

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregataarten als Grundlage einer kritischen Studie über die Physiologie des Zellkernes.

Von

Dr. Theodor Moroff,

a. o. Professor der Zoologie an der Universität von Sophia (Bulgarien).

(Hierzu Tafel I—XI und 74 Textfiguren.)

Inhalt.

	Seite
Einleitung	2
I. Historische Übersicht	5
II. Material und Untersuchungsmethoden	7
III. Kurze Übersicht über den Zeugungskreis der <i>Aggregata</i>	9
IV. Spezieller Teil	11
1. <i>Aggregata légeri</i>	11
A. Wachstumserscheinungen bei <i>Aggregata</i>	11
B. Reifungserscheinungen bei den weiblichen Parasiten	19
a) Umwandlung des Idiochromatins	21
b) Umwandlung des Trophochromatins	28
c) Kernvermehrung	35
C. Reifungserscheinungen bei den männlichen Parasiten	39
Anschließend <i>Aggregata stellata</i>	42
2. <i>Aggregata spinosa</i>	45
a) Reifung der weiblichen Tiere	47
b) Reifung der männlichen Tiere	48
c) Entwicklung der Spermatiden von <i>Aggregata spinosa</i>	50
d) Entwicklung der Spermatiden von <i>Aggregata légeri</i>	57
3. <i>Aggregata reticulosus</i>	59
a) Reifung der weiblichen Parasiten	60
b) Reifung der männlichen Parasiten	61
Archiv für Protistenkunde. Bd. XI.	1

	Seite
4. <i>Aggregata orata</i>	63
5. <i>Aggregata jacquemeti</i>	65
a) Reifung der weiblichen Parasiten	66
b) Reifung der männlichen Parasiten	71
6. <i>Aggregata labbei</i>	74
7. <i>Aggregata schneideri</i>	76
8. <i>Aggregata siedleckii</i>	79
9. <i>Aggregata dubosczi</i>	84
10. Stadien von anderen Arten	89
11. <i>Aggregata</i> in der Sepia	90
A. Wachstum der Parasiten	91
a) Bildung von Vacuolen im Kern	99
B. Reifung und Kernvermehrung der männlichen Parasiten	109
C. Reifung und Kernvermehrung der weiblichen Parasiten	109
12. Befruchtungserscheinungen	119
13. Bildung der Sporocysten	124
14. Die natürliche Infektion	131
15. Pathologische Erscheinungen an der Wirtszelle	133
16. Die systematische Stellung der <i>Aggregata</i>	141
17. Systematik der <i>Aggregata</i>	143
V. Allgemeiner Teil	148
1. Die Struktur des Zellkernes	149
2. Funktion des Zellkernes resp. des Caryosoms	153
A. Funktion des Zellkernes bei den übrigen Protozoen	154
B. Funktion des Zellkernes bei den Metazoen	156
a) Die Dotterbildung der Metazooeier	156
b) Bildung der Sekrete	161
c) Bildung von Muskel- und Nervensubstanz	165
d) Bildung anderer Zellbestandteile	166
e) Zusammenfassung	168
3. Die Lehre von dem Dualismus des Zellkernes	169
4. Die Lehre von der Kernplasmarelation	175
5. Ungeschlechtliche Vermehrung, Parthenogenesis und Befruchtung	186
6. Centriolen, Centrosomen, und Spindelstrahlungen	195
Literaturverzeichnis	213
Tafelerklärung	221

Einleitung.

Beim genauen Studium der Literatur fällt es gleich auf, daß die Angaben der einzelnen Autoren über die Entwicklung der *Aggregata* (*Eucoccidium*, *Legerella*, *Benedenia* usw.) auseinandergehen und ihre Schlußfolgerungen nicht immer in vollkommenen Einklang mit

ihren Abbildungen gebracht werden können. Von den älteren Untersuchungen SCHNEIDER's ist ja von vornherein zu erwarten, daß er einen richtigen Einblick in die Entwicklung dieser Tiere nicht gewinnen konnte, da sie um eine Zeit gemacht wurden, wo wir fast so gut wie gar nicht in das Geheimnis der Protisteneentwicklung eingedrungen waren. Andererseits haben wir aber in SCHNEIDER einen so feinen Beobachter vor uns, daß wir mit seinen Angaben immer rechnen müssen. Er hat jedoch Beschreibungen und Abbildungen von diesen Parasiten geliefert, die mit unseren Begriffen über die Coccidien nicht gut in Einklang gebracht werden können. Die viel späteren Untersuchungen LABBÉ's bestätigen mehr oder minder die Darstellungen SCHNEIDER's. Obwohl die letzten umfangreichen Untersuchungen über diese Parasiten von einem sehr bewährten Forscher — SIEDLECKI — stammen und derselbe diese Parasiten ebenfalls zur Gruppe der Coccidien rechnet, haben die soeben angeführten Gründe in mir die Vermutung aufkommen lassen, daß wir es in diesen Parasiten mit Gregarinen zu tun haben und daß SIEDLECKI zu seinen Untersuchungen eine äußerst ungünstige Form (Art) vorgelegen hat, daher habe ich mich entschlossen, die Entwicklung dieser Parasiten einer Revision zu unterwerfen. Professor LÉGER, in dessen Laboratorium ich die Arbeit begann, stimmte meiner Ansicht bei und teilte mir außerdem mit, daß er selbst schon wiederholt, von denselben Gesichtspunkten ausgehend, die erneute Bearbeitung seinen Schülern empfohlen hätte. Er begrüßte daher meinen Wunsch, darüber zu arbeiten, mit Freude und stellte mir das im Laboratorium aufbewahrte Material sowie seine schönen Präparate auf das liebenswürdigste zur Verfügung. Auch Herr Professor JACQUEMET überließ mir seine sehr schönen Präparate in entgegenkommender Weise, so daß ich sofort mit meinen Untersuchungen beginnen konnte.

Bereits die orientierenden Untersuchungen eröffneten mir eine ungeahnte Fülle von Formen, die sich durch die Mannigfaltigkeit ihrer Entwicklungsbilder auszeichnen und unser Interesse in hohem Grade in Anspruch zu nehmen geeignet sind. Zuerst wollte ich diese Parasiten monographisch bearbeiten, wobei die Systematik eine besondere Berücksichtigung finden sollte. Im Laufe der Untersuchung hat sich jedoch eine ganze Reihe von Erscheinungen herausgestellt, welche im höchsten Grade geeignet sind, über viele strittige Fragen in der Cytologie Licht zu verbreiten und zu ihrer Lösung beizutragen, so daß ich immer mehr von diesen cytologischen Fragen in Anspruch genommen wurde. Allerdings wurde ich dadurch anderer-

seits von meinem ursprünglichen Plane abgelenkt. Es hat sich bei meinen Untersuchungen herausgestellt, daß die einzelnen Arten bei weitem keine so großen Kosmopoliten sind, wie man sich denken könnte. Daher ist zu einer erschöpfenden systematischen Bearbeitung dieser Tiere Material aus verschiedenen Gegenden notwendig, welches außerdem planmäßig während der verschiedenen Jahreszeiten gesammelt werden muß.

Wie bereits erwähnt, wurde diese Arbeit am Zoologischen Institut von Grenoble angefangen, wo mir Herr Professor LÉGER fast drei Semester auf das lebenswürdigste mit seinem Rat behilflich war. Die Untersuchungen wurden dann an der Zoologischen Station von Cette fortgesetzt, wo mir Herr Professor DUBOSCQ auf das freundlichste einen Platz zur Verfügung stellte; außerdem überließ er mir seine Präparate und das Material aus Roscow und Luc sur mèr zur Benutzung. Auch ihm verdanke ich so manche wertvolle Anregung. Ferner erteilte mir Herr Professor C. COMI die Erlaubnis, während eines fünfmonatlichen Aufenthaltes an der Zoologischen Station in Triest zu arbeiten und war mir während dieser Zeit mit Rat und Tat behilflich. Allen diesen Herren sowie Herrn Prof. M. JACQUEMET fühle ich mich verpflichtet, auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank auszusprechen.

Diese Arbeit wurde ferner mehrere Monate auch am Zoologischen Institut zu München fortgesetzt, wo mir mein verehrter Lehrer Herr Geheimer Hofrat Prof. Dr. RICHARD HERTWIG einen Arbeitsplatz zur Verfügung stellte und durch seinen Rat meine Arbeit in weitgehender Weise förderte. Es war mir leider nicht wie seinen anderen Schülern beschieden, mich an dem anlässlich seines 25jährigen Professorenjubiläum herausgegebenen Festbande zu beteiligen. Es gereicht mir zur besonderen Freude, wenigstens jetzt ihm meine Arbeit zu widmen und auf diese Weise meiner Dankbarkeit dem Manne gegenüber Ausdruck zu verleihen, der soviel für mich getan hat und von dem ich allein weiß, wieviel ich ihm schulde.

Schließlich bin ich auch meinem Freunde Herrn Prof. Dr. JOSEPH FIEBIGER für die freundliche Durchsicht des Manuskripts, sowie für die Bereitwilligkeit, mit der er die Korrekturen besorgt hat, zu großem Danke verpflichtet.

I. Historische Übersicht.

Es seien hier die Arbeiten, welche über die *Aggregata* bis jetzt erschienen sind, nur kurz erwähnt, da sie bei meiner Darstellung an geeigneten Stellen im Texte ihre Würdigung finden werden.

Das Vorkommen der *Aggregata* im Darm der Cephalopoden erwähnt zum erstenmal LIEBERKÜHN (1854), ohne dabei eine ausführliche Beschreibung darüber zu geben. Es war zuerst EBERTH (1862), der nähere Angaben darüber machte. Seine Beobachtungen beziehen sich nur auf lebendes Material, infolgedessen hat er von den feineren Details nicht viel sehen können. Als Übersichtsbilder sind seine Zeichnungen recht brauchbar. Es war jedoch zuerst SCHNEIDER (1877, 1883, 1886), der sich in mehreren Publikationen mit der *Aggregata* befaßt und in mehrerer Hinsicht die Entwicklung derselben richtig erkannt hat. Vor allem konnte er die Veränderungen im Kerne resp. im Caryosom sehr gut verfolgen. Er hat ferner die Kernteilungen, die Bildung der Sporoblasten, sowie die starke Faltung der Oberfläche des Parasiten ebenfalls sehr gut dargestellt. Die späteren sich auf lebendes Material erstreckenden Beobachtungen MINGAZZINI's (1892, 1894) haben über die Kernveränderungen dieser Parasiten nicht mehr viel Neues bringen können.

LABBÉ (1896) hat die Kernveränderungen bei der *Aggregata* näher verfolgt; er hat die Umwandlung des Oxychromatins in Basichromatin behauptet. Er glaubt, ähnlich wie SCHNEIDER, daß die Tochtercaryosome im Inneren des Hauptcaryosoms gebildet werden und erst dann aus dem letzteren herauswandern. Weiter hat er die Bildung der Spindel bei der Kernteilung beschrieben, deren Vorkommen später von SIEDLECKI auf das entschiedenste bestritten wurde. Man muß allerdings annehmen, daß er seine Zeichnungen zu stark schematisiert hat.

SIEDLECKI (1898) war der erste, welcher nach neuen Gesichtspunkten das Studium der *Aggregata* aufgenommen hat. Im Gegensatz zu den früheren Forschern, welche die Microgameten entweder als Mißbildungen (SCHNEIDER, LABBÉ) oder als den bei den übrigen Coccidien vorkommenden Merozoiten homologe Gebilde (MINGAZZINI) ansahen, erkannte er ihre echte Natur und brachte sie mit der geschlechtlichen Vermehrung dieser Parasiten in Zusammenhang. Die Kernteilungen der männlichen Parasiten hat er sicherlich nicht gesehen. Er nimmt an, daß das Chromatin in Form von kleinen Körnchen aus dem Kern answandert, um sich an die Oberfläche des

Parasiten an einzelnen Stellen zu konzentrieren und die Microgametenkerne zu bilden, was nach meinen Untersuchungen nicht zutrifft. Die Struktur der Microgameten hat er ebenfalls nicht erkannt. Die Befruchtung — nach der Art der Coccidien — hat er lebend verfolgt. Er nimmt ferner an, daß die aus der Darmwand in das Darmlumen gelangenden Sporocysten sich unter der Einwirkung des Darmsaftes öffnen, die Sporozoiten herauskriechen und die Neuinfektion (Autoinfektion) der Cephalopoden bewirken. Obwohl er diese Vorgänge sehr ausführlich beschreibt, dürfte es sich hier um Verwechslungen handeln. Nach seinen Zeichnungen zu urteilen, hat er die allerersten Anfänge der Infektion nicht gesehen.

JACQUEMET (1903) hat in einer Mitteilung die Systematik der *Aggregata* behandelt und die zwei aus *Sepia* und *Octopus* bekannten Arten näher definiert. In drei vorläufigen Mitteilungen habe ich (1906 a, c, 1907) selbst kurze Angaben über die Entwicklung dieser Parasiten gemacht.

Hinsichtlich der Nomenklatur ist noch zu bemerken, daß es kaum eine andere Tiergruppe gibt, die den Namen so oft hat wechseln müssen wie die *Aggregata*. Nachdem diese Parasiten aus verschiedenen Gründen (siehe LÜHE und JACQUEMET) den Gattungsnamen *Klossia*, *Benedenia*, *Legeria*, *Legerella* haben wechseln müssen, wurden sie nach dem Vorschlag LÜHE mit dem Gattungsnamen *Eucoccidium* belegt.

Die neuesten Untersuchungen von LÉGER und DUBOSCQ (1906 a, b, 1907), sowie meine eigenen Versuche haben jedoch ergeben, daß die unter dem Namen *Eucoccidium* bekannten Parasiten der Cephalopoden, das Geschlechtsstadium von gewissen anderen Parasiten darstellen, welche von FRENZEL bereits 1885 bei den verschiedenen Crustaceen (Krabben) beschrieben und als *Aggregata* bezeichnet wurden. Infolgedessen haben die Parasiten der Cephalopoden, kraft der zoologischen Regeln, den Gattungsnamen *Eucoccidium* mit dem Namen *Aggregata* wieder umtauschen müssen und hoffentlich zum letztenmal!

Außer der Mitteilung FRENZEL's existieren noch mehrere Arbeiten über diese im Darne der Krabben vorkommenden Parasiten.

LÉGER (1901) hat aus dem Darm von *Pinnotherus pisum* eine neue Art, *Aggregata coelomica*, beschrieben; ferner haben LÉGER und DUBOSCQ (1903) eine dritte Art, *Aggregata vagans*, aus *Eupagurus prideauxi* erwähnt. Schließlich hat kürzlich aus *Inachus dorsittensis* SMITH (1906) eine neue vierte Art, *Aggregata inachi*, beschrieben, welche nach diesem Forscher die Rückbildung der Geschlechtsorgane bei dem von ihr befallenen Tiere herbeiführen soll. Die letzten

Mitteilungen von LÉGER und DUBOSQ (1906 a, b, 1907) befassen sich mit der Entwicklung dieser im Darne von *Portunus depurator* vorkommenden Parasiten.

II. Material und Untersuchungsmethoden.

Zu meinen Untersuchungen diente mir von natürlich infizierten Cephalopoden herstammendes Material, das ich selbst gesammelt habe oder der Liebenswürdigkeit anderer Herren verdanke. Das aus den verschiedenen Gegenden herstammende Material war bei weitem nicht gleichstark infiziert. Die in der Umgebung von Cette gefangenen *Octopus* erwiesen sich so schwach infiziert, daß sie infolgedessen für ausgedehnte Studienzwecke sich als unbrauchbar erwiesen. Die Sepien waren hingegen sehr gut infiziert. Die bei Luc sur mère oder Roscow gefangenen *Octopus* waren mitunter sehr stark von diesen Parasiten befallen, wobei die ganze Infektion aus einer einzigen Art bestand. Das beste Material habe ich aus Cavalière bekommen, wo die Parasiten oft in einer so enormen Menge vorkamen, daß sie streckenweise das ganze Darmgewebe zerstört hatten und Reinkulturen bildeten. Da die einzelnen Arten auf einzelne Darmregionen beschränkt sind und dort mehr oder minder inselartig begrenzt sind, ist es am besten, mit der Lupe solche Stellen heranzusuchen und zu fixieren, wobei Proben aus verschiedenen Teilen genommen werden sollen. Dadurch bekommt man aus einem und demselben Tier meistens mehrere verschiedene Arten oder zum mindesten verschiedene Stadien einer und derselben Art.

Um eine richtige Vorstellung von dem Reichtum der Parasiten einer Lokalität zu bekommen, muß man Material von möglichst vielen Tieren sammeln. Meine Beobachtungen von Cavalière sprechen dafür, daß die verschiedenen Jahreszeiten hierbei eine bestimmte Rolle spielen, so daß es wünschenswert wäre, beim Sammeln von Material auch diesen Umstand zu berücksichtigen.

Künstliche Infektionen habe ich an *Portunus corrugatus* in Cavalière unternommen, indem ich den einige Tage in Reusen aufbewahrten und ausgehungerten Krabben Octopusdarm mit reifen Cysten zu fressen gegeben habe. Dadurch gelang es mir, die Sporozoitien lebend studieren zu können. Aus Mangel an nötigen Behältern und

anderen Mitteln habe ich den umgekehrten Versuch d. h. die Infektion der *Octopus* durch Verfütterung parasitärer Krabben nicht vorgenommen. In Cette habe ich die Infektion von Sepien vorgenommen; da die Tiere in der Gefangenschaft nach gewisser Zeit abstarben, konnten in dieser Hinsicht keine ausgedehnten Versuche angestellt werden. Eine *Sepia* habe ich etwa 3 Wochen ausschließlich mit ans dem Etang de teau gefangenen *Carcinus maenas* gefüttert, welche von *Aggregata* nicht befallen waren. Nachher fütterte ich die *Sepia* nnr mit *Portunus depurator*.¹⁾ 25 Tage darauf starb die *Sepia*. Bei der Untersuchung im frischen und fixierten Zustande war das Tier sehr stark infiziert, wobei man alle Entwicklungsstadien nebeneinander fand, reife Tiere und Cysten, die ich zu einer Infektion rechne, welche um eine Zeit erfolgt sein dürfte, wo das Tier sich noch in der Freiheit befand. Daneben waren andere Stadien, die vollkommen merozoitenähnlich aussahen und auf eine höchstens zwei Tage znvor erfolgte Infektion hindeuteten.

Da die Entwicklung dieser Parasiten sehr langsam vor sich geht, ist es unmöglich, sie an den lebenden Individuen zu verfolgen und deswegen ist man auf Kombinationen angewiesen, was aber bei einigermaßen reichlichem Material keine Schwierigkeit macht. Die ganze geschlechtliche Entwicklung spielt sich in der Darmwand von *Octopus* und *Sepia* ab, und die reifen infektiösfähigen Cysten fallen im Darmlumen heraus, um von dort weiter ins Wasser zu gelangen.

Es wurden verschiedene Fixierungsmethoden angewendet; als beste hat sich die FLEMING'sche Flüssigkeit erwiesen. Ihre Zusammensetzung nach BENDA hat ebenfalls ausgezeichnete Resultate gegeben. Sublimat-Eisessig leistete auch sehr gute Dienste, doch war Sublimat-Alkohol-Eisessig nicht immer gut.

Von Farbstoffen wurden eine sehr große Anzahl angewendet, viele derselben erwiesen sich aber als nicht besonders geeignet. Nach der Sublimat-Eisessig-Behandlung war weitaus die beste Färbung Hämatoxylin nach GRENACHER, auch DELAFIELD. Beim Färben wurde das Hämatoxylin sehr stark verdünnt (etwa 1 ccm auf 100—150 ccm Wasser), die Schnitte wurden darin ca. 24 Stunden gelassen. In den meisten Fällen erwies sich eine Differenzierung mit Salzsäure-Alkohol als überflüssig, da die Kerne sehr gut die

¹⁾ Gleichzeitig mit mir machten LÉGER und DUBOSCQ den umgekehrten Versuch, d. h. sie infizierten *Portunus depurator*, indem sie ihm Darm von *Sepia* zu fressen gaben.

richtige Farbe aufwiesen. Nach der FLEMING'schen Behandlung war es am besten, mit Eisenhämatoxylin zu färben und nachher mit Eosin nachzufärben. Magentarot mit Anilinwasser hat auch sehr gute Resultate ergeben. Die Safranin-Anilinwasser-Gentianviolett-Färbung hat sehr schöne Bilder gegeben, ist jedoch viel zu launisch, infolgedessen ist sie sehr wenig zuverlässig. Fettähnliche Plasmaeinschlüsse werden durch die FLEMING'sche Flüssigkeit stark geschwärzt, infolgedessen wird das Studium der Kernercheinungen sehr beeinträchtigt. Wenn aber die Schnitte ca. 24 Stunden in Terpentinöl gelassen werden, lösen sich alle diese durch die Osmiumsäure geschwärzten Körper vollkommen auf und man bekommt dann äußerst zarte Plasmastrukturen.

Beim Mikroskopieren kam das große LEITZ'sche Statif A in Anwendung mit Ölimmersion 2 mm und apochromatischen Okularen.

III. Kurze Übersicht über den Zeugungskreis der Aggregata.

Bevor ich die spezielle Darstellung der einzelnen Entwicklungsstadien von *Aggregata* beginne, will ich hier die nach den neuesten Untersuchungen festgestellte Entwicklung dieser Parasiten kurz darstellen.

Die aus dem Darm von *Octopus* oder *Sepia* herausgelangenden Cysten fallen ins Wasser, wo sie von den Krabben gefressen werden. Nachdem sich die Cysten unter der Einwirkung des Darmsaftes geöffnet haben, kriechen die Sporozoitien herans und bohren sich alsbald in die Darmwand ein, gelangen in die Zellen der subepithelialen Schicht und beginnen zu wachsen. Sie erreichen gegen das Ende des Wachstums eine kolossale Dimension. Während des Wachstums tritt der Parasit über das Niveau der benachbarten Darmwandung nach außen hervor und bildet warzenähnliche Vorwölbungen, ähnlich den uns von *Plasmodium* aus dem Darm der Stechmücke her bekannten „Cysten“. Der riesenhaft herangewachsene Kern erfährt hierauf eine bedeutende Chromatinreduktion und fängt an, auf mitotischem Wege sich sehr stark zu vermehren, wodurch bald eine enorme Menge von Tochterkernen entsteht. Gleichzeitig hiermit zerfällt der Parasit in mehrere größere Partien. Die Kerne verteilen sich auf

der Oberfläche der einzelnen Kngeln; nm jeden auf diese Weise entstandenen Kern gruppiert sich eine zugehörige Plasmamasse, wodurch eine große Anzahl von Zellen entstehen, welche jedoch sich nicht voneinander lostrennen, sondern mit einer centralen Masse, die man als Restkörper bezeichnet, in Zusammenhang bleiben. Indem diese Gebilde sich in die Länge ziehen, entstehen die Merozoiten, welche radienförmig nm den Restkörper geordnet sind. Es entstehen Bilder, welche uns lebhaft an die uns von der Malaria her bekannten Bilder bei der Stechmücke erinnern.

Zu ihrer weiteren Entwicklung müssen nun die Merozoiten in den Darm eines *Octopus* resp. einer *Sepia* geraten. Dies kann nur in der Weise geschehen, daß die Krabbe von dem betreffenden Konsumenten gefressen wird. In dem Darm des betreffenden Cephalopoden frei geworden, bohren sich die Merozoiten in die Darmwand ein, wo sie sich für gewöhnlich in einer Zelle der Submucosa etablieren und alsbald zu wachsen anfangen. Sowohl der Parasit als auch sein Kern erreichen eine beträchtliche Größe. Ein geschlechtlicher Unterschied zwischen den einzelnen Parasiten ist während des Wachstums nicht zu konstatieren. Er tritt erst ein, nachdem die Parasiten dasselbe abgeschlossen haben und sich zur geschlechtlichen Vermehrung anschicken. Allerdings wird bei den weiblichen Parasiten viel mehr Reservenahrung gebildet als bei den männlichen, außerdem sind sie im Durchschnitt etwas größer. Der Kern befindet sich während des Wachstums ziemlich in der Mitte des Parasiten. Zur geschlechtlichen Vermehrung rückt er an die Oberfläche, wo er bei den weiblichen Tieren eine vollkommene Auflösung eingeleitet; es wird von ihm eine erste Spindel gebildet, die sich unmittelbar unter der Oberfläche befindet, durch rasch hintereinander folgende Teilungen entsteht eine sehr große Menge von Tochterkernen, die sich gleichmäßig unter der Oberfläche verteilen. Gleichzeitig mit der Kernvermehrung erfährt die Oberfläche des Parasiten viele Einfaltungen, wodurch das Tier eine meandrische Gestalt bekommt. Um jeden Kern gruppiert sich eine bestimmte Partie von Protoplasma, die sich bald voneinander loslösen. Dadurch zerfällt der ganze Körper in einzelne birnförmige Sporoblasten, ohne einen Restkörper zu hinterlassen. Bei den männlichen Parasiten wird der Kern nicht aufgelöst, sondern zerfällt, nachdem zuerst das Trophochromatin in verschiedener Form aus ihm ausgewandert ist, in einzelne Stücke, die sich auf direktem Wege weiter teilen, bis die Microgametenkerne entstehen. Inzwischen zerfällt der Parasit in 3—5 Partien, die sich mehr oder minder vollkommen voneinander trennen. Die einzelnen

Kerne nehmen nun eine komplizierte Form an und schnüren sich mit etwas Protoplasma vom Restkörper ab, wodurch die Microgameten entstehen, die die Befruchtung herbeiführen können.

Nachdem die Verschmelzung eines Sporoblasten mit einem Microgameten stattgefunden hat, entsteht eine Zygote, die an ihrer Oberfläche eine Hülle ausscheidet und sich dadurch in eine Cyste umwandelt. Der Kern erfährt mehrere aufeinander folgende Teilungen, wodurch, je nach der Art, 3—24 Tochterkerne in der Cyste entstehen. Der Inhalt der letzteren zerfällt in so viele sichel- oder S-förmige Keime (Sporozoitcn), wie Kerne vorhanden sind, wobei es zur Bildung eines kleinen Restkörpers kommt. Bald darauf werden diese reifen Sporen ins Wasser entleert, wo sie von der geeigneten Krabbe gefressen werden und den Entwicklungskreis von neuem aufangen.

Im nachfolgenden werde ich mich nur mit der in dem Darm der Cephalopoden sich abspielenden geschlechtlichen Fortpflanzung der *Aggregata* befassen, da Prof. LÉGER und DUBOSCQ die ungeschlechtliche Entwicklung dieser Parasiten im Darm der verschiedenen Krabben übernommen haben.

IV. Spezieller Teil.

1. *Aggregata légeri*.

