 1, 2, 3, 4, 5, 7, 10, 11 rappresentano diverse fasi dello stadio di schizonte del parassita della terzana (*P. vivax*) ma fig. 5 con probabilità gametocito ♀.

Le figure 6, 8, 9 rappresentano fasi dello stadio di schizonte del parassita della quartana (*P. malariae*) ma figura 6 con probabilità gametocite ♂.

Le figure 12—22 rappresentano tutte individui del parassita della febbre estivo-autunnale (*P. praecox*) allo stadio di macrogametocito.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten

## Kleinere Mitteilungen.

(Aus der Tropenabteilung des Instituut voor Parasitaire- en Infectieziekten der  
Tierärztlichen Hochschule Utrecht. Direktor: Prof. Dr. L. de Blicck.)

### Über Entamöben des Hausrindes.

Von

Dr. Otto Nieschulz.

(Hierzu 1 Textfigur.)

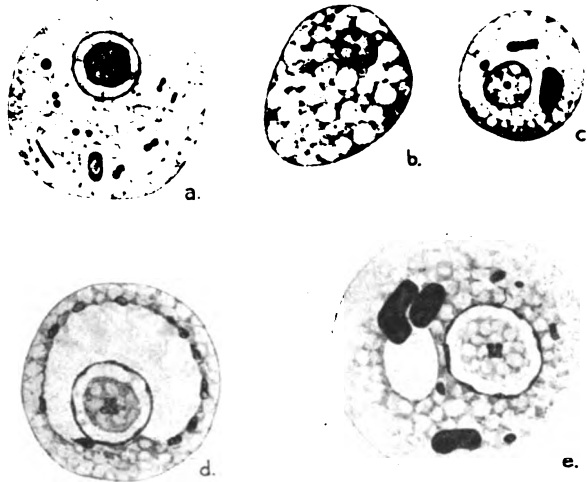
In der Literatur finden sich über Rinderamöben nur zwei kurze Aufgaben. LIEBETANZ (1905 u. 1910) beobachtete im Panseninhalt eine ungefähr  $20 \mu$  große Amöbe, die er *Amoeba bovis* benannte. Nähere cytologische Angaben fehlen.

BRAUNE (1913) beschrieb die vegetativen Formen näher. Dem Kernbau entsprechend stellte er sie in die Gattung *Entamoeba*. Die Größenangabe LIEBETANZ' stimmen mit Formen, die ihm vorgelegen haben, überein, doch schwanken die Maße außerordentlich. Irgendeine Encystierung konnte er nicht beobachten.

Gelegentlich anderer Untersuchungen fand ich im Panseninhalt von Rindern, den ich mir durch Punktion mit einem Trokart verschaffte, vegetative Stadien und außerdem im Fäces einkernige Cysten, die ich hier kurz beschreiben und abbilden möchte.

Die vegetativen Formen (Fig. a u. b) im Pansen maßen im abgekugelten Zustand nur etwa  $5-10 \mu$ , waren also recht klein. In lebenden Exemplaren war die Differenzierung in Ecto- und Entoplasma einigermaßen deutlich, der Kern als ein rundliches Bläschen

mit doppeltkonturierter Membran leicht zu erkennen. In gefärbten Präparaten zeigt das Protoplasma eine einheitliche, ziemlich feinvwabige Struktur, der Kern den typischen Aufbau eines Entamoebenkernes. Zentral liegt ein kleines Caryosom, das zuweilen aus mehreren Chromatinkörnchen besteht. Das Außenchromatin ist deutlich ausgebildet, meist in Form länglich gestreckter Klumpen. Die besonders von *E. histolytica* bekannten cyklischen Veränderungen am Caryosom ließen sich auch hier feststellen. Im Protoplasma waren gelegentlich als Nahrung aufgenommene Bakterien zu sehen (Fig. a).



Textfig. 1 a u. b vegetative Form aus dem Pansen. c—e Cysten aus Fäces. Sublimatalkohol-Eisessig. Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. Vergr. 3000 $\times$ .

Im Kot der Rinder fand ich ziemlich häufig, wenn auch nicht sehr zahlreich, einkernige Cysten (Fig. c—e) mit einem Durchmesser von etwa 5—12  $\mu$ . Die Cystenmembran scheint nur einfach konturiert zu sein, doch ließ sich dies bei der Kleinheit des Objektes nicht ganz einwandfrei feststellen. Im Protoplasma waren fast immer unregelmäßig geformte Chromidien von teilweise beträchtlicher Größe eingelagert (Fig. c u. e). Nicht selten traf man Exemplare mit einer sehr großen, zentralen Vakuole (Fig. d).

Mehrkernige Cysten habe ich trotz wiederholter Untersuchung nicht finden können. Auch im Kot, der schon mehrere Wochen alt war, ließ sich keine Weiterentwicklung der Cysten feststellen. Diese selbe Beobachtung machte ebenfalls SWELLENGREBEL (1914), der bei seiner *Entamoeba ovis* aus dem Schaf auch nur einkernige Cysten nachweisen konnte.

Daß die hier beschriebenen vegetativen und encystierten Stadien wirklich zu ein- und derselben Art gehören, kann ich nicht sicher behaupten, sondern nur als sehr wahrscheinlich annehmen. Es wäre möglich, daß die Cysten zu einer Form aus dem Darm gehörten, die mit der aus dem Pansen nicht identisch ist. Hierüber müßten weitere Untersuchungen Aufklärung schaffen.

Utrecht, April 1922.

---

### Literaturverzeichnis.

- BRAUNE, R. (1918): Untersuchungen über die im Wiederkäermagen vorkommenden Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 32 p. 111—170.
- LIEBETANZ, E. (1905): Die parasitischen Protozoen des Wiederkäermagens. Berl. Tierärztl. Wochenschr. p. 313—314.
- (1910): Die parasitischen Protozoen des Wiederkäermagens. Arch. f. Protistenk. Bd. 19 p. 19—80.
- SWELLENGREBEL, N. H. (1914): Dierlijke entamoëben uit Deli. Geneesk. tijdschr. v. Nederl.-Indie. Bd. 54 p. 420—426.
-

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

**Zur Cytologie der Blaualgen.<sup>1)</sup>**  
**Eine Kritik der Arbeit O. BAUMGÄRTEL's: Das Problem der  
Cyanophyzeenzelle.**

Von  
**Lothar Geitler (Wien).**

(Hierzu 1 Textfigur.)

Die folgenden Zeilen halte ich für notwendig angesichts der Tatsache, daß eine neue Arbeit über die so problematischen Inhaltsgebilde der Blaualgen erschienen ist (BAUMGÄRTEL: Das Problem der Cyanophyzeenzelle. Arch. f. Protistenk. 1920), die in ihrem deskriptiven Teil durch ihren Inhalt wie durch ihre Form zu dem besten gehört, was wir auf diesem Gebiet besitzen, dagegen wo sie das Gefundene interpretiert und theoretisch wird, nicht ohne Widerspruch bleiben kann.

Die Tatsachen, die BAUMGÄRTEL bringt, sind in ihren Grundzügen richtig. Es sei hier in Kürze das mitgeteilt, was wir heute über die cytologischen Verhältnisse der Blaualgen mit Sicherheit wissen.<sup>1)</sup> — Das Plasma, welches die Zelle ohne Zellsaftvakuolen (von pathologischen Bildungen abgesehen) erfüllt, zeigt eine Differenzierung in einen peripheren Teil, der die Assimilationspigmente in diffuser Verteilung führt (Chromatoplasma), und in eine zentrale ungefärbte Plasmamasse (Centroplasma). Im Plasma liegen verschiedene Granulationen, zwischen denen Übergänge vor-

---

<sup>1)</sup> Die folgenden Ausführungen stützen sich auf die Untersuchung einer großen Zahl von Blaualgen der verschiedensten Gruppen.

zukommen scheinen, und zwar: im Centroplasma dünnflüssige bis steifgelige Gebilde von verschiedener Gestalt und Größe in wechselnder Zahl, welche in jeder Blaualgencelle vorkommen (Endoplasten); zwischen diesen und ihnen angelagert kugelige, stark lichtbrechende Gebilde von verschiedener Größe in wechselnder Zahl ( $0? - \infty$ ), meist als Zentralkörner bezeichnet (Epiplasten); außerdem kommen Granulationen vor, die vielleicht nichts Einheitliches darstellen, die aber immer von den Endo- und Epiplasten leicht unterscheidbar sind. Hierher gehören die Cyanophycinkörnchen der älteren Autoren, mit welchen BAUMGÄRTEL seine Ectoplasten identifiziert. Die besagten Körnchen liegen meist peripher (BAUMGÄRTEL's Ectoplasten immer) und man trifft sie häufig (auch im Freilandmaterial) an (BAUMGÄRTEL fand die Ectoplasten nur selten). Sie besitzen mitunter zwar abgerundete, aber doch deutlich sichtbare Ecken und Kanten (HEGLER's Eiweißkristalloide). Ich habe mich in vielen Fällen bemüht, sie auf Grund ihrer Löslichkeit in Säuren und auf Grund von Färbungen einer der drei Kategorien von Plasten zuzuteilen, ohne daß es mir gelungen wäre. In einer früheren Arbeit<sup>1)</sup> habe ich sie, um von ihnen überhaupt reden zu können, als „stark lichtbrechende Körnchen“ bezeichnet und auch abgebildet. Näher kann ich darauf nicht eingehen; es muß genügen, hier ein Fragezeichen zu setzen.<sup>2)</sup>

Das gleiche Bild entwirft im wesentlichen auch BAUMGÄRTEL. Es fragt sich nun, wie er zu der Ansicht kommt, daß der gesamte Zellinhalt mit Abzug des Chromatoplasmas ein primitiver Zellkern (Caryoplast) sei. Den Endoplasten sollen die Kernsafräume, den centroplastischen Zwischenpartien die Wabenwände (Lininfäden), den Epiplasten die Chromatinkörnchen und den Ectoplasten die Nucleolen eines ruhenden Metaphytenkernes entsprechen. Diese morphologische Gegenüberstellung ist ein Hauptargument BAUMGÄRTEL's. Es seien daher einige Worte der Ähnlichkeit gewidmet, die nach BAUMGÄRTEL zwischen einem Metaphytenkern und dem Blaualgencellinhalt besteht.

Die schematische Figur BAUMGÄRTEL's (Fig. 59 seiner Tafel) läßt eine solche Ähnlichkeit erkennen. Auf den anderen Figuren ist die Ähnlichkeit sichtlich geringer. In Wirklichkeit besteht sie so gut wie gar nicht. BAUMGÄRTEL's Figuren nämlich geben

<sup>1)</sup> GEITLER: Versuch einer Lösung des Heterocysten-Problems. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., 1921.

<sup>2)</sup> Alles andere, was über das hier Mitgeteilte hinausgeht, ist unsicher. Von einem Verständnis der Blaualgencelle sind wir also noch weit entfernt.

ein schematisiertes, d. h. willkürlich nach einer bestimmten Richtung hin abgeändertes Bild der Blaualgenzelle. An seinen Abbildungen fällt sofort die große Einförmigkeit auf. Es besteht aber tatsächlich eine ziemliche Mannigfaltigkeit der cytologischen Bilder; sie hat, im Verein damit, daß vieles falsch gesehen wurde, zu den verschiedenen Ansichten der Autoren geführt. Es ist ein großes Verdienst der Arbeit BAUMGÄRTEL'S, daß sie gleiche Gebilde unter verschiedenen Gestalten und Namen wiedererkennt. Sie berücksichtigt aber die bestehende Verschiedenheit nicht und zwar mit gutem Grund, weil sich beim Betrachten der Blaualgenzelle, wie sie wirklich ist, keine Ähnlichkeit mit einem Metaphytenkern ergibt. KOHL'S „Chromosomen“ und „Zentralkörper“ kann man oft sehen, aber nie recht befriedigend auf das BAUMGÄRTEL'Sche Schema zurückführen. Von den „Chromosomen“ sagt BAUMGÄRTEL auf S. 120, daß sie steifgelige Endoplasten seien; die „Chromosomen“ sehen aber in Wirklichkeit ganz anders aus als BAUMGÄRTEL'S Fig. 15 a, b.

Mit dem Chromidialapparat GUILLIERMOND'S setzt sich BAUMGÄRTEL nicht weiter auseinander, weil er — ebenso einseitig wie GUILLIERMOND — die Färbungen, die dieser fast ausschließlich anwandte, nicht berücksichtigt.<sup>1)</sup>

Ich gebe im folgenden die Unterschiede wieder, die zwischen der Darstellung BAUMGÄRTEL'S und dem Tatbestand bestehen. — Die Epiplasten schwanken in ihrer Größe von ganz kleinen Dimensionen bis zu großen Kugeln, die  $\frac{3}{4}$  des Zellumens ausfüllen. Man betrachte z. B. die Abbildungen KOHL'S<sup>2)</sup> der Zentralkörper und PALLA'S<sup>3)</sup> Schleimkugeln (s. auch die Textabbildung)<sup>4)</sup>. BAUMGÄRTEL sieht nur Epiplasten einer bestimmten Größe in annähernd gleicher Zahl. Es ist dies dieselbe Einseitigkeit, mit der ältere Autoren diese Gebilde in der Einzahl gesehen und für einen Kern gehalten haben, ohne zu gewahren, daß es sich hierbei nur um eine zufällige Form ihres

<sup>1)</sup> Das, was er S. 108 über ihn sagt, ist nicht zutreffend: der Chromidialapparat kann nicht als centropasmatische Umgrenzung der Endoplasten angesehen werden.

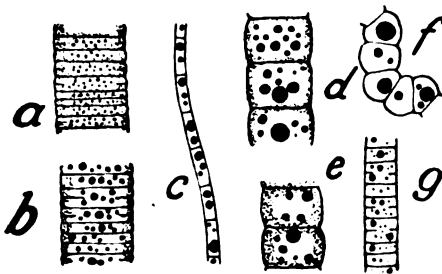
<sup>2)</sup> Über die Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzelle. Jena 1908.

<sup>3)</sup> Beiträge zur Kenntnis des Baues des Cyanophyceanprotoplastes. Jahrb. f. wiss. Bot. 1893.