Ich stelle die Beschreibung von *Aggregata légeri* voran, da es mir bei dieser Art am besten gelang, sowohl die vegetativen als auch die geschlechtlichen Erscheinungen zu verfolgen. Allerdings muß ich die Spermio-genese dieser Art erst nach der Darstellung der Verhältnisse bei *Aggregata spinosa* verfolgen, da es mir in dieser Hinsicht bei der letzterwähnten Art viel mehr gelang, detaillierte Beobachtungen zu machen.

A. Wachstumserscheinungen bei *Aggregata*.

Zur Untersuchung dieser Art stand mir nur fixiertes Material zur Verfügung. Die allerjüngsten Stadien, welche mir zu Gesicht kamen, stellen länglich ovale, selten auch ziemlich abgerundete Gebilde dar, die einen Durchmesser von 20 μ aufweisen. Wenn man anderer-

seits die Größe (11—13 μ lang und 1,5—2 μ breit) der Merozoiten in Betracht zieht, so ist zu erschließen, daß die Parasiten bereits eine Größenzunahme erfahren haben.

Das Protoplasma der Parasiten sieht mit schwacher Vergrößerung fein granuliert aus, bei Anwendung starker Systeme weist es in den meisten Fällen mehr oder minder deutlich eine regelmäßige Wabenstruktur auf. Im Plasma sind noch keine sich durch ihre Färbbarkeit oder Lichtbrechung auszeichnenden Einschlüsse zu sehen. An der Oberfläche ist ebenfalls keine besonders differenzierte Schicht zu sehen, obwohl eine stärkere Verdichtung des Plasmas an dieser Stelle nicht zu verkennen ist.

Der Kern befindet sich ziemlich in der Mitte des Parasiten und fällt durch seine Größe besonders auf. Er besteht aus einzelnen Chromatinkörnchen, welche darin entweder regelmäßig verteilt sind, oder eine mehr oberflächliche Lage einnehmen. In Fig. 1 haben sie noch ihre längliche Form wie bei den Schizonten deutlich bewahrt, in Fig. 2 haben sie bereits eine rundliche Gestalt angenommen. Die einzelnen Körnchen stehen durch feine Lininfäden miteinander in Verbindung; letztere könnten als der optische Ausdruck der wabigen Struktur des Kernes aufgefaßt werden. Das Caryosom ist ebenfalls als ein rundes, sich ziemlich blaß färbendes großes Gebilde im Kerne bereits zu sehen. In demselben ist eine mittlere, ziemlich schwach gefärbte Partie von einer äußeren ziemlich dicken Rindenschicht zu unterscheiden. Die letztere ist bereits stark vacuolisiert (Fig. 2). Eine besondere Kernmembran ist nicht wahrnehmbar. Die Kerngrenze wird durch die vom Plasma abweichende Struktur des Kernes und durch die stärkere Verdichtung der Chromatinkörnchen an der Oberfläche hervorgerufen.

Diese jungen Stadien von *Aggregata légeri* kommen meistens in den Epithelzellen des Darmes, selten in den sich unmittelbar darunter befindlichen Zellen des Bindegewebes vor.

Bei dem unmittelbar nächstfolgenden Wachstum sind keine besonders erwähnenswerten Veränderungen am Plasma zu konstatieren, es nimmt nur eine merklich breitwabigere Struktur an (Fig. 3). Die bedeutendsten Veränderungen spielen sich hauptsächlich am Kerne ab, welcher bald eine relativ sehr bedeutende Dimension erreicht. Vor allem ist jetzt der Kern viel stärker mit Chromatin imprägniert, was sich an seiner stärkeren Färbbarkeit kundgibt. Außerdem ist im Kerne eine Anzahl größerer Chromatinkörner zerstreut. Wie aus derselben Figur zu ersehen ist, hat bereits eine bedeutende Chromatinbereicherung stattgefunden. Wie weiter unten

gezeigt wird, sind die größeren Körnchen, sowie das fein verteilte Chromatin das Resultat der Caryosomtätigkeit, d. h. der allergrößte Teil des im Kerne vorhandenen Chromatins ist aus dem Caryosom angewandert. Dazwischen sind sicherlich auch die Chromatinkörnchen zerstreut, welche uns vom Sporozoitenkerne her bekannt sind (Fig. 1—3), nur daß sie sich in dem stark heranwachsenden Keru gleichmäßig verteilen und infolgedessen nicht leicht wahrgenommen werden können. Es ist leicht möglich, daß sie auch etwas an Färbbarkeit verlieren, wodurch ihre Existenz noch unscheinbarer gemacht wird. Ich betrachte diese Körnchen als das Geschlechtschromatin, welches sich an der Kerntätigkeit nicht beteiligt und später die Chromosomen der ersten Spindel bildet. Als funktionelles Chromatin haben wir sicher das Caryosom zu betrachten, welches nach Analogie mit den übrigen Arten, wo die Verhältnisse genauer verfolgt werden konnten, durch Vereinigung einiger Chromatinkörnchen mittels einer diffusen Substanz, die man als Platin zu bezeichnen pflegt, zustande kommt. Alle vegetativen Prozesse stehen in engster Beziehung zu seiner Tätigkeit.

Mit dem Wachstum der Zelle nimmt das Caryosom auch sehr schnell bedeutend an Größe zu, indem sich gleichzeitig seine Struktur stark verändert. Die Rindenschicht selbst zeigt ein stark vacuolisirtes Aussehen; an der Oberfläche derselben sind größere und kleinere Chromatinkörnchen angelagert, die sich sukzessiv lösen und im Kerne verteilen. Es findet sozusagen eine Abbröckelung der Rindenschicht statt (Fig. 4). Letztere treibt an mehreren Stellen nach innen Auswüchse, die in der Regel in der Mitte des Caryosoms zusammenstoßen. Dadurch wird der zuerst einheitliche Innenraum des letzterwähnten Gebildes in mehrere Partien eingeteilt. Gleichzeitig hat sich auch die Differenz in der Färbbarkeit von Rindenschicht und Centralpartie etwas verstärkt. Ziemlich von diesem Stadium an tritt das Caryosom in eine gesteigerte vegetative Tätigkeit ein, die während des ganzen Wachstums des Parasiten anhält und das Centrum aller sich im Kern abspielenden chemischen Prozesse darstellt. Die Äußerungen dieser Tätigkeit geben sich durch die vielen morphologischen Veränderungen kund, welche sich während des Wachstums des Parasiten am Caryosom abspielen. Ringsherum sieht man viele an Größe variierende Chromatinkügelchen in dessen Nähe, welche ihre Entstehung sicher aus dem Caryosom nehmen.

Der Parasit wächst sehr rasch, er behält jedoch seine längliche Gestalt noch weiter. Das Protoplasma ist regelmäßig wabig strukturiert, im übrigen weist es aber keine nennenswerten Ver-

änderungen auf. Es ist bemerkenswert, wie der Kern mit dem Wachstum des ganzen Parasiten Schritt hält, so daß er in Hinsicht auf seine Größe immer dasselbe Verhältnis zum Protoplasma einhält. Oft wächst er sogar schneller als der ganze Parasit, so daß er infolgedessen die Hälfte und oft darüber von demselben ausmacht. Sein Ban ist sehr deutlich alveolär. Wir haben uns den Kern in diesem Stadium als ein feinwabiges Gebilde vorzustellen, worin das Chromatin in gelöstem Zustande oder in Form von größeren Chromatinkörnchen regellos verteilt ist. Gegen die Peripherie zu verdichtet sich sowohl das achromatische Wabenwerk als auch das Chromatin, wodurch die Kernabgrenzung zustande kommt, ohne dabei eine selbständige Kernmembran zu bilden.

Das Caryosom hat gleichzeitig mit seinem starken Wachstum bedeutende Veränderungen erfahren. Es streckt sich sehr in die Länge, indem es sich gleichzeitig so stark krümmt, daß seine beiden Enden sich übereinander kreuzen (Fig. 5), oder es macht einige schneckenartige Windungen. Seine Rindenschicht ist dünner geworden; in gewissen Abständen hat sie sich nach innen eingefaltet und kullissenartig vorspringende Scheidewände gebildet, die das Innere des Caryosoms in halbgeschlossene Kammern einteilen. In seinem Inneren weist es eine ziemlich weitwabige Struktur auf. Mit dem weiteren Wachstum des Caryosoms werden durch Einfaltung der Rindenschicht immer mehr neue Kammern gebildet, welche sehr oft vollkommen abgeschlossen sind. Fig. 6 stellt einen Querschnitt des Caryosoms an einer Stelle dar, wo es eine knieförmige Biegung macht. Die Rindenschicht dieses Organes ist überall mit vielen ziemlich gleichmäßig verteilten Löchern versehen, die nach Art von Poren sein Inneres mit dem übrigen Kern in Verbindung setzen und den Austritt seines Inhaltes vermitteln. Der übrige Kern ist sehr chromatinreich geworden, nur daß die chromatische Substanz jetzt viel gleichmäßiger verteilt ist; wie in dem früheren Stadium, so sind auch jetzt im Kerne viele verschieden große Chromatinkörnchen verteilt; um das Caryosom herum sind sie aber besonders dicht angesammelt. Sicherlich rührt dies daher, daß sich das letztere in sehr starker Tätigkeit befindet. In seinem Inneren wird viel Chromatin gebildet, das durch die Poren der Rindenschicht heraus wandert und sich im Kerne verteilt (Fig. 6).

Wie stark die Tätigkeit des Caryosoms bereits in diesem noch sehr jungen Stadium ist, kann man aus Fig. 7 ersehen, wo das Chromatin in Form von größeren und kleineren Körnchen oder richtiger Brocken in so großer Menge dasselbe verläßt, daß sich um

dasselbe herum förmlich eine dicke Schicht von solchen Chromatinbrocken bildet. Man sieht viele Körnchen, welche eben im Begriff sind, sich von der Oberfläche loszulösen und über letztere als kleine Warzen vorspringen; andere haben sich bereits losgelöst. Sicherlich lösen sich alle Körnchen sehr rasch auf, da ihre Ausbreitung im Kerne ziemlich plötzlich aufhört. Jedenfalls breitet sich der Inhalt des Caryosoms in gelöstem Zustande überall im Kerne aus, von wo aus er auch in das Plasma überwandert. Eine umgekehrte Deutung, daß diese Körnchen zum Caryosom hinwandern und von ihm zu seinem Wachstum aufgenommen werden, hat keine Wahrscheinlichkeit für sich und würde auf ganz willkürlichen Vermutungen beruhen.

Bald erreicht das Caryosom eine bedeutende Dimension, so daß es reichlich die Hälfte des gewaltigen Kernes einnimmt. Wie eine Riesenschlange schlängelt es sich im Kern herum, an einzelnen Stellen sind seine Teile knorrig miteinander verwachsen, an anderen Stellen ist es knieförmig verbogen; dann flechten sich seine Biegungen ineinander, wodurch ein wirr verlaufendes Gebilde zustande kommt, von dem man sich am besten aus Fig. 8 eine Vorstellung machen kann.

Seine Rindenschicht bleibt ebenso dick wie im vorhergehenden Stadium, dafür sind aber die Faltungen nach innen um so reichlicher und stärker, so daß sie jetzt mitunter von der einen Seite bis zur anderen verlaufen und vollkommen abgeschlossene Wände bilden. Für gewöhnlich hören sie aber im Inneren auf, indem sie allmählich dünner werden. Das Innere des Caryosoms weist eine sehr weitmaschige Struktur auf. Bei genauem Studium derselben ersieht man jedoch, daß sie durch Chromatinstränge hervorgerufen wird, die ihre Entstehung von der Rindenschicht direkt oder von den Falten derselben nehmen. Man sieht sehr deutlich überall an den Stellen, wo die letzteren aufhören, mehrfache Verzweigungen ins Innere des Caryosoms abgehen, welche sich ihrerseits weiter verzweigen. Solche dünne Ausläufer gehen auch direkt von der Rindenschicht ab. Es ist nun die Frage: Handelt es sich hier um richtige Chromatinbalken, die nach allen Richtungen verlaufen und indem sie durch Anastomosen miteinander in Verbindung treten, das Gerüstwerk zustande bringen? oder aber ist das letztere der optische Ausdruck eines Wabenwerkes? Es ist sehr wahrscheinlich, daß wie die primären Scheidewände durch die Einfaltung der Rindenschicht entstanden sind, auch das übrige Gerüstwerk durch weitere Faltung der letzteren oder durch einfaches Anwachsen ganzer Wände (Lamellen) gebildet wird, so daß wir das Caryosom aus einem inneren, sich schwach

färbenden Teil und aus einer äußeren, sich stark färbenden Rindenschicht bestehend zu denken haben. Die letztere läßt chromatische Wände ansich entstehen, welche ihrerseits nach allen Richtungen verlaufende sekundäre Wände bildet, wodurch das Innere des Caryosoms in lauter kleine Zellen eingeteilt wird.

Die Rindenschicht, d. h. das Basichromatin ist scharf von der Nucleolarsubstanz abgegrenzt und ist mit einer Röhre zu vergleichen, in welcher letzterwähnte Substanz enthalten ist. Seine ganze Oberfläche ist von größeren und kleineren Löchern oder, wenn man will, Kanälen eingenommen, durch welche die Nucleolarsubstanz in den Kern überwandert (Fig. 9).

Der geradezu riesige Kern zeigt jetzt eine sehr regelmäßige feine wabige Struktur, nur kommt dieselbe oft durch die große Menge Chromatin, das in gelbstem Zustande oder in Form von an Größe variierenden Körnchen in ihm überall verteilt ist, nicht immer deutlich genug zum Ausdruck.

In wie großer vegetativer Tätigkeit sich das Caryosom auch in diesem Stadium befindet, kann man aus der enormen Menge Chromatinkörnchen ersehen, welche wie eine dichte Wolke dasselbe umhüllen und die sehr intensive Färbbarkeit des Kernes an dieser Stelle hervorrufen. Es treten nämlich aus dem Caryosom ständig größere und kleinere Körnchen aus, die sich gleich zur Peripherie des Kernes begeben, um von dort ins Plasma überzutreten. Während ihrer Wanderung zur Peripherie nehmen sie jedoch sehr stark an Größe ab, da sie sich allmählich auflösen, indem sie ständig Chromatin an den Kern abgeben. Es ist interessant, wie solche größere, aus dem Caryosom ausgewanderte Körnchen neue Centren darstellen, von denen sich chromatische Substanz verbreitet. Ringsherum sind sie von einem sich stärker färbenden Kranz umgeben, der eine dichtere Anhäufung von Chromatin darstellt. Auf diese Weise werden die zur Oberfläche des Kernes hinwandernden Chromatinkugeln entweder vollkommen aufgelöst; oder sie erreichen dieselbe als ganz kleine Körnchen, welche sich in den meisten Fällen durch ihre schlechte Färbbarkeit auszeichnen. In seiner Wanderung zur Oberfläche bevorzugt das Chromatin, wie es scheint, einzelne Richtungen, was daraus zu erschließen ist, daß es zonenförmig in einer Richtung viel dichter angehäuft ist als in anderen, was man an Fig. 8 sehr deutlich sehen kann. Ein solcher Kern, wie ihn uns die soeben erwähnte Figur vorführt, hat seine größte vegetative Tätigkeit erreicht. Der Parasit ist ebenfalls zu seiner definitiven Größe angewachsen. Er ist von ovaler Gestalt, durchschnittlich erreicht er

130—200 μ , der Kern weist eine ähnliche Gestalt auf und erreicht ebenfalls die beträchtliche Größe von 80—100 μ ; oft macht er reichlich die Hälfte des Parasiten aus.

Es wird jetzt nur mehr auf die Bildung der Reservestoffe hingearbeitet; das aus dem Kerne im gelösten Zustande heraustretende Chromatin verursacht die sehr starke Färbbarkeit des Plasmas; es wandelt sich jedoch in Reservestoffe um. Oft sieht man auch größere Chromatinkörnchen direkt aus dem Kerne heraustreten, die zuerst ihre Färbbarkeit mit Chromatinfarbstoffen vollkommen bewahren; bald werden sie jedoch gegen letztere unempfindlich, bis sie sich überhaupt nicht mehr färben und als farblose, stark glänzende Körperchen erscheinen; daher sind die Chromatinkörnchen in der Nähe des Kernes viel dichter und nach der Peripherie des Parasiten zu werden sie immer blasser und spärlicher, da sie sich während der Wanderung verschieden schnell umwandeln. Das Plasma des Parasiten ist also in einer bestimmten Periode, infolge der großen darin zerstreuten Chromatinmenge sehr stark färbbar, später, nachdem sich jedoch das Chromatin in Reservestoffe umgewandelt hat, verliert es wieder an Färbbarkeit.

Sehr auffallend bei dieser Art ist das Caryosom, welches durch seine Struktur und Gestalt unser Interesse sehr in Anspruch nimmt. In dem ganzen Tier- und Pflanzenreich sind nicht viele Fälle bekannt, wo eine ähnliche Gestalt des Nucleoles zum Vorschein kommt. Es unterliegt keinem Zweifel, daß es mit dem Caryosom der übrigen Sporozoen zu vergleichen ist, was ohne weiteres aus dem bei den übrigen Arten dieser Gruppe vorkommenden Übergänge erschlossen werden kann. Andererseits ist es ebenso sicher, daß das Caryosom funktionell mit den Nucleolen der Metazoenzellen und dem Macronucleus der Ciliaten zu vergleichen ist.

R. HERTWIG hat zuerst bei den Radiolarien Nucleolen von ähnlicher Gestalt beschrieben, ohne dabei nähere Angaben über ihre Struktur und Funktion machen zu können. BRANDT (1885, 1905) hat später genaue Angaben über das Schicksal dieser Gebilde bei den Radiolarien gemacht, worüber jedoch weiter unten ausführlicher berichtet wird. Allerdings sind uns verzweigte Kerne aus Drüsenzellen mancher Insekten (z. B. Chironomuslarven) bekannt, die funktionell mit einem Nucleolus verglichen werden könnten. Ferner ist auch der rosenkranzähnlichen usw. und verzweigten Macronuclei mancher Infusorien und der Suctorien an dieser Stelle Erwähnung zu tun.

Es wird nun angenommen, daß die Nucleolen Gebilde darstellen, welche durch Ablagerung von überschüssigem Chromatin — von Chromatin, welches an der momentanen Funktion der Zelle sich nicht beteiligt — gebildet wird. Ihr Wachstum wird dem Umstande zugeschrieben, daß sie ständig neues Chromatin aus ihrer Umgebung in sich aufnehmen. Nach meinen Beobachtungen trifft diese Annahme sicherlich nicht zu. Es ist umgekehrt der Fall. Es sind die Nucleolen, welche ständig Chromatin an ihre Umgebung in gelöstem Zustande oder in Form von Körnchen abgeben. Wir haben die Vorstellung bekommen, daß der Kern nicht, wie es bis jetzt angenommen wird, während der funktionellen Tätigkeit auf Kosten des Protoplasma wächst, sondern umgekehrt, es ist das Gebilde, welches das Material an das Protoplasma liefert, das letzteres wegen seiner vegetativen Tätigkeit nötig hat. Wir sehen die Nucleolen als das Laboratorium an, wo dieses Material gebildet wird. Zu diesem Zwecke verarbeiten sie, die von außen aufgenommenen Nahrungsstoffe zu Chromatin, welches sich zu Nucleolarsubstanz (Plastin, Pyrenin usw.) umwandelt und in gelöstem Zustande oder in Form von Chromatinkörnchen in den Kern überwandert; bald darauf tritt es jedoch ins Plasma über, um sich dort mit anderen Stoffen in Verbindung zu setzen und die verschiedensten Protoplasmabestandteile zu bilden. Infolgedessen ist das Protoplasma derjenige Teil der Zelle, welcher sich auf Kosten des Kerns vergrößert. Für die hier kurz entwickelte Auffassung hoffe ich im Laufe der nachfolgenden Darstellung den genügenden Beweis beibringen zu können. An geeigneten Stellen werden wir die weitere Ausführung dieses Gedankens vornehmen. Hier mag diese kurze Andeutung genügen. Es ist selbstverständlich, daß der Kern nach meiner Auffassung, das zu seinem Wachstum nötige Material von dem Caryosom bezieht.

Während des Wachstums des Parasiten ist weder am Kern noch am übrigen Protoplasma ein Unterschied wahrzunehmen, der auf verschiedene Geschlechter hindeuten würde; sowohl bei der weiblichen als auch bei der männlichen *Aggregata* werden in großer Menge Reservestoffe gebildet. Erst mit dem Eintreten der im folgenden zu beschreibenden Reifungserscheinungen, die sich vor allem an Kerne abspielen, tritt dieser Unterschied deutlich zutage, und man kann von männlichen und weiblichen Parasiten sprechen. Daher wollen wir bei der folgenden Darstellung die beiden Geschlechter getrennt behandeln; ich beginne zuerst mit den

B. Reifungserscheinungen bei den weiblichen Parasiten.

Beim Beginn der Reifung rückt der Kern mehr zur Peripherie, wodurch er exzentrisch zu liegen kommt. Das Caryosom nimmt jetzt die innere Hälfte des Kerns ein. Die während der vegetativen Tätigkeit aus dem letzteren austretenden Chromatinkugeln weisen keinen Unterschied in ihrem Färbungsvermögen auf. Sie lösen sich auf und ihr Inhalt wandert ins Protoplasma über. Sowie aber die Reifung eintritt, sieht man auf einmal eine größere Anzahl von verhältnismäßig großen Chromatinkugeln, die sich in der äußeren Hälfte des Kerns, d. h. in der Hälfte, die jetzt nicht vom Caryosom eingenommen ist, verteilen. Vom übrigen Chromatin unterscheiden sich diese Kugeln dadurch, daß sie an Eiseuhämatoxylinpräparaten heller aussehen und eine stahlgraue Farbe anweisen. Das übrige Chromatin und das Caryosom sind hingegen viel tiefer gefärbt.

Es gelang mir leider nicht festzustellen, woher diese sich heller färbenden Kugeln ihre Entstehung nehmen. Offenbar sind sie aus dem Caryosom angewandert oder haben sich direkt von ihm abgeschnürt.

Bei der Anwendung von mehrfachen Färbungsmethoden habe ich eine scharf verschiedene Färbung zweierlei Chromatine, wie dies in neuester Zeit von mehreren Seiten bei verschiedenen Objekten angegeben wird, nicht erzielen können. Ich habe z. B. mit Safranin-Anilinwasser-Gentianviolett-Färbung Präparate bekommen, bei denen in einem Schnitt ein Teil des Chromatins sich rot, der andere Teil violett färbt, in dem nächsten Schnitt stehen die Verhältnisse jedoch umgekehrt, so daß ich auf die Verschiedenheit in der Färbung beider Chromatins keinen Wert legen kann.

Bevor ich zur Darstellung der weiteren Veränderungen am Kern schreite, will ich zuerst eine ausführliche Beschreibung von Fig. 10 geben, welche ein typisches Stadium darstellt. Es ist nur der Kern mit einem ganz kleinen Plasmateil auf seiner inneren Seite gezeichnet. Von dem knäuelartig gewundenen Caryosom sind nur drei Stücke gezeichnet, die auf dem Schnitt getroffen sind. Seine lebhafteste Tätigkeit gibt sich durch die große Menge Chromatin kund, welche aus ihm heranstreift und um ihn herum in Form von Körnchen dicht angesammelt ist und die starke Färbbarkeit hervorruft. In der äußeren Hälfte sind die helleren Kugeln konzentriert. Ihre Größe ist ziemlichlichen Schwankungen unterworfen. Sie sind in einem Magma von kleinen runden bis stäbchenförmigen Körnchen eingebettet, welche stellenweise viel dichter angehäuft sind. Ich gewinne den

Eindruck, als ob diese dichteren Anhäufungen dadurch hervorgerufen werden, daß dort unmittelbar zuvor größere Kugeln in kleine Körnchen zerfallen sind. Die großen Kugeln selbst sind gleichmäßig gefärbt; nur an ihrer Oberfläche läßt sich eine dünne, dafür aber sich scharf färbende Schicht in den meisten Fällen bemerken.

Zwischen diesen Chromatinansammlungen verlaufen viele Chromatinfäden, welche eine variierende Länge aufweisen. Oft scheint es, als ob um die meisten größeren Körnchen herum kürzere Fädchen strahlenförmig geordnet sind, welche den Eindruck erwecken, als ob sie aus denselben heraustreten. Solche Chromatinfäden entspringen auch aus den dichteren Anhäufungen der Chromatinkörnchen, was man aus derselben Figur deutlich ersehen kann. Außerdem sind noch einige andere, sich durch ihre Länge anszeichnende Fäden zu sehen, welche zwischen den einzelnen Körnchen verlaufen. Beim genaueren Studium läßt sich verfolgen, daß dort, wo ein Chromatinfaden zum Vorschein kommt, sich zuerst eine stärker glänzende und sich gleichmäßig schwachfärbende Substanz herausdifferenziert, die man als Platin zu bezeichnen pflegt. Dies ist die Grundlage eines Chromatinfadens, worin dann das Chromatin in Form von ganz kurzen Stäbchen (Microsomen) auftritt. Wegen der Kleinheit dieser Gebilde ist es nicht möglich, mit Sicherheit zu entscheiden, ob die Körnchen von außen darauf kleben, oder ob sie durch eine Veränderung der Färbbarkeit dieser bis dahin sich diffus tingierenden Substanz an einzelnen Stellen hervorgerufen werden, d. h. dadurch, daß sich an diesen Stellen das Oxychromatin in Basichromatin umwandelt (siehe S. 31); letzteres scheint mir das Wahrscheinlichere zu sein.

Es fragt sich nun, in welcher Beziehung diese sich blaßfärbenden Kugeln zu den Chromatinfäden stehen? Es ist möglich, daß sie dieselben aus sich herauswachsen lassen. Nach meinen Beobachtungen ist jedoch viel wahrscheinlicher anzunehmen, daß diese Fäden in keinem direkten Zusammenhang mit ihnen stehen, sie liefern nur die nötige Nahrung für das Wachstum derselben. Ich will nur daran erinnern, daß CARNOY und LEBRUN die Entstehung von chromosomenähnlichen Fäden aus Nucleolen bei Amphibien beschrieben haben, welche jedoch bald wieder zerstört werden, um aus ihrem Material Nucleolen einer neuen Generation zu bilden. Dieser Prozeß kann sich während der Eireifung viele Male wiederholen. Diese Angaben werden später von FIK (1899) und von LUBOSCH (1900) bestätigt. Doch glaube ich nicht, daß diese Fäden bei *Aggregata* mit den von CARNOY und LEBRUN zuerst bei den Amphibien

beschriebenen Gebilden verglichen werden können. Vielmehr sind mit letzteren andere aus dem Caryosom herauswachsende fadenähnliche Gebilde zu vergleichen; darüber will ich jedoch erst weiter unten berichten.

Mit mehr Recht sind diese Fäden mit den Chromosomen der ersten Richtungsspindel der Metazoeeneier zu vergleichen, und ich will sie als *Idiochromatin* bezeichnen. Ihnen gegenüber stelle ich den übrigen Kern samt dem Caryosom und bezeichne diese beiden als *Trophochromatin*. Nach unserer Überzeugung sind diese das *Idiochromatin* darstellenden Fäden die direkte Fortsetzung der Chromatinkörnchen, welche nach der Bildung des Caryosoms in dem Kern des jungen Parasiten übrig blieben (Fig. 1 u. 2). Offenbar haben sie ihre Selbständigkeit (Individualität) während der ganzen vegetativen Tätigkeit bewahrt. Mit dem übrigen Kern sind sie sozusagen mechanisch vermengt gewesen.

Obwohl die weiteren Veränderungen an den beiden Chromatinarten sich gleichzeitig vollziehen, will ich sie getrennt beschreiben und ich beginne mit der

a) Umwandlung des *Idiochromatins*.

Nachdem die Chromatinfäden sich auf diese Weise gebildet haben, wandern sie zur Oberfläche des Kerns, wo sie sich dicht nebeneinander sammeln und gleichzeitig einen parallelen Verlauf annehmen. Fig. 12 stellt einen ganz oberflächlich angeschnittenen Kern dar, auf welchem man mehrere Fäden sieht, die sich etwas enger aneinandergelegt haben. Auf den folgenden Schnitten sieht man noch viele Fäden, welche gerade im Begriff sind, zu den anderen zu wandern. Es ist zu erwähnen, daß die bereits unter der Kernoberfläche angelangten Fäden dicht an das Protoplasma angeschmiegt sind, so daß sie infolge der gewölbten Oberfläche des Kerns einen gebogenen Verlauf nehmen. Noch weiter vorgeschritten ist diese Konzentration der Chromatinfäden in dem in Fig. 13 dargestellten Stadium, welches eine Kombination zweier Schnitte darstellt, der eine ist ein ganz oberflächlicher Anschnitt des Kerns, der zweite ist der darauffolgende. Hier haben sich die Chromatinfäden stärker verdichtet, so daß sie jetzt einen deutlichen Strang gebildet haben. Sicherlich verwachsen auch einzelne Fäden miteinander mit ihren Enden, da letztere jetzt eine beträchtlichere Länge aufweisen. Aus den folgenden Schnitten der Serie ist zu erschließen, daß sich noch viele Chromatinfäden im Kerne zerstreut finden; die meisten sind jedoch ziemlich in der Nähe

des bereits gebildeten Stranges angelangt. Das Endresultat dieser Konzentration ist die Bildung eines lockeren Bündels dicht unter der Oberfläche des Kerns (Fig. 13), wo die Fäden im Anfang mehr oder minder parallel verlaufen. Später verflechten sie sich miteinander, indem sich das ganze Bündel um seine Längsachse dreht. Daß die Fäden dicht unter der Oberfläche des Kerns verlaufen, ersieht man am besten aus einem Schnitt, der das Chromatinbündel der Länge nach getroffen hat (Fig. 14 a). Dieses Bündel stellt das Chromatin dar, das bei der weiteren Entwicklung die Chromosomen der ersten Spindel liefert. Unmittelbar darauf schmiegen sich die einzelnen Fäden dichter aneinander und bilden ein ziemlich festes Bündel, worin die einzelnen Fäden jedoch sehr deutlich zu sehen sind. Oft setzt sich das Bündel bis zur entgegengesetzten inneren Seite des Kerns fort, wo es in einer stärkeren Verdichtung (Anhäufung) des Chromatins endet. Es scheint, als ob diese Stadien ziemlich langsam verlaufen, da sie oft zu sehen sind. Bald fängt das Bündel jedoch sich zu verkürzen an, indem es gleichzeitig sich aufzulockern beginnt, wodurch wieder ein lockeres Bündel zustande kommt (Fig. 16), dessen vorderes Ende durch die Verkürzung der Chromatinfäden bedeutend dicker und breiter aussieht. Am anderen Ende laufen die Fäden auseinander. Schließlich geht die Verkürzung so weit vor sich, daß bald ein Gebilde entsteht, welches am meisten mit einem Haarwickel zu vergleichen wäre. Nur einzelne Chromatinfäden laufen in verschiedene Richtungen aus (Fig. 15). Dabei ist zu bemerken, daß das Geschlechtschromatin immer die Kernoberfläche behält.

Der Kern selbst ist ganz an die Peripherie des Parasiten hingewandert und steht oft mit derselben in unmittelbarer Berührung. An dieser Stelle ist eben das vorhin erwähnte haarwickelförmig zusammengezogene Geschlechtschromatin zu sehen, so daß man wirklich daran denken könnte, daß wir es hier mit einem Spermatiden zu tun haben, das vor kurzem in den Kern eingedrungen ist und sich bereits in Chromatinfäden aufgelöst hat. Gewöhnlich gehen vom Haarwickel einzelne Fäden aus, die dicht an die Kernoberfläche angeschmiegt sich in verschiedenen Richtungen weit in den Kern erstrecken. An derselben Stelle kommt das Caryosom oft mit der Oberfläche in Berührung und macht für gewöhnlich mehrere scharfe Umbiegungen. In den meisten Fällen schiebt sich das Geschlechtschromatin zwischen die Oberfläche des Kerns und das Caryosom ein. In diesem Stadium haben wir also diese zwei Chromatinteile in die äußere Hälfte des Kernes lokalisiert; und sie reichen sehr selten bis zur Mitte des letzteren. Der ganze Kern ist

von einer sehr großen Menge Chromatin erfüllt, das sich gleichmäßig oder in breiten, ein verschwommenes Gerüst bildenden Zügen (Streifen) verteilt. Eine große Menge von größeren Chromatinkörnchen sind außerdem überall im Kerne verteilt.

Die Anflösung des Kerns ist bereits eingeleitet; dieselbe gibt sich dadurch kund, daß die von früher her bekannte Chromatinverdichtung, welche sich jetzt gerade an der entgegengesetzten, dem Innern des Parasiten zugekehrten Seite des Kernes befindet, vom Protoplasma halb umschlossen ist und in der nächsten Zeit vom Kern vollkommen getrennt wird (Fig. A). Außerdem sieht man, wie das Protoplasma um den Kern herum an einzelnen Stellen immer tiefer darin eindringt.

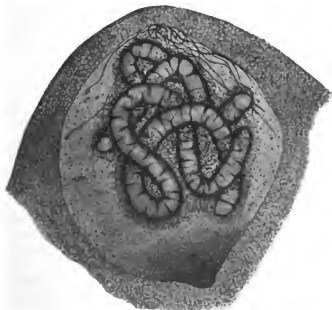


Fig. A. *Aggregata légeri*.

Der Anfang der Kernanflösung; die Chromatinverdichtung an der Innenseite des Kernes ist bereits teilweise vom Protoplasma umschlossen.

Jetzt will ich einem Einwand entgentreten, der gegen die hier zusammengestellte Reihenfolge der Bilder und die daran geknüpfte Darstellung erhoben werden könnte. Man könnte nämlich annehmen, daß sich die Umwandlungsprozesse in Wirklichkeit gerade

umgekehrt abspielen; daß sich das Geschlechtschromatin zuerst in Form eines Reticulums verdichtet (Fig. 17) und dann erst in einzelne Faden anschwächt, die sich zu einem Bündel vereinigen, wodurch die in Fig. 16, 15, 14 dargestellten Bilder hervorgerufen werden. Eine solche Deutung der Bilder ist entschieden falsch. Seine Unrichtigkeit kann durch die sich am übrigen Kern gleichzeitig abspielenden Umwandlungen bewiesen werden, wo bei der Konstruierung ihrer Reihenfolge der Willkür kein Raum geboten ist. Beim Beginn der Bildung der Chromatinfäden und während der Wanderung der letzteren zur Oberfläche zur Bildung des Chromatinbündels ist der Kern sehr scharf von dem umgebenden Protoplasma getrennt. Das Caryosom ist äußerst üppig ausgebildet und in voller Tätigkeit; außerdem ist es noch nicht soweit zur Oberfläche gewandert. Das Chromatin ist noch gleichmäßig im Kerne verteilt. Erst mit der Bildung des Bündels oder etwas später, findet eine stärkere Verdichtung des Chromatins an einer Stelle an der inneren Seite des Kernes statt, welche mit der gleichzeitigen Verkürzung der Bündelfasern an dem äußeren Ende des Kernes sich immer mehr ausdehnt.

Es treten jetzt eine Reihe von Erscheinungen im Kern und Caryosom ein, die auf ihre herannahende Auflösung hindeuten; darüber werde ich jedoch in dem Kapitel über die Umwandlung des Trophochromatins eingehen. Alle diese Erscheinungen sprechen eben für die von mir konstruierte Reihenfolge der Bilder.

Im Verlauf der weiteren Umwandlungen verkürzen sich die Fäden des Geschlechtschromatin zu kurzen dicken Chromatinstäbchen, welche die Chromosomen der ersten Spindel darstellen. Leider war es mir unmöglich, bestimmt zu zählen, aus wie vielen Chromosomen das Bündel besteht, um ersehen zu können, ob die Chromosomenzahl in einem sehr frühen Stadium bereits festgestellt ist, oder aber viel mehr Chromatinfäden gebildet werden, was mir der Fall zu sein scheint, die kurz vor der Bildung der ersten Spindel sich zu der bestimmten Zahl reduzieren, indem sich immer mehrere zur Bildung eines einzigen Chromosomen vereinigen.

Gegen die Ansicht BOVERT's, daß die Chromosomen streng ihre Individualität bewahren, haben sich in der letzten Zeit eine ganze Anzahl von Stimmen erhoben, welche behaupten, daß die Chromosomen einer Spindel nicht genau dasselbe Material besitzen, wie die Chromosomen, welche von der vorhergehenden Teilung erstanden sind. Eine ganze Anzahl von Beobachtungen wurden zugunsten letzterer Ansicht gemacht. Nach der Art und Weise, wie die Chromosomen bei *Aggregata légeri* durch Vereinigung einzelner überall

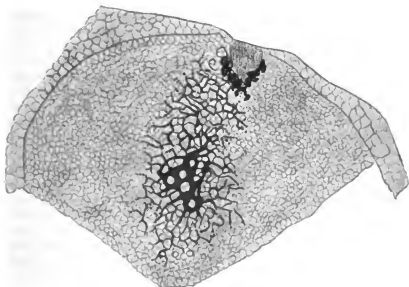


Fig. A1. *Aggregata légeri*.

Ein Teil vom Kern; die erste Anlage der Kernspindel. Das chromatische Gerüst stellt das sich auflösende Caryosom. Das Geschlechtschromatin ist um die Spindel-anlage herum gruppiert. 1200:1.

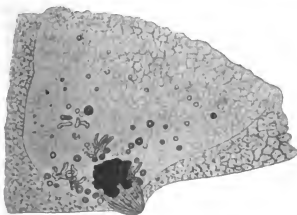


Fig. A2. *Aggregata légeri*.

Die erste Anlage der Teilungsspindel; die Chromosomen um den Spindelkegel herum. Die Stäbchen und Körnchen stellen den letzten Rest des Caryosoms dar. 1200:1.

zerstreuter Chromatinfädchen zustande kommen, müssen wir auch zu dem Schlusse kommen, daß eine Kontinuität der Chromosomen ganz ausgeschlossen ist; vielmehr spricht diese Erscheinung zugunsten GIARDINA's, nach welchem die Konstanz der Chromosomenzahl weder von der Quantität der sich in der Äquatorialplatte verteilenden Chromosomensubstanz noch von dem Bestehenbleiben der Chromosomen abhängt. Sie hängen vielmehr von der Konstanz ab, mit der sich in jeder Mitose gewisse Bedingungen wiederholen, welche für jede Art von Organismen charakteristisch sind, und von der Quantität der Chromosomensubstanz, sowie von dem Bestehenbleiben der Chromosomen unabhängig sind.

Sowie die Chromatinfäden eine bedeutende Verkürzung erfahren haben, bemerkt man nach außen von ihnen eine Stelle, die sich durch die besondere Anordnung ihrer achromatischen Fäden von ihrer Umgebung deutlich hervorhebt. Das ist die erste Anlage der Spindel. Zuerst sind daselbst die Waben ziemlich regelmäßig, nur sehen sie etwas stärker aus, als in der Umgebung (Fig. A1). Bald strecken sie sich jedoch etwas in die Länge und bilden einen über die Oberfläche des Parasiten vorspringenden Kegel (Fig. A2) worin man jedoch noch die queren Verbindungen sehen kann. Die Achromatinmaschen erfahren eine noch weitere Streckung in die Richtung der Kegelspitze, wodurch eine faserige Struktur entsteht; gleichzeitig damit verschwinden auch die Querverbindungen zwischen denselben. Auf diese Weise entstehen die Fasern der ersten Spindel, die in Form eines zuerst stumpfen Kegels ziemlich stark über die Oberfläche des Parasiten vorspringen: später spitzt sich jedoch der Kegel nach außen stark zu. An der Basis des letzteren befinden sich die einzelnen Chromosomen, welche erstere ringförmig umgeben, oder sie sind in Form eines Haufens von dem Kegel glockenförmig umhüllt.

Dabei ist zu bemerken, daß man an der Kegelspitze keine Chromatinverdichtung wahrnehmen kann, welche man als ein Centriol deuten könnte. Ich muß dabei hinzufügen, daß die Fasern von den Chromosomen bis zur Kegelspitze direkt verlaufen.

Unmittelbar nach der Bildung des achromatischen Kegels folgt die Bildung der ersten Spindel und die Kernteilung. Zuerst spaltet sich der Kegel an seiner Spitze, wodurch jetzt zwei neue Kegel entstehen, deren Fasern jedoch unmittelbar in eine gemeinsame Basis zusammenlaufen. Bald rücken jedoch die beiden Spitzen auseinander, immer über die Oberfläche hervorragend. Mit ihrem Fortrücken entfernen sie sich von dem Chromosomenhaufen oder mit anderen

Worten, die Fasern jeder Spindelhälfte verlängern sich sehr stark. Es entstehen außerdem neue Fasern, die nicht mehr zu den Chromosomen verlaufen, sondern sich nach allen Richtungen zerstreuen und mehr oder minder weit in den Kern eindringen.

Soweit ich die Literatur kenne, ist kaum ein zweiter Fall von ähnlicher Spindelbildung bekannt. Hier kann man mit einer Klarheit, die nichts zu wünschen übrig läßt, verfolgen, wie sich für diesen Zweck eine bestimmte Partie vom achromatischen Gerüst des Kernes abgrenzt und zu der ersten Spindel auswächst. Dabei kommt eine größere Kraft zur Entfaltung, was wir aus dem starken Hervorragen der Spindelspitze über die Oberfläche erschließen können. Im ganzen Tierreich werden eigentlich die Spindeln unter der Wirkung der Centriolen gebildet, indem sich die Wabenstruktur des Protoplasma und des Kernes strahlenförmig umordnet. Hier bei *Aggregata legeri* findet diese Erscheinung ohne eine äußere Anregung, d. h. ohne Eingreifen eines Centriol statt. Wir haben in der Spindel hier geradezu ein Teilungsorgan des Kernes vor uns, in welchem sich das achromatische Gerüst in sehr deutlich differenzierte Fasern umgewandelt hat. Hier will ich mich mit dieser Bemerkung begnügen und erst in dem allgemeinen Teil, nachdem ich die Verhältnisse auch bei den anderen Arten dargestellt habe, sehen, inwieweit sich diese Tatsachen mit der Theorie von VEJDovsky und MRAZEK über die sich im Kerne cyclisch abspielenden Prozesse in Einklang bringen lassen.

Aus der vorhergehenden Darstellung der Entwicklung der ersten Spindel war deutlich zu ersehen, daß die Fasern, die zu deren Bildung verwendet werden, ihre Entstehung aus dem achromatischen Gerüst des Kernes sehr frühzeitig nehmen, indem sie sich von ihrer Umgebung individualisieren. Zuerst verlaufen sie nur im Kerne (Fig. 18). Sowie jedoch dieser letztere zerstört ist, kommen sie direkt ins Plasma zu liegen. Zu dieser zuerst rein nucleären Spindel gesellt sich eine große Menge rein protoplasmatischer Strahlen hinzu, wodurch erstere eine mächtige Entfaltung erlangen. Sie dringen dabei sehr weit ins Plasma hinein. An der Bildung der ersten Spindel haben sich also sowohl der Kern als auch das Protoplasma beteiligt, wodurch wir eine gemischte Strahlung bekommen, wie dies auch bei manchen Metazoen der Fall ist. In Anbetracht dessen, daß das achromatische Gerüstwerk des Protoplasma und des Kernes dasselbe Material darstellen dürften, ist der verschiedenen Herkunft der Fasern keine prinzipielle Bedeutung beizumessen.

Zu erwähnen ist noch, daß einzelne Fasern sich durch ihre be-

sondere Stärke auszeichnen; vielleicht stellen sie die primären aus dem Kern entstandenen Fasern dar und könnten mit der Centrosomose HEIDENHAIN'S verglichen werden, die ebenfalls ihre Entstehung dem achromatischen Kerngerüst zu verdanken hat. Zugunsten dieser Homologisierung spricht die große expansive Kraft, welche den beiden innewohnt.

Alle Fasern laufen direkt bis zur Spitze des Kegels hin, ein besonders differenziertes Centrosom habe ich nicht beobachten können. Es ist möglich, daß ich es übersehen habe, was mir jedoch sehr unwahrscheinlich ist. Vielmehr bin ich geneigt anzunehmen, daß es wirklich nicht existiert. Interessant ist noch die ganz oberflächliche Lage der Spindel, indem sie sich direkt an die Oberfläche des Parasiten anpreßt. Nicht minder interessant ist das Hervorspringen der Spindelspitzen über die Oberfläche des Parasiten. Ein solches Verhalten der ersten Spindel ist uns im ganzen Tierreich kaum bekannt.

Bei der Spaltung der Spitze des einheitlichen Kegels zur Bildung der ersten Spindel werden wohl die Fasern der Länge nach gespalten. Eine einfache Teilung durch Trennung in zwei Bündelhälften ist kaum anzunehmen. Denn da sich dieser Teilungsprozeß wiederholt, müßte dann bald ein Zustand eintreten, bei dem die Spindel von je einer Faser gebildet wird. Es ist zwar richtig, daß bei den späteren Kernteilungen die Spindeln aus weit weniger Fasern bestehen als im Anfang. Immerhin sind sie aber zahlreich genug, um eine solche Annahme in hohem Maße unwahrscheinlich zu machen.

Bevor ich zur Darstellung der Kernvermehrung schreite, will ich zuerst die sich am trophischen Kernteil abspielenden Veränderungen behandeln.

b) Umwandlung des Trophochromatins.

Die im folgenden zur Beschreibung kommenden Veränderungen am Caryosom, sowie das Verschwinden desselben und des Kerns stehen im engen Zusammenhang mit den Umwandlungen des Geschlechtschromatins. Übersichtlichkeitshalber sehe ich mich aber veranlaßt, sie getrennt darzustellen.

In der Zeit, in welcher die Sonderung des Tropho- und Idiochromatins stattfindet, hat das Caryosom seine größte Entfaltung erreicht, und besitzt die in Fig. 8 gezeichnete Gestalt. Wie es scheint, hat es auch seine größte vegetative Tätigkeit erreicht. Jetzt fängt es an sich zurückzubilden, bis es schließlich völlig verschwindet.

Sein Chromatin tritt in einer so großen Menge in den Kern über, daß der letztere in der Nähe des Caryosoms förmlich von Chromatin überfüllt ist. Stellenweise sind sogar ganze Haufen zu sehen (Fig. 10). Außerdem ist der übrige Teil des Kerns so dicht mit Chromatin gesättigt, daß man seine wabige Struktur fast nicht mehr wahrnehmen kann. Von hier wandert es ins Protoplasma über; dieser Chromatinanstansch zwischen Kern und Protoplasma ist oft so bedeutend, daß sich um den Kern herum eine ziemlich breite Zone bildet, die so stark von Chromatin imprägniert ist, daß sie sich mit verschiedenen Farbstoffen sehr lebhaft färbt und mit Eisenhämatoxylin geradezu schwarz erscheint (Fig. 14). In dem Maße, wie sich diese Zone vom Kerne entfernt, wird sie immer lichter, bis schließlich normale Verhältnisse wie im übrigen Plasma eintreten.

Wie stürmisch die Tätigkeit des Caryosoms sich um diese Zeit abspielt, kann man an günstigen Präparaten sehen, wo sein Inhalt überall aus den Poren der Rindenschicht herausströmt und sich in Form von schlierenden Fäden sirnpartig in die Umgebung ergießt (Fig. 11). An mit EH gefärbten Präparaten geben sich diese Fäden dadurch kund, daß sie sich gar nicht färben und infolgedessen durch ihre starke Lichtbrechung von der dunkelgrauen Umgebung scharf hervortreten. Auf mit Eosin nachgefärbten Präparaten sind diese Fäden, wie der Inhalt des Caryosoms selbst, allein rosarot gefärbt, die Umgebung ist wieder dunkelgrau. Oft bekommt man Serien, wo man an einzelnen Schnitten das auswandernde Chromatin in Form von sich basophil färbenden Körnchen sieht; bei den nachfolgenden Schnitten bilden diese Körnchen immer deutlichere Fäden bis schließlich Schnitte kommen, an welchen man nur die soeben beschriebenen schlierenden Fäden zu sehen bekommt, welche sich vollkommen acidophil verhalten, woraus zu erschließen ist, daß die letzteren in einzelne Körnchen zerfallen, indem sie gleichzeitig auch Neigung zu Chromatinfarbstoffen erlangen. In diesem Stadium ist der Kern sehr stark von Chromatin imprägniert, außerdem bekommt er infolge der großen Menge Chromatinkörnchen, die überall in ihm zerstreut sind, ein grobkörniges Aussehen (Fig. 10).

Nun bin ich, glaube ich, an den Punkt gelangt, wo ich mich mit der existierenden Meinung auseinandersetzen muß, welche besagt, daß in dem Zellkern zwei verschiedene Substanzen: Chromatin (Nuclein) und Nucleolarsubstanz (Plastin, Pyrenin usw.) streng auseinanderzubalten sind; zwei Substanzen, welche während der Zell-tätigkeit niemals eine innige Beziehung unter sich haben, welche sich wohl nur mechanisch miteinander vermengen können.

Wollen wir uns jedoch zuerst darüber klar werden, welches der Hauptcharakter ist, dem man in der Literatur die strenge Scheidung dieser zwei Kernbestandteile zu verdanken hat? Es ist vor allem die differente Neigung, welche diese zwei Substanzen gegen die verschiedenen Farbstoffe an den Tag legen. Nach EHRLICH teilt man die verschiedenen Anilinfarben auf Grund ihres chemischen Verhaltens in zwei Gruppen, in basische und saure Farben. Das Chromatin (syn. Nuclein) hat die Eigenschaft sich durch basische Farbstoffe, wie Methylgrün, Methyleneblau, Bismarckbraun, ferner durch verschiedene Hämatoxyline, Boraxkarmin usw. sehr stark zu färben, wogegen das Pyrenin (syn. Plastin, Nucleolarsubstanz usw.) farblos bleibt und sich nur durch saure Farbstoffe wie Eosin, Orange, S-Fuchsin usw. intensiv färben; daher werden diese zwei Kernbestandteile oft Basis- und Oxybromatin genannt. Es kommen ferner eine Anzahl anderer Eigenschaften in Betracht, welche diese Substanzen gegen verschiedene Reagentien zeigen. Gewöhnlich ist man der Ansicht, daß sich das Chromatin mehr oder minder gleichmäßig im Kern ausgebreitet vorfindet, oder während der Teilung der Zelle in wohl-differenzierte Schleifen (Chromosomen) ordnet. Sehr oft — wenn nicht immer — ballt sich während der funktionellen Tätigkeit der Zelle ein großer Teil desselben zu größeren Körpern zusammen, die man als Nucleolen bezeichnet. Da neben diesen, sich durch basische Farbstoffe tingierenden Kugeln auch solche vorkommen, welche sich nur durch saure Farbstoffe färben, unterscheidet man zweierlei Nucleolen: Chromatinnucleolen und plasmatische Nucleolen, ohne daß man sich jedoch über die Bedeutung der letzteren eine klare Vorstellung machen konnte. Nun kam HERTWIG (1898, 1902) auf Grund seiner reichen Erfahrungen bei Protozoen zu einer abweichenden Auffassung. Danach stellt die Nucleolarsubstanz die Grundlage (die Kittsubstanz) dar, worauf das Chromatin ausgebreitet oder eingelagert ist. Wenn sich diese für gewöhnlich im Kerne verteilte Substanz von Chromatin + Plastin (Pyrenin-Nucleolarsubstanz) zu größeren Körpern zusammenzieht, entstehen die Nucleolen. Wenn in letzteren das Chromatin in einer sehr großen Menge suspendiert ist und die Nucleolarsubstanz verdeckt wird, so entstehen die sogenannten Chromatinnucleolen; sowie aber das Chromatin aus den Nucleolen vollkommen auswandert, kommen die sogenannten plasmatischen oder Plastinnucleolen zustande; da alle Übergänge vorkommen können, in welchen das Chromatin in verschiedener Menge in der Kittsubstanz (Plastin, Nucleolarsubstanz usw.) suspendiert sein kann, so fällt die scharfe Unterscheidung dieser zweierlei

Nucleolen weg. Bei einem Überschuß von Nucleolarsubstanz kommen die rein plasmatischen Nucleolen zustande.

Nach dieser Vorstellung fehlt zwar die Unterscheidung von zweierlei Nucleolen, die Existenz von zweierlei Substanzen — Chromatin und Pyrenin (Nucleolarsubstanz) — welche eine streng selbständige Existenz nebeneinander führen, bleibt jedoch bestehen. Der letzteren kommt eine organisatorische Bedeutung zu, d. h. sie verbindet sozusagen mechanisch die einzelnen Chromatinpartikelchen zu morphologisch wohl bestimmten Körpern des Kernes; dieser Substanz verdanken die Chromosomen ihre Bildung.

Auf Grund der überall und fast immer im Tier- und Pflanzenreich existierenden scharfen Differenz in der Färbung dieser zwei Substanzen hat man natürlich beim Fehlen jeden Überganges zu der Vorstellung kommen müssen, daß in dem Kern zwei Bestandteile vorkommen, welche nebeneinander eine selbständige Existenz führen.