<sup>4)</sup> Es sei hier auf die möglichst naturgetreuen, farbigen Abbildungen meiner schon zitierten Arbeit verwiesen. — In bezug auf die Epiplasten betrachte man Fig. 8 u. 23 (in jeder Zelle ein großer, zentral liegender Epiplast). Fig. 18 u. 23 zeigt tote Zellen, in denen sich der Epiplast lange erhalten hat. Der Inhalt der Heterocyste in Fig. 26 besitzt Epiplasten verschiedener Größe. In Fig. 23 u. 24 hat sich der zentral liegende Epiplast nicht gefärbt.



Auftretens handelte. — Die Endoplasten sind unter Umständen Kernsafräumen ganz unähnlich (siehe Fig. 26 meiner oben zitierten Arbeit.) — Die den Wabenwänden (Lininfäden) des Kernes angeblich entsprechenden Teile stellen sich als breite Plasmapartien dar. — Die Ectoplasten überwiegen häufig an Menge die übrigen Plasten. Bei unbefangener Betrachtung machen alle diese Plasten nur den Eindruck von im Plasma liegenden Stoffwechselprodukten. Daher verändern sie sich in Kulturen stark, zeigen aber auch im Freilandmaterial sehr verschiedenes Aussehen. Das Resumé dieser Erörterung ist, daß die Blaualgenzellen nicht (oder genauer gesagt: nur manchmal) so aussehen, wie sie die Abbildungen BAUMGÄRTEL'S darstellen. Die Endoplasten haben keine Ähnlichkeit mit Kernsafräumen, die Epiplasten keine mit Chromatinkörnchen usw.



Textfig. a *Oscillatoria sancta* Kg. lebhaft wachsend, b dieselbe Form in Austrocknung begriffen, c u. g *Oscillatoria* sp., d *Scytonema javanicum* (Kg.) BORNET, e *Scytonema julianum* (Kg.) MENEUGH, f *Nostoc Linckia* (ROTH) BORNET. Epiplasten als schwarze Kreise eingetragen, Chromatoplasma der größeren Formen fein punktiert.

Ungefähre Vergr. 900/1.

Nehmen wir aber an, daß man soweit schematisieren darf, wie es BAUMGÄRTEL tut, und sehen wir mit ihm eine Ähnlichkeit zwischen dem Caryoplasten und einem ruhenden Zellkern einer höheren Pflanze. Es gibt dann drei Möglichkeiten: entweder handelt es sich um eine Homologie oder um eine Analogie oder aber um eine bloß zufällige Ähnlichkeit rein äußerer Natur. — An eine Homologie ist nicht zu denken, wie folgende Überlegungen zeigen. Wir wissen heute mit einiger Sicherheit, daß wir Vorläufer der Metaphytenkerne in den Protistenkernen besitzen, wenn auch Einzelheiten noch unklar sind. Bereits die einfachsten Protistenkerne stellen hochdifferenzierte Gebilde dar, besitzen Chromatin und teilen sich in Form primitiver Mitosen. Der Caryoplast BAUMGÄRTEL'S zeigt mit ihnen keine Ähnlichkeit, sondern schließt sich mit Überspringung aller uns bekannten Kerntypen unmittelbar an die Metaphytenkerne an. Dabei besitzt er aber kein Chromatin, teilt sich ohne Mitose und steht an Organisationshöhe weit unter den einfachsten Protistenkernen. In dem Caryoplasten BAUMGÄRTEL'S einen primitiven Typus (Vorläufer, wie

BAUMGÄRTEL sagt) eines Metaphytenkernes zu sehen, ist deshalb nicht möglich.

Man kann nun der Meinung sein, daß der Plattenapparat BAUMGÄRTEL'S ähnliche Funktionen wie ein Metaphytenkern ausübe, was sich in einem ähnlichen Bau beider Gebilde ausdrücken würde; man müßte dann von Konvergenz sprechen. Daß der Caryoplast Kernfunktionen ausübt (neben solchen, die sonst dem Cytoplasma zugewiesen sind, wie BAUMGÄRTEL selbst sagt), ist ohne weiteres zuzugeben, weil ja der Caryoplast seiner Definition nach den gesamten Zellinhalt (mit Abzug des eine physiologische Einheit bildenden Chromatoplasmas) ausmacht. Wenn bei den Blaualgen Vererbungsvorgänge vorkommen, so muß daher der Caryoplast ihr Träger sein. Es ist damit aber nicht mehr gesagt, als daß die Kernfunktionen bei den Blaualgen diffus im Plasma enthalten sind.

Ein Plasma als kernführend zu bezeichnen, weil in ihm „Kohlehydratplatten“ manchmal Gruppierungen zeigen, die eine Ähnlichkeit mit einem ruhenden Metaphytenkern besitzen, geht nicht an. Wenn die Funktionen des Kernes noch im Plasma enthalten sind, so ist dieses kein „primitiver“ Kern, sondern überhaupt kein Kern; eine Differenzierung ist eben unterblieben. Dabei ist es wohl möglich, daß sich ein Chromatophor (im physiologischen Sinn) herausdifferenziert hat.

Es handelt sich bei alledem durchaus nicht um einen terminologischen Streit. Vielmehr wird dem phylogenetischen wie dem biologischen Verständnis der Blaualgen ein Riegel vorgeschoben, wenn man in ihnen einen primitiven Metaphytenkern sieht. Die Blaualgen stellen eine Sackgasse in der Entwicklung dar, die zu keinem Kern geführt hat, wie es bei anderen Organismengruppen der Fall war. Sie haben sich im Rahmen eines „einfachen“ Zellbaues mit den Lebensbedingungen in besonderer <sup>1)</sup> Weise abgefunden.

<sup>1)</sup> Daß ein Zusammenhang mit den Schizomyceten besteht, erscheint immer fraglicher, da diese Zellkerne zu besitzen scheinen. Wenn dies wirklich der Fall ist, so stehen die Blaualgen als einzige Gruppe kernloser Organismen den gesamten übrigen Pflanzen und Tieren gegenüber. Es ergibt sich dann folgende Einteilung, die allerdings durch ihre Architektur wenig ansprechend wirkt (vgl. das Schema in WETSTEIN: Handbuch der systematischen Botanik, 2. Aufl., S. 53): die eine große Gruppe bilden Pflanzen und Tiere, die sämtlich Kerne (bzw. einen Chromitilapparat) besitzen und von flagellatenähnlichen Organismen abstammen (innerhalb dieser Gruppe sind auf botanischem Gebiet nur die Beziehungen der Schizomyceten und der Rhodophyten zu den Flagellaten unklar: beide könnte man als stark abgeleitete Formengruppen betrachten, die Schizomyceten mit A. MEYER als reduzierte echte Pilze, die Rhodophyten als Endglieder einer Reihe, deren Zwischenglieder uns fehlen); die

Sie sind deshalb nicht weniger lebensstüchtig, sind auch deshalb noch keine sog. ursprünglichen Lebewesen, vielmehr in vielen Beziehungen ein Produkt weitgehender Reduktion und sekundär<sup>1)</sup> einfach. Darauf hoffe ich in einer späteren Arbeit zurückzukommen.

Wien, Botanisches Institut der Universität, im März 1922.

---

zweite Gruppe bilden die Blaualgen, die kernlos sind und keinerlei Beziehungen zu den Flagellaten besitzen. Der Ausdruck „Kern“ ist nur für die homologen Organe der Flagellatennachkommen zu gebrauchen. Das, was bei den Blaualgen einem Kern funktionell teilweise gleichkommt (der Caryoplast BAUMGÄRTEL's), ist etwas davon prinzipiell Verschiedenes. — Diese theoretische Auseinandersetzung habe ich mit Absicht unter den Strich gesetzt, weil ich hier auf ihre nähere Begründung verzichten muß und sie daher nur als subjektive Anschauung gelten kann.

<sup>1)</sup> Den Zellbau halte ich für primär einfach, weil sich keine Tatsachen finden lassen, die das Gegenteil wahrscheinlich machen würden.

---

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Neue oder wenig bekannte Protisten. VI.

### Neue oder wenig bekannte Ciliaten. I.

### Neue Cothurnien.

Von

Dr. Hermann Eidmann, München.

(Hierzu 12 Textfiguren.)

---

In der Gattung *Cothurnia* herrscht bezüglich der Systematik noch ein großer Wirrwarr, und auch heute lassen sich die Grenzen nicht fest bestimmen. Ich möchte daher, bevor ich die Diagnose der in den letzten Jahren beschriebenen Arten gebe, einige Bemerkungen zur Systematik dieser interessanten und hochorganisierten Ciliatengruppe machen.

EHRENBERG rechnete zu seiner Gattung *Cothurnia*, Stelzen-glöckchen die gehäusebildenden peritrichen Ciliaten, deren Panzer mit einem „starren Cothurn-artigen Stiel“ an der Unterlage befestigt ist, während er die Formen, die direkt, ohne Vermittlung eines solchen Stieles angewachsen sind, in der Gattung *Vaginicola* vereinigte; diese wurde später von CLAPARÈDE und LACHMANN für die Arten reserviert, die mit der ganzen Länge des Gehäuses angewachsen sind, wozu vorerst nur EHRENBERG's *Vaginicola decumbens* gehörte. In die Gattung *Cothurnia* kamen alle anderen, die, gestielt oder ungestielt, mit dem Hinterende ihres Gehäuses festsitzen. CLAPARÈDE und LACHMANN hielten die Gehäuseform für keinen konstanten Charakter und glaubten sich daher berechtigt, die neue Einteilung vorzunehmen, besonders da bereits von DUJARDIN und später von

28\*

STEIN darauf aufmerksam gemacht worden war, daß *Vaginicola crystallina* auch gestielt vorkomme, daß also das Fehlen oder Vorhandensein eines Stieles nicht als Gattungsmerkmal anzusehen sei.

KENT (1881) verteilte die ihm bekannten Arten, deren Zahl bereits 48 betrug, auf sieben Gattungen. Die Arten, die mit der ganzen Länge des Gehäuses festgewachsen sind, also die Gattung *Vaginicola* im Sinne von CLAPARÈDE und LACHMANN, nannte er *Platycola*. Die sechs anderen Gattungen *Vaginicola*, *Thuricola*, *Cothurnia*, *Pyxicola*, *Pachytrocha* und *Stylicola* gründete er in der Hauptsache auf das Vorhandensein oder Fehlen und die verschiedenartige Ausbildung eines Verschlusapparates des Gehäuses. ENTZ (1884) verwarf diese Merkmale als hinreichend zum Aufstellen so vieler Gattungen, da er bei ein und derselben Art sowohl das Vorhandensein wie das Fehlen eines Verschlusapparates beobachtet haben will.

Er ließ die Gattung *Vaginicola* im Sinne von CLAPARÈDE und LACHMANN bestehen und verteilte die übrigen Arten auf zwei Gattungen: *Cothurnia* und *Cothurniopsis*.

Erstere ist charakterisiert durch den langen, bandförmigen Macronucleus, die Gehäuse sind gestielt oder stiellos und sitzen auf untergetauchten Pflanzen, Steinen usw. Die neugegründete Gattung *Cothurniopsis* dagegen umfaßt die Arten mit kurz ovalem bis nieren- oder hufeisenförmigem Macronucleus. Die Gehäuse sitzen auf einem stets gekrümmten, dicken Stiel, der tief quer gerunzelt ist. Sie leben als Commensalen stets auf Crustaceen. BÜTSCHLI (1887) hat diese Einteilung übernommen und die drei Gattungen *Cothurnia*, *Cothurniopsis* und *Vaginicola* in dem Tribus *Cothurnina* vereinigt. Während die letzte Gruppe genügend durch die Gestalt der Gehäuse, die einem mit der Sohle angewachsenen Schuh gleicht, charakterisiert ist und zu keinerlei Irrtümern Anlaß geben kann, stößt die Unterscheidung der Gattungen *Cothurnia* und *Cothurniopsis* auf große Schwierigkeiten und man kann häufig die *Cothurnia* des einen Autors bei einem anderen als *Cothurniopsis* wiederfinden.

Schon BÜTSCHLI bemerkt hinsichtlich der Gestalt des Macronucleus, des Hauptunterscheidungsmerkmals, das ENTZ angegeben hat: „Immerhin bedarf es weiterer Bestätigung, ob dieser Charakter so regelmäßig wiederkehrt, daß er die vorgeschlagene Sonderung rechtfertigt.“ PENARD (1914) hat eine Form beschrieben, *Cothurniopsis richtersi*, die den Kern einer *Cothurniopsis*, aber den Stiel einer *Cothurnia* hat. Er macht darauf aufmerksam, daß der Kern

niemals bandförmig, also abgeplattet ist, sondern stets runden Querschnitt hat.

In seiner Monographie der moosbewohnenden Cothurnien rechnet er zum Genus *Cothurniopsis* die Arten, deren Gehäuse an der Basis von dem Stiel durchbohrt ist, während er die anderen Formen, gestielt oder ungestielt, in die Gattung *Cothurnia* einreihet. „Pour mon compte, et sans vouloir en aucune façon m'occuper de classification, j'attribuerai dans ces pages le nom de *Cothurnia* aux formes sessiles, et celui de *Cothurniopsis* aux formes, dont la logette est percée à sa base d'un orifice destiné à laisser passer la tige.“ So sind wir heute also nicht imstande, die beiden Gattungen scharf zu umgrenzen, und zahllose Synonyma erschweren die Übersicht. Die Klassifikation der Cothurnien baute sich seither auf der Form des Panzers auf, und das mit Recht, denn der Körper sämtlicher Cothurnien und Vaginicolen bietet keinerlei Verschiedenheiten dar. Er ist gebaut wie der einer Vorticelle, welcher ein außerordentlich hoher Grad von Kontraktibilität zukommt. Nur die Form des Macronucleus und die verschieden stark ausgebildete Fähigkeit, sich auszudehnen, wechselt bei den einzelnen Arten. Demgegenüber steht eine große Mannigfaltigkeit in der Gestalt der Gehäuse. Diese scheint also auch weiterhin die beste Grundlage für die Systematik abzugeben. Nun soll aber die Gehäusebildung, wie ENTZ und später BÜTSCHLI angeben, ungemein variieren, so daß sie nicht einmal zur Unterscheidung der Arten ausreiche.