Ans den oben beschriebenen Erscheinungen, die sich am Caryosom während der starken vegetativen Tätigkeit der Zelle abspielen, haben wir jedoch die Tatsache gewonnen, daß aus demselben in kolossaler Menge eine Substanz ausströmt, welche sich zuerst wie sein Inhalt acidophil färbt; es handelt sich also hier um Nucleolarsubstanz, welche bald darauf jedoch, sowie sie sich etwas vom Caryosom entfernt hat und teilweise in einzelne Stückchen zerfallen ist, die Eigenschaft annimmt, sich basisch zu färben. Infolgedessen müssen wir hier vom Chromatin sprechen. Dabei spielt sich dieser Umwandlungsprozeß so unmittelbar ab, daß man kaum berechtigt ist, einen Zweifel über das Beobachtete aufkommen zu lassen. Wir werden weiter bei der Kernteilung der männlichen Parasiten einiger Arten neue Belege für die Umwandlung von Nucleolarsubstanz in Chromatin und umgekehrt erbringen.

Offenbar sind uns in dem Chromatin und dem Pyrenin (Plastin, Nucleolarsubstanz usw.) zwei Körper gegeben, welche vielleicht die gleiche prozentische und elementare Zusammensetzung besitzen, nur daß sie sich durch die verschiedene Anordnung der das Molekül zusammensetzenden Atome unterscheiden. Solche Verbindungen sind ja gerade aus der organischen Chemie aus den Kohlenstoffverbindungen bekannt und werden als isomer bezeichnet. Oder diese zwei Substanzen stehen in polymerer Beziehung zueinander, d. h. sie unterscheiden sich nur durch ihre Molekulargröße. Für eine dieser zwei Auffassungen spricht gerade der Umstand, daß das Färbungsvermögen der Substanz sich geradezu plötzlich verändert. Dieser Umstand spricht wenigstens dafür, daß, wenn überhaupt ein Unter-

schied in der chemischen Zusammensetzung dieser Körper (zwischen Chromatin und Nucleolarsubstanz) existiert, er nicht groß sein kann. Auf alle Fälle glaube ich den Beweis erbracht zu haben, daß zwischen Chromatin und Plastin (Nucleolarsubstanz) keine Grenze zu ziehen ist; daß sie Umwandlungsprodukte eines und desselben Körpers darstellen.

Oben habe ich im Gegensatz zu der herrschenden Meinung, daß die Nucleolen auf Kosten ihrer Umgebung wachsen, die Auffassung entwickelt, daß sich in ihnen die Substanz bildet, welche sowohl der Kern als auch das Protoplasma für ihren Haushalt notwendig haben. Gewöhnlich sind in der Nähe der Nucleolen Chromatinkörnchen zu sehen, von denen angenommen wird, daß sie sich mit den Nucleolen zu deren Vergrößerung vereinigen. Eine solche Deutung ist hier absolut ausgeschlossen, vielmehr sind wir zu der Annahme gezwungen, daß diese Körnchen, die eben aus dem Caryosom (Nucleolus) anwandernde Substanz darstellen. Insbesondere sind wir durch die aus demselben anstretenden Fäden (Fig. 11) zu dieser Annahme gezwungen. Wir haben ferner gesehen, daß diese Chromatinanwanderung bereits in den allerjüngsten Stadien, unmittelbar nach der Bildung des Caryosoms, beginnt. Es ist daher alles Chromatin, das der riesige Kern der erwachsenen Parasiten in sich beherbergt, sowie das in das Protoplasma während des Wachstums des Parasiten ausgewanderte, das Resultat der alleinigen Tätigkeit des Caryosoms.

Offenbar fällt den Nucleolen aller Tier- und Pflanzenkerne dieselbe Rolle zu, nur daß nicht überall die produktive Tätigkeit derselben so stürmisch vor sich geht wie hier, daß ferner das Chromatin meistens im gelösten Zustande und viel langsamer die Nucleolen verläßt. Infolgedessen hat man diese Erscheinung noch nicht beobachtet, oder dort, wo sie wahrgenommen worden ist, unzutreffend gedeutet.

Hervorzuheben ist noch, daß die Chromatinkörnchen sehr oft nicht allein durch eine vollkommene Auflösung verschwinden, sondern nach und nach verblassen, infolgedessen wird ihre Wahrnehmung immer schwieriger. An der Kernperipherie sind in den meisten Fällen so verblaßte Körnchen in einer großen Menge angehäuft und wandern wahrscheinlich in diesem Zustande aus, da man in der Regel solche Körnchen von derselben Größe und von einem ähnlichen Aussehen in Hinsicht auf ihre Färbung ganz in der Nähe des Kerns im Protoplasma selbst sieht, welche sich ihrerseits wahrscheinlich weiter in Reservenernährung umwandeln.

Nach dieser Exkursion kehren wir wieder zur Darstellung der weiteren Umwandlungen im Kerne zurück. Das früher beschriebene Stadium (Fig. 8) dürfte auch die stärkste funktionelle Entfaltung des Caryosom darstellen, was man nach der auswandernden Chromatinmenge sowie nach seiner beträchtlichen Größe und seiner Struktur wohl schließen kann. Bald darauf beginnt sich ein Rückgang bemerkbar zu machen, der nicht etwa darin besteht, daß jetzt die Intensität der Chromatinauswanderung nachläßt, sondern daß das Caryosom an Größe rasch abzunehmen beginnt. Infolge dieser enormen Chromatinanswanderung wird das Caryosom nämlich immer schwächer. Es lösen sich ständig einzelne Stücke von ihm los, die weiter in kleine Chromatinkörnchen zerfallen (Fig. 14 a, 16), andererseits wird es immer dünner, bis schließlich ganz unbedeutende Stücke von ihm übrig bleiben (Fig. 15), die schließlich in große und kleine Chromatinbrocken zerfallen, welche direkt in das Protoplasma ausgestoßen werden, wo sie ihre Auflösungs- und Umwandlungsprozesse weiter fortsetzen.

Bei seiner Auflösung treibt manchmal das Caryosom von seiner Rindenschicht feine Auswüchse, welche nach allen Richtungen verlaufen. In den extremen Fällen bilden diese Chromatinanswüchse ein Geflecht, dessen einzelne Balken meistens frei vorragen und ihren Zerfallszustand dadurch kundgeben, daß ihre Enden aus einzelnen Körnchen bestehen. Durch Querbalken anastomosieren sie miteinander. Die Textfigur A 1 stellt einen solchen extremen Fall dar, wo man von dem Caryosom fast nichts mehr sehen kann. Durch die vielen Übergänge ist jedoch kein Zweifel daran zu hegen, daß dieses Geflecht dem Caryosom seine Entstehung zu verdanken hat. Hier möchte ich auf die ähnlichen Bilder von CARNOY und LEBRUN (1897) aufmerksam machen und die beiden Erscheinungen in Hinsicht auf ihre Funktion direkt miteinander vergleichen. In den beiden Fällen dürfte es sich um am trophischen Chromatin abspielende Erscheinungen handeln, welche dort wie hier bei der *Aggregata* mit dem Geschlechtschromatin direkt nichts Gemeinsames haben. Das Endresultat dieser Erscheinung ist die vollkommene Auflösung des Caryosoms.

Nachdem das Caryosom in Trümmern zerfallen ist, werden die meisten der letzteren ins Protoplasma ausgestoßen. Einige bleiben im Kerne, wo sie einer allmählichen Auflösung anheimfallen. Es bleibt im Kerne nur Chromatin in Form von kleinen Körnchen oder in gelöstem Zustande. Dasselbe zeigt noch vor dem letzten Auflösungsstadium des Caryosoms die Tendenz, sich auf der inneren

Seite des Kerns, unmittelbar an der Kerngrenze, an einer bestimmten Stelle zu verdichten. Dadurch entsteht eine starke Anhäufung von Chromatinkörnchen sowie von gelöstem Chromatin, welche sich durch ihre bedeutende Färbbarkeit auszeichnet und bereits mit schwacher Vergrößerung in die Augen springt (Fig. A). Von hier aus findet, wie es mir den Eindruck macht, eine lebhaftere Anwanderung des Chromatins ins Protoplasma als an der übrigen Kernoberfläche statt.

Bald wölbt sich diese Chromatinverdichtung etwas über die Oberfläche des Kerns und bildet ein stumpfes Höckerchen. Letzteres tritt immer stärker über die Oberfläche hervor, bis schließlich die ganze Verdichtung ins Protoplasma zu liegen kommt. Mit dem Kern ist sie noch durch eine schwache Brücke verbunden. Letztere reißt jedoch bald ab, wodurch die ganze chromatische Verdichtung ins Protoplasma zu liegen kommt, wo sie bald verschwindet, da sich ihr Chromatin überall ins Protoplasma zerstreut.

Gleichzeitig damit beginnt die Zerstörung des übrigen Kerns. Schmale Protoplasmapartien dringen in denselben mehr oder minder tief hinein, umgreifen einzelne Kernpartien und trennen sie von der Hauptmasse ab. Letztere geraten in das Protoplasma hinein, wo sie bald verschwinden. Ein sehr anschauliches Bild stellt Fig. 18 dar, wo der Kern halb angefressen ist. In den Rest dringen schmale Protoplasmastreifen weit hinein. Links hat sich das Plasma einer ansehnlichen Kernpartie bemächtigt, die nur noch mit einer schmalen Brücke mit der Hauptmasse in Verbindung steht. Wie ein Quarzkrystall in der Auflösungsflüssigkeit, wird der Kern von allen Seiten angefressen; einzelne Teile werden abgeschnürt, bis er schließlich vollkommen zerstört ist. Der Kernrest wird meistens von der Spindel weggedrängt, indem sich wahrscheinlich eine Protoplasmapartie zwischen die beiden Gebilde einschiebt. Sehr oft sieht man nämlich die Spindel vollkommen frei, dicht unter der Oberfläche des Parasiten und ziemlich weit davon im Plasma den letzten Rest des Kerns, der seine Selbständigkeit noch kurze Zeit bewahrt. In Fig. 19 ist die Spindel vollkommen frei, etwas weiter rechts ist der letzte Kernrest weggedrängt, jedoch nicht mehr in die Zeichnung aufgenommen.

Es ist interessant, die Umwandlung des Kerns im Protoplasma zu verfolgen. Während der Wachstumsperiode des Parasiten unterscheidet sich der Kern vom übrigen Protoplasma nur dadurch, daß seine Waben etwas enger sind; insbesondere verfeinert sich die Wabenstruktur an seiner Oberfläche. Da ferner die weiten Maschen des Protoplasma auf einmal anfangen, kommt die Kerngrenze zu-

stande. Diese verschiedene Struktur ist, wie es scheint, die Folge der verschiedenen Spannung. Während der ganzen Entwicklung zeigt die Grundmasse des Kerns, genau wie die innere Partie des Caryosoms, eine ausgesprochene Neigung zu den sauren Farbstoffen. Mit verwandten Farbstoffen färbt sich die Grundmasse des Kerns rosarot. Auf Präparaten, die mit Kernfarbstoffen behandelt sind, bleibt sie farblos, nur die darin zerstreuten Chromatinkörnchen und die Rindenschicht des Caryosoms sind stark gefärbt. Hingegen ist das Protoplasma infolge der großen Ablagerung des noch nicht zu Reservestoffen umgewandelten Chromatins für gewöhnlich gegen Chromatinfarbstoffe sehr elektiv (empfindlich). Im übrigen ist der Kern in der stärksten vegetativen Tätigkeit genau so von gröberen Chromatinkörnern gefüllt wie das Protoplasma, daher auch sein grobkörniges Aussehen (Fig. 10, 11).

Am Ende der vegetativen Periode erreicht die Ablagerung von gröberen Chromatinkörperchen im Kern ihre größte Stärke, was zur Folge hat, daß die Eosinfärbung des letzteren bedeutend in den Hintergrund gedrängt wird. Das ist der erste Schritt zur Angleichung des Unterschiedes von Kern und Protoplasma. Sowie die Zerstörung des ersteren beginnt, werden, wie bereits dargestellt, größere und kleinere Kernstücke von der Hauptmasse abgetrennt. Sobald sich das Protoplasma derselben bemächtigt hat, fängt eine Veränderung in ihrer Struktur an, indem ihre Maschen dieselbe Breite wie die des Plasmas annehmen; da andererseits diese losgerissenen Kernstücke ein ebenso grobkörniges Aussehen aufweisen wie das Plasma, so stechen sie von ihrer Umgebung nur durch ihre schwach schmutzig-rosa Färbung ab, die jedoch bald verschwindet, wodurch auch der letzte Unterschied fällt. Es ist leicht möglich, daß sich der Kernsaft allmählich mit dem Protoplasma vermischt, und so der Unterschied zum Verschwinden gebracht wird.

Nach der Zerstörung des Kerns liegt die erste Spindel vollkommen frei im Protoplasma. Es drängt sich geradezu unwillkürlich ein Vergleich mit den Metazoeneiern an, wo ebenfalls der große Kern vollkommen zugrunde geht. Es bleibt von ihm nur eine minimale Chromatinmenge, die zur Bildung der Chromosomen der ersten Spindel verwendet wird. Den näheren Vergleich will ich jedoch bei der allgemeinen Besprechung durchführen.

c) Kernvermehrung.

Nachdem wir die Auflösung des Caryosoms und des ganzen Kerns ausführlich dargestellt haben, wollen wir jetzt die Kern-

teilungen näher verfolgen. Die Bildung der ersten Spindel haben wir in dem Kapitel über die Veränderungen des Geschlechtschromatin gesehen.

Zur ersten Kernteilung spalten sich die Spindelfasern sowie auch die Chromosomen der Länge nach. Dadurch entstehen die Chromosomen der Tochterkerne, die alsbald zu den Spindelspitzen hinwandern, jedoch in einer ziemlichen Entfernung davon stehen bleiben, wo sie sich mit den nach außen zugekehrten Enden ringförmig ordnen. Gleichzeitig nehmen sie eine lange stäbchen- bis faserförmige Gestalt an. Zu einer vollständigen Spaltung der Chromosomen kommt es jedoch vorderhand nicht, da sie mit ihren inneren Enden in Berührung bleiben. Beide Tochterkerne liegen direkt im Protoplasma. Sowie die Tochterchromosomen ihre Wanderung zu den Spindelspitzen antreten, findet bereits die Vorbereitung zur nächstfolgenden Teilung statt. Die äußeren Enden der Chromosomen nehmen bedeutend an Stärke zu, so daß sie wieder die ursprüngliche Dicke wie vor der ersten Teilung erlangen. Die Kegelspitze der achromatischen Fasern verdoppelt sich. Die neu entstandenen Tochterspitzen rücken aneinander und geben zugleich den Anstoß zur Spaltung der achromatischen Fasern. Inzwischen hat sich ein leichter Strich in der Mitte der Chromosomen bemerkbar gemacht, der ihrer Länge nach verläuft. Dies ist ein Ausdruck ihrer Spaltung. Jetzt beginnt wieder ein Auseinanderrücken der gespaltenen Chromosomen, indem die beiden Chromosomenhälften den auseinanderweichenden Schenkeln der Spindel folgend, sich mit ihren Spitzen voneinander entfernen. Mit ihren Hinterenden laufen sie jedoch zusammen und bilden auch weiter einheitliche Fasern. Da die vollkommene Spaltung der Chromosomen auch der ersten Spindel noch nicht vollzogen ist, laufen die beiden Schwesterspindeln zu gemeinsamen Chromatinschleifen zusammen, welche jedoch schon eine deutliche Spaltungsline zeigen, ja sogar oft etwas auseinanderweichen; nur daß sie noch miteinander locker verwickelt sind. Die Chromosomen verhalten sich wie ein Strick, dessen Bestandteile an dem einen Ende aufgefaser sind, während das andere noch torquiert ist. Nur wachsen bei den Chromosomen die bereits gespaltenen und auseinandergewichenen Enden bald zu ihrer ursprünglichen Stärke heran und der Spaltungsprozeß wiederholt sich bei jeder neuen Spindelbildung. Die Spindelbildung und Teilung geht, wie es scheint, sehr rasch vor sich, da sich bald die ganze Oberfläche des Parasiten mit Kegeln bedeckt, die die Spitzen vieler Spindeln darstellen. Da bei der Unvollständigkeit der Spaltung alle Chromosomen miteinander in Ver-

bindung stehen, wird an der Oberfläche des Parasiten ein ganzes Netzwerk von Chromosomen gebildet. Fig. 21 stellt einen Schnitt dar von einem Tier, dessen Kernteilung ziemlich vorgeschritten ist. Die Kerne sind verschieden getroffen; beim Verfolgen der Schnittserie kann man jedoch ersehen, wie sie alle miteinander in Verbindung stehen, indem von Stelle zu Stelle die Chromosomen eines Kerns (Spindel) mit den Chromosomen eines anderen zusammenlaufen.

Noch nm die erste Spindel differenziert sich, sowie die gespaltenen Enden der ersten Chromosomen ziemlich aneinandergewichen sind, eine lichtere, körnchenfreie Zone, die sehr scharf von dem körnigen Protoplasma abgegrenzt ist. Das ist wohl die Neubildung des Kernes. Es ist zu konstatieren, daß außer den Chromosomen keine anderen Chromatinbestandteile wahrzunehmen sind. Bei der weiteren Teilung behält der Kern seine Individualität, indem er den Chromosomen folgend, sich spaltet. Die freien Enden ziehen sich dabei auseinander, mit dem anderen Ende bleiben sie in gemeinsamer Verbindung. Dadurch tritt uns der Kern in den vorgeschrittenen Stadien als ein ganzes System von verzweigten Kanälen entgegen, die überall unter der Oberfläche des Parasiten verlaufen. In diesen Kanälen befinden sich die Chromosomen.

Es ist selbstverständlich, daß in den weiter vorgeschrittenen Stadien die ältesten Verbindungen doch durchreißen.

Sowie die Kerngrenze sich gebildet hat, sind die Spitzen d. h. die Centrosomen der sich teilenden Spindeln immer dicht derselben angelagert; von da aus gehen Strahlungen mehr oder minder weit ins Protoplasma hinein; bemerkenswert ist dabei, daß im Kerne selbst keine Strahlung zu konstatieren ist. Allerdings ist auch zu betonen, daß darin keine wabige Struktur zu sehen ist, infolgedessen ist auch keine Strahlung bei der Kernteilung zu erwarten, da nach manchen Antoren dieselbe durch eine Umordnung der wabigen Struktur hervorgerufen wird.

Mit der sukzessiven Kernteilung fängt die Oberfläche des Parasiten an, sich nach innen zu falten. Je mehr Kerne gebildet werden, desto tiefer und zahlreicher werden die Einfaltungen, so daß wir schließlich einen stark zerklüfteten Körper erhalten, der sich in nichts von demjenigen der Gregarinen unterscheidet. Auf Schnitten stellt das Protoplasma meistens schmale Streifen dar, deren Ränder dicht von Kernen besetzt sind, welche mit ihren Spitzen genau so nach außen hervorragen, wie bei den Gregarinen. Nach außen sind sie von einer schmalen Plasmaschicht umhüllt, nach innen sitzen sie mit einer breiten Basis auf dem übrigen Protoplasmakörper auf.

Der Kern ist von birnförmiger Gestalt, mit dem spitzen Ende nach außen gekehrt. Im Laufe der Kernvermehrung erleidet die Kernteilung insofern eine Veränderung, als die Spindelbildung immer undeutlicher wird; die Protoplasmastrahlung wird immer schwächer, bis sie schließlich vollkommen verschwindet. Die Chromosomen bewahren jedoch sehr scharf ihre Individualität. Wie im Anfang werden sie noch immer bei der Kernteilung ihrer Länge nach gespalten; leider ist die Zählung so unsicher wie im Anfang. Deswegen konnte ich nicht feststellen, ob nicht bei der letzten oder vorletzten zur Bildung der Sporoblastenkerne führenden Teilung auch eine Reduktion ihrer Zahl stattfindet.

Nach ihrer Bildung liegen die definitiven Kerne sehr dicht nebeneinander an der Oberfläche der Falten; da die letzteren dünn sind, stellen sie auf Schnitten schmale Streifen dar, deren Ränder von je einer Reihe ziemlich dicht gedrängter Kerne eingenommen ist, welche letztere von einer verhältnismäßig schmalen Protoplasmaschicht getrennt sind (Fig. B). Das Protoplasma zwischen den beiden Kernreihen ist meist ziemlich weitmaschig, nach der Peripherie zu verengern sich jedoch die Waben.

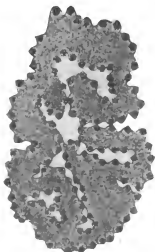


Fig. B. *Aggregata legeri*.

Der stark gefaltete Körper vor der Ablösung des Sporoblasten. 300 : 1.

sie mit manchen Coccidien überein, bei welchen ebenfalls alles Protoplasma zur Bildung der Sporocysten verwendet wird.

Die frisch abgeschnürten Sporoblasten (Macrogameten) haben eine birnförmige Gestalt, die sie jedoch bald mit einer kugeligen vertauschen.

Eine sehr beachtenswerte Erscheinung bei diesem zur Sporoblastenbildung führenden Prozesse ist die Auflösung des Riesenkerns und die Bildung der ersten Spindel aus einem verschwindend

Diese Kerne werden samt einer Protoplasmapartie abgeschnürt und stellen die Sporoblasten (Macrogameten) dar. Dadurch wird alles Protoplasma verbraucht, so daß kein Restkörper übrig bleibt. In dieser Hinsicht unterscheidet sich die *Aggregata* von den Gregarinen, wo in allen bis jetzt genauer untersuchten Fällen ein ansehnlicher Restkörper übrig bleibt. Hingegen stimmen

kleinen Teil des Chromatins. Durch die sukzessive Teilung dieser ersten Spindel werden die Kerne der Sporoblasten gebildet, welche nach meiner Berechnung zusammen ungefähr dieselbe Menge von Chromatin bilden wie der aufgelöste. Wie aus dem folgenden ersieht, wiederholt sich diese Erscheinung bei den weiblichen Parasiten aller Arten, deswegen will ich auf seine Bedeutung erst am Schlusse der Darstellung eingehen.

C. Reifungserscheinungen bei den männlichen Parasiten.

Da bei den männlichen Parasiten, wie bereits erwähnt, ebenfalls Reservestoffe zur Ablagerung kommen, wie bei den weiblichen, ist die Unterscheidung beider Geschlechter nach diesem Merkmale nicht durchführbar. Ein morphologisch erkennbarer Unterschied zeigt sich erst mit dem Beginn der Reifungsprozesse.

Gegen das Ende der Wachstumsperiode des Parasiten ist die funktionelle Tätigkeit des Caryosoms bei weitem nicht so üppig wie bei den weiblichen Parasiten, infolgedessen kommt es auch nicht zu einer so reichen Chromatinproduktion; daher bleibt der Kern sehr chromatinarm und infolgedessen schwach färbbar. Seine Struktur ist sehr feinwabig. Zur Teilung rückt er ebenfalls wie bei dem weiblichen Parasiten zur Oberfläche.

An der äußeren Seite des Kerns findet eine Ansammlung von Chromatin statt, das sich in deutliche Reihen ordnet und wie bei den weiblichen Parasiten der verschiedenen Arten, chromosomenähnlich aussieht; diese Chromatinschleifen laufen in einen Punkt zur Oberfläche des Parasiten zusammen, d. h. zur Stelle, wo der Kern mit der Parasitenoberfläche in Berührung gekommen ist. Die Kernteilung wird dadurch eingeleitet, daß sich die Spitze der zusammenlaufenden Chromosomen teilt, wodurch zwei neue Centren entstehen, welche alsbald aneinander zu rücken beginnen. Mit der Teilung dieses Punktes werden, wie es scheint, auch die Spitzen der inzwischen bedeutend dicker gewordenen Chromosomen gespalten und alle Chromosomenhälften laufen zu je einem der beiden entstandenen Punkte hin. In dem Maße, wie sich diese Punkte, die ich mit dem allgemeinen Ausdruck Teilungscentren bezeichnen will, voneinander entfernen, schreitet die Spaltung der Chromosomen zu ihren entgegengesetzten Enden hin, wodurch sozusagen eine Teilungsspindel entsteht, deren Strahlen (Fasern) von den Chromosomen selbst gebildet wird. Bald darauf teilen sich die beiden Centrosomen ihrerseits und rufen die Spaltung der zu ihnen zusammenlaufenden Chromosomen hervor,

wodurch zwei neue Spindeln entstehen, welche in Zusammenhang miteinander stehen durch die Hinterenden ihrer die erste Spindel darstellenden Chromosomen. Es ist hervorzuheben, daß die gespaltenen Enden der Chromosomen bald zu ihrer ursprünglichen Dicke heranwachsen. In günstigen Präparaten nimmt man ferner einen hellen ihrer Länge nach verlaufenden Strich wahr, welcher auf eine Spaltung derselben hindeutet und als Vorbereitung zur unmittelbar folgenden nächsten Teilung angesehen werden kann. Dadurch entstehen rasch viele Spindeln, die sich im Kerne verteilen und immer mehr Teilungszentren dort bilden, wo letzterer in Berührung mit der Oberfläche kommt (Fig. 21).

Hand in Hand mit diesen Spaltungen der Chromosomen findet eine Teilung des Caryosoms und des Kerns selbst statt. Noch bei der Bildung der ersten Spindel nähert sich das Caryosom derselben und stellt sich in eine parallele Richtung mit ihr, so daß seine Enden ziemlich in die Mitte der alsbald zur Bildung kommenden Tochterspindel zu liegen kommen und zu sprossen beginnen, indem sie stumpe Auswüchse in die Richtung der Spindelpole treiben. Diese Auswüchse schnüren sich auch sehr bald ab, wodurch neue an Größe variierende Caryosomen oder, wenn man will, Nucleolen entstehen, welche im Bereich ihrer Spindel bleiben, bei der nächsten Teilung treiben dieselben ihrerseits neue Sprosse und auf diese Weise tragen sie Sorge, daß jede neue Spindel einen Nucleolen bekommt. Sehr oft zerfällt auch das große Caryosom noch bei den Anfangsteilungen in zwei Stücke, indem es ziemlich in seiner Mitte eine Einschnürung bekommt, welcher immer tiefer eindringt, bis schließlich die Teilung durchgeführt wird (Fig. 21).