Wie PENARD, der beste Kenner der Cothurnien, bemerkt, liegt dies daran, daß die Gruppe niemals so studiert wurde, wie sie es sein sollte. „L'enveloppe, bien loin de varier si fort, est très constante de forme et de structure.“ Was das Vorhandensein oder Fehlen des Stieles betrifft, ein Charakter, der als Gattungsmerkmal in erster Linie in Betracht kommt, so scheint bisher nur *Cothurnia crystallina* gestielt und ungestielt beobachtet worden zu sein. Und gerade hier fragt es sich, ob es sich nicht um verschiedene Arten und nicht nur um Varietäten einer Art handelt. PENARD, der die Form genau studierte, erwähnt jedenfalls nichts von dem Vorkommen

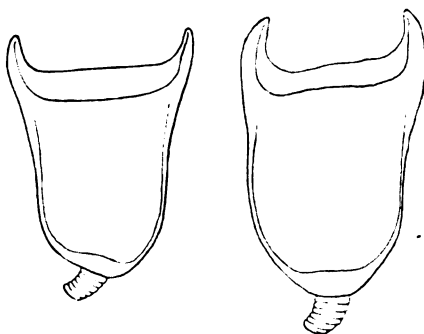


Fig. 1. *Cothurnia Sieboldii*.  
Variabilität der Gehäuseform.

eines Stieles und bezeichnet die Gestalt desselben bei den Cothurnien als ein sehr charakteristisches Artmerkmal.

„Dans chaque espèce, la tige a sa physionomie propre, constamment la même.“ Ich habe bei *Cothurnia Sieboldii* und *curva* in der Gehäuseform nur eine sehr geringe Variabilität feststellen können. Fig. 1 zeigt die Extreme, die ich unter vielen Hunderten von Exemplaren gefunden habe. Der Stiel war bei beiden Arten stets gut entwickelt.

Ich glaube daher, daß als einfachstes Unterscheidungsmerkmal der zwei Gattungen doch das Fehlen bzw. Vorhandensein eines Stieles am Gehäuse in Betracht käme und schlage vor, die gestielten Formen, wie einst EHRENBERG, zur Gattung *Cothurnia* zu rechnen. Das Genus *Cothurniopsis* bliebe dann den ungestielten Arten vorbehalten, während die mit der ganzen Länge des Gehäuses fest-sitzenden Formen wie seither zur Gattung *Vaginicola* zu rechnen sind.

#### Tribus *Cothurnina* BÜTSCHLI.

Mit dem Hinterende des Gehäuses } gestielt: *Cothurnia* EHRENBERG,  
festgewachsen } ungestielt: *Cothurniopsis* ENTZ.

Mit der ganzen Länge des Gehäuses  
festgewachsen:

*Vaginicola* LAMARCK.

Danach wäre *Cothurnia crystallina* als *Cothurniopsis crystallina* zu bezeichnen und sämtliche *Cothurniopsis*-Arten müßten zu der Gattung *Cothurnia* gerechnet werden. Ich will diesen Vorschlag nicht durchführen, bevor nicht genauere Untersuchungen über die Variabilität der Gehäuse vorliegen und ehe nicht entschieden ist, ob wirklich eine Art gestielt wie ungestielt vorkommen kann.

In der folgenden Diagnose der in den letzten Jahren beschriebenen Arten habe ich daher auch die ursprünglichen Gattungsnamen beibehalten.

#### *Cothurnia sediculum* PENARD.

PENARD, E.: Les cothurnidés muscicoles. Mém. de la Soc. de physique et d'histoire naturelle de Genève T. 38 1914.

Gehäuse klein, sackförmig, breit, rund und hinten stark bauchig, mit unregelmäßigen Umrissen, sehr hell, gelb, isabellfarbig, vorn verengt und retortenförmig gekrümmt, Mündung etwas erweitert, breiter als hoch, von elliptisch-nierenförmigem Umriß. An seiner breitesten Stelle ist das Gehäuse mit einem erhabenen ringförmigen Wulst versehen, dessen dorso-ventrale Achse leicht nach unten geneigt ist.

Körper normal, untersetzt, sehr fein gestreift. Die Cilien des Peristoms werden häufig als Verteidigungsorgane benutzt. Kontraktile Vakuole unter der Wand des Vestibulums. Kern lang, stabförmig.

Auf Sphagnum.

Länge des Gehäuses 52—57  $\mu$ .

Breite des Gehäuses 32  $\mu$ .

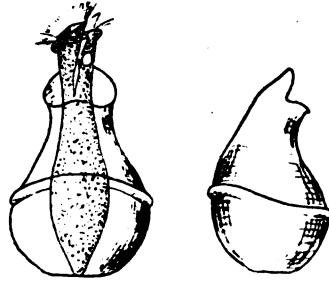


Fig. 2. *Cothurnia sediculum*.

### *Cothurnia dollolum* PENARD.

Penard, E.: Les cothurnidés muscicoles. Mém. de la Soc. de physique et d'histoire naturelle de Genève T. 38 1914.

Gehäuse gelb oder bräunlich, kurz, gerade, nicht abgeflacht, mit rundem Querschnitt, von der Gestalt eines Tönnchens oder geräumigen Kruges; an der Mündung ist es etwas erweitert und öffnet sich mit weiter, endständiger, kreisrunder Öffnung. Normalerweise ist das Gehäuse mit zwei oder manchmal drei mehr oder weniger ausgeprägten Ringwülsten versehen, die in gewissen Fällen (oder an gewissen Fundorten) vollkommen fehlen können.

Körper kräftig, deutlich gestreift, kontraktile Vakuole sehr hoch gelegen, neben dem Vestibulum. Kern gerade gestreckt, ziemlich lang.

Auf Moosen.

Mittlere Länge des Gehäuses 61  $\mu$ .

„ Breite „ „ 44  $\mu$ .

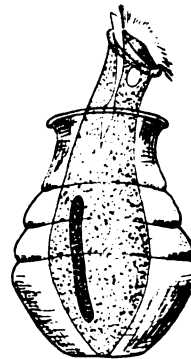


Fig. 3.  
*Cothurnia dollolum*.

### *Cothurnia chaperoni* PENARD.

PENARD, E.: Les cothurnidés muscicoles. Mém. de la Soc. de physique et d'histoire naturelle de Genève T. 38 1914.

Gehäuse gelblich, groß, geräumig, stark seitlich zusammengedrückt, besonders an der Vorderseite; von vorn gesehen ist das Gehäuse breit, von etwa rechteckiger Gestalt, von unten nach oben etwas schmaler werdend, dann wieder verbreitert, mit konvexem Rand, am unteren Teil zu einer mehr oder weniger ausgeprägten Anschwellung verbreitert, dann plötzlich verengt zu einer platten Basis, die auf dem Untergrund aufsitzt; von der Seite gesehen ist



es schmal, unten breiter, und von da gleichmäßig schmaler werdend bis zur Mündung; diese ist an den Seiten ziemlich tief eingekerbt und von oben gesehen von länglich-elliptischem Umriß.

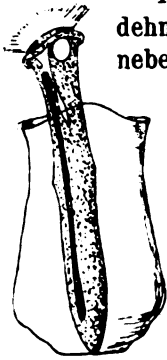


Fig. 4. *Cothurnia chaperoni*.

Körper kräftig, deutlich gestreift und sehr stark ausdehnungsfähig; kontraktile Vakuole sehr hoch gelegen, neben dem Vestibulum; Macronucleus lang und schmal, fast vom einen Ende des Körpers zum anderen reichend; Micronucleus relativ groß, eiförmig, 8—12  $\mu$  lang, und normalerweise unter dem Hinterende des Macronucleus, nahe der Anwachsungsstelle liegend.

Auf Moosen und Sphagnum.

Mittlere Länge des Gehäuses  
120  $\mu$ .

Mittlere Breite des Gehäuses 60  $\mu$ .

#### *Cothurnia regulis* PENARD.

PENARD, E.: Les cothurnidés muscicoles. Mém. de la Soc. de physique et d'histoire naturelle de Genève T. 38 1914.

Diese Art ist, wie PENARD selbst in seiner Schrift „Etudes sur les infusoires d'eau douce“, Genf 1922, feststellt, identisch mit *Cothurnia crystallina* EHRB.

#### *Cothurnia castellensis* PENARD.

PENARD, E.: Les cothurnidés muscicoles. Mém. de la Soc. de physique et d'histoire naturelle de Genève T. 38 1914.

Diese Art war schon 1887 von STOKES unter dem Namen *Thurcolopsis Kellicottiana* beschrieben, wurde von PENARD 1922 als *Cothurnia Kellicottiana* (STOKES) der Gattung *Cothurnia* eingereiht.

#### *Cothurnia virgula* PENARD.

PENARD, E.: Les cothurnidés muscicoles. Mém. de la Soc. de physique et d'histoire naturelle de Genève T. 38 1914.

Gehäuse klein, geräumig, unten bauchig erweitert, dann plötzlich verengt und nach oben verlängert, so daß eine Art Hals entsteht, der von vorn gesehen etwas enger wird, auf der Seitenansicht aber gleich dick bleibt und retorten-

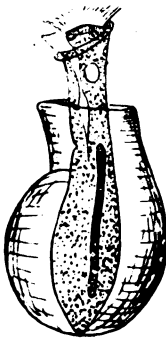


Fig. 5. *Cothurnia virgula*.

förmig gebogen ist. Die Wandung des Halses wird von unten nach oben allmählich dünner, bis sie an der Mündung nur noch eine feine Membran darstellt.

Körper relativ groß und wenig ausdehnungsfähig. Kontraktile Vakuole in der Höhe des Vestibulums. Kern gerade, langgestreckt relativ dicht.

Auf Moosen.

Länge des Gehäuses 51  $\mu$ .

Breite „ „ 33  $\mu$ .

*Cothurnia ceratophylli* PENARD.

PENARD, E.: Etudes sur les infusoires d'eau douce. Genf 1922.

Gehäuse bräunlich oder goldgelb, kaum zweimal so lang wie breit, sehr leicht abgeflacht, gerade mit fast parallelen Seiten, von unten nach oben leicht enger werdend, dann von neuem sich verbreiternd und oben ganz gerade abgeschnitten; am unteren Ende abgeplattet und direkt auf einer bräunlichen, chitinartigen Platte

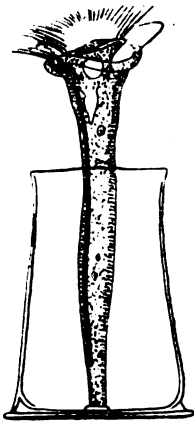


Fig. 6. *Cothurnia ceratophylli*.

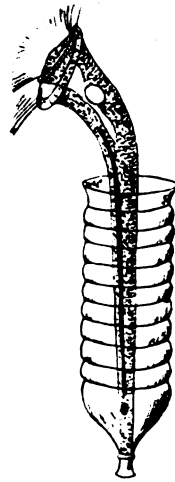


Fig. 7. *Cothurnia lapponum*.

aufsitzend, die an den Rändern etwas übersteht und selbst auf der Unterlage aufliegt.

Körper kräftig, grau, mit deutlichen Streifen; sehr ausdehnungsfähig, am Peristomrand stark erweitert und etwas umgeschlagen. Cytostom sehr weit, Vestibulum und Pharynx verhältnismäßig kurz;

kontraktile Vakuole am Vestibulum. Kern sehr schmal, fast die Länge des Körpers erreichend.

Länge des Gehäuses 115—130  $\mu$ .

Länge des Tieres bei maximaler Ausdehnung 260  $\mu$ .

*Cothurnia lapponum* PENARD.

PENARD, E.: Les infusoires d'eau douce. Genf 1922.

Gehäuse gelblich, dreimal so lang wie breit, nicht abgeplattet, gerade, zylindrisch, aber der ganzen Länge nach in regelmäßige Ringwülste von gleichem Abstand geteilt, die voneinander durch gut ausgeprägte Furchen getrennt sind; am Vorderrand leicht erweitert, hinten verjüngt es sich und geht in einen kurzen Stiel über, der auf der Unterlage aufsitzt.

Körper lang, deutlich gestreift, sehr ausdehnungsfähig, am Peristom stark erweitert. Pharynx und Vestibulum normal, kontraktile Vakuole am Vestibulum. Kern fadenförmig, fast so lang wie der Körper; Micronucleus groß, ellipsoid, unter dem Hinterende des Macronucleus.

Auf Sphagnum (Haparanda, Schweden).

Länge des Gehäuses 92  $\mu$ .

Länge des Tieres bei maximaler Ausdehnung 140  $\mu$ .

(Von dieser Art wurde nur ein Exemplar aufgefunden.)

*Cothurnopsis richtersi* PENARD.

PENARD, E.: Les cothurnidés muscicoles. Mém. de la Soc. de physique et d'histoire naturelle de Genève T. 38 1914.

Gehäuse klein, kurz, birnförmig erweitert, unten plötzlich abgeschnitten, Boden leicht nach unten konvex, in seiner Mitte von einer Öffnung durchbohrt, die in eine kurze Röhre führt; diese Röhre ist die Verbindung zu einer Art von innerem Gehäuse, dessen Ränder sich mit den Wänden des eigentlichen Gehäuses vereinigen. Letzteres ist seitlich zusammengedrückt, besonders an seinem oberen Ende, wo die Membran, die sehr dünn geworden ist, sich mit weiter Mündung öffnet, die von oben gesehen einen rautenförmigen Schlitz darstellt.

Körper sehr durchsichtig und zart, mit feinen Streifen, relativ wenig ausdehnungsfähig, auf einem hyalinen, kräftigen, geraden Stiel sitzend, dessen Länge ein Drittel des Gehäuses erreichen kann und der sich auf der Unterlage mit einem nagelkopffartig verbreiterten Ende aufsetzt.

Kontraktile Vakuole hinter dem Vestibulum, in das sie ihren Inhalt durch einen ziemlich langen Kanal ergießt. Kern breit, nierenförmig gestreckt oder hufeisenförmig gebogen.

Auf Moosen.

Länge des Gehäuses 45—60  $\mu$ .

Breite „ „ 30—35  $\mu$ .

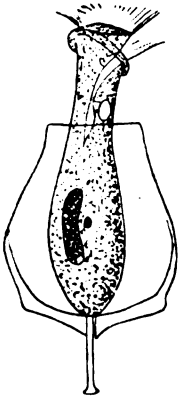


Fig. 8. *Cothurniopsis richtersi*.