Andererseits findet langsam der Zerfall des ganzen Kerns statt. Zuerst kommt derselbe, wie bereits erwähnt, an einer Stelle mit der Oberfläche in Berührung. Durch die Bildung der ersten Spindel teilt sich diese Stelle in zwei, welche mit den Spindelspitzen sich voneinander entfernen; zwischen dieselbe schiebt sich eine Protoplasmapartie, welche immer stärker wird und eine ständig größer werdende Einbuchtung im Kern hervorruft; da nach jeder Spindelbildung sich eine solche Einbuchtung im Kerne bildet, wird die Einteilung des letzteren in viele größere und kleinere Partien hervorgerufen, welche im Anfang durch breite Brücken miteinander in Verbindung stehen; später jedoch findet ihre vollkommene Trennung statt, indem die einzelnen Verbindungen durchreißen. Die freigeordneten Kernpartien teilen sich ihrerseits ganz auf dieselbe Weise weiter bis die definitiven Kerne gebildet werden.

Bei den Anfangsteilungen färben sich die Chromosomen durch Chromatinfarbstoffe nur sehr schwach, vielleicht sind die verschwommenen Umrisse auf diesen Umstand zurückzuführen. Bei den späteren Teilungen gewinnen sie immer mehr an Färbbarkeit, wodurch sie wieder schärfer aus ihrer Umgebung hervortreten. Auch jetzt besteht jedes Chromosom aus einzelnen Chromatinkörnchen (Microsomen), welche durch eine sich schwach färbende Kittsubstanz (Nucleolarsubstanz, Plastin) miteinander verbunden werden.

Die einzelnen Caryosomstücke färben sich sehr blaß. In den vorgeschrittenen Stadien der Kernteilung sind sie gleichmäßig und blaß gefärbt, nur der Rand ist stärker tingiert (Fig. 22). Welche Bedeutung kommt nun dem Caryosom während der Kernteilung zu? Zweifelsohne dient es zur Ernährung der sich vermehrenden Geschlechtssubstanz, die nun in den Chromosomen gegeben ist; zu diesem Zwecke schnüren sich kleine Chromatinkügelchen von ihm ab, welche sich zwischen die Chromosomen verteilen, sich weiter auflösen und so die Nahrung für dieselben liefern. Dabei ist darauf aufmerksam zu machen, daß die Teilchen, welche sich vom Caryosom abschnüren, auf einmal sich mit Chromatinfarbstoffen sehr stark zu färben anfangen (Fig. 21). Dieselbe Neigung zu den Farbstoffen behalten sie auch, wenn sie freigeworden sind und sich überall im Kern verteilt haben. Ob diese Veränderung in der Färbbarkeit des Chromatins mit einer Veränderung seiner chemischen Zusammensetzung verbunden ist, wage ich kaum zu entscheiden. Immerhin aber spricht diese Erscheinung zugunsten meiner Ansicht, daß nämlich das Chromatin im Leben der Zelle eine Reihe von Umwandlungen durchmacht, welche sich durch die zutage tretenden Veränderungen in seinem Färbungsvermögen kundgeben und einmal rein chromatische oder basophile Färbung, ein anderes Mal reine nucleolare oder acidophile Färbung hervorrufen. Um dem Einwand von vornherein zu begegnen, daß gerade nur das in dem Nucleolus (Caryosom) enthaltene Chromatin anschwandert, will ich hier gleich hinzufügen, daß die Nucleolen bis zu ihrem letzten Verbrauch sehr blaß aussehen, die Chromatinkörnchen, welche während der ganzen Zeit sich los-trennen, färben sich aber immer sehr stark, so daß die ganze sich blaßfärbende Substanz des Nucleolus sich in eine intensiv färbende umwandelt.

Ich bin dabei der Ansicht, daß die Nucleolen nicht allein durch die Abgabe der Substanz, welche in ihnen enthalten ist, an der Ernährung des Geschlechtschromatins sich beteiligen, sondern daß sie während der ganzen Zeit neues Chromatin bilden, indem sie für

diesen Zweck die im Protoplasma aufgespeicherten Reservestoffe in Chromatin umarbeiten. Für diesen Prozeß spielt der Kern, in den das Geschlechtschromatin eingebettet ist, sicherlich eine vermittelnde Rolle.

Durch diese Bildung der Spermatidenkerne werden wir lebhaft an die Kernvermehrung der weiblichen *Aggregata*, z. B. *A. legeri* erinnert, wo ebenfalls das Geschlechtschromatin uns in Form einer bestimmten Anzahl von Chromosomen entgegentritt, welche sich an der Bildung der ersten Spindel beteiligen. Der Unterschied besteht jedoch darin, daß dort der Nucleolus (Caryosom) und der riesige Kern vollkommen zerstört wird und die erste Spindel direkt ins Protoplasma zu liegen kommt. Hier aber bleibt der ganze Kern samt Caryosom erhalten, um bei der Vermehrung des Geschlechtschromatins als Nahrung verwendet zu werden. Hier haben wir es also mit einer speziellen Anpassung zu tun, welche der Vermehrung des Geschlechtschromatins sehr zugute kommt, indem ihm dadurch sehr rasch die nötige Nahrung herbeigeschafft wird.

In diesem Falle sehen wir auf das deutlichste, wie der Kern während der funktionellen, die günstigen Nahrungsbedingungen herbeischaffenden Tätigkeit sehr stark anwächst; sein Geschlechtschromatin beteiligt sich jedoch nicht an den Lebensprozessen. Sowie die nötigen günstigen Bedingungen geschaffen sind, tritt es jedoch rasch in Tätigkeit und arbeitet den enorm herangewachsenen das Trophochromatin darstellenden Kern in Geschlechtschromatin um, indem es ihn als Nahrung für sich verwendet.

Hinzufügen will ich noch, daß eine ganz schwache von den Spindelspitzen ausgehende Strahlung hier und da im Protoplasma deutlich zu sehen ist.

Hier anschließend gehe ich in Fig. B 1, ein Stadium des männlichen Parasiten einer anderen Art, welche ich *Aggregata stellata* benennen will. Andere Stadien habe ich leider nicht zu Gesicht bekommen; trotzdem führe ich sie wegen ihrer interessanten Chromatinverhältnisse an. Die Kernteilung ist bereits eingeleitet, indem für diesen Zweck der Kern mehrere schmale pseudopodienähnliche bis zur Oberfläche hinreichende Auswüchse gebildet hat.

Das Caryosom ist nicht mehr zu sehen, es ist sicherlich zerfallen. Dafür sind aber kleinere Chromatinkörnchen in einer sehr großen Menge vorhanden, die überall im Kern verteilt sind. Wir sehen außerdem eine große Menge von längeren und kürzeren Chromatinfäden, welche aus lauter einzelnen Körnchen bestehen. Diese

Fäden laufen wirr durcheinander in alle Richtungen des Kernes. Allerdings haben sie sich in der Weise mehr in seinem Innern verdichtet, daß an seiner Oberfläche eine ziemlich breite Partie entstanden ist, in welcher man kein geformtes Chromatin wahrnimmt. Die Chromatinfasern ziehen sich auch in die Kernausswüchse oft bis zur Oberfläche des Parasiten hin.

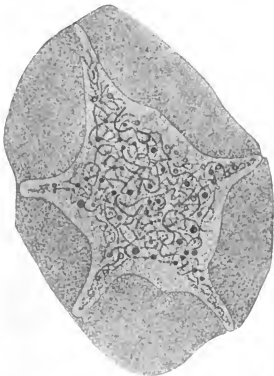


Fig. B1. *Aggregata stellata*. Anfang der Kernteilung. ♂ 800:1.

Nun glaube ich diese Chromatinfäden als Chromosomen deuten zu können, welche das Geschlechtschromatin darstellen. Ihre Entstehung stelle ich mir folgendermaßen vor. Zur Kernteilung findet der Zerfall des Caryosoms in viele kleine Körnchen statt, von welcher der größte Teil vollkommen aufgelöst wird. Dadurch wird das Substrat, der günstige Boden geliefert, auf welchem das Geschlechtschromatin sich rasch zu vermehren beginnt, ohne daß dabei eine Kernteilung stattfindet. Es findet sozusagen eine Wucherung des Geschlechtschromatins

statt. Erst nachdem das letztere sich genügend vermehrt hat, beginnt die Kernteilung d. h. die Teilung des Geschlechtschromatins, da jetzt der Kern nur aus Geschlechtschromatin besteht. Sicherlich führen die pseudopodienähnlichen Auswüchse des Kernes die Teilung des letzteren und schließlich die Bildung der Spermatidenkerne herbei.

Das in Fig. B 2 dargestellte Stadium gehört möglicherweise zu derselben Art; viel wahrscheinlicher ist jedoch, daß wir es hier mit einem Repräsentanten einer anderen Art zu tun haben. Das ganze

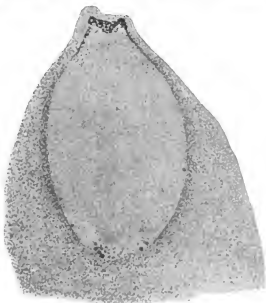


Fig. B 2. *Aggregata* sp.?

Der ovale Kern zur Oberfläche gerückt; Beginn der Kernteilung.

Tier ist länglich oval, von derselben Gestalt ist auch der zu dem einen Pol hinwandernde Kern. Das Caryosom ist vollkommen aufgelöst und das Innere des Kernes ist sehr fein granuliert, acidophil; die Wabenstruktur vollkommen verdeckt. Das Plasma um den Kern herum ist etwas stärker färbbar, was darauf hindeutet, daß ein lebhafter Ansturm von Chromatin aus dem Kern stattfindet. Am äußeren Ende des Kernes ist eine stärkere Ansammlung von sich stärker färbendem Chromatin, welches ich als das Geschlechtschromatin deute. Die Teilung ist bereits eingeleitet, da letzt-

erwähntes Chromatin in zwei Centren ansäuft; es ist gerade die erste Spindel gebildet und die beiden Ausbuchtungen stellen die Spitzen (Pole) letzterer dar. Sicherlich findet eine rasche Teilung der Geschlechtssubstanz statt, indem gleichzeitig der Kern als Nahrung verwendet wird. Dieses Stadium sehe ich an als einem männlichen Tier angehörend.

2. Entwicklung von *Aggregata spinosa*.

Diese Art steht verwandtschaftlich der vorhergehenden am nächsten; trotzdem sind während der vegetativen Vorgänge so viele Unterschiede im Kerne sowie im Protoplasma selbst vorhanden, daß eine genaue Beschreibung derselben sehr notwendig erscheint, um so mehr als die Chromatinverhältnisse in mancher Beziehung hier viel schärfer hervortreten.

Diese Art stammt ebenfalls aus Cavalière, wo ich sie selbst im Frühjahr 1906 gesammelt habe; infolgedessen habe ich auch Beobachtungen am lebenden Material machen können.

Die jungen Stadien, die ich eigentlich selten beobachtet habe, da fast alle *Octopus*, die ich öffnete, nur vorgeschrittene Parasiten aufwiesen, unterschieden sich nicht von den korrespondierenden Stadien der *Aggregata légeri*. Die Bildung von Reservestoffen beginnt sehr frühzeitig. Bereits in den länglich ovalen Parasiten sieht man an seinen beiden Enden meistens in einer ziemlichen Entfernung vom Kern mehrere bis $2\ \mu$ große stark lichtbrechende Körperchen, die unregelmäßig im Plasma verteilt sind. Zwischen denselben sieht man jedoch andere Kugeln, die sich durch ihre bedeutendere Größe auszeichnen; dieselben sind vielleicht fettähnliche Gebilde, da sie sich durch Osmiumsäure schwarz färben. Das Protoplasma ist in diesen jungen Stadien feinwabig. Der Kern ist ziemlich groß und zeichnet sich durch seine hyaline Farbe aus, das um diese Zeit rundliche Caryosom weist eine stärkere Lichtbrechung auf, mehr Details sind am lebenden Material nicht zu sehen. Da sich die Lebensprozesse außerdem äußerst langsam abspielen, ist es unmöglich, durch kontinuierliche Beobachtung einzelner Tiere die Wachstums- und Reifungsprozesse zu verfolgen; daher ist man auf Kombination der einzelnen Stadien angewiesen, wie man sie nntereinander vermischt auf Präparaten in fixiertem Zustande findet.

Auch hier ist es unmöglich, männliche und weibliche Parasiten voneinander zu nnterscheiden; die beiden Geschlechter sehen ähnlich aus. Mit dem Wachstum der Parasiten vergrößert sich der Kern

sehr stark und erreicht eine bedeutende Dimension; im Verhältnis zum Kern der vorhergehenden Art bleibt er jedoch entschieden kleiner. Meistens ist der Kern bedeutend kleiner als die Hälfte des Parasiten. Seine Struktur ist sehr regelmäßig feinwabig, von dem ihn umgebenden grobstrukturierten Protoplasma scharf umgrenzt.

Vor allem ist es das Caryosom, das in seinem Wachstum weit zurückbleibt. Es kann auch eine bedeutende Länge erreichen und sich mehr oder minder stark knicken und rollen, das sind jedoch sehr seltene Ausnahmen. Ein solcher Fall ist in Fig. 23a dargestellt, in welchem ich Gelegenheit hatte, das Tier im lebenden Zustande zu beobachten. Das Caryosom ist sehr schlank, cylindrisch, halbmondförmig gekrümmt, an den beiden Enden spiralig eingerollt. Außerdem sind noch zwei andere kommaförmige Stücke zu sehen, welche zweifelsohne von dem Hauptcaryosom durch Abschnürung zustande gekommen sind.

Meist stellt das Caryosom einen kurzen, mehr oder minder stark gebogenen bis geknickten Stab dar. Auf Schnitten weist es, wie bei der früheren Art, zwei scharfgetrennte Partien auf; die äußere ziemlich starke Rindenschicht, welche nach innen Scheidewände sendet, und die gegen Chromatinfarbstoff sich wieder negativ verhaltende innere Partie. Diese ist fein granuliert. Um das Caryosom selbst sieht man ebenfalls Chromatinkörnchen in großer Menge, die auf eine sehr starke funktionelle Tätigkeit desselben hindeuten würden.

Bei keiner zweiten Art ist die Umwandlung der aus dem Kerne auswandernden Chromatinkörnchen zu den Reservkörperchen so schön auf Schnitten zu verfolgen, wie bei dieser Art. Das Material ist mit der FLEMMING'schen Flüssigkeit, modifiziert nach BENDA, außerordentlich gut fixiert. Die Protoplasmaeinschlüsse sind allerdings zu stark geschwärzt, und infolgedessen beeinträchtigen sie das Kernstudium. Für den letzten Zweck läßt man aber die Schnitte vor der Färbung ca. 24 Stunden in Terpentinöl, wo sich alle fettähnliche Reservestoffe vollkommen auflösen. Dadurch bekommt man wunderschön die wabige Protoplasmastruktur zu sehen. Die den reproduzierten Figuren zugrunde liegenden Präparate wurden alle in der beschriebenen Weise behandelt. *

Erst mit dem Beginn der Reifeerscheinungen treten Eigenschaften auf, nach welchen man gleich die beiden Geschlechter voneinander unterscheiden kann.

a) Reifung der weiblichen Tiere von *Aggregata spinosa*.

Dieselbe gibt sich dadurch kund, daß das Caryosom sein Chromatin in großer Menge abzugeben beginnt. Es wandern aus ihm viele Chromatinkugeln aus, die sich überall im Kerne verteilen; diese chromatischen Kugeln fangen an, sich aufzulösen, indem sie ihre Chromatinsubstanz in gelöstem Zustande oder in Form von ganz kleinen Körnchen an ihre Umgebung abgeben; dieser Prozeß geht meist so lebhaft vor sich, daß sich um jede solche Kugel eine sich stärker färbende Sphäre bildet, die aus ganz feinem, meist gelöstem Chromatin besteht. Dadurch wird der Kern bald von einer großen Menge aufgelösten Chromatins imprägniert, was sich durch sein starkes Färbungsvermögen kundgibt. Bald ist die Anflösung des Caryosoms so weit vorgeschritten, daß von ihm nur noch einige größere, verblaßte Stücke übrig geblieben sind, die sich schließlich auch vollkommen auflösen; meist werden sie jedoch später aus dem Kern ausgestoßen und die komplette Anflösung findet erst im Protoplasma statt. Außer dem im diffusen Zustande vorkommenden Chromatin sind im Kerne noch viele kleinere und größere Chromatinkörnchen oft in großer Menge vorhanden, die zuerst gleichmäßig verteilt sind. Sowie aber der Zerfallsprozeß des Caryosoms zu Ende ist, zieht sich sowohl das aufgelöste als auch das geformte Chromatin bedeutend stärker in einem Teil des Kerns zusammen, wodurch eine tiefer gefärbte, mit Chromatin beladene und eine lichtere, fast vollkommen chromatinfreie Partie im Kerne entsteht.

Noch während der Anflösung des Caryosoms verläßt der Kern seine mehr oder minder centrale Lage, indem er zur Oberfläche des Parasiten wandert. Das Chromatin sammelt sich immer eben an der dem Innern des Parasiten zugekehrten Kernseite. Daher wird die äußere Kernhälfte bedeutend chromatinärmer. Die Differenzierung des Geschlechtschromatins findet in der äußeren Hälfte des Kernes statt; es tritt uns in Form von feinen Chromatinfäden entgegen (Fig. 24). Leider konnte ich die Ausbildung der ersten Spindel und die Anfangsstadien der Kernvermehrung nicht verfolgen. Offenbar wird hier der ganze Kern aufgelöst. Das trophische Chromatin wandert aus dem Kern aus. In Figur 24 ist zu sehen, daß die Chromatinauswanderung aus dem Kerne bereits begonnen hat, indem ein Teil sich in der Nähe des letzteren wolkenartig in das Protoplasma ergossen hat. Es muß dabei hervorgehoben werden, daß die Kerngrenze sowohl an der Austrittsstelle des Chromatins

als auch überall sonst scharf zu sehen ist. Daraus läßt sich weiter schließen, daß sie dem Chromatin bei seiner Auswanderung aus dem Kern kein Hindernis in den Weg setzt. Diese Erscheinung spricht sehr zugunsten der Annahme, daß eine besonders differenzierte Kernmembran nicht existiert, daß die Kerngrenze vielmehr eine Folgeerscheinung der verschiedenen Struktur ist. Die unmittelbar darauffolgenden Stadien habe ich leider nicht verfolgen können.

b) Reifung männlicher Tiere von *Aggregata spinosa*.

Im Gegensatz zu den weiblichen Parasiten bleibt das aus dem Caryosom austretende Chromatin im Kern. Infolgedessen wird er bald sehr chromatinreich. Im Anfang verteilt sich das Chromatin ziemlich gleichmäßig überall im Kern. Der größte Teil des Chromatins tritt uns in Form von größeren und kleineren Körnchen entgegen. Allerdings ist ein beträchtlicher Teil davon im Kernsaft vollkommen aufgelöst, was man aus der starken Färbbarkeit desselben erschließen kann. Das Caryosom zerfällt zuletzt in viele verhältnismäßig große Chromatinkugeln, die man ihrem Ansehen nach am besten als Nucleolen bezeichnen kann. Gleichzeitig wandert der Kern gegen die Peripherie des Parasiten zu, wo er dicht an der Oberfläche anstößt und sich schwach abflacht.

Jetzt konzentriert sich alles Chromatin mehr in die Mitte des Kernes. Infolge dieser Chromatinverdichtung entsteht unter der ganzen Oberfläche des Kernes eine lichtere, fast vollkommen chromatinfreie schmale Schicht, in welcher nur einzelne größere Chromatinkörnchen zerstreut sind.

Nun beginnt der Kern nach allen Richtungen spitze Ausbuchtungen zu treiben, die sich immer mehr ausdehnen. Gleichzeitig damit erfährt der Kern mehrere mehr oder minder tiefe Einschnürungen, wodurch er in einzelne Stücke zerfällt, die allerdings durch verschieden breite Kernstreifen noch lange Zeit miteinander in Verbindung bleiben. Da die spitzen Ausbuchtungen immer länger und zahlreicher werden, bekommt der Kern bald die Form einer stark in die Länge gedehnten Amöbe, welche ihre Pseudopodien nach allen Richtungen aussendet. In Fig. 26 sehen wir zwei solcher Kerne, die jedoch, obwohl hier getrennt, in Wirklichkeit miteinander in Zusammenhang stehen. Wenn man nämlich die Schnittserie verfolgt, gehen sie nach und nach ineinander über. Im Laufe der weiteren Teilung gehen die einzelnen Verbindungen allmählich doch verloren.

so daß wir schließlich mehrere größere Kerne bekommen, die durch Ausbuchtungen eine lappige Form aufweisen.

An den Enden der zugespitzten Ausbuchtungen ist das Chromatin etwas verdichtet, und es hat fast den Anschein, als ob ein durch seine Färbung sich auszeichnendes Körnchen existiere, das man als ein Centrosom (Centriol) deuten könnte. Außerdem ist das Chromatin in deutlichen Reihen angeordnet, die zu den verdichteten Spitzen der Chromatinauswüchse, d. h. zu den Centriolen zusammenlaufen. Diese Verhältnisse sind sehr gut in Fig. 26 zu sehen. In den späteren Stadien ist diese Chromatinanordnung nicht mehr zu konstatieren.

Der ganze Teilungsprozeß ist eine Zerdehnung des Kernes in einzelne Stücke, die ihrerseits ganz auf dieselbe Weise in kleinere Kerne zerfallen. Die großen Nucleolen, die wir im sich zur Vermehrung anschickenden Kerne gesehen haben, verteilen sich in die Tochterkerne proportional der Größe der letzteren.

Es ist hervorzuheben, daß der Kern zuerst im Innern des Parasiten bleibt und erst die so entstandenen sekundären Kerne sich über die ganze Oberfläche des Parasiten verteilen; die meisten stehen unter sich durch schmale Chromatinbrücken miteinander in Verbindung.

Bei weiterer Zerdehnung werden die Chromatinauswüchse immer regelmäßiger, wodurch man oft schöne sternförmige Kerne bekommt (Fig. 27).

Die Entstehung der ersten Auswüchse im Anfang der Kernteilung habe ich nicht beobachten können. In den etwas vorgeschrittenen Stadien entstehen sie sicherlich nicht regellos an jeder beliebigen Stelle, sondern nach einer bestimmten Regel und zwar durch eine Spaltung der bereits vorhandenen. Man kann beobachten, wie sich die verdichtete Spitze eines solchen Kegels teilt, wodurch sozusagen zwei Centriolen entstehen, die aneinanderzurücken beginnen. Gleichzeitig damit dringt die dadurch entstandene Einbuchtung immer tiefer hinein.

Danach können wir den ganzen Vermehrungsprozeß des Kernes als eine primitive mitotische Kernteilung auffassen. Vielleicht sind alle Kernausswüchse durch eine sukzessive Teilung eines einzigen, der zuerst am Kerne gebildet worden ist, entstanden. Jede Verdoppelung eines solchen Kegels bedeutet also eine Teilungsspindel, die aber nicht stark genug ist, die Teilung des Riesenkernes schnell herbeizuführen, sondern die Durchschnürung geht sehr langsam vor sich. Damit aber keine Zeit verloren geht, erfolgen dafür weitere

Teilungen an den freigewordenen Kernpartien, wie etwa bei der diskoidalen oder superfiziellen Furchung vieler Metazoen.

Gegen das Ende dieses Kernvermehrungsprozesses, bei dem ständig kleine Kernpartien selbständig werden, tritt immer schärfer die Zweiteilung der Kerne hervor. Immerhin bleiben auch hier die nächstfolgenden Tochterspindeln durch schmale Kernstreifen miteinander in Verbindung.

Es ist merkwürdig, daß der helle Kernteil, der im Anfang durch die stärkere Zusammenziehung des Chromatins mehr in die Mitte des Kernes auf der Oberfläche des letzteren entstand, während der ganzen Kernteilung bestehen bleibt. Nach ihrer Bildung werden die definitiven Spermatidenkerne von einem hellen, weitmaschigen, ziemlich breiten Hof umhüllt, der seine Entstehung eben diesem chromatinfreien Kernteil zu verdanken hat.

Jetzt wollen wir noch des weiteren Schicksals der aus dem Caryosom entstandenen Nucleolen Erwähnung tun. Im Laufe der Teilung verteilen sie sich immer mehr in den Tochterkernen, bis schließlich ein Zustand erreicht wird, wo auf jeden Kern je ein Nucleolus kommt.

Bei der nächstfolgenden Kernvermehrung teilt sich zuerst der Nucleolus und dann erst der Kern. Hier spielt der Nucleolus bis zu einem gewissen Grade die Rolle eines Nucleolo-Centrosoms. Jeder Tochterkern besitzt demnach einen Nucleolus, über dessen Schicksal im nächsten Kapitel bei der Besprechung der Spermatidenbildung berichtet wird.

c) Entwicklung der Spermatiden von *Aggregata spinosa*.

Bei der letzten die Spermatozoitenkerne liefernden Kernteilung vereinigen sich, wie es scheint, je einige Chromatinkörnchen, da die Chromatinkörnchen, aus denen jetzt ein Kern besteht, bedeutend größer sind als vor der Teilung, dafür sind sie aber viel geringer an Zahl. Außerdem scheint es auch, als ob den aus dem Caryosom stammenden größeren Chromatinkörnchen auch diesmal keine aktive Rolle bei der Kernteilung beschieden ist, da man sie wieder in jeder Lage des Kernes sieht (Fig. 28).

Die Kernteilung selbst geht ganz auf dieselbe Weise vor sich, wie die direkte Kernteilung bei Protozoen zu verlaufen pflegt. Die Chromatinkörnchen stehen durch feine, sich schwachfärbende Linien miteinander in Verbindung; dieselben bilden ein mehr oder minder deutliches Netzwerk (Fig. 29). Die beiden Tochterkerne bekommen anscheinend gleich viel Chromatin; beim Durchreißen

bleiben sie zuerst eine Zeitlang durch einen schmalen Strang in Verbindung. Nachdem die Kerne sich losgetrennt haben, ist das caryosomatische Chromatinkörnchen noch immer von den übrigen, welche inzwischen bedeutend herangewachsen sind, durch seine Größe deutlich zu unterscheiden.

Bald fangen alle Chromatinkörnchen an, in der Mitte des Kernes zusammenzurücken, wodurch ein aus groben Körnchen bestehender Chromatinhaufen gebildet wird, der von einem hellen weitmäschigen Hof umgeben wird; letzterer trennt also das Chromatin vom übrigen grobkörnigen, sich intensiv färbenden Protoplasma des Parasiten. Es ist kaum anzuzweifeln, daß der helle Hof und der Chromatinhaufen zusammen den Kern des Spermatiden darstellen. Das Caryosomkörnchen ist jetzt nicht mehr zu sehen; wahrscheinlich ist es in den Körnchenhaufen eingeschlossen und nur infolge der Verdichtung der übrigen Körnchen nicht mehr wahrnehmbar (Fig. 30). Es macht sich um dieselbe Zeit eine Verlängerung der Chromatinkörnchen bemerkbar, wodurch letztere eine stäbchenförmige Gestalt erlangen; da sie sich auch gleichzeitig miteinander verbinden, entsteht ein langer im Anfang knotiger Chromatinfaden, der sich knäuelartig ineinander schlingt und dem Spirem der Metazoen sehr ähnlich sieht (Fig. 31).