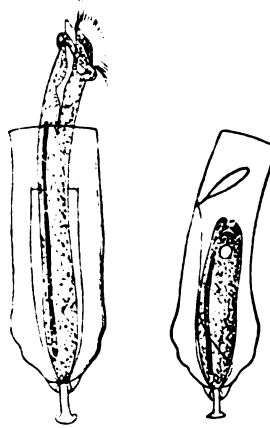


Fig. 9. *Cothurniopsis dionysii*.

### *Cothurniopsis dionysii* PENARD.

PENARD, E.: Les cothurnidés muscicoles. Mém. de la Soc. de physique et d'histoire naturelle de Genève T. 38 1914.

Gehäuse gelblich, röhrenförmig, leicht abgeplattet, mit einer breiten, geraden Seite, die manchmal oben etwas breiter wird, und einer schmälern Seite, die etwas gebogen ist. Unten ist es mit zwei (selten einer oder drei) Ringfalten versehen, die wenig stark ausgeprägt sind, von da an verjüngt es sich rasch zu einem konischen Boden, der von einer Öffnung durchbohrt ist, die in eine Röhre mit dicken Wänden führt. Durch diese Röhre ragt ein hyaliner, breiter und sehr kurzer Stiel, der mit einer kleinen Scheibe auf dem Untergrund aufsitzt. Ein Deckel ist vorhanden, der an der Innenwand des Gehäuses etwa am Ende des oberen Drittels angeheftet ist.

Körper fein gestreift, sehr ausdehnungsfähig; Vestibulum und Pharynx verhältnismäßig kurz; die kontraktile Vakuole liegt sehr hoch und öffnet sich auf der Höhe des Peristoms in das Vestibulum. Kern langgestreckt, gerade.

Auf Moosen.

Länge des Gehäuses 93—100  $\mu$ .

Breite " " 30—35  $\mu$ .

Länge des Stieles 16  $\mu$ .

*Cothurniopsis elastica* PENARD.

PENARD, E.: Les cothurnidés muscicoles. Mém. de la Soc. de physique et d'histoire naturelle de Genève T. 38 1914.

Gehäuse farblos, klein, gerade, seitlich zusammengedrückt, mit dicken Wänden, die aber von unten nach oben gleichmäßig dünner werden. Von vorn gesehen breit, fast rechteckig, oben etwas verschmälert, fast zweimal so lang wie breit; von der Seite gesehen ist es konisch und zeigt eine Rückwand mit leichter, regelmäßiger Krümmung und eine ventrale Wand, die oben bogenförmig gekrümmt ist; diese ventrale Wand ist elastisch und liegt im Ruhezustand fest an dem Rand der gegenüberliegenden Wand, wird aber bei der Ausdehnung des Tieres zurückgedrückt. Der Boden des Gehäuses ist leicht konvex und von einer Öffnung durchbohrt, durch die ein hyaliner Stiel geht, der ein Drittel der Länge des Gehäuses erreichen kann, in seltenen Fällen noch mehr.

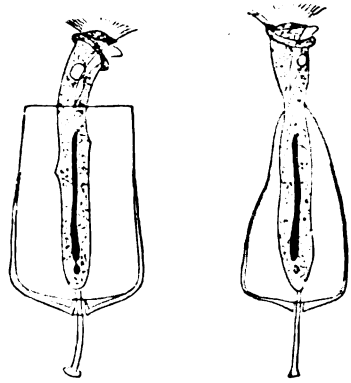


Fig. 10. *Cothurniopsis elastica*.

Körper zart und hell, mit äußerst feinen Streifen, mäßig ausdehnungsfähig, in ausgestrecktem Zustand immer ein wenig zusammengepreßt durch den Druck des Gehäuserandes. Vestibulum und Pharynx kurz, kontraktile Vakuole etwas unter dem Peristomrand, neben dem Pharynx. Kern gerade, langgestreckt, unter ihm ein Micronucleus.

Auf Moosen.

Länge des Gehäuses 50—70  $\mu$ .

Breite " " 30—35  $\mu$ .

Länge des Stieles 10—18  $\mu$ .

*Cothurniopsis minutissima* PENARD.

PENARD, E.: Les cothurnidés muscicoles. Mem. de la Soc. de physique et d'histoire naturelle de Genève T. 38 1914.

Gehäuse farblos, sehr klein, birnförmig, unten rund und bauchig, oben schmal und etwas zusammengedrückt, leicht nach der Seite

gebogen und öffnet sich mit einer Mündung von elliptischem Umriß, die halb nach der Seite zeigt. Unten ist das Gehäuse von einem kleinen Loch durchbohrt, durch das ein sehr dünner und verhältnismäßig sehr langer Stiel geht, der schräg steht und die Fortsetzung der Krümmung der Rückseite des Gehäuses zu bilden scheint. Er sitzt mit einem kleinen runden Knopf auf der Unterlage auf.

Körper breit und untersetzt, mit äußerst feinen Streifen; Vestibulum und Pharynx normal; kontraktile Vakuole weit vom Peristom weg, an der Basis des Vestibulums; Kern stabförmig.

Auf Moosen.

Länge des Gehäuses 35—40  $\mu$ .

Breite " " 22  $\mu$ .

Länge des Stieles 15—17  $\mu$ .

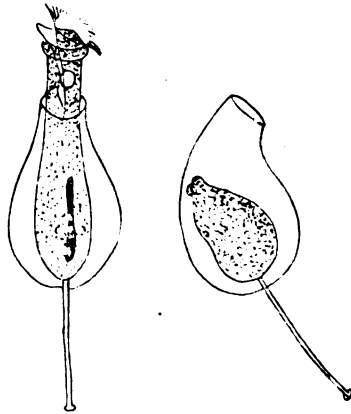


Fig. 11.  
*Cothurniopsis minutissima*.

*Vaginicola steineri* PENARD.

PENARD, E.: Les cothurnidés muscicoles. Mém. de la Soc. de physique et d'histoire naturelle de Genève T. 38 1914.

Gehäuse gelblich, von der Gestalt eines Pantoffels oder Kannes, mit der ganzen Rückseite auf der Unterlage aufliegend, vorn in regelmäßigem

Bogen nach oben gekrümmt, hinten scharf abgeschnitten. Die freie, obere (ventrale) Seite ist konvex, aber mit einer medianen Längsfurche versehen, die sie in zwei Partien, eine linke und rechte teilt. An den seitlichen Rändern

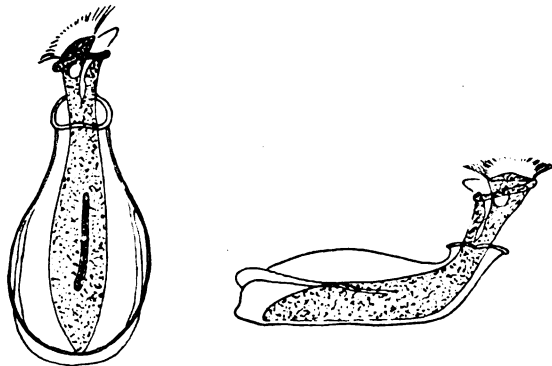


Fig. 12. *Vaginicola steineri*.

läuft in halber Höhe eine Art Kiel oder dünne Kante, die nach hinten immer deutlicher und breiter wird und die Gestalt eines

breiten, etwas schräg nach oben gerichteten Blattes annimmt. Das Vorderende des Gehäuses endigt mit einem sehr kurzen, nach oben gerichteten Hals, der sich mit einer Mündung von elliptisch-nierenförmigem Querschnitt öffnet, die breiter als lang ist und von einem schmalen, hyalinen Rand umsäumt wird.

Körper kräftig, sehr ausdehnungsfähig, mit sehr feiner Streifung; kontraktile Vakuole sehr nahe am Vestibulum; Kern gerade, langgestreckt.

Auf Moosen.

Länge des Gehäuses 78—88  $\mu$ .

Breite " " 40  $\mu$ .

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Neue oder wenig bekannte Protisten. VII.

### Neue oder wenig bekannte Flagellaten. VI.

(A. Pascher, Prag.)

(Hierzu 2 Textfiguren mit 40 Einzelfiguren.)

### Neue von D. SWIRENKO beschriebene Trachelomonaden.

#### *Trachelomonas volvocinopsis* SWIRENKO.

SWIRENKO, D.: Zur Kenntnis der russischen Algenflora. I. Die Euglenaceengattung *Trachelomonas*. Arch. f. Hydrobiologie u. Planktonkunde Bd. IX p. 633, Taf. 19 Fig. 1 u. 2.

Gehäuse völlig mit dem von *Trachelomonas volvocina* EHRENBERG übereinstimmend. Im Protoplasten statt der wenigen, großen, wie sie *Trachelomonas volvocina* hat, sehr zahlreich (10), scheibchenförmige, ohne Pyrenoide. Augenfleck vorhanden. Geißel etwa dreimal so lang wie das Gehäuse.

Durchmesser des Gehäuses 14—16  $\mu$  (Eig. Ib, c).

Rußland: Sümpfen neben dem Flusse Udy; Sumpf bei dem Flusse Mscha. Ich habe diese Art bereits wiederholt in Deutschland wie auch in Böhmen gesehen. (A. P.)

#### *Trachelomonas planktonica* SWIRENKO.

SWIRENKO, D., a. a. O. p. 633, Taf. XIX Fig. 6, 6a.

Gehäuse breit ellipsoidisch, beiderseits breit abgerundet, braun, mit gerader, cylindrischer, scharf angesetzter, oben ziemlich gerade abgeschnittener, am Rande unregelmäßig zackiger Mündungsröhre. Gehäuse fein punktiert.



Über den Protoplasten sind keine Angaben gemacht.

Gehäuse  $19\ \mu$  lang,  $17\ \mu$  breit. Mündungsröhre  $4\ \mu$  breit und hoch (Fig.  $1e_1, e_2$ ).

Im Plankton verschiedener russischer Seen und Flüsse.

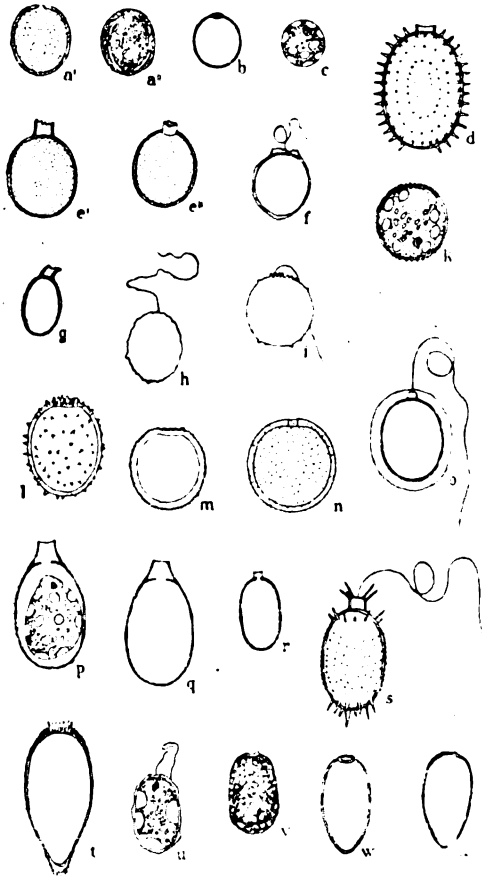


Fig. 1.

- a, a *Trachelomonas intermedia* SWIRENKO.  
 b, c *Tr. volvocinopsis* SWIRENKO.  
 d *Tr. mirabilis* SWIRENKO.  
 e, e' *Tr. planktonica* SWIRENKO.  
 f *Tr. irregularis* SWIRENKO.  
 g *Tr. similis* STOKES var. *major*.  
 h, i *Tr. nigra* SWIRENKO.  
 k *Tr. pulchra* SWIRENKO.  
 l *Tr. robusta* SWIRENKO.  
 m *Tr. coronata* SWIRENKO.  
 n *Tr. rotunda* SWIRENKO.  
 o *Tr. mucosa* SWIRENKO.  
 p, q *Tr. pseudobulla* SWIRENKO.  
 r *Tr. dubia* SWIRENKO.  
 s *Tr. mirabilis* SWIRENKO.  
 t *Tr. heterospina* SWIRENKO.  
 u, v *Tr. silvatica* SWIRENKO.  
 w, x *Tr. orenburgica* SWIRENKO.

*Trachelomonas irregularis* SWIRENKO.

SWIRENKO, D., a. a. O. p. 634, Taf. XIX Fig. 9.

Gehäuse unregelmäßig kugelig, Schale (nach den Zeichnungen SWIRENKO's zu schließen) ungleichmäßig dick, resp. mit unregelmäßigen Auflagerungen versehen, granuliert, mit sehr breiter Geißelöffnung, deren Rand etwas vorgezogen, verengt und sehr zerrissen ist. Geißel zweimal so lang wie das Gehäuse. Augenfleck vorhanden.

Gehäuse  $18\ \mu$  im Durchmesser; Geißelöffnung  $9\ \mu$  breit (Fig. 1f).

Rußland: Gouvernement Charkow: See Béloje.

Die Varietät *minor* SWIRENKO ist kleiner, mehr länglich, klein granuliert und glattrandigem Rande der Geißelöffnung. Gehäuse 16  $\mu$  lang, 11  $\mu$  breit; Mündungsröhre 5  $\mu$  weit, 2  $\mu$  hoch.

*Trachelomonas nigra* SWIRENKO.

SWIRENKO, D., a. a. O. p. 635, Taf. XIX Fig. 13, 14.

Gehäuse schwarz oder fast schwarz, kugelig bis breit ellipsoidisch, mit wenigen, oft weit voneinander abstehenden, unregelmäßig verteilten kleinen, hyalinen bis schwarzen Wärzchen, die manchmal in dichter Ansammlung um die Geißelöffnung herumstehen. Geißel zweimal so lang als das Gehäuse. Über den Protoplasten sind keine Angaben gemacht.

Länge 18—22  $\mu$ , Breite 11—22  $\mu$  (Fig. 1h, i).

Im Seenplankton (Béloje-, Krugloje-, Kriwojesee im Gouvernement Charkow — Rußland).

*Trachelomonas pulchra* SWIRENKO.

SWIRENKO, D., a. a. O. p. 635. Taf. XIX Fig. 16.