Nun fängt der Chromatinfaden an, sich stark zu verkürzen, indem er entsprechend an Dicke zunimmt, wodurch ein dicker, verhältnismäßig kurzer, etwas abgeplatteter Faden zustande kommt, der sich jetzt nur wenige Male durcheinander schlängelt (Fig. 32).

In diesem Stadium sieht man einen hellen Streifen, der in der Mitte des Chromatinfadens seiner ganzen Länge nach verläuft und auf eine Spaltung des letzteren in zwei hindeuten könnte (Fig. 32). Ich glaube jedoch nicht, daß eine wirkliche Spaltung des verkürzten Chromatinfadens stattfindet. Vielmehr stellt diese helle Linie den optischen Ausdruck des röhrenförmigen oder schwach abgeplatteten Fadens dar, der in seinem Innern hohl zu sein scheint. Die Verkürzung des Fadens setzt sich noch weiter fort; dadurch entsteht ein etwas plattgedrücktes Gebilde, das ineinander gefaltet ist. Auf Querschnitten präsentiert sich dieses Gebilde in Form von doppelt konturierten Stäbchen und Körnchen, dadurch wird das Knäuelstadium wieder vorgetäuscht. Man sieht außerdem ein ziemlich abseits liegendes Chromatinkörnchen, welches, soweit ich verfolgen konnte, die beiden Geißeln zu bilden scheint (Fig. 33a). Ob es jedoch mit den vom Caryosom herstammenden Körnchen identifiziert werden darf, kann ich nicht mit Sicherheit aussprechen.

Im Laufe der weiteren Entwicklung des Spermatiden vereinfacht sich die Form des Chromatins; nach und nach verschwinden die Biegungen noch weiter und wir bekommen vorübergehend ein in Fig. 33 gezeichnetes Stadium. Nachdem alle Biegungen sich zurückgezogen haben, bekommt der Kern eine abgeplattete Form, die sich bald verlängert und ihre Seitenwände nach oben biegt. Während dieser Umwandlung ist der helle Hof um den Kern herum immer deutlich zu sehen. Der ganze Kern mit dem ihm zugehörigen Protoplasma hat sich inzwischen verlängert, so daß der Spermatid jetzt bedeutend über die Oberfläche des Restkörpers hervorragt. Das freie Ende ist sehr fein verjüngt und etwas gebogen. Von seiner Spitze entspringen die verhältnismäßig kurzen Geißeln, welche beide nach vorn ragen, d. h. keine von ihnen ist zur Schleppgeißel umgewandelt. Durch seine Form erinnert der Microgamet an eine kurze, gedrungene, zuerst etwas zusammengedrückte, später jedoch drehrunde Spindel, die mit einer breiten Basis auf dem Restkörper aufsitzt.

Bei der weiteren Entwicklung spielen sich ziemlich alle Umwandlungen nur am Kerne ab. Zuerst verlängert sich die schwach rinnenförmig gebogene Chromatinplatte nach vorn, indem sie sich bedeutend zuspitzt. Da die Seitenränder sich noch stärker biegen und teilweise flügel förmig auswachsen, bekommt man ein Gebilde, welches durch seine Gestalt an das Primordialcranium der Wirbeltiere erinnert (Fig. 34). Der ganze Microgamet hat sich auch bedeutend in die Länge gezogen.

Im lebenden Zustande sieht das Plasma feinkörnig aus, wovon der Kern durch seine etwas opake Farbe und sein homogenes Aussehen deutlich absticht (Fig. 35). Der Verbindungsstiel mit dem Restkörper, den ich von nun an als Schwanz bezeichnen werde, ist noch immer sehr dick.

Jetzt fangen eine Reihe von Umwandlungen in der Form des Chromatins an, deren Verständnis äußerst schwierig ist, da die Kerngestalt je nach der Seite, von welcher der Microgamet betrachtet wird, anders aussieht; außerdem kommen, wie es scheint, kleine Variationen vor. Vor allem dehnt sich der Kern sehr in die Länge, gleichzeitig nähern sich seine nach oben gebogenen Seitenränder, so daß er in eine mehr oder minder geschlossene Röhre umgewandelt wird; das Vorderende desselben ist fein zugespitzt und, wie es scheint, geschlossen. Von vorn nach hinten nimmt der Kern rasch an Stärke zu, so daß er bereits in seiner vorderen Hälfte die größte Dicke erreicht; nach hinten verjüngt er

sich hingegen sehr langsam. Da die beiden Kernränder auf der Rückseite des Microgameten nirgends in Berührung miteinander kommen, sondern an einzelnen Stellen viel weiter vorwachsen, an anderen hingegen bedeutend in ihrem Wachstum zurückbleiben, ist die offene Seite der Rinne dementsprechend verschieden weit. Insbesondere ist in der ersten Hälfte des Kernes, wo er seine größte Dicke aufweist, eine breite Öffnung zu sehen (Fig. 36); dieselbe kommt dadurch zustande, daß der linke Rand an dieser Stelle sich sehr stark ausbiegt. Die Ausbiegung setzt so plötzlich an, daß eine winkelige Abknickung des Randes zustande kommt. Die rechte Seite macht ebenfalls eine Biegung an dieser Stelle. Sie verläuft jedoch so allmählich, daß der Rand sanft wellenförmig gebogen aussieht. Nach hinten nähern sich die Ränder wieder rasch. Wie aus der Zeichnung zu ersehen ist, stellt der Kern kein symmetrisches Bild dar. Wie dieselbe Figur zeigt, hat der Kern eine Drehung in seiner Längsachse erfahren. Ein weiter fortgeschrittenes Stadium stellt Fig. 37 dar, wo der Kern bedeutend länger geworden ist. Auffällige Veränderungen haben sich nur in seiner Vorderhälfte vollzogen. Die breite Öffnung, welche wir von dem vorigen Stadium kennen, ist, obwohl etwas umgestaltet, noch immer zu sehen. Nach vorn läuft der Kern in ein Rostrum von eigentümlicher Gestalt aus (Fig. 37).

Ich betrachte dieses Stadium für etwas älter als das in dem vorhergehenden Bild gezeichnete, da nicht allein der Kern, sondern auch der ganze Microgamet bedeutend länger aussieht. Nur paßt die Gestalt des Vorderendes nicht gut in die Reihe, da im folgenden Stadium (Fig. 38) es wieder ähnlich wie in Fig. 36 aussieht. Es ist kaum anzunehmen, daß nachdem sich die Öffnung ziemlich geschlossen hat, die Ränder wieder auseinandergehen, um sich bald darauf wieder zu schließen; viel wahrscheinlicher ist es, daß das Vorderende des Kernes zuerst eine ähnliche wie in Fig. 37 gezeichnete Form besitzt, die sich später umgestaltet; nur hält die Veränderung nicht bei allen Spermatiden gleichen Schritt mit dem übrigen Wachstum. Die definitive Form tritt bei den einzelnen Individuen einmal früher, einmal später auf.

Die weitere Umbildung beruht darauf, daß das hintere Ende des Kernes des Spermatiden in die Länge wächst, sich dabei um die Längsachse spiralförmig dreht, wodurch er die Form eines Schraubenwindes annimmt. Ferner ist noch hervorzuheben, daß durch eine Annäherung der Seitenränder die Rinnenspalte verengt und der Kern jetzt mehr einer Röhre ähnlich sieht, welche durch einen um sie

herum spiralg verlaufenden Schlitz offen bleibt. Nur an einzelnen Stellen ist die offene Partie des Kerns noch unbedeutend erweitert. Fig. 38 zeigt ein Stadium, wo die Spermatiden eben im Begriff sind, sich vom Restkörper zu entfernen und stellt infolgedessen ein vollkommen ausgebildetes Stadium dar. Das Vorderende des Microgameten schließt durch ein kegelförmiges, aus dichterem Plasma bestehendes Rostrum ab, von dessen Spitze die beiden Geißeln entspringen. Dieses Rostrum könnte wohl mit dem Spitzenstück der Spermatiden bei den Metazoen verglichen werden. Der Schwanz ist ziemlich zusammengedrückt und außerordentlich in die Länge gezogen, dabei so dünn auslaufend, daß man sein Ende äußerst schwierig wahrnehmen kann. Vor allem ist der Kern durch seine sehr schlanke und mehreremals um seine Längsachse gedrehte Form auffallend. In seiner Mitte erreicht er seine größte Stärke; nach den beiden Enden, mehr jedoch nach vorn, erfährt er eine sanfte Verjüngung. Auf Querschnitten sieht man, daß der Kern eine etwas zusammengedrückte Gestalt aufweist; dabei ist seine geschlossene Seite nicht überall gleich stark. Wie es scheint, häuft sich das Chromatin vorn bedeutend mehr als hinten (Fig. 39 a—c). Ob überall der Kern von einer Protoplasmaschicht überzogen ist, kann man nicht mit Bestimmtheit sagen. Hingegen ist sein Inneres vom Protoplasma erfüllt, welches an der offenen Seite kammförmig mehr oder minder hoch über die Oberfläche vorspringt (Fig. 38, 39) und einen schwachen Flossensaum vortäuscht, welcher seiner ganzen Länge nach verläuft. Nach hinten reicht der Kern bis zur Mitte.

Der Schwanz des Spermatiden macht daher etwa die Hälfte der ganzen Länge aus. Gleich von der Stelle ab, wo der Kern aufhört, fängt eine seitliche Ahplattung des Schwanzes an, die nach hinten immer ausgesprochener wird. Die beiden Seitenflächen gehen oben und unten durch eine nach hinten immer schärfer werdende Kante ineinander über; sie färben sich bedeutend intensiver als das übrige Protoplasma. Dadurch bekommt es den Anschein, als ob der Microgamet nach hinten zwei sehr lange Geißeln entsenden würde, welche durch einen Protoplasmasaum ihrer ganzen Länge nach miteinander in Verbindung stehen.

Der lebende Spermatid hat die Gestalt eines Spulwurmes, das Vorderende ist nur etwas stärker zugespitzt; er mißt 80—100 μ . Da man das Schwanzende nicht leicht verfolgen kann, ist die Messung etwas unsicher; hingegen überschreitet seine Dicke kaum 3—5 μ . Die beiden Geißeln sind gleich groß, etwa 20 μ , ungefähr $\frac{1}{5}$ der ganzen Länge des Spermatiden ausmachend.

Anf der ganzen Oberfläche des Kernes sieht man kleine vacuolenähnlich ansehende lichte Stellen, welche regellos verteilt sind. Sie treten schon bei sehr jungen Spermatiden auf und nehmen mit der Ausbildung derselben an Zahl zu. Bei älteren Individuen, d. h. bei solchen, die lange Zeit im Gewebe herumgeschwommen sind, haben sich so viele Vacuolen gebildet, daß man jetzt eher von einer gitterförmigen Verteilung des Chromatins reden kann (Fig B 3). Ich glaube jedoch, daß solche Spermatiden nicht mehr normal sind und bereits dem Absterben anheimgefallen sind. SIEDLECKI hat bereits diese Vacuolen gesehen und gezeichnet.

Wie es scheint, verwenden die Spermatiden ihr Protoplasma während ihrer Wanderung als Nahrung, da die Spermatiden, welche längere Zeit im Gewebe herumgewandert sind, bedeutend weniger oder überhaupt kein Protoplasma mehr besitzen.

Die Microgameten von *Aggregata* wurden von ziemlich allen Forschern gesehen, die sich mit dem Studium dieser Parasiten befaßt haben. EBERTH (61) gibt sogar ein sehr schönes Bild, das die ausgebildeten Microgameten, welche nm den Restkörper radiär geordnet sind, darstellt. MINGAZZINI betrachtet sie als homolog den Sporozoiten (jetzt Merozoiten), welche bei den Coccidien sich außerhalb der Cyste bilden. SCHNEIDER betrachtet sie als abgestorbene Stadien, hingegen deutet sie LABBÉ als Mißbildungen. Am weitesten in ihre Erkenntnis ist SIEDLECKI eingedrungen.

Er hat allerdings auf Grund unzureichender Beobachtungen das in Form von kleinen Körnchen aus dem Kerne heranstretende Trophochromatin als das Material gedeutet, daß sich an der Oberfläche des Parasiten verdichtet und die Spermatidenkerne bildet. Die wahre Kernteilung in ihren Anfangsstadien hat er nicht ge-



Fig. B3. *Aggregata jacquemeti*.
Ein älteres Spermatid, vielleicht im
Absterben begriffen. 3000:1.

sehen. Was die Ausbildung der Spermatiden selbst betrifft, so hat er einige typische Stadien beobachtet und sehr schön gezeichnet; er glaubt, daß sich das Chromatin zu einem kompakten Kern umwandelt, der sich immer mehr in die Länge zieht und so die definitiven Spermatiden bildet, welche in ihrem ausgebildeten Zustande nur aus Chromatin ohne Protoplasma bestehen. Die Geißeln hat er ebenfalls nicht beobachtet.

Ein Vergleich zwischen den männlichen Elementen der *Aggregata*, den Microgameten der übrigen Protozoen und den Spermatiden der Metazoen dürfte hier wohl geboten sein. Bei den meisten Gregarinen sehen die miteinander verschmelzenden Gameten entweder ganz gleich aus, oder besitzen nur eine sehr geringe Verschiedenheit in der Größe ihrer Kerne (*Monocystis*, *Urospora lagidis*, BRASIL). LÉGER hat bei *Stylorhynchus* einen Fall von Anisogamie beschrieben, wo die Spermatiden (Microgameten) in bezug auf ihre Struktur erheblich von den weiblichen Elementen abweichen.

Wenn wir den Umstand, daß dort zwei Arten von Spermatiden vorkommen, außer Acht lassen, so ist es vor allem der Kern und die Gestalt der Spermatiden, welche von denjenigen der *Aggregata* sehr stark abweichen. Der Kern erfährt keine Umänderungen; er bewahrt vollkommen seine runde Form. Der Microgamet selbst ist von birnförmiger Gestalt, nach hinten in eine mäßig lange Geißel auslaufend. Bei *Pteroccephalus* ist zwar der Kern etwas in die Länge gezogen, weist jedoch keine weitere Differenzierung auf; auch hier entspringt vom Hinterende eine Geißel. Aus der Struktur dieser Spermatiden bekommen wir kaum die Berechtigung, ihnen eine nähere phylogenetische Verwandtschaft mit den Spermatiden der *Aggregata* zuzuschreiben. Viel wahrscheinlicher ist es, daß wir hier zwei Typen vor uns haben, die sich unabhängig voneinander entwickelt haben. Von den übrigen Protozoen kommen noch die Coccidien in Betracht, bei welchen die Microgameten eine hohe Differenzierung erlangt haben. Der Kern hat bei ihnen eine sehr lange Gestalt bekommen, weist jedoch eine kompakte Beschaffenheit auf; hingegen besitzen die Spermatiden entweder kein Protoplasma oder nur Spuren davon an ihrem Hinterende. Sie sind ebenfalls mit zwei Geißeln versehen, welche nicht von der Spitze des Rostums, sondern etwas unterhalb desselben entspringen; außerdem ist die eine Geißel teilweise zu einer Schleppgeißel umgewandelt. Trotz dieser Unterschiede besitzt die *Aggregata* in Bezug auf ihre Spermatiden doch mehr Ähnlichkeit mit den Coccidien, als mit den Gregarinen, obwohl uns diese Ähnlichkeit doch nicht dazu berech-

tigt, auf eine engere Verwandtschaft zu schließen. Bei ziemlich allen freilebenden Protozoen besitzen die männlichen Elemente zwar auch zwei Geißeln, die übrige Struktur ist jedoch so abweichend, daß uns nirgends Vergleichspunkte dargeboten werden.

In morphologischer Hinsicht kann ebenfalls kaum eine engere Parallele zwischen den männlichen Elementen der *Aggregata* und den Spermatiden der Metazoen gezogen werden, obwohl sogar innerhalb der Metazoen selbst in dieser Hinsicht die allergrößte Mannigfaltigkeit herrscht. Zwar weisen beide durch ihre schlanke Gestalt eine äußere Ähnlichkeit auf, der Bautypus ist aber sehr abweichend. Der Hauptunterschied wird gewöhnlich darin gesucht, daß den Spermatiden in ihrem ausgebildeten Zustande das Protoplasma abgeht. Zwar sind die unreifen Samenfäden mit Protoplasma versehen, welches ihnen in Form von größeren und kleineren Tröpfchen aufsitzt. Bei der vollständigen Reife wird jedoch dasselbe verbraucht, der Überschuß wahrscheinlich abgestreift. Allerdings wurden in neuerer Zeit Fälle beschrieben, wo nicht alles Protoplasma abgestreift wird, sondern ein Teil bleibt dem vollkommen ausgebildeten Spermatid erhalten (*Paludina* nach POPOFF), so daß wir hier keinen prinzipiellen Unterschied konstatieren können. In der Anzahl und der Lage der Geißeln ist ebenfalls ein Unterschied gegeben. Die Samenfäden besitzen nur eine Geißel die von ihrem Schwanzende entspringt. Andererseits ist bei *Aggregata* kein Gebilde vorhanden, daß sich mit dem Mittelstück homologisieren läßt.

Das sind aber Unterschiede, die nur gegen eine gemeinsame Phylognese sprechen. Die komplizierte Struktur der Spermatiden von *Aggregata* spricht hingegen zugunsten der Annahme, daß die Samenfäden der Metazoen hoch differenzierte Microgameten darstellen, deren Anfänge wir bei den Protozoen vorhanden finden. Siehe den allgemeinen Teil S. 146.

d) Entwicklung der Spermatiden von *Aggregata légeri*.

Als ich Gelegenheit bekam, die Entwicklung der Spermatiden von *Aggregata légeri* zu verfolgen, hatte ich schon meine Untersuchungen über die Spermatiden von *Aggr. spinosa* längst abgeschlossen. *Aggr. légeri* ziehe ich daher nur vergleichshalber und wegen der Kontrolle heran. Es hat sich jedoch herausgestellt, daß die Verhältnisse hier viel günstiger liegen und dem Verständnis keine so großen Schwierigkeiten in den Weg stellen. Dagegen wurde die Vorstellung, welche ich von der anderen Art bekommen

habe, vollauf bestätigt, daher habe ich davon Abstand genommen, eine vollkommen detaillierte Beschreibung zu geben; ich werde nur einige etwas abweichende Bilder vorführen, die als der Art angehörige Abweichungen angesehen werden dürften.

Auch hier bestehen die Kerne bei den letzten Teilungen aus einzelnen Chromatinkörnchen, welche sich stäbchenförmig verlängern und zur Bildung eines langen dünnen, knäuelartig durcheinander gewundenen Fadens miteinander vereinigen. Die Verkürzung des Fadens geht ebenfalls auf dieselbe Weise vor sich, wie bei der anderen Art. Wie es scheint, sind die Biegungen des sehr dick gewordenen Fadens an einzelnen Stellen miteinander verwachsen, wodurch ein ziemlich rundes durchlöchertes Gebilde zustande kommt. Bevor es noch durch die Verkürzung des Fadens zur Bildung einer Platte kommt, streckt sich vom Chromatingerüst ein Answuchs nach vorn, welcher sich bedeutend abplattet und schnabelförmig krümmt, dabei ist sein äußerer Rand immer nach oben gekrümmt und am Vorderende etwas dicker aussehend. Allerdings könnte diese Verdickung auch durch eine stärkere Umbiegung oder Einrollung des Randes selbst vorgetäuscht werden. Der Kern kommt an dieser Stelle in Berührung mit der Oberfläche. Gerade von der schnabelförmigen Spitze nehmen die Geißeln ihre Entstehung. Manchmal kommt es vor, daß der gebogene Rand, wie ein sich stärker färbender Faden hinzieht, welcher unabhängig von dem übrigen Kern zu sein scheint. Dadurch bekommen wir Bilder, welche uns von *A. spinosa* her bekannt sind. Ich glaube aber, daß sie nicht der Wirklichkeit entsprechen, sie sind sicherlich auf mangelhafte Fixierung und auf ungünstige Schnitte zurückzuführen.

Bei der Verkürzung des Chromatinfadens treten keine Chromatinkörnchen aus ihm heraus, wie dies bei *Aggr. spinosa* der Fall ist. Bei letzterwähnter Art habe ich die diesbezüglichen Verhältnisse nachkontrolliert. Es treten drei solche Körnchen aus dem Knäuel heraus, von denen das vorn liegende sich in die Länge zieht und die beiden Geißeln in der Tat ansich zu treiben scheint. Andererseits habe ich aber auch Bilder zu sehen bekommen, wo wirklich die Geißelbasis wie bei *Aggr. spinosa* mit dem übrigen Kerngerüst in Verbindung steht, so daß ich nicht wage, die Geißeln mit Bestimmtheit aus dem von dem Caryosom herstammenden Chromatinkörnchen abzuleiten, obwohl ich es für das Wahrscheinlichste halte. Möglicherweise kommt die Geißelbasis nachträglich erst, nachdem die Geißeln bereits gebildet wurden, in Verbindung mit dem übrigen Kern.

Bei der weiteren Verkürzung des Fadens erfährt er auch eine langsame Komprimierung, wodurch schließlich aus der ganze Kern in Form einer nach vorn schnabelförmig zugespitzten und etwas umgerollten Platte entgegentreitt, welche sich unmittelbar in die Länge zu ziehen und sich um ihre Längsachse zu drehen anfängt. Dadurch bekommen wir Bilder wie die in Fig. 41a-b dargestellten zu sehen. In diesem Stadium sind die hellen, vacuolenähnlich aussehenden Stellen bereits aufgetreten. Aus diesen Figuren ist ferner mit Deutlichkeit zu ersehen, daß selbst in derselben Art wie bei der vorhergehenden beträchtliche Variationen in der Entwicklung der einzelnen Spermatiden vorzukommen pflegen. Eine noch stärkere Abweichung ist in Fig. 42a-b gezeichnet, wo der Kern eine dreieckige Platte darstellt, deren Seitenränder nach oben gebogen und am Vorderende eine kurze Strecke miteinander verwachsen sind; nach hinten laufen die beiden Ränder in ziemlich starke dornförmige Auswüchse aus; da das hintere Ende in der Mitte einen breiten Auswuchs aufweist, hat die hintere Seite des Dreiecks einen stark geschlängelten Verlauf. Die beiden Bilder sind bei oberflächlicher und tiefer Einstellung von demselben Spermatiden abgezeichnet. Schließlich will ich noch Fig. 43 anführen, wo sich der Kern ziemlich in die Länge gezogen hat. Der eine Rand hat sich stark gerollt, der andere hat sich hingegen sehr in die Länge gezogen; dem ist auch der übrige Kern gefolgt, wodurch ein langer flügel förmiger Auswuchs sich gebildet hat. Trotz dieser Variationen sehen alle ausgebildeten Spermatiden vollkommen gleich aus und entsprechen genau dem uns von *Aggregata spinosa* her bekannten Bantypus; daher glaube ich auf Herstellung von Bildern der erwachsenen Stadien verzichten zu dürfen. Die fertigen Spermatiden sind etwas kleiner als diejenigen der vorhergehenden Art.

3. *Aggregata reticulosa* n. sp.

Eine ebenso häufige Art wie die vorhergehende ist *Aggregata reticulosa*, die infolge der interessanten Kernerscheinungen bei der Reifung der männlichen und weiblichen Tiere gleich hier ihre Darstellung finden soll.

Diese Art ist sehr nahe verwandt mit *Aggregata spinosa*. Die beiden Arten kommen in denselben Präparaten miteinander vermengt vor. In ihren Wachstumsstadien sehen sie sich so ähnlich, daß sie nicht leicht unterschieden werden können. Erst während der Reifung treten sowohl bei den weiblichen als auch bei den

männlichen Parasiten bedeutende Abweichungen auf, welche die Aufstellung von zwei Arten diktieren.

a) Reifung der weiblichen Parasiten.

Während der Auflösung des Caryosoms ist das Chromatin ziemlich gleichmäßig in dem central gelegenen Kerne verteilt. Gegen



Fig. C1. 1000:1.

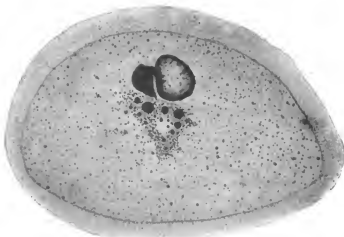


Fig. C2. 1000:1.

Fig. C1—2. *Aggregata spinosa*. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte; in C1 ist fast alles Chromatin am Kerurand verdichtet. C2 sehr chromatinarm; enthält den Rest des Caryosoms. 1000:1.

das Ende der Auflösung rückt jedoch der Kern zur Oberfläche des Parasiten. Gleichzeitig damit fängt alles Chromatin an, sich an der Oberfläche der dem Parasiten zugekehrten Seite zu sammeln. In dem Maße, wie sich das Chromatin am Kernrande verdichtet, findet an dieser Seite eine so starke Abflachung des Kernes statt daß er auf einem Querschnitt die Form eines stark ausgezogenen Keils darstellt. Hingegen tritt er uns auf einem Oberflächenquerschnitt in der Form eines schmalen Chromatinstreifens entgegen. Wie stark die Chromatinanhäufung auf der einen der Oberfläche zugekehrten Seite sein kann, kann man aus Fig. C1—2 ersehen, wo zwei aufeinanderfolgende Schnitte gezeichnet sind. Dieselben sind mehr parallel, richtiger unter einem spitzen Winkel mit der breiten Fläche des Kernes ausgefallen. In der einen Partie des Kernes ist, wie aus Fig. C1 ersichtlich ist, alles Chromatin gesammelt und hier wieder dicht um den Kernrand herum angehäuft, während in dem Kernteil, der auf dem zweiten Schnitt dargestellt ist, nur sehr wenig Chromatin zu sehen ist. Nur die Überreste des Caryosoms sind noch vorhanden, in dessen Nähe sich eine Ansammlung von kleinen und größeren Chromatinkörnchen befindet. Es ist sehr wahrscheinlich, daß das Geschlechtschromatin sich an dieser Stelle herausdifferenziert, indem es wieder zuerst in kurzen Fädchen auftritt, welche sich miteinander vereinigen und das lange Bündel des Geschlechtschromatins bilden, welches ziemlich ähnlich wie bei *Aggregata legeri* aussieht. In den wenigen Bildern der nächsten Stadien, die mir zur Beobachtung kamen, bleibt das Bündel in dem chromatinfreien hellen Kernteil, wo es sich auch zur Bildung der Chromosomen der ersten Spindel zusammenzieht. Leider gelang es mir nicht, den Anfang der Kernteilungen zu beobachten. Wahrscheinlich wandert aber das am äußeren Kernrande angesammelte Chromatin in das Protoplasma über. Es ist ferner sehr wahrscheinlich, daß der ganze Kern zerstört und aus ihm eine Spindel, ähnlich wie bei *Aggregata legeri*, gebildet wird.

b) Reifung der männlichen Parasiten.