Gehäuse kugelig, braun, regelmäßig mit einigen Stachelchen besetzt, die am Basalende deutlicher, am Vorderende noch etwas länger werden und hier auch dichter stehen. Chromatophoren zahlreich, scheibchenförmig, bis 10  $\mu$  groß, ohne beschälte Pyrenoide. Augenfleck vorhanden. Der kugelige Kern basal. Zahlreiche kleine rundliche bis längliche Paramylonkörner.

Durchmesser 40  $\mu$  (Fig. 1k).

Rußland, Gouvernement Charkow: Sumpf bei dem Dorfe Synolizowka.

*Trachelomonas robusta* SWIRENKO.

SWIRENKO, D., a. a. O. p. 636, Taf. XIX Fig. 17.

Gehäuse schwach breit, verkehrt eiförmig, mit sehr derben, kegelförmigen, relativ niedrigen Stacheln besetzt, die sonst ziemlich weit voneinander entfernt an der Gehäuseöffnung dichter stehen, derber und länger sind und mehr divergieren. Protoplast nicht beschrieben.

Länge 30  $\mu$ , Breite 23  $\mu$  (Fig. 1l).

Rußland, Gouvernement Charkow: Sumpf bei dem Dorfe Schychor.

*Trachelomonas mirabilis* SWIRENKO.

SWIRENKO, D., a. a. O. p. 642 Taf. XIX Fig. 7.

—: Beiträge zur Kenntnis der Flagellatenflora von Charkow (1913). — Erscheinungsort nicht angeben.

Gehäuse ellipsoidisch, hier beiderseits breit abgerundet, mit einer geraden, cylindrischen, oben gerade abgestutzten, scharf an das Gehäuse angesetzten Mündungsröhre; der Rand der Mündungsröhre mit radiär schief nach oben ausstrahlenden Stacheln (5—9) besetzt. Ebensolche Stacheln finden sich in zwei Kränzen, einer etwas über dem Hinterende, einer unter dem Vorderende der Gehäuse, die ebenfalls schief radiär ausstrahlen. Der zwischen diesen beiden Stachelträgern befindliche Teil des Gehäuses ist mit parallelen Querkränzen kleiner, kurzer, spitzer Würzchen besetzt, während die beiden über resp. unter dem langen Stachelträger befindliche Gehäuse teils glatt sind. Chromatophoren scheibenförmig; Paramylonhörner rundlich und länglich. Geißel dreimal körperläng.

Länge 48  $\mu$ , Breite 27, Stacheln 4  $\mu$  lang (Fig. 1s).

Rußland, Gouvernement Charkow: Sümpfe bei dem Dorfe Rakitnoje; Sumpfe bei dem Dorfe Schichor.

*Trachelomonas superba* SWIRENKO.

SWIRENKO, D., a. a. O. p. 642 Taf. XX Fig. 1, 2.

Gehäuse breit ellipsoidisch, relativ derbwandig, am Rande der Geißelöffnung verdickt, braun. Oberfläche mit lockerstehenden, derben, kegelförmigen Stacheln besetzt, die am Hinterende länger und kräftiger sind. Zwischen diesen derberen Stacheln sehr zahlreiche, kleinste stark punktförmigen Stachelchen. Geißelöffnung relativ weit von dichtstehenden langen Stacheln umgeben oder in einer kurzen, gerade abgeschnittenen, am Rande gezähnelten Mündungsröhre vorgezogen. Chromatophoren scheibenförmig. Weitere Angaben über die Protoplasten noch nicht gemacht.

Länge 46—55  $\mu$ , Breite 36—39  $\mu$ . Geißelöffnung 8  $\mu$  breit, großen Stacheln 2—5  $\mu$  lang (Fig. II a, b).

Rußland, Gouvernement Charkow: kleiner See bei dem Dorfe Liman; Gouvernement Orenburg: Fluß Miaß.

*Trachelomonas amphora* SWIRENKO.

SWIRENKO, D., a. a. O. p. 643 Taf. XX Fig. 7.

Gehäuse verkehrt eiförmig, basal und vorne abgerundet, braun, sehr dicht mit kleinen kegelförmigen Stacheln besetzt. Geißelöffnung relativ breit, in eine kurze, cylindrisch, gerade abgeschnittene, scharf dem Gehäuse aufgesetzte, am vorderen Rande gezähnelte Mündungsröhre ausgezogen. Chromatophoren 6—9  $\mu$  groß, scheibenförmig mit je einem beschalteten Pyrenoid. Paramylonhörner rundlich und länglich. Kern oval, mit Hinterende. Augenfleck vorhanden.

Länge 33  $\mu$ , Breite 23  $\mu$ ; Mündungsröhre 2,5  $\mu$  hoch, 5  $\mu$  breit (Fig. II g).

Rußland, Gouvernement Charkow: Sümpfe bei dem Dorfe Rakitnoje.

*Trachelomonas orenburgica* SWIRENKO.

SWIRENKO, D., a. a. O. p. 644, Taf. XIX Fig. 26, 27.

Gehäuse gestreckt verkehrt eiförmig, basal stumpf, vorne breit abgerundet, stark gestutzt, mit relativ breiter Geißelöffnung, deren Rand leicht verdickt und ringförmig ist. Oberfläche mit kleinen Stacheln versehen, die an den beiden Enden am deutlichsten sind, gegen die Mitte des Gehäuses an Größe abnehmen und schließlich in den Mitte des Gehäuses ganz fehlen.

Länge 28—30  $\mu$ , Breite 15  $\mu$ . Geißelöffnung 4,5—5  $\mu$  breit (Fig. I w, x).

Rußland, Gouvernement Orenburg: Fluß Tobol.

*Trachelomonas heterospina* SWIRENKO.

SWIRENKO, D., a. a. O. p. 644, Taf. XIX Fig. 15.

Gehäuse breit, ellipsoidisch, basal, von der Mitte an geradlinig bis leicht geschweift verschmälert und hier breit stumpf bis fast gerade abgestutzt. Gehäuse bis auf die Enden glatt; Vorderende mit rasch an Länge und Derbheit zunehmenden Stacheln versehen, von denen die um die Geißelöffnung die längsten und derbsten sind; am Basalende sind die Stacheln weniger kräftig, nehmen auch an Länge zu und enden hier teilweise in gleicher Höhe, so daß das Basalende gestutzt erscheint. Die längeren Stacheln hyalin.

Länge 31  $\mu$ , Breite 16  $\mu$ . Geißelöffnung 6—8  $\mu$  breit (Fig. II t).

Rußland, Gouvernement Charkow: Sumpf beim Dorfe Ossomowa.

*Trachelomonas zrnjewika* SWIRENKO.

SWIRENKO, D., a. a. O. p. 645, Taf. XX Fig. 5, 6.

Gehäuse kurz und breit, kegelstutzförmig, oft mit leicht welligen Wänden, basal rasch in einem langen hohen spitzen Endstachel zusammengezogen, vorne rasch zu einer cylindrischen, nicht scharf abgesetzten, schief abgeschnittenen am Rande unregelmäßig gezähnten bis zerrissenen Mündungsröhre versehen. Chromatophoren zahlreich ohne Pyrenoide. Paramylonhörner klein, rundlich. Augenfleck vorhanden. Kern rundlich, im Hinterende. Geißel doppelt körperlang.

Länge 48  $\mu$ , Breite 27  $\mu$ . Weite der Mündungsröhre 7  $\mu$  (Fig. II h, i).  
Rußland, Gouvernement Charkow: bei Zmjew, in einer Pfütze.

*Trachelomonas hexangulata* SWIRENKO.

SWIRENKO, D., a. a. O. p. 646, Taf. XX Fig. 23–25.

Gehäuse gerade, walzlich, an beiden Ecken geradlinig kegelförmig endend, im Umriß daher sehr gestreckt sechseckig, hellbraun. Geißelöffnung manchmal mit eigener kurzer, gerade abgeschnittener Mündungsröhre, manchmal ist aber hier das Gehäuse so stark verdickt, daß die Mündungsröhre nicht frei vorragt (vgl. Fig. h).

Länge 30–34  $\mu$ , Breite 14  $\mu$ . Der walzliche Teil des Gehäuses 14  $\mu$  lang. Geißelöffnung 4  $\mu$  breit (Fig. II m, n, o).

Rußland, Gouvernement Tambow: Fluß Woronesch.

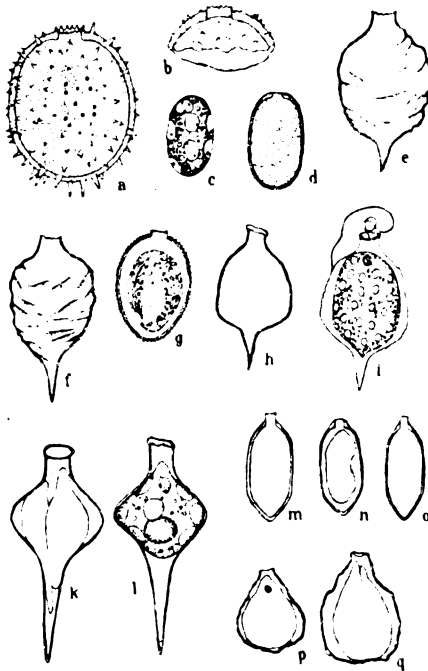


Fig. II.

- a, b *Trachelomonas superba* SWIRENKO (b vorderer Teil des Gehäuses).  
c, d *Tr. abrupta* SWIRENKO (c Proto-  
plast, d Schale).  
e, f *Tr. tambonika* SWIRENKO.  
g *Tr. amphora* SWIRENKO.  
h, i *Tr. zmjewika* SWIRENKO.  
k, l *Tr. longicauda* SWIRENKO.  
m, n, o *Tr. hexangulata* SWIRENKO.  
p, q *Tr. conspersa* PASCHER (nach  
russischem Material).

*Trachelomonas tambowica* SWIRENKO.

SWIRENKO, D., a. a. O. p. 647, Taf. XX Fig. 8, 9.

Gehäuse breit, verkehrt eiförmig, hellgelb-braun, glatt doch mit unregelmäßig schief bis quer verlaufenden Wellängen und Fallängen versehen. Basal rasch in einen langen, nicht scharf abgesetzten, hohlen Stachel verschmälert, vorne rasch in eine kurze

gerade, gerade abgeschnittenen, am Rande gezähnelten Mündungsröhre ausgezogen. Protoplast nicht angegeben.

Länge = 50—55  $\mu$ , Breite 27—30  $\mu$  (Fig. II e, f).

Rußland, Gouvernement Tambow.

*Trachelomonas longicauda* SWIRENKO.

SWIRENKO, D., a. a. O. p. 645, Taf. XX Fig. 13, 14.

Gehäuse verbreitert, spindelförmig, an der verbreiterten Stelle fast quadratisch mit abgerundeten Ecken, basal rasch in einem langen, kegelförmigen geraden hohlen Stachel ausgezogen, vorne in die cylindrische, nicht scharf abgesetzte, gerade und vorne gerade oder etwas schief abgeschnittenen gezähnte weiten Mündungsröhre zusammengezogen, braun und etwas rauh, manchmal mit Granulationen.

Protoplast mehr Euglenen (spez. *deres*) ähnlich, Chromatophoren 6  $\mu$  groß, Paramylonkörner stabförmig, seltener rundlich.

Länge 44—53  $\mu$ , Breite 22—29  $\mu$ . Länge der Mündungsröhre 7  $\mu$  (Fig. II k, l).

Rußland, Gouvernement Charkow: Teich des Gutes Puštoje.

*Trachelomonas mucosa* SWIRENKO.

SWIRENKO, D., a. a. O. p. 637, Taf. XIX Fig. 21.

Gehäuse breit ellipsoidisch, beiderseits breit abgerändert, glatt (?), mit cylindrischer, gerader, vorne gerade abgestutzter, scharf abgesetzter Mündungsröhre. Die ganze Schale mit einer bis 5  $\mu$  dicken Schleimhülle umgeben. Geißel 2—3 mal so lang wie das Gehäuse. Protoplast nicht beschrieben.

Länge 44  $\mu$ , Breite 33  $\mu$ . Mündungsröhre 3  $\mu$  hoch, 4,5  $\mu$  breit (Fig. I o).

Rußland, Gouvernement Charkow: Dorf Ssynolizowka, in einem Sumpfe.

*Trachelomonas pseudobulla* SWIRENKO.

SWIRENKO, D., a. a. O. Taf. XIX Fig. 22, 23.

Gehäuse ellipsoidisch, manchmal leicht eiförmig, durch die breit aufgesetzte, nach vorne verjüngte, oft schief abgestutzte und vorne gezähnelte Mündungsröhre (innert welche das eigentliche Gehäuse die engere Geißelöffnung bildet) fast flaschenförmig mit breit abgerundetem Ende. Gehäuse glatt, punktiert oder etwas rauh, niemals mit Stacheln versehen. Chromatophoren zahlreich, scheidchenförmig, 4  $\mu$  groß, ohne beschaltete Pyrenoide. Paramylonkörner klein, rundlich und länglich. Augenfleck vorhanden. Geißel länger als die Zelle.

Länge 34—35  $\mu$ , Breite 21—22  $\mu$ . Mündungsröhre 6—7  $\mu$  lang, oben 5—5,5  $\mu$  breit (Fig. 1 p, q).

Rußland, Gouvernement Charkow: Sumpf am Flusse Mscha, Sümpfe bei dem Dorfe Schichor.

***Trachelomonas dubia* SWIRENKO.**

SWIRENKO, D., a. a. O. p. 638, Taf. XIX Fig. 20.

Gehäuse ellipsoidisch, beiderseits abgerundet, fast zweimal so lang als breit, glatt und braun mit glatter, aber gerade abgeschnittener, manchmal oben etwas verbreiteter kurzer Mündungsröhre, die scharf an das Gehäuse, das sich innert der Mündungsröhre fortsetzt und eine kleine Geißelöffnung freiläßt, ansetzt. Protoplast nicht beschrieben.

Länge 25  $\mu$ , Breite 11—14  $\mu$ . Mündungsröhre 2,5  $\mu$  hoch und ebenso breit (Fig. 1r).

Ohne Standortsangabe.