Bei dieser Art hat das Caryosom eine runde Gestalt, selten wird es auch länglich. Eine Differenzierung desselben in eine äußere, sich stark färbbare Rindenschicht und einen helleren inneren Teil findet sich auch hier, obwohl sie sehr oft nicht so scharf zum Vorschein kommt wie bei den vorhergehenden Arten. Oft besteht das Caryosom aus einem starken Chromatingerüst, das sich oberflächlich stärker verdichtet. Das achromatische Kerngerüst selbst weist eine äußerst

feinwabige Struktur auf, die sich an der Oberfläche etwas stärker verengt. Die scharfe Kerngrenze wird jedoch durch das an der Kernoberfläche mehr angesammelte Chromatin hervorgerufen.

Mit dem Beginn der Reifung fängt das Chromatin des Caryosoms an, aus dem letzteren in Form von ansehnlichen Kugeln (Nucleolen) auszuwandern. Diese bestehen aus einem Chromatingerüst, dessen optischer Schnitt eine feinwabige Struktur darstellt. Alsbald zerfallen diese Nucleolen in kleinere und größere Chromatinkörnchen, wodurch kleinere und größere Chromatinhaufen entstehen, die sich mit E.H. hell stahlgrau färben. Unmittelbar aus denselben entstehen nun andere, sich viel tiefer färbende Chromatinkörnchen, die meistens regellos, oft jedoch deutlich die Tendenz zeigen, sich in Reihen zu ordnen. Dadurch entstehen in den hellen Chromatinhaufen andere, meistens knäueiförmige, sich stärker färbende Gebilde, die oft auch die Form von einzelnen, aus kleinen Chromatinkörnchen zusammengesetzten Fäden aufweisen können (Fig. 44). Diese Fäden sind entsprechend ihrem späteren Verhalten als Geschlechtschromatin anzusehen; sie fangen an, zur Kernoberfläche zu wandern, wo sie sich an einzelnen Stellen stärker ansammeln. Dadurch entstehen größere und kleinere Chromatininseln, die jedoch durch schmalere und breitere Ausläufer bald miteinander in Verbindung treten. Da später eine gleichmäßigere Verteilung des Chromatins in Form von breiten Straßen stattfindet, wird eine grobe Netzstruktur hervorgerufen, wie dies aus Fig. 45 sehr gut zu ersehen ist. Diese Tendenz verstärkt sich immer mehr, bis schließlich beim Beginn der Kernteilung durch die Anordnung der Chromatinkörnchen in einfachen Reihen ein feines Chromatingerüst zustande kommt (Fig. 46).

Gleichzeitig mit dem Beginn der Differenzierung des Geschlechtschromatins entstehen im Kern ganz feine haarförmige Fäden, die im Anfang äußerst dünn und schwach färbbar sind. Dieselben nehmen ihre Entstehung ebenfalls aus dem Chromatinhaufen. Sicherlich durch Aufnahme von neuem Chromatin wachsen sie nicht nur in die Länge, sondern sie nehmen auch an Dicke zu (Fig. 45). Sowie sie ihre definitive Größe erreicht haben, fangen sie an, aus dem inzwischen zur Oberfläche des Parasiten hingewanderten Kern auszuwandern, um sich überall im Plasma zu verteilen. Ihre Auswanderung ist kurz vor dem Beginn und im Anfang der Kernteilung sehr lebhaft, was aus Fig. 45 u. 46 sehr gut zu erschließen ist. Hier sieht man viele Chromatinfäden bereits ins Plasma übergetreten, andere sich noch im Kern befindend und dritte eben im Begriff auszuwandern, indem sie mit dem einen Ende bereits ins Plasma

eingedrungen sind; mit dem anderen jedoch befinden sie sich noch im Kern.

Wie wir bereits gesehen haben, bilden sich auch bei *Aggregata légeri* solche Chromatinfäden, die aber dort die merkwürdige Eigentümlichkeit zutage legen, Strahlungen im Protoplasma hervorzurufen. Außerdem sind sie dort viel kürzer; unerwähnt will ich nicht lassen, daß sie im Kern der anderen Art nicht beobachtet werden. Erst an dessen Rande kommen sie zum Vorschein.

Es ist merkwürdig, wie ganz ähnliche Gebilde auch bei der Spermatogenese mancher Metazoen vorkommen und dort als Mitochondrien bezeichnet werden. Sicherlich treten sie auch dort aus dem Kern heraus. Der Unterschied ist nur der, daß diese Gebilde bei der Bildung der Spermien der Metazoen wieder Verwendung finden, hier aber mit dem Restkörper zugrunde gehen.

Außer diesen Chromatingebilden sind im Kern noch eine ganze Anzahl anderer Chromatinkörner vorhanden, die überall darin zerstreut sind und sich durch ihre Größe und stärkere Färbbarkeit auszeichnen (Fig. 45). Der größte Teil derselben löst sich bei dem Beginn der Kernteilung jedoch vollkommen auf, nur die größten davon bleiben noch übrig und verteilen sich in den Tochterkernen.

Während der Reifung des Parasiten wandert der Kern auch hier zu dessen Oberfläche, wo wir ihn an einzelnen Stellen mit ihr eng in Berührung getreten sehen (Fig. 45). Es ist jedoch sehr wahrscheinlich, daß der Kern zuerst an einer Stelle mit der Oberfläche in Berührung tritt, indem er sich in dieser Richtung stärker auszieht. Eben dieser verjüngte, in Berührung mit der Oberfläche gekommene Kernteil bildet sozusagen die erste Spindel, indem er den ganzen Kernteilungsprozeß einleitet. Meine Beobachtungen sprechen nämlich dafür, daß im Beginn der Kernteilung diese Stelle sich zuerst teilt, indem an der Berührungsstelle mit der Oberfläche eine Einbuchtung in den Kern entsteht. Die so gebildeten Spitzen fangen an auseinander zu weichen. Die Chromatinreihen laufen in diesen Stellen (Spitzen) zusammen. Bei den späteren Teilungen ist die Spaltung der Spitzen noch deutlicher zu ersehen.

Dadurch ist zu erschließen, daß die Kernteilung der männlichen Parasiten dieser Art auf ganz ähnliche Weise verläuft wie bei der vorhergehenden.

4. *Aggregata ovata* n. sp.

Ich will hier eine knrze Beschreibung von einem Stadium einer Art geben, deren Entwicklung ich jedoch nicht näher verfolgen konnte, da

ich sie nur gelegentlich und vereinzelt beobachten konnte; sie ist mir niemals in größerer Menge begegnet. Ein Stadium desselben ist in Fig. C1 dargestellt. Ihre ovale Gestalt behält sie noch in ihrem erwachsenen Zustande. Der Kern zeichnet sich durch seine besonders dichte Konsistenz aus; er ist scharf vom Plasma umgrenzt, da sein achromatisches Gerüst sehr engmaschig ist. Das

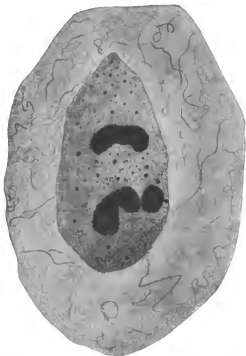


Fig. C1. *Aggregata ovata*.

Das trophische Chromatin in Form von Fäden ins Plasma übergetreten. 400:1.

Caryosom erreicht eine ansehnliche Länge und ist auch sehr dick. Es ist meistens stark gebogen bis geknickt. Beim Zerfall teilt es sich zuerst in mehrere größere Stücke, die ihr Chromatin in Form ganz kleiner Körnchen abgeben. Durch die große Chromatinmenge, die sich in den Kern auflöst und als geformte Körnchen darin verteilt, bekommt er eine sehr dichte Struktur; außerdem fängt er an, sich stark zu färben. Das Trophochromatin wandert aus dem Kern wie bei der vorhergehenden Art in Form von langen Chro-

matinfäden aus, die sich zuerst im Kerne bilden. Im Protoplasma sind sie in großer Menge vorhanden, wo sie regellos verteilt sind. Zuerst sind sie mehr oder minder gerade bis mäßig geschlängelt, später rollen sie sich jedoch immer mehr ein, so das sie bald das Aussehen von Haarwickeln bekommen. In diesem Zustande gehen sie zugrunde, indem sie nach und nach verblässen.

Bei dieser Art ist das Protoplasma von einer außerordentlich dünnen, dafür aber sehr deutlichen Schicht umgrenzt, die eine besondere Ausscheidung des Protoplasma zu sein scheint.

5. *Aggregata jacquemeti*.

Über die Entwicklung dieser Art habe ich (1906a) bereits an anderer Stelle kurz berichtet. Die Beobachtungen darüber stützen sich auf Präparate, die Herr Professor Dr. M. JACQUEMET seinerzeit für seine Studien angefertigt hat und die er mir liebenswürdigst zur Verfügung stellte. Leider habe ich diese äußerst interessante Art nicht mehr zum zweitenmal bekommen können. Daher konnte ich ihre Entwicklung nicht lückenlos verfolgen.

Die erwachsenen Tiere zeigen eine Größe von 120–150 μ . Ihr Protoplasma ist sehr fein alveolär, bei keiner zweiten Art sind die Waben so regelmäßig angeordnet. Es ist kein Unterschied in der Anordnung der Maschen an der Peripherie und in der Nähe des Kernes zu konstatieren. Die Oberfläche des Parasiten ist direkt von den ein wenig mehr verdichteten Alveolen abgeschlossen ohne irgend eine Plasmaausscheidung. Es ist zwar eine verhältnismäßig ansehnliche, eine mehr faserige Struktur aufweisende Schicht um den ganzen Parasiten fast immer leicht zu konstatieren, dieselbe ist jedoch, wie dies weiter unten ausführlicher erläutert wird, ein Überrest der Wirtszelle.

Der große Kern zeichnet sich ebenfalls, wie das Protoplasma, durch seine zarte Struktur aus; die Lininfäden sind äußerst regelmäßig angeordnet. Nur bilden sie viel engere Maschen als das den Kern umgebende Protoplasma. Infolgedessen ist hier die Kerngrenze sehr scharf zu sehen, obwohl eine Verdichtung der achromatischen Maschen an der Kernoberfläche nicht zu bemerken ist. Das Caryosom ist sehr dick, etwas verlängert, meistens halbmondförmig gebogen bis geknickt. Mitunter zeigt es eine Differenzierung in eine äußere starke Rindenschicht und eine sich schwach färbende centrale Partie. In den meisten Fällen bleibt diese Differenzierung jedoch aus. Dann zeigt das Caryosom eine stark vacuolierte Struktur. Allerdings sind die Vacuolen gegen die Mitte zahl-

reicher und größer, wodurch eine Differenz zwischen mittlerer und oberflächlicher Partie hervorgerufen wird, nur existiert hier keine scharfe Grenze zwischen den beiden.

Während der Reifung treibt das Caryosom kleine schlauchförmige Chromatinauswüchse, die sich bald abschnüren und als größere und kleinere Nucleolen sich überall im Kerne verteilen. Der Zerfallprozeß des Caryosoms kann so stark vor sich gehen, daß die sich ablösenden Chromatinstücke ihm das Aussehen eines Zahnrades verleihen (Fig. 47). Wie bei den anderen Arten, so fallen auch hier die freigewordenen Nucleolen einer weiteren Auflösung anheim; in den meisten Fällen verschwinden sie vollkommen. Dadurch wird der Kern sehr chromatinreich.

a) Reifung der weiblichen Parasiten.

Im weiblichen Parasiten differenziert sich das Geschlechtschromatin im Kern wahrscheinlich auf dieselbe Weise wie bei *Aggr. legeri*. In einem Stadium war es bereits zur Oberfläche des Kernes hingewandert, wo es in der Form eines einfachen Bündels oder eines verzweigten Astes auftrat (Fig. C2). Bald darauf zieht es sich an einer Stelle zusammen und bildet ein lockeres Netzwerk.

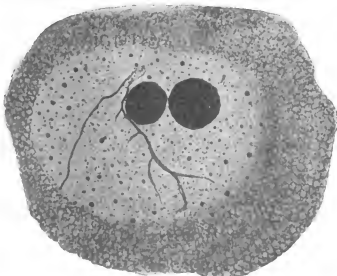


Fig. C2. *Aggregata jacquemeti*.

Der Kern ist angeschnitten, das Geschlechtschromatin in Form eines verzweigten Astes; das Caryosom in zwei Stücke geteilt. 1200:1.

Erwähnenswert ist, daß bei den weiblichen Parasiten außerordentlich viel Chromatin in Form von Fäden auswandert, die im Plasma eine sehr starke Strahlung hervorrufen. Allerdings sind die Fäden hier viel kürzer (Fig. C3).



Fig. C3. *Aggregata jacquemeti*.

Erste Spindel; die trophochromatischen Fäden rufen im Protoplasma starke Strahlungen hervor. 1000:1.

Bemerkenswert ist noch, daß hier bei der ersten Spindel keine Chromosomen gebildet werden; das Chromatin stellt einen Haufen von kleinen Chromatinkörnchen dar, die sich erst bei den nachfolgenden Teilungen immer mehr zu Chromatinsträngen nmordnen, bis schließlich sehr schöne Chromosomen zustande kommen.

Bei keiner zweiten Art ist die Plasmastrahlung so deutlich und das Hervorragen der Spindelspitzen über die Oberfläche des Parasiten so stark, wie bei dieser Art. Die Strahlen der ersten Spindel bilden einzelne dicke Fasern, welche zu einem stumpfen Kegel zusammenlaufen, der sich durch Chromatinfarbstoffe intensiv färbt. Der Chromatinhaufen der ersten Spindel wandert zu den Spindelspitzen hin. Bevor jedoch die Trennung desselben in zwei Hälften stattgefunden hat, beginnt der Prozeß der zweiten Teilung, indem

sich die Spitzen der ersten Spindel teilen und gleich darauf auseinanderzurücken beginnen. Da die Teilung der beiden Hälften der ersten Spindel gleichzeitig stattfindet, bekommen wir jetzt zwei neue Spindeln, deren Chromosomen durch einen Chromatinstreifen sich noch in Verbindung befinden. Die Trennung des Chromatins geht so langsam und die Kernteilungen gehen so rasch hintereinander vor sich, daß wir bald eine ganze Anzahl von Spindeln bekommen, die durch Chromatinstreifen miteinander in Verbindung sind. Fig. C4 stellt eine Kombination von drei Schnitten dar, es

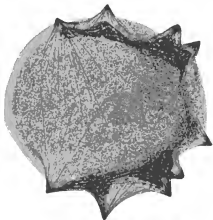


Fig. C4. *Aggregata jacquemeti*.
Kernteilungen; Kombination von drei Schnitten. 800:1.

ist also eine etwas schematische Darstellung, hingegen ist ein einziger Schnitt von demselben Tier in Fig. 48 gezeichnet.

Bei sorgfältiger Kombination der Schnitte ersieht man, daß eine ganze Anzahl von Kegeln, etwa 10—12, sich in einem kleinen Raum befinden, dann folgen denselben mehrere Schnitte in welchen keine Spindeln (Kegel) zu sehen sind, dann folgen einige Schnitte, auf welchen man wieder etwa so viele Kegel sieht. Daraus ist zu erschließen, daß die Teilungs-(Spindel-)Kegel in zwei durch einen freien Raum getrennten Gruppen konzentriert sind. Diese Tatsache deute ich in dem Sinne, daß, nachdem sich die erste Spindel geteilt hat, die beiden Spindelhälften in entgegengesetzte Richtungen auseinanderrücken, indem sie zwei Centren neuer Teilungen gebildet haben und aus sich die vielen Spindeln hervor-gehen ließen.

Diese stärkere Gruppierung der Spindeln an einzelne Stellen spricht andererseits zugunsten der Annahme, daß die beim Zerfall des Kerns aus denselben heraustretenden Chromatinfäden, welche die Plasmastrahlung hervorrufen, zugrunde gehen, ohne gemeinsame Sache mit der Kernteilung zu machen.

Ich habe die Entstehung der die erste Spindel bildenden Fasern nicht beobachtet, zweifle jedoch nicht daran, daß sie ähnlich wie bei den übrigen Arten, wo ich die Verhältnisse genau beobachten konnte, aus dem achromatischen Liningerüst des Kernes ihre Entstehung nehmen.

Es fragt sich nun, durch welche Kraft sie hier, sowie bei den anderen Arten über die Oberfläche des Parasiten so stark kegelförmig herausgedrängt werden. Da ich sie mehr oder minder stark vorragend bei allen Arten beobachtet habe, bei manchen auch im lebenden Zustande, so ist eine Annahme, daß wir es hier mit pathologischen Erscheinungen zu tun haben, oder daß diese Bilder durch

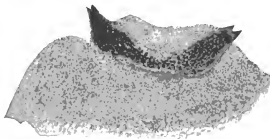


Fig. C5. *Aggregata jacquemeti*.

Kernteilung. Die Strahlungskegel haben sich zur nächsten Kernteilung vor dem Ablauf der vorhergehenden gespalten. 1000:1.

Schrumpfung bei der Fixierung hervorgerufen werden, kaum stichhaltig; sollte es sich um Schrumpfungsbilder handeln, so müßten nicht die Strahlungen allein über die Oberfläche hervorragen (Fig. 49), sondern sie müßten von einer mehr oder minder starken Plasmaschicht überzogen sein, was ich niemals beobachten konnte.

Obwohl die Spindelspitzen bei dieser Art sich viel stärker färben als die übrigen Teile, habe ich auch hier kein Centriol sehen können. Es ist vielleicht eine stärkere Konzentration des Chromatins in gelöstem Zustande vorhanden, die diese Färbbarkeit hervorruft, da bei starker Differenzierung die ganze Spitze entfärbt wird; es bleiben zwar einzelne stärker gefärbte Flecken übrig (Fig. 49),

die jedoch vollkommen verschwinden, sowie die Entfärbung noch weiter getrieben wird. Man sieht dann die Fasern direkt zusammenlaufen. Bei den späteren Teilungen schwächen sich die Strahlungen bedeutend ab. Außerdem wird der vorspringende Kegel viel schwächer und niedriger. Hingegen ist das Chromatin verhältnismäßig in viel größerer Menge vorhanden und bildet bei der Teilung unendliche Reihen (Fig. 48). Auch hier teilt sich das Centrosom oder besser der Strahlungskegel viel früher, bevor noch die vorangehende Teilung zu Ende geführt ist, was aus derselben Figur, sowie aus der Fig. C5 ersehen werden kann.

Manchmal beobachtet man auch Tiere, deren Kerne mit einer kegelförmigen Verjüngung über die Oberfläche des Parasiten hervorragen. Das Chromatin ist in dem zugespitzten Kernteil bedeutend stärker verdichtet als in dem übrigen Teil. Beim Beginn der Kernteilung zieht sich jedoch das Chromatin aus der Verjüngung zurück; es bleiben noch ein oder zwei Chromatinstäbchen zurück, welche die Rolle eines Centrosoms übernehmen. Das die Stäbchen umgebende Protoplasma ist deutlich strahlenförmig umgeordnet (Fig. C6).



Fig. C6. *Aggregata jacquemeti*.
Kernteilungen. Zwei Stäbchen sondern sich von der Hauptchromatinmasse ab und übernehmen die Rolle des Centrosoms. 1000:1.

Gelegentlich habe ich die erste Spindel bei einem Parasiten beobachtet, der sicherlich zu einer anderen Art gehört; ich stelle diese Art jedoch vorläufig zu *Aggregata jacquemeti*. Dieselbe zeichnet sich dadurch aus, daß das Chromatin frühzeitig sich in deutliche Chromosomen ordnet, die bereits bei der ersten Spindel aneinanderrücken und sich vollkommen trennen. Die Protoplasmastrahlung scheint mir auch etwas schwächer ausgebildet zu sein (Fig. C7). Um die Chromosomen herum ist eine stärkere Anhäufung von chromatischer Substanz vorhanden. Ob sie direkt zur Bildung der Chromosomen verwendet wird oder noch ein Überrest des zerfallenden Kernes ist, ist infolge des Mangels an korrespondierenden weiteren Stadien nicht mit Sicherheit zu ersehen.

b) Reifung der männlichen *Aggregata jacquemeti*.

Bei den männlichen Parasiten von *Aggregata jacquemeti* löst sich das Caryosom während der Reifung vollkommen auf. Im Kern bleiben noch mehrere nucleolenähnliche größere Körner übrig, die in ihrer Mitte einen sich schwach färbenden Fleck zeigen. Diese Nucleolen vermindern sich an Zahl und an Größe, da sie ständig ihr Chromatin an ihre Umgebung abgeben, was man daraus erschließen kann, daß sie meistens von einem sich dichter färbenden Hof umschlossen sind.

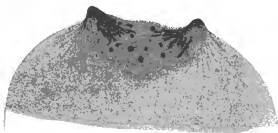


Fig. C7. *Aggregata jacquemeti*.

Die erste Spindel. (Ein Teil vom Parasiten.) 800:1.

Das interessanteste bei der Kernteilung dieses Parasiten ist, daß zuerst mehrere Centrosomen (Centriolen) im Plasma auftreten, die sich durch ihre besondere Größe auszeichnen; manche von ihnen stellen ganz kurze Stäbchen dar. In der Regel rücken sie zur Peripherie, wo sie sich ganz an der Oberfläche des Parasiten regelmäßig voneinander entfernt verteilen. Sie rufen ausgeprägte Strahlung im Protoplasma hervor. Es ist sehr leicht zu verfolgen, wie das Protoplasma seine regelmäßige Wabenstruktur verliert. Die Maschen verlängern sich zuerst in der Richtung des Centriols, wodurch eine sehr feine radiäre Anordnung derselben angedeutet wird. Bald darauf verschwinden die Querverbindungen zwischen den angedeuteten Strahlen, wodurch die radiäre Struktur noch mehr hervortritt und sich bald zu einem außerordentlich klaren und scharfen Strahlensystem umwandelt (Fig. 50).

Jedes sich an der Oberfläche des Parasiten befindende Centriol stellt ein Strahlungscentrum dar, von dem die Strahlen nach innen auseinandergehen und sich bis zur Oberfläche des Kernes erstrecken; manche dringen sogar hinein. Es gelang mir leider nicht, festzu-

stellen, woher diese Centriolen stammen. Ich halte es für das wahrscheinlichste, daß sie direkt aus dem Kern herauswandern, jedoch ist es nicht sicher, auf welche Weise diese Auswanderung geschieht. Es ist leicht möglich, daß sie als ein Chromatinkörnchen aus demselben auswandern und erst im Plasma eine wiederholte Teilung derselben stattfindet. Darans würde die größere Anzahl von Centrosomen (Centriolen) resultieren. Nicht ganz ausgeschlossen ist es jedoch, daß sie gleich von Anfang an in einer größeren Anzahl im Protoplasma zum Vorschein kommen.

Beim Beginn der Teilung treibt der Kern in die Richtungen der Strahlungen stumpfe Fortsätze aus, wodurch er seine scharf umschriebene Gestalt verliert. Gleichzeitig dehnt er sich in einer Richtung stärker aus, wodurch er eine verlängerte Form bekommt. Dabei behält er aber seine scharfe Umgrenzung bei (Fig. 50). Die lappenförmigen Kernausswüchse werden immer länger, wodurch sie ganz in die Nähe der Centriolen anlangen. Gleichzeitig treten an einzelnen Stellen am Kern tiefere Einschnürungen auf, die sich allmählich verstärken und den Zerfall des Kernes in mehrere Stücke herbeiführen. Letztere bleiben jedoch noch lange Zeit durch schmale Kernpartien miteinander in Verbindung. Jedes Centrosom bemächtigt sich eines freiwerdenden Kernstückes und zieht es zu sich hin.

Auch bei dieser Art färbt sich der Kern um diese Zeit und später mit basischen Chromatinfarbstoffen fast gar nicht. Außerdem lösen sich alle größeren und kleineren Chromatinkörnchen vollkommen auf, so daß der Kern nur aus äußerst feinen staubförmigen Körnchen besteht. Infolgedessen wird er bei oberflächlicher Beobachtung leicht übersehen.

Bei den vorgeschrittenen Teilungen bilden sich immer mehr größere Körnchen, die, zuerst gleichmäßig im Kern verteilt, sich später jedoch immer mehr in Reihen ordnen und ein Chromatinnetz zustande bringen. Gleichzeitig fangen die Kerne an, sich wieder stark zu färben. Zuerst ist ein Korn im Kern zu sehen, das sich durch seine Größe und starke Färbbarkeit von der Umgehung hervorhebt. Dasselbe spielt bei den späteren Teilungen vielleicht die Rolle eines Centrosoms. Gegen das Ende der Kernvermehrung bilden sich sehr deutliche, aus einzelnen Körnchen bestehende Chromosomen, die nach jeder Kernteilung in ein Knäuelstadium übergehen. Das Centrosom ist deutlich zu sehen, die von ihm hervorgerufene Strahlung während der Teilung ist jedoch nur schwach. Auch jetzt ragt die Spindelspitze kegelförmig hervor wie bei den Anfangs-

teilungen, nur ist sie jetzt von einer dünnen Plamaschicht überzogen (Fig. 52).

Das ist die einzige von mir beobachtete Art im *Octopus*, die ein Centriol auf das deutlichste aufweist.

Daß ein Centriol bei den vorher beschriebenen Arten wirklich nicht vorkommt, schließe ich auch daraus, daß in denselben Präparaten gleichzeitig mit *Aggr. jacquemeti* eine andere Art mit 8 Sporozoiten vorkommt, bei der ebenfalls kein Centriol zu sehen ist (Fig. 53). Hingegen ist bei einer dritten Art, bei der ich jedoch die Anfangsteilungen nicht beobachten konnte, an der stark ausgezogenen Spitze ein stärker sich färbendes Korn wahrzunehmen, von dem nach außen ein Stäbchen hervorragt und das bei der Teilung wie ein Centrosom wirkt, indem es sich zuerst teilt (spaltet); die beiden Hälften rücken auseinander und die Durchschnürung des Kernes beginnt (Fig. 54 u. 55). Ziemlich in der Mitte des Kernes ist außerdem regelmäßig ein größeres Chromatinkorn zu beobachten, über dessen Rolle ich mir keine Klarheit verschaffen konnte. Zur Vervollständigung des Bildes will ich noch Fig. 55 begeben, wo 3 Kerne dargestellt sind. In dem einen, sich in Ruhe befindenden Kern ist ein in drei scharfe Stäbchen oder besser Dörnchen auslaufendes Centrosom vorhanden, von denen das eine nach außen hervorragt. Der zweite Kern ist in Teilung begriffen; das Centrosom hat sich bereits der Länge nach gespalten. Die inneren Enden sind noch in Verbindung. Beim dritten Kern hat sich schon eine Spindel gebildet, in welcher das Chromatin sich in Reihen geordnet hat, die zu den beiden Spindelenden zusammenlaufen, ähnlich wie die achromatischen Fäden einer mitotischen Spindel bei den Metazoen.