***Trachelomonas abrupta* SWIRENKO.**

SWIRENKO, D.: Zur Kenntnis der russischen Algenflora. I. Die Euglenaceengattung *Trachelomonas*. Arch. f. Hydrobiologie u. Planktonkunde Bd. 9 (1914) p. 638 Fig. 11, 12.

Gehäuse ellipsoidisch, beiderseits abgerundet,  $1\frac{3}{4}$  so lang als breit, vorne gerade und regelmäßig abgestumpft mit relativ weiter Geißelöffnung, deren Ränder etwas verdickt sind. Das ganze Gehäuse mit zahlreichen kleinen Stachelchen bedeckt; diese so klein, daß das Gehäuse wie punktiert erscheint. Chromatophoren groß, 10  $\mu$  messend, scheibchenförmig, ohne beschalte Pyrenoide. Paramylonkörner klein, rundlich und länglich. Augenfleck vorhanden.

Länge 27—30  $\mu$ , Breite 18—19  $\mu$  (Fig. II c, d).

Rußland, Gouvernement Charkow: Sümpfe am Flüßchen Mscha.

***Trachelomonas similis* STOKES var. *major* SWIRENKO.**

SWIRENKO, D., a. a. O. p. 639, Taf. XIX Fig. 8.

Gehäuse ellipsoidisch, punktiert, braun, mit gekrümmter langer, vorne schief abgeschnittener, am Rande gezackter Mündungsröhre. Chromatophoren (5—6) ohne beschalte Pyrenoide. Augenfleck vorhanden. Paramylonkörner länglich und rundlich.

Länge 32—40  $\mu$ , Breite 21—27  $\mu$ . Mündungsröhre 5  $\mu$  lang und ebenso breit (Fig. II m, n, o).

Rußland, Gouvernement Charkow: „Lyman“ bei dem Dorfe Rakitnoje.

*Trachelomonas silvatica* SWIRENKO.

SWIRENKO, D., a. a. O. p. 640, Taf. XIX Fig. 24, 25.

Gehäuse ellipsoidisch, durch unregelmäßige Granulation und ineinanderfließende Auflagerungen ungleich dick und im optischen Längsschnitt unregelmäßig kerbig-wellig, hyalin oder gelbbraun, beiderseits abgerundet mit breiter Geißelöffnung, deren Rand ein wenig wulstig verdickt ist. Chromatophoren scheibchenförmig (5—6), 8  $\mu$  breit, mit etwas gelapptem Rande, ohne beschaltete Pyrenoide. Paramylonkörner klein, stäbchenförmig bis rundlich. Augenfleck vorhanden. Geißel 2—3 mal körperlang.

Länge 25  $\mu$ , Breite 14—16  $\mu$ . Geißelöffnung 4,5—5,5  $\mu$  breit (Fig. I u, v).

Rußland, Gouvernement Charkow: auf dem Wege bei Zmiew.

Eine ganz ähnliche, nur größere Form, bis 35  $\mu$  lang, fand ich einmal in Tümpeln längs der Moldau bei Prag. (A. P.)

*Trachelomonas charkowiensis* SWIRENKO.

SWIRENKO, D., a. a. O. p. 641, Taf. XIX Fig. 5.

Gehäuse breit ellipsoidisch, beiderseits abgerundet, die relativ große Geißelöffnung mit kurz vorgezogener, gerade abgeschnittener, am Rande unregelmäßig gezählter Mündungsröhre; braun. Die Oberfläche mit ziemlich langen, kegelförmigen, radiär ausstrahlenden gleich langen Stacheln besetzt, die am basalen Ende eine glatte Stelle frei lassen.

Länge 46  $\mu$ , Breite 35  $\mu$ . Stachellänge 4  $\mu$ . Mündungsröhre 6  $\mu$  breit, 2  $\mu$  hoch (Fig. Id).

Rußland, Gouvernement Charkow: Sumpf bei Osmowa.



Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Besprechungen.

**Carter Nellie:** The cytology of the Chladophoraceae. *Annals of Botany* Vol. 33 No. 182 p. 467—478 1919. Mit 1 Tafel und 2 Textfig.

Behandelt werden Süßwasserarten von *Chaetomorpha* (*Ch. gracilis* KÜTZ und *Ch. Linum* KÜTZ), *Rhizoclonium* (*Rh. hieroglyphicum* STOCKM.) und *Cladophora* (*Cl. glomerata* var. *fasciculata* BRAND, var. *callicona* RABENH., var. *simplicis* KÜTZ., *Cl. crispata* KÜTZ.), deren Cytologie für fast gleich befunden wurde. Die Algen wurden 30 Sekunden lang in einer Lösung aus 3 g Sublimat, 1 ccm Eisessig und 100 ccm 50proz. Alkohol kalt fixiert, in Paraffin eingebettet und geschnitten (Färbung ist nicht angegeben).

Der Chloroplast besteht bei allen drei Gattungen aus einer wandständigen Scheide, die in Zellen mit reichlichem Zellinhalte fast ununterbrochen ist, in älteren oder inhaltsärmeren Zellen jedoch  $\pm$  größere Lücken aufweist. Die von SCHMITZ angegebenen zahlreichen, kleinen Platten, aus denen der Chloroplast bestehen soll, wurden in normalen Zellen nie beobachtet; nur eine schon längere Zeit im Zimmer kultivierte *Chladophora* wies einen solchen abnormalen Chloroplasten auf. Die Außenseite des Chloroplasten ist ganz glatt und zeigt nie die von WILLE angegebenen kleinen, ovalen Vorsprünge; diese seien Fixierungsartefakte. An der Außen- und Innenseite wird der Chloroplast von einer Schichte farblosen Protoplasmas umgeben. Die innere Belagschicht sendet besonders in jungen, inhaltsreichen Zellen zahlreiche farblose Protoplasmastränge durch das Zellinnere, die wieder reichlich verzweigt sein können. Auch der Chloroplast dringt in solchen Zellen in die Zelhöhle ein und verzweigt sich dort nach allen Richtungen.

Die Pyrenoide sind besonders zahlreich bei *Chladophora* und *Chaetomorpha* und in allen Teilen des Chloroplasten zu finden. Bei *Rhizoclonium* sind sie in den inneren Chloroplastensträngen größer als an der Außenseite, da sie sich dort leichter entwickeln könnten. — Stärke sammelt sich besonders in den Herbstmonaten in Form von Stärkekörnern im Chloroplasten und dessen Strängen an, wodurch dieser stark ausgedehnt wird und einen großen Teil des Zellinnern einnimmt. Sie stammen von den Pyrenoiden resp. der Pyrenoidstärke.

Die Kerne sind vornehmlich bei *Cladophora* und *Chaetomorpha* fast ganz eingesenkt in den Chloroplasten und liegen sowohl an der Innenseite des Chloroplasten als auch in den Quersträngen desselben, die die Zellhöhle durchqueren. In einem schmalen *Rhizoclonium* waren die Kerne im Vergleich zu dem kleinen Durchmesser der Zelle größer und deshalb bedeutend in die Zellhöhle geschoben, während dickere Formen meist parietal liegende Kerne aufwiesen. Diese Kernverschiebung findet auch in Formen von *Cladophora* und *Chaetomorpha* statt, deren Chloroplast einen außergewöhnlich dünnen Wandbelag aufweist.

Die Zahl der Zellkerne bei *Rhizoclonium* ist größer als bisher geglaubt wurde. In dünnen Formen fanden sich 2, 4, auch 8, in sehr gut genährten und mit reichlichem Inhalte erfüllten Zellen 16 Kerne. Breite Formen besaßen sogar 18—24 Kerne. Im Gegensatz dazu zeigten inhaltsarme Zellen von *Cladophora crispata* KÜTZ. bloß 8 oder 9 Kerne. Die Zahl der Kerne hängt, wie schon BRAND feststellte, nicht von der Art, sondern vom Kubikinhalt der Zelle ab.

Die Kernteilung ist bei allen Gattungen ganz ähnlich. Der runde Ruhekern besitzt ein oder mehrere große, stark färbbare „Caryosome“. Das Kernnetzwerk enthalte praktisch (practically) kein Chromatin. Die Nucleolen schwinden nach und nach gänzlich, es bildet sich ein einfädiges Spirem und daraus entstehen die Chromosomen, die immer stabförmig sind. Ihre große Anzahl ist nicht feststellbar. Die Längsteilung der Chromosomen erfolgt in der Äquatorialebene. In der Telophase bleiben die Tochterkerne durch ein Faserbündel verbunden, das nach und nach schwindet und zur Trennung der Tochterkerne in der Gegend der früheren Äquatorialebene führt. Das Tochterspirem bildet das neue Kerngerüst und die Nucleolen treten wieder auf. Bei *Cladophora glomerata* var. *fasciculata* KÜTZ. fand in den Zoogonidien oft eine verkürzte Kernteilung statt, wobei keine eigentliche Spindel in Funktion trat.

Die Arbeit von NĚMEC über die Kernteilung bei *Cladophora* wurde von der Autorin nicht berücksichtigt. Eine Kritik der Arbeit MIß CARTER's erfolgt in der demnächst erscheinenden Arbeit des Ref. „Über die Kernteilung bei *Rhizoclonium hieroglyphicum*“. F. PETERSCHILKA.

**Gicklhorn, J.:** Studien an Eisenorganismen. I. Mitt.: Über die Art der Eisenspeicherung bei *Trachelomonas* und Eisenbakterien. Sitz.-Ber. d. Wiener Akad. d. Wiss., Math.-naturw. Kl. Abt. I, 129, 5. u. 6. Heft, 1920.

Wie KLEBS an *Zygnema*, hat auch Verf. an *Trachelomonas*-Arten mehrere morphologisch unterscheidbare Formen der zum Eisennachweis in diesen Organismen angestellten Berlinerblaureaktion je nach der Art der Vornahme derselben beobachtet; die interessanteste Form ist die Bildung von sackartigen Ferrocyanisenmembranen nach Art von TRAUBE'schen Zellen um das Gehäuse bei rascher Tötung des Flagellaten durch die vermischten Reagentien ( $K_4FeCy_6 + HCl$ ). Aus verschiedenen Beobachtungen schließt der Verf., daß die Hauptmenge des Eisens aus dem lebenden Protoplasten stammt und in Form von eisenhaltigem Schleim ausgeschieden wird. Die Schleimabsonderung wird als Reizvorgang auf-

gefaßt und mit der von KLEBS an anderen Euglenaceen beobachteten Gallertausscheidung bei Einwirkung gewisser chemischer Agentien analogisiert. Der hohe Eisengehalt des Gehäuses soll aus dem Protoplasten stammen, der nachgewiesenermaßen reichlich Eisenoxydverbindungen führt und aus diesen Eisen in die von ihm ausgeschiedenen Hüllen abgeben kann. Der Eisengehalt des Organismus und die Eiseneinlagerung in der gebildeten Hülle können ganz getrennt auftreten. Neben Eisenoxydverbindungen sind im Gehäuse auch Eisenoxydulverbindungen nachweisbar, für die sonstige chemische Zusammensetzung dieser Verbindungen ergaben sich keine Anhaltspunkte.

Ganz ähnliche Verhältnisse hinsichtlich des Nachweises und der Speicherung des Eisens bieten die Eisenbakterien. Bei *Leptothrix ochracea* läßt sich mittels der Berlinerblauprobe Eisen nicht nur in der Scheide, sondern auch in den lebenden Bakterienzellen, selbst in den noch unbescheideten, feststellen. Auch die Ausscheidung der in ihrer Dicke sehr variablen Gallertscheiden der Eisenbakterien deutet Verf. als einen Reizvorgang, ausgelöst durch chemische (Konzentration an Sauerstoff, Eisen-salzen) oder mechanische Einflüsse (Kontakt festsitzender Bakterien mit der Unterlage). Wenn auch die Eisenspeicherung toter *Leptothrix*-Fäden aus dem umgebenden Medium bis zu einer gewissen Grenze statthat, so erreicht sie doch nie jenen Grad wie in lebenden Fäden. Verf. denkt daher an eine dauernde, langsame Eisenabgabe des lebenden Protoplasten an die Gallerte. Mehr als MOLISCH legt Verf. Gewicht auf die Bedeutung des lebenden Protoplasten für die Aufnahme und Deponierung des Eisens in der Bakterienzelle, doch lehnt er ebenso wie MOLISCH die von WINOGRADSKY angenommene Bedeutung der Eisenaufnahme und -oxydation als Energiequelle ab. Weitere Klärung dieser Angelegenheit ist von den vom Verf. in Aussicht gestellten physiologischen Untersuchungen an eisenspeichernden Pflanzen zu erhoffen.

K. BORESCH.

**Kühn, A.:** Morphologie der Tiere in Bildern. 1. Heft: Flagellaten. 106 Seiten mit 201 Textfiguren. Bornträger, Berlin 1921.

Auf eine Würdigung des Gesamtplanes, einer Morphologie der Tiere in Bildern, einzugehen, ist hier nicht die Stelle. Charakteristische Organismen jeder Gruppe werden in instruktiven, manchmal leider durch die Schematisierung unwahr wirkenden Bildern wiedergegeben und mit kurzen Beschreibungen resp. Erklärungen versehen. Damit wird vergleichbares Anschauungsmaterial in übersichtlicher Form geboten. Originale werden nicht gebracht. Die Art der KÜHN'schen Darstellung ist sehr brauchbar. Was aber dieses Flagellatenbilderbuch betrifft, so fällt zunächst die große Ungleichmäßigkeit in der Behandlung der einzelnen Gruppen auf. Einzelne Ordnungen sind in erdrückender Fülle, manche oft ganz dürftig behandelt. Das kommt davon her, daß KÜHN nur ganz selten auf die Originalarbeiten, sondern meist auf bereits vorliegende zusammenfassende Darstellungen zurückgeht. Nun fehlen solche zusammenfassende Darstellungen in manchen Gruppen (Volvocalen). Manchmal allerdings wird der Eindruck erweckt, als hätte dem Herausgeber auch nur beschränkte Zeit zur Verfügung gestanden.

Auf einige Unstimmigkeiten und Unhelligkeiten sei hier aufmerksam gemacht. Sie können leicht in einer zweiten Auflage vermieden werden. Die allgemeine Einleitung erscheint sehr knapp. Die auf Seite 2 gegebene Darstellung der allgemeinen Entwicklungsmöglichkeiten der Flagellaten leidet an dem Mangel logischer Durchführung. Die bloße Nebeneinanderordnung dieser Möglichkeiten gibt keine erfassende Übersicht über die tatsächlich bestehenden Verhältnisse, eine Kombination von Neben- und Überordnung wäre am Platze gewesen (Rhizopodiale Formen können sessil sein). Das auf Seite 4 für *Chromulina* gegebene Entwicklungsschema, das übrigens für alle Flagellaten gilt, läßt die Bildung rhizopodialer Zustände völlig aus. Das ist gerade bei *Chromulina* recht schmerzlich. *Hymenomonos* gehört nach den Untersuchungen CONRAD's zu den Coccolithophoraceen.

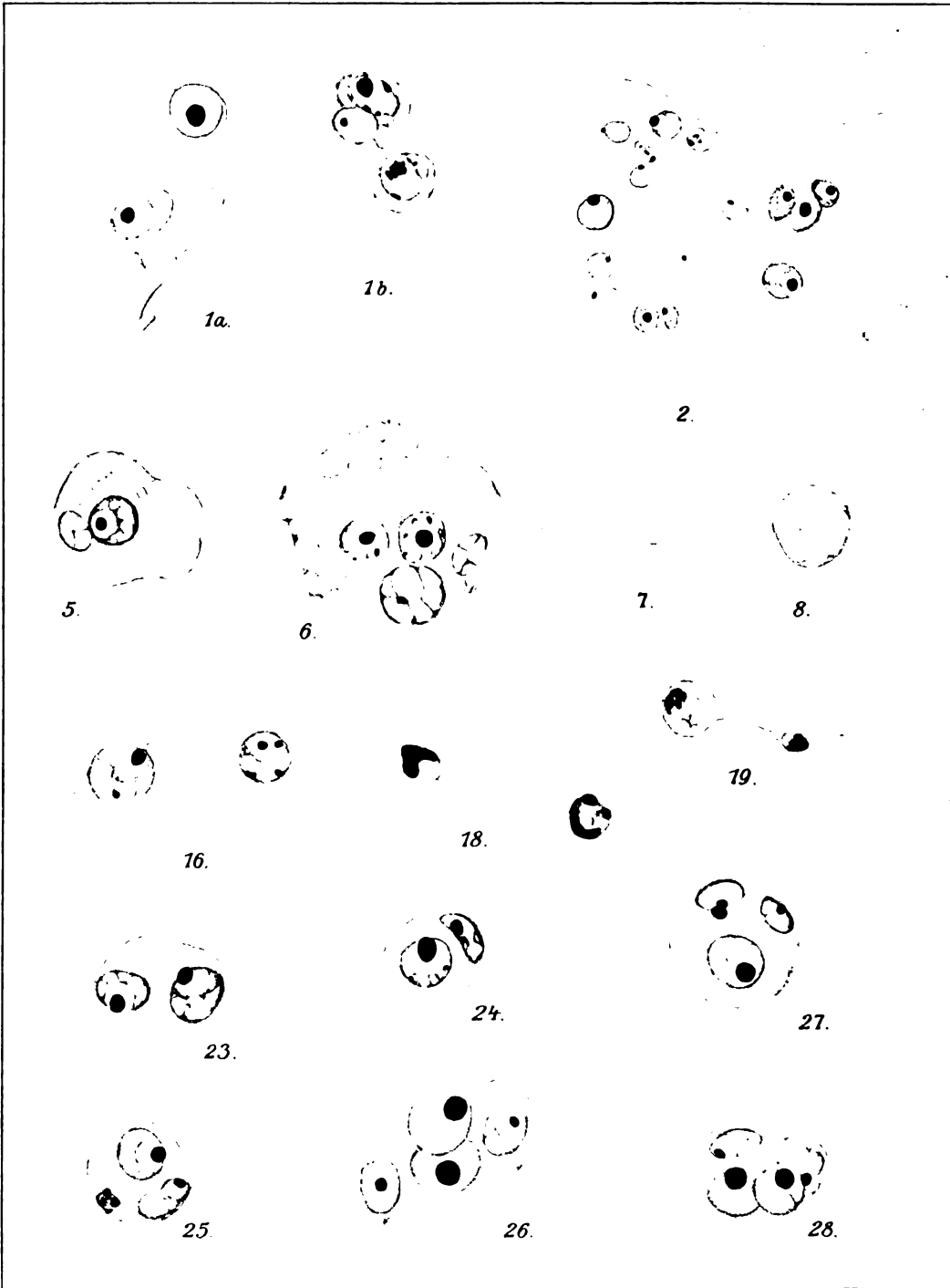
Bei den Cryptomonaden wäre eben wegen der Gleichzeit der Form auf die Verschiedenheit der Kohlehydrate, die für die einzelnen biologischen Gruppen der Cryptomonaden so charakteristisch sind, hinzuweisen gewesen. Bei der Behandlung der zellulären, unbeweglichen „algen“artigen Flagellaten ist sehr ungleichmäßig vorgegangen — ein Fehler, an dem auch DOFLEIN's Buch leidet. Bei den Dinoflagellaten werden die zellulären Formen zum Teil mitbehandelt, bei den Chrysomonaden werden sie gar nicht erwähnt; bei den Chrysomonaden werden die tetrasporalen Formen behandelt, diese fehlen ganz bei den Volvocalen; mit anderen Worten, bei den gefärbten Flagellatenreihen wird bei jeder für sich ganz willkürlich weit in die algenartigen Deszendenten übergreifen. Dem, der nicht eingearbeitet ist, wird dadurch der Eindruck bereitet, als ob die einzelnen Reihen gefärbter Flagellaten sich in ihrer Entwicklung zu Algen recht verschieden verhielten. Vielleicht gehörten aber diese Ausbildungen überhaupt nicht in eine zoologische Bearbeitung. KÜHN hält sich auch hier viel zu unselbständig an DOFLEIN's Buch, das den gleichen Fehler hat. Bei den Chloromonaden stehen noch immer die total verschiedenen Heterochloridalen, wie *Chloramoeba*, *Heterochloris*. Wer je von den beiden genannten Flagellatenreihen auch nur je einen Vertreter wirklich sah, ist von der Unhaltbarkeit dieser Zusammenziehung überzeugt. Bei den Dinoflagellaten wird die ganze Fülle der parasitären Formen, mit denen uns die ausgezeichneten Studien CHATTON's bekannt gemacht haben (genau wie bei DOFLEIN), völlig vernachlässigt. Bei den Volvocalen fehlt die *Pleodorina*, die gerade wegen ihrer Differenzierung in somatische und generative Individuen innert der Kolonie in einer Morphologie einen ersten Platz verdient hätte. Auch die merkwürdige *Utochloris*, eine Volvocale mit undulierenden Geißelsäumen, wird nicht erwähnt. Die farblosen Formen sind zu wenig ausführlich und auch nicht immer in typischen Formen behandelt. Der unorientierte Benutzer bekommt über sie einen ganz abgeänderten Eindruck. *Dallingeria* mit ihrer merkwürdigen Ausbildung der beiden Sprunggeißeln, *Desmarella* mit ihrer Kolonie hätten beispielweise Aufnahme verdient. Bei einer neuen Auflage wird wohl das ganze Gebiet der freilebenden farblosen Reihen ganz neu und viel mehr charakterisierend durchgearbeitet werden müssen. Sie sind der schwächste Punkt des ganzen Heftes.

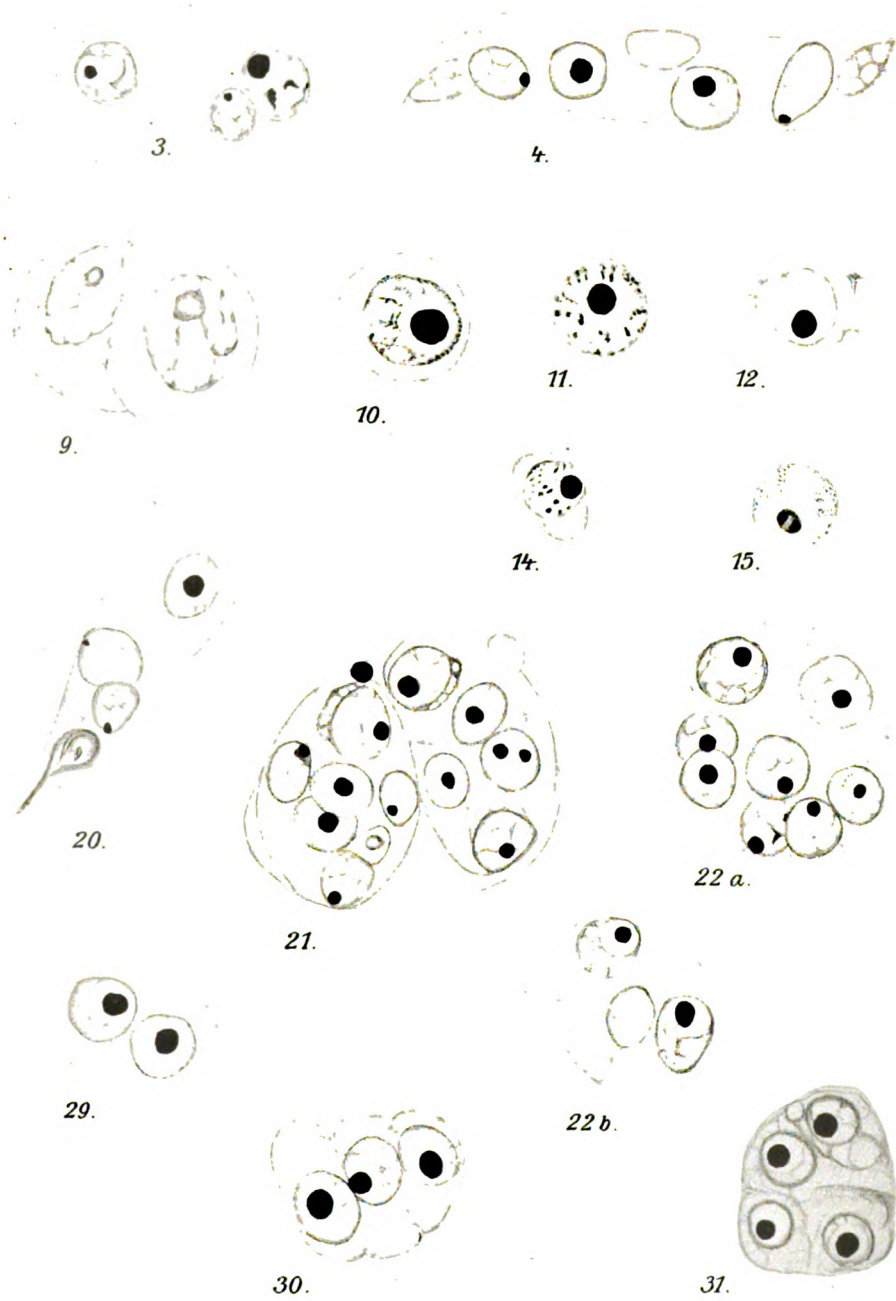
Auf S. 2 wird das DOFLEIN'sche System ohne Autorbezeichnung gegeben, und damit diesem System eine allgemeine Wertigkeit gegeben, die es nicht hat. Gerade KÜHN zeigt, ohne es zu wollen, mit seiner knappen, übersichtlichen und bis auf die ausgestellten Punkte trefflichen Bearbeitung die ganze Äußerlichkeit und innere Zusammenhangslosigkeit des DOFLEIN'schen Systems auf.

Eine allgemeine Bemerkung kann der Ref. nicht unterdrücken. Geht das KÜHN'sche Werk in gleicher Ausführlichkeit weiter, so nimmt es an Volumen wie an Preis einen Umfang an, der jede nutzbringende Benützung für einen weiteren Kreis von Naturwissenschaftlern, zum mindesten des valutaschwachen Inlandes, ausschließt. Sollen die brauchbaren zusammenfassenden Bücher tatsächlich nur mehr für das Ausland geschrieben werden?

A. PASCHER.



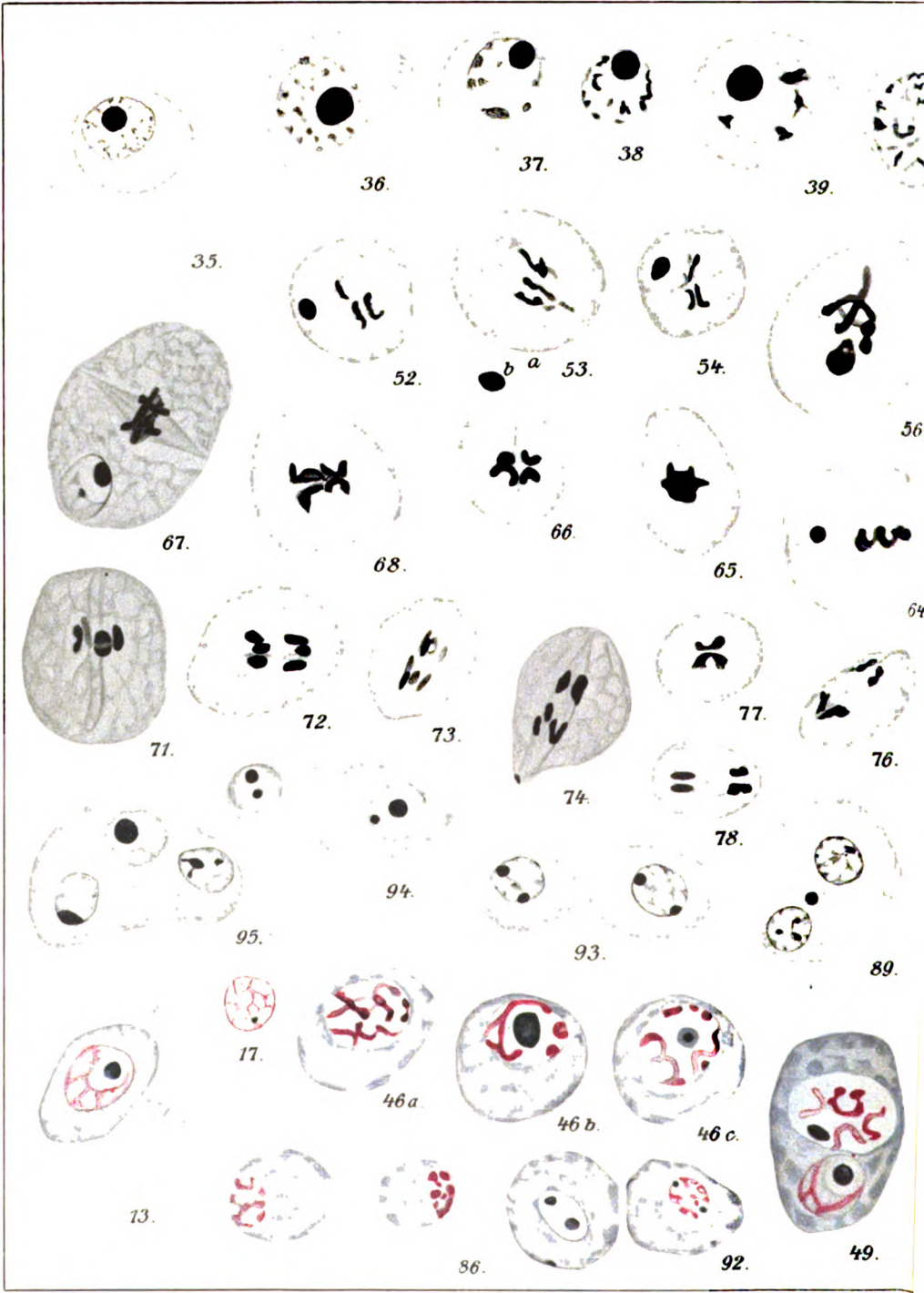


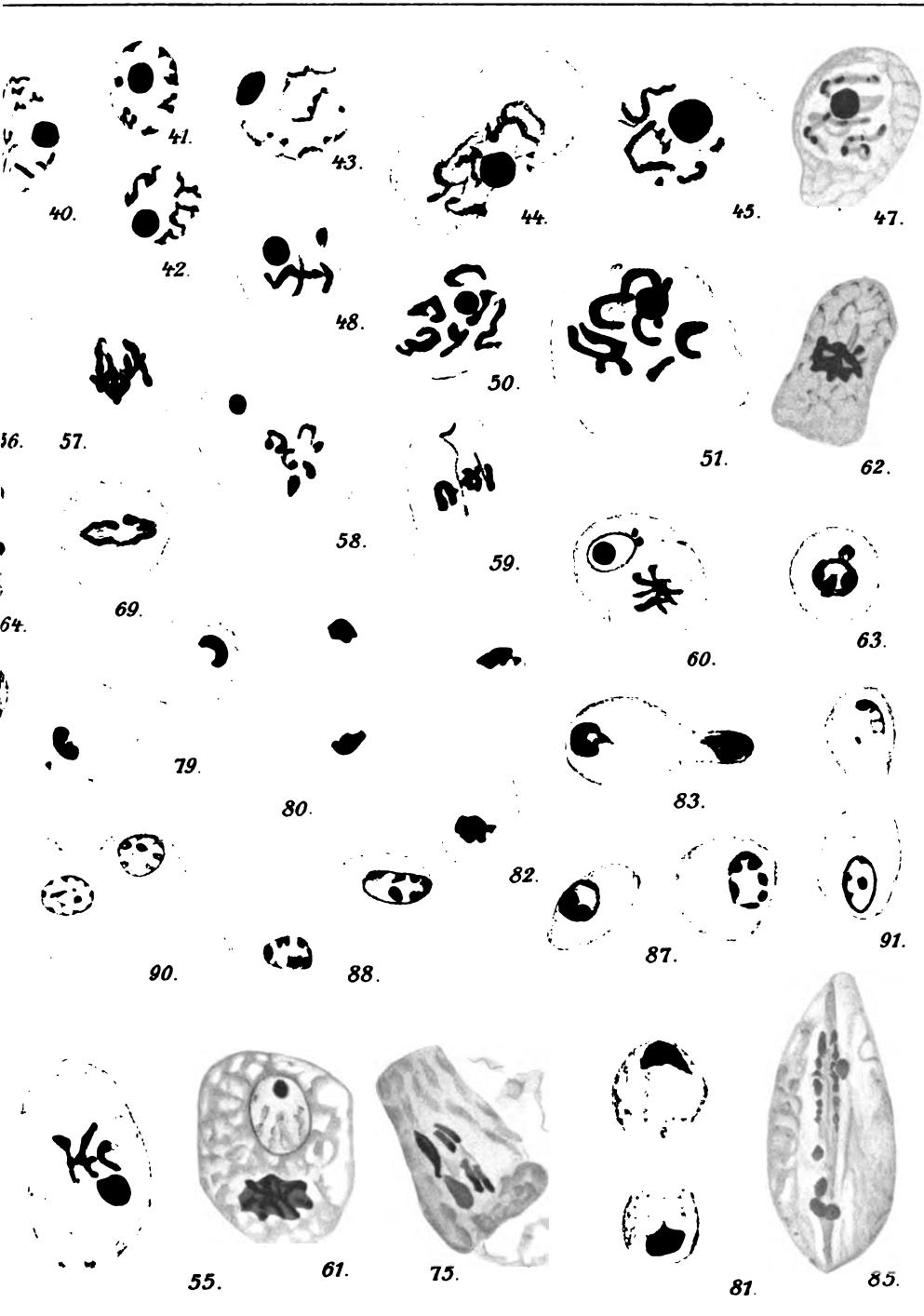






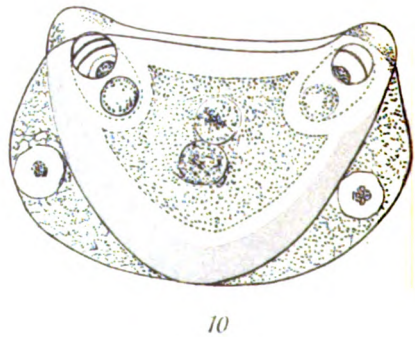
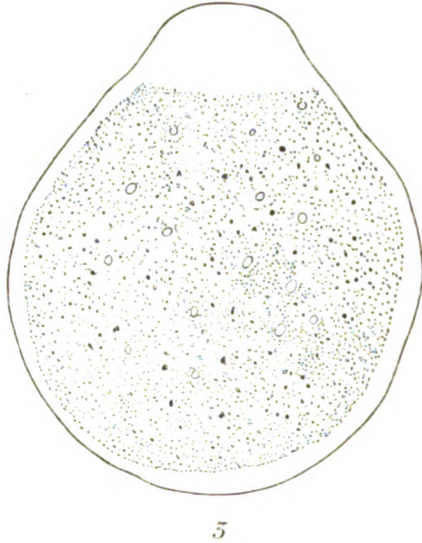
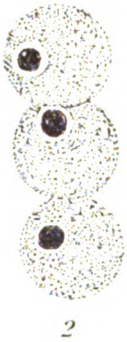


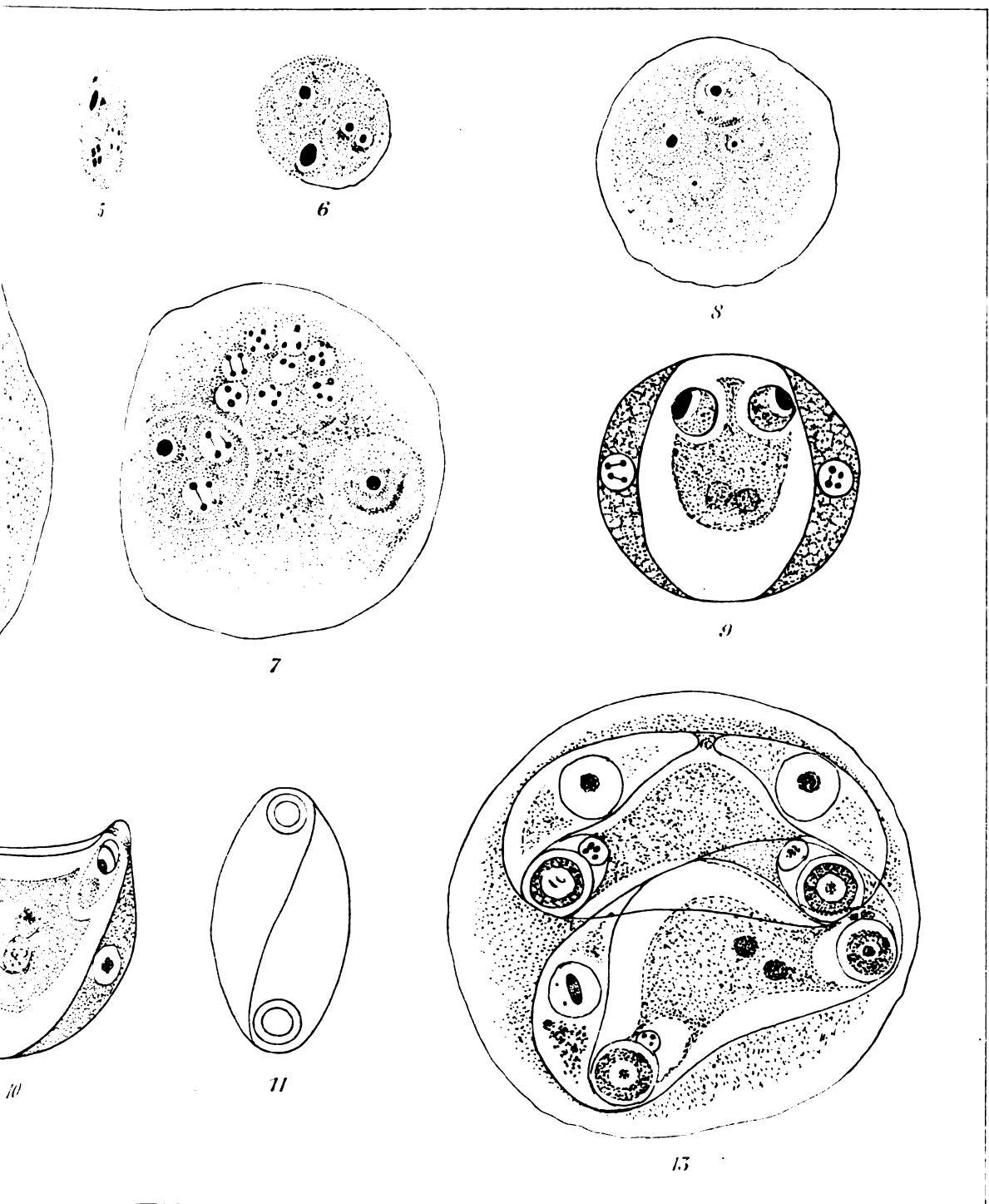






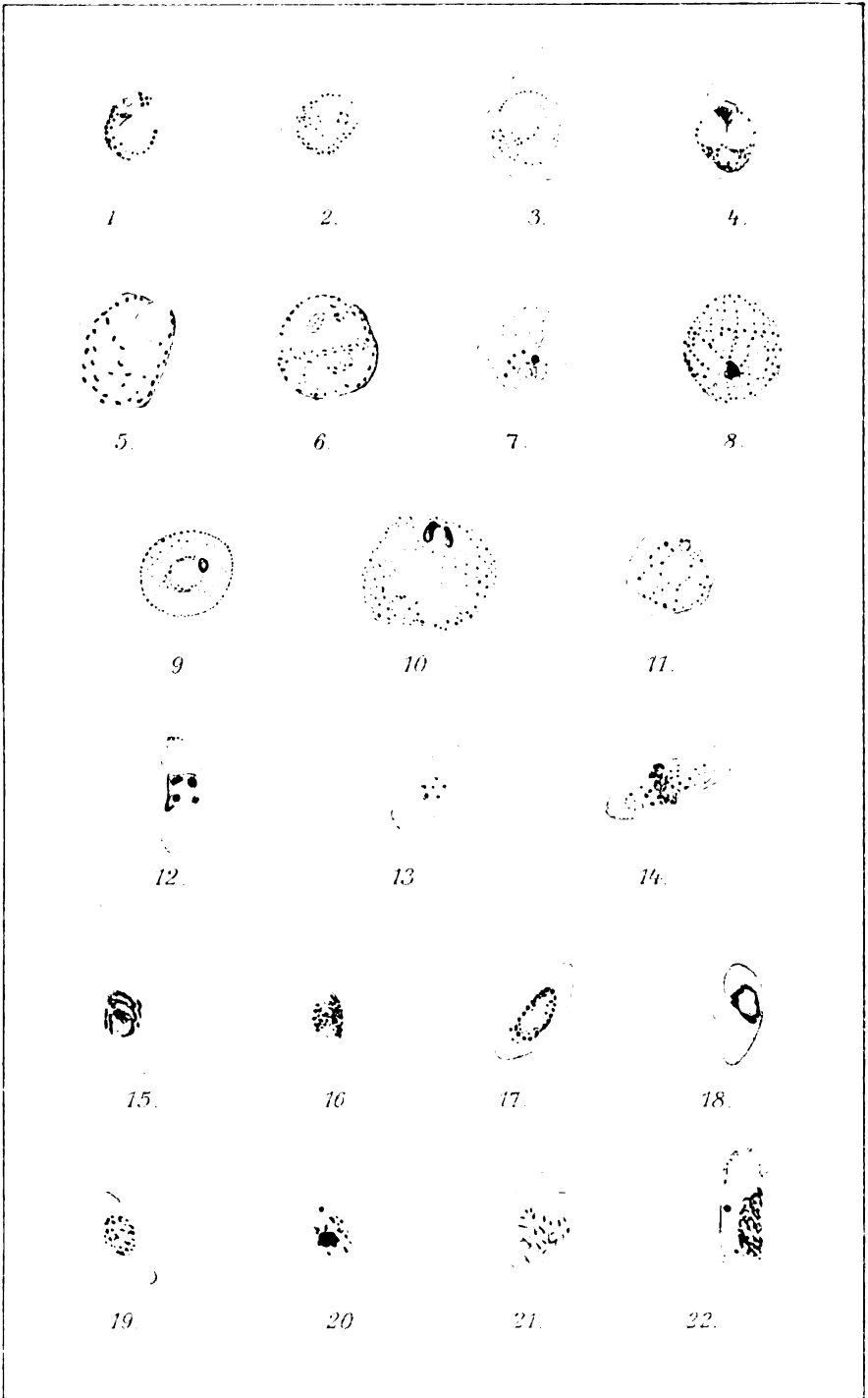












1076