Im folgenden will ich eine knrze Beschreibung mehrerer Arten geben, welche ich zuerst als zu *Aggregata légeri* zugehörige Stadien betrachtet habe. Erst durch die genaue Beobachtung habe ich mich genötigt gesehen, sie zu trennen und als eigene Arten zu behandeln. Doch will ich gleich bemerken, daß ich für manche Stadien oft in der größten Verlegenheit war, zu welcher Art ich sie zurechnen müsse. Insbesondere gilt dies für manche im Perlenstadium befindlichen Bilder. Reine Infektionen hätten sicherlich bei der Teilung der Arten keine so großen Schwierigkeiten gemacht. Da mir aber nur Mischinfektionen zur Verfügung standen, war ich bemüht, Schritt für Schritt die histologischen Veränderungen im Kern und Protoplasma zu verfolgen und die unmittelbar aneinanderschließenden Stadien als zusammengehörig zu betrachten. Ferner ist mir der

Umstand sehr zugute gekommen, daß in den verschiedenen Octopns diese oder jene Art weit stärker vertreten war als die übrigen, bei welchen man die überhandnehmende Art leichter studieren konnte. Bei der Aufstellung dieser Arten waren die während der Reifung und während der ersten Kernteilungen auftretenden Verschiedenheiten maßgebend. Diese Arten führe ich wegen der interessanten Kernbilder und noch der Vollständigkeit halber an. Erst die weitere Forschung soll die weiteren Entwicklungsstadien feststellen. Während des Wachstums war es mir unmöglich, sie zu unterscheiden; sie sehen ähnlich wie *Aggregata légeri* aus, der Unterschied ist so gering, daß ich mir hier die Mühe ersparen möchte, eine genaue Beschreibung zu geben, außerdem würde die Arbeit zu umfangreich werden. Andererseits ist diese Verschiedenheit für die Aufgabe, die ich mir in dieser Abhandlung gestellt habe, nicht bedeutungsvoll.

6. *Aggregata labbéi* n. sp.

Bei dieser Art löst sich das Caryosom vollkommen auf. Ein Teil seines Chromatins bleibt in gelöstem Zustande im Kerne selbst und ruft seine ziemlich gleichmäßige Struktur hervor; das Wabenwerk ist oft ganz verdeckt.

Die Haupteigentümlichkeit dieser Art besteht darin, daß das auswandernde Chromatin (allem Anschein nach Trophochromatin) im Protoplasma mehr oder minder lange Fäden bildet, welche starke Strahlungen hervorrufen. Dabei ist zu bemerken, daß das Chromatin hier nicht wie bei *Aggregata reticulosa* in geformten Fäden aus dem Kern austritt, sondern, wie es scheint, in gelöstem Zustande verläßt. Während der Reifung verliert der Kern seine glatten Umrisse, indem er überall an seine Oberfläche mehr oder minder lange, zipfelförmige Auswüchse bildet, die sich von der Hauptmasse ablösen und sich im Protoplasma verteilen. Die meisten derselben rufen, während sie noch in Verbindung mit dem Kern stehen, eine von ihrer Spitze ausgehende Strahlung im Plasma hervor, welche bedeutend stärker wird, sobald sich diese Chromatinpartien vom Kern losgelöst und im Protoplasma eine fadenförmige Gestalt angenommen haben. Es fragt sich nun, auf welche Weise die Strahlung hervorgerufen wird. Es ist leicht möglich, daß diese Chromatinfäden mit einer bestimmten Kraft der Peripherie zustreben; sie müssen sich da durch das Protoplasma ihren Weg bahnen. Infolgedessen reißen sie die Wabenstruktur mit, wodurch ihre strahlenförmige Umordnung hervorgerufen wird. In einem solchen Falle ist

die Ursache der Strahlung rein mechanischer Natur. Andererseits ist aber die zweite Möglichkeit gegeben, daß ein Stoffwechselaustausch zwischen Chromatinfäden und Protoplasma stattfindet, indem erstere Teilchen ihrer Substanz in gelöstem Zustande dem letzteren abgeben, wodurch eine Strömung entsteht, als deren Folge die strahlenförmige Umordnung der Wabenstruktur hervorgerufen wird. In diesem Falle wird es sich dann um eine mehr durch chemische Ursachen hervorgerufene Erscheinung handeln. Wir sind geneigt, der letzteren Möglichkeit die größte Wahrscheinlichkeit einzuräumen, Der Umstand, daß noch die über die Kernoberfläche hervorspringenden Zipfel Strahlungen hervorrufen können, spricht zugunsten dieser Annahme. Es soll noch an dieser Stelle hervorgehoben werden, daß sich diese Fäden schwach durch verschiedene Farbstoffe tingieren, erst mit Eisenhämatoxylin werden sie sehr gut gefärbt. In dieser Hinsicht stimmen sie mit den Centriolen überein.

Diesen Chromatinfäden scheint jedoch keine weitere Bedeutung zuzukommen, da sie in kurzer Zeit zugrunde gehen, indem sie sich vollkommen auflösen. Sie verlieren immer mehr an Färbbarkeit bis sie vollkommen verschwinden. Meistens rollen sie sich ein, oft zerfallen sie aber auch in kleinere Stücke. Ihr Vermögen, das Protoplasma strahlig umzuordnen, scheint von keiner sehr langen Dauer zu sein, da sie oft in den vorgeschrittenen Stadien herumliegen, ohne dabei von einer Strahlung umgeben zu sein.

Geformtes Chromatin (in Form von Körnchen) ist im Kern in einer sehr begrenzten Menge vorhanden; reichlicher ist das Chromatin in gelöstem Zustande vorhanden. Daher färbt sich der Kern mit basophilen Farbstoffen schwach, um so größer ist seine Neigung zu saueren Farbstoffen, wodurch er scharf von dem grobgranulären Protoplasma hervortritt.

Seine Teilung wird dadurch eingeleitet, daß er zur Oberfläche des Parasiten hinwandert und oft in enge Berührung mit ihr kommt. Während dieser Wanderung bildet er oft starke Auswüchse, welche ihm eine lappige Form verleihen. Oft scheidet er auch Vacuolen ab, auf deren Natur ich jedoch an anderer Stelle weiter unten ausführlich eingehen werde.

Die Entstehung des Geschlechtschromatins habe ich nicht gut verfolgen können. Gewöhnlich fand ich einen Haufen von Chromatinkörnchen in der Nähe der äußeren Kernoberfläche. Um ihn herum sind in der Regel längere und kürzere Chromatinstäbchen zu sehen, ferner ein dunklerer Fleck, die als letzte Überreste des aufgelösten Caryosom angesehen werden dürfen (Fig. 56). Analog

der *Aggregata legeri* ist nach außen von den kugelförmigen Chromosomen die Anlage der ersten Spindel in Form einer stärkeren Verdichtung der Lininfäden an dieser Stelle zu sehen. Die erste Spindel wird ganz genau auf dieselbe Weise gebildet, der Hauptunterschied besteht darin, daß die Spindelspitzen hier nicht über die Oberfläche des Parasiten hervorragen, sondern die ganze Spindel flach an die Oberfläche angelegt ist, wie dies aus Fig. 56 sehr deutlich ersehen werden kann.

Der Kern löst sich weiter auf, doch gewinne ich der Eindruck, als ob nm die erste Spindel herum ein ganz kleiner Teil von ihm erhalten bleibt und sich auf die Tochterkerne verteilt. Sicher kommt diesem Kernrest eine ernährende Funktion zu, indem er das Chromatin für die sich teilenden Chromosomen in geeignetem Zustande zuführt. Leider habe ich die weiteren Stadien nicht beobachten können.

7. *Aggregata schneideri* n. sp.

Diese Art habe ich lange Zeit zu *Aggr. legeri* gerechnet, erst zuletzt habe ich mich entschlossen, sie von derselben zu trennen. Das Aussehen der beiden Arten ist während der Wachstumsperiode ganz dasselbe. Das Caryosom erfährt auch hier eine ebenso üppige Entfaltung. Der Unterschied zeigt sich erst während der Reifung. Derselbe besteht darin, daß hier keine Anhäufung von größeren Nucleolen stattfindet, aus denen dann die die Chromosomen liefernden Chromatinfäden entstehen. Doch findet auch hier eine stärkere Ansammlung von kleinen Chromatinkörnchen statt, aus denen sich die letzterwähnten Fäden heransdifferenzieren. Sie wandern zur Oberfläche hin, wo sie sich zur Bildung eines bedeutend festeren Bündels vereinigen, das sich dabei um seine Längsachse dreht. An seinen beiden Enden sind die ihn zusammensetzenden Fasern leicht zu unterscheiden, da sie hier locker sind, ja sehr oft laufen sie auseinander.

Nachdem sich das Bündel wieder gelockert hat, verkürzen sich seine Fasern in der Nähe der Oberfläche des inzwischen zur Peripherie hingewanderten Kernes. Zu derselben Stelle wandert auch das Caryosom hin, wo es mehrere starke Umbiegungen macht. Im Gegensatz zu *Aggr. legeri* kommt der Kern hier nicht in Berührung mit der Oberfläche des Parasiten, sondern bleibt in gewisser Entfernung. Gerade an dieser Stelle tritt eine strahlige Umordnung des Protoplasmas ein. Alle Radialen laufen in einen Punkt an die

Oberfläche des Parasiten zusammen (Fig. 58). Wie es scheint, stellt diese Strahlung die Anlage der ersten Spindel dar. Ein Centriol ist nicht zu bemerken. Das Geschlechtschromatin, das die Form eines Haarwickels aufweist, verdichtet sich noch mehr und bildet unendlich differenzierte Chromosomen. Gleichzeitig hiermit wird auch die Kernteilung eingeleitet, indem sich die Spitze der Strahlung spaltet, wodurch zwei neue Strahlungscentren entstehen (Fig. D1).

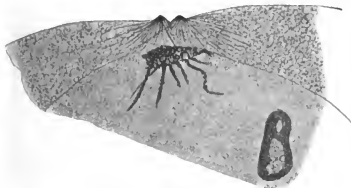


Fig. D1. *Aggregata schneideri*.
Ein Teil vom Parasiten mit der ersten Spindel. 1000:1.



Fig. D2. *Aggregata schneideri*.
Anfangsstadien der Kernteilung. 800:1.

Während der Umwandlung des Geschlechtschromatins findet die Anflösung des Caryosoms statt, welche auf dieselbe Weise vor sich geht, wie bei *Aggregata légeri*. Es zerfällt in einzelne Stücke, welche teilweise ins Protoplasma übertreten, teilweise im Kern ver-

blieben und einer langsamen Auflösung anheimfallen. Gleichzeitig hiermit beginnt die Zerstörung des Kernes indem einzelne Partien von ihm weggerissen und im Protoplasma aufgelöst werden. Doch wird hier nicht der ganze Kern aufgelöst, vielmehr bleibt von ihm eine kleine Partie um die Chromosomen herum erhalten, welche sich durch ihre große Armut an Chromatin auszeichnet. Es sind nur mehrere kleine Nucleolen darin zerstreut zu sehen. Fig. 59 stellt die erste Spindel dar, wo die meisten Chromosomen bereits getrennt um die beiden weit auseinander gerückten Spindelpole gruppiert sind. Nur einige Chromosomen verlaufen von einem Spindelpol bis zum anderen. Alle Chromosomen sind von einer hellereu, chromatinfreien Partie umhüllt, die den Überrest des riesigen Kernes darstellt. Durch Eindringen von schmalen Plasmastreifen in letzteren hinein, werden von ihm noch weitere Partien abgespalten, welche möglicherweise aufgelöst werden, oder sie werden durch Teilung der neuentstehenden Kerne zugegeben. Schließlich will ich noch Fig. D2 anführen, welche ein Stadium darstellt, wo der Kern in mehrere Partien zerfallen ist, die meisten von denselben stehen jedoch noch, wie dies aus dem nächstfolgenden Schnitte der Serie ersehen werden kann, mit einander in Verbindung.

Die Polstrahlung ist sehr zart; zur Bildung von dicken Fasern, wie bei der anderen Art, kommt es nicht. Daher verschwinden die Strahlungen in den vorgeschrittenen Kernteilungen des Perlenstadiums fast vollkommen.



Fig. D3. *Aggregata schneideri*.
Anfangsstadien der Kernteilung. 800:1.

Hier will ich noch auf Fig. D3 aufmerksam machen, welche möglicherweise zu derselben Art gehört; wahrscheinlich ist es jedoch, daß sie ein Stadium einer anderen Art ist, von der ich jedoch keine weiteren Stadien finden konnte. Die Kernteilung ist etwas weiter vorgeschritten. Der Hauptunterschied besteht darin, daß es zur Bildung von Chromosomen noch nicht gekommen ist.

Das Chromatin bildet undeutliche Fäden, welche eine Art chromatisches Gerüst bildend, sich ziemlich gleichmäßig in den Kernen verteilen. Es sind mehrere größere und kleinere Nucleolen in den einzelnen Kernen zerstreut. Die die Spindel darstellenden Strahlungen sind hier ebenfalls sehr zart. Den Umfang der Tochterkerne in Betracht ziehend, müssen wir eine sehr starke Reduktion des Parasitenkernes vor dem Beginn der Teilung annehmen.

8. *Aggregata siedleckii* n. sp.

Diese Art, die mir in ziemlich reichlicher Menge zu Gesicht kam, will ich nur mit kurzen Worten erwähnen und nur die Haupt-eigentümlichkeiten hervorheben.

Der Hauptunterschied besteht darin, daß es zu einer Differenzierung des Geschlechtschromatins zu Fäden, die sich ihrerseits zur Bildung von einem Bündel vereinigen, nicht kommt.

Der Kern macht seine Reifung durch, die darin besteht, daß das Caryosom vollkommen aufgelöst wird. Es bleiben nur kleinere Körnchen von ihm übrig, die sich überall im Kerne verteilen. Der größte Teil des Chromatins wandert in das Protoplasma über. Die im Kerne übrig gebliebene Menge ordnet sich in Reihen und ruft ein breites Gerüstwerk hervor. Der Kern wandert zur Peripherie des Parasiten und kommt in breite Berührung mit seiner Oberfläche. Es zeigt sich nun eine ausgesprochene Tendenz, daß die das Kerngerüst bildenden Chromatinzüge zu einem Punkte der Parasitenoberfläche hinklaufen, wie wenn sie dentliche Radien (Chromosomen) bilden möchten.

Während der Bildung des chromatischen Gerüsts hat der Kern eine bedeutende Reduktion erfahren, die durch die starke Auswanderung von Chromatin, ferner durch Ablösung einzelner Teile von ihm herbeigeführt wird. Unserer Ansicht nach ist diese Verkleinerung des Kernumfanges als eine Ausscheidung des trophischen Chromatins zu deuten, welche letztere uns in dem abgestoßenen Kernteil gegeben ist; das Idiochromatin wird von dem reduzierten übrig gebliebenen Kern repräsentiert. Anstatt daß es sich zu Chromatinfasern herausdifferenziert, verteilt es sich im Kerne selbst und vermehrt sich sehr stark, so daß es bald den reduzierten Kern ausfüllt und das weitmaschige Gerüst bildet.

Zur Teilung zerfällt der reduzierte Kern auf einmal in mehrere an Größe variierende Stücke, welche in Berührung mit der Peripherie des Parasiten bleiben. Zuerst stehen sie durch schmale Kernbrücken

miteinander in Verbindung, welche jedoch bald durchreißen. Fig. E1 stellt gerade das Stadium dar, wo der Kern eben im Begriff ist, sich in mehrere Tochterkerne abzuschneiden. Es ist möglich, daß die Kernteilung von seiner mit der Parasitenoberfläche in Berührung stehenden Seite beginnt, indem die die Teilung herbeiführenden Einbuchtungen von dieser Stelle aus beginnen. Dieser Teilungsmodus des Kernes setzt sich ziemlich lange fort. Erst gegen das Ende des Vermehrungsprozesses ordnet sich das Chromatin der Tochterkerne in dentliche Reihen, bis zur Bildung echter Chromosomen um, welche in einem Punkte, wo der Kern in Berührung mit der Oberfläche des Parasiten steht, zusammenlaufen. Die Kernvermehrung geht weiter von diesem Punkte aus, indem die zusammenlaufenden Chromosomen sich spalten und auseinander rücken. Unmittelbar darauf folgt die Durchschnürung des Kernes.

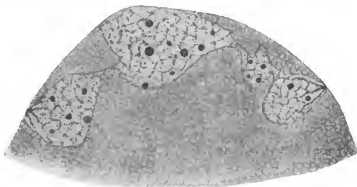


Fig. E1. *Aggregata siebleckii*.
Anfangsstadien der Kernteilung. 800:1.

Die Kernvermehrung wird also auch hier von einer Ausscheidung des trophischen Chromatins eingeleitet. Ein unbedeutender Unterschied besteht nur darin, daß sich das Geschlechtschromatin nicht vollkommen trennt, sondern in einem Teil des Kernes bleibt und sich dort gleichmäßig verteilt. Hier vermehrt es sich auf dessen Kosten, indem es das in ihm eingeschlossene (enthaltene) trophische Chromatin in Geschlechtschromatin umarbeitet.

Das Merkwürdige ist, daß es hier nicht zur Bildung von Spindelstrahlung kommt. Das achromatische Gerüst weder des Protoplasmas, noch des Kernes erfährt irgendwelche Veränderungen. In dieser Hinsicht haben wir drei nahe verwandte Arten, bei welchen ganz ver-

schiedene Verhältnisse existieren. Bei *Aggr. légeri* wird zur Bildung der ersten Spindel ein Teil des achromatischen Kerngerüsts verwendet. Bei *Aggr. schneideri* wird die erste Spindel vom achromatischen Gerüst des Protoplasmas selbst geliefert und bei *Aggr. siedleckii* kommt es überhaupt nicht zur Bildung einer Spindel.

Manchmal habe ich einen ganz anderen Modus von Sporoblastenbildung beobachtet, der obwohl sicherlich anormal, so interessant ist, daß es mir der Mühe wert erscheint, ihn in Kürze zu schildern. Bei der Durchmusterung einer großen Anzahl von Präparaten sieht man manchmal Parasiten, deren Kern zwar seine bedeutende Größe bewahrt hat, durch seine Struktur jedoch gleich in die Augen springt. Er besteht aus vielen Chromatinstäbchen, die nach allen Richtungen verlaufen. Indem sie durch quere Chromatinbälkchen miteinander anastomosieren kommt ein scharfes, weitmaschiges Gerüstwerk zustande (Fig. E2).

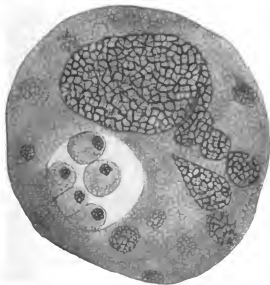


Fig. E2. *Aggregata siedleckii*.

Der Kern hat die Form eines chromatischen Gerüsts; Abschnürung von Tochterkernen; Bildung von Macrogameten. 1000:1.

Außerdem sieht man im Protoplasma viele Kerne von derselben Struktur überall zerstreut, die eine verschiedene Gestalt und

Größe aufweisen. Andere Kerne sieht man, die noch in Verbindung mit der Hauptmasse des Kernes durch eine schmale Chromatinbrücke stehen. Gerade auf der gezeichneten Figur E2 sind genau drei solche Tochterkerne zu sehen, die perlschnurartig hintereinander gereiht sind und nur durch schwache Chromatinstreifen miteinander in Verbindung stehen. Der innerste befindet sich noch durch eine breite Chromatinbrücke mit dem großen Kern in Verbindung. Außerdem sieht man einen Hohlraum, in welchem bereits zwei fertige normalansiehende Sporoblasten (Macrogameten) zu sehen sind; drei andere sind hingegen noch in Abschnürung begriffen. Manchmal sieht man auch an der Oberfläche solche in Bildung begriffene Sporoblasten. Außerdem sind im Präparat eine große Anzahl von fertigen Sporoblasten wahrzunehmen, die ringsherum die große Masse nmlagern, die ich jedoch beim Zeichnen weggelassen habe. Die meisten von ihnen haben die normale Sporoblastengröße, andere sind doppelt bis vierfach so groß. Manche von den großen Sporoblasten sind in Teilung begriffen.

Es ist nicht schwer zu erraten, wie diese Bilder zustande gekommen sind. Der große spongiöse Kern schnürt durch Knospung größere und kleinere Kerne ab, die sich überall ins Plasma verteilen. Die letzteren teilen sich ihrerseits auf direkte Weise, indem sie sich in zwei oder mehrere Stücke zerschnüren bis schließlich die definitiven Sporoblastenkerne gebildet sind. Diese letzteren umgeben sich mit einer Protoplasmapartie und individualisieren sich vom übrigen Körper. Wenn auf diese Weise mehrere solche Sporoblasten im Innern gebildet werden, entsteht ein Hohlraum, den ich als Bruthöhle bezeichnen will. Indem die letztere eine Kommunikation mit der äußeren Umgebung bekommt, gelangen die fertigen Sporoblasten nach außen. Durch innere und oberflächliche Knospung werden immer mehr Sporoblasten gebildet. Hand in Hand mit diesem Prozeß verkleinert sich die Hauptmasse des Parasiten und der sich darin befindende Hauptkern. Entsprechend ihrer Genese haben auch die Sporoblastenkerne im Anfang eine andere Struktur als gewöhnlich. Sie bestehen nicht aus einzelnen Chromatinkörnchen, wie die normal gebildeten Sporoblastenkerne, sondern aus einem Chromatingerüst; außerdem sind sie verhältnismäßig kleiner. Die mehrfach größeren Sporoblasten reduzieren sich durch direkte Teilung zu der normalen Größe. Es teilt sich zuerst der Kern auf direkte Weise in zwei. Zu diesem Zwecke zieht er sich etwas in die Länge, bald darauf entsteht in seiner Mitte eine Einschnürung, die immer tiefer herumgreift, bis die beiden Kerne, nachdem ihre Verbindung in der

Mitte durchgerissen ist, sich voneinander trennen (Fig. E3—4). Hierauf setzt die Protoplasmateilung ein, die auf dieselbe Weise vor sich geht, wie die Kernteilung, d. h. es bildet sich eine Einschnürung auf der Oberfläche des Protoplasmas, die immer tiefer wird, bis die beiden Hälften getrennt sind.

Sehr oft findet eine Kernteilung statt, ohne daß derselben eine Protoplasmateilung folgt. In einem solchen Fall weisen die Sporoblasten zwei Kerne auf (Fig. E5 u. 6). Das Schicksal solcher Sporoblasten habe ich leider nicht verfolgen können. Manchmal unterbleibt die Teilung der großen Sporoblasten; infolgedessen bekommen wir Sporocysten, die sich durch ihre Größe auszeichnen und gleich in die Augen springen.

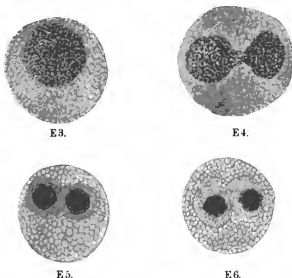


Fig. E3—6. *Aggregata siebleckii*. Verschiedene Kernteilungsstadien. 1500:1.

Sehr oft sind diese Sporoblasten anormal, krankhaft aussehend; sie stellen ihre weitere Entwicklung ein und degenerieren. Ihr Kern zerfällt in kleine Körnchen die sich weiter auflösen, so daß die Sporoblasten keinen Kern mehr besitzen. Von demselben ist nur noch ein sich stärker färbender Fleck zu sehen, der allmählich ins übrige Protoplasma übergeht. Bei der weiteren Degeneration löst sich auch dieser Chromatinfleck, so daß der Sporoblast jetzt eine gleichmäßige Färbung aufweist, die jedoch von einem schmutzigen Ton begleitet ist.

Von hohem Interesse ist zu wissen, wie eigentlich der große Kern eines anormal sich entwickelnden Parasiten zustande kommt; denn er ist doch derjenige, der durch Knospung die Sporoblastenkeime liefert, welche bei normaler Entwicklung dem Geschlechtschromatin ihre Entstehung zu verdanken haben.

Einmal ist es möglich, daß der funktionierende Kern am Ende der Wachstumsperiode seine Struktur umformt, indem zur Bildung des Gerüsts das vorhandene Chromatin verwendet wird. Dann hätten wir es mit einem Falle zu tun, wo das Trophochromatin in Idiochromatin verwandelt wird, dadurch verwischt sich der prinzipielle Unterschied zwischen beiden Chromatinarten.

Es ist aber auch eine zweite Möglichkeit gegeben, die darin besteht, daß der Kern das trophische Chromatin erst zugrunde gehen läßt, es bleibt nur das Chromatin, das die Chromosomen der ersten Spindel zu bilden bestimmt ist. Zur Bildung der letzteren und zur weiteren Teilung kommt es jedoch infolge krankhafter Verhältnisse nicht, sondern das Chromatin fängt zu wachsen an, es treibt nach allen Seiten Chromatinbalken hervor, die sich miteinander verflechten, bis das Chromatin zu der für die Bildung der Sporoblastenkerne nötigen Menge herangewachsen ist, um dann durch Sprossung die weitere Kernvermehrung hervorzurufen. In einem solchen Fall kommt diese eigentümliche Kernvermehrung in keinen Widerspruch mit der Duplizität der chromatischen Substanz.

Leider ist diese Erscheinung zu selten zu beobachten, außerdem sind die Anfangsstadien kaum zu erkennen; erst in ihrem fortgeschrittenen Zustand sind sie leicht in die Augen springend.

9. *Aggregata duboscqi* n. sp.

Diese Art habe ich nach Präparaten studiert, welche mir Herr Professor DUBOSCQ liebenswürdigst zur Verfügung stellte. Sie gehört zu den mittelgroßen Arten. Im erwachsenen Zustande erreicht sie eine Größe von 110—130 μ und eine Breite von 80—100 μ . Für gewöhnlich hat sie eine unregelmäßige Gestalt. Das Protoplasma ist sehr fein wabig, bis granuliert. Der Kern selbst erreicht im Vergleich mit dem ganzen Parasiten eine beträchtliche Größe. Das in ihm vorhandene Chromatin besteht aus äußerst feinen Körnchen, welche sich darin überall gleichmäßig verteilen und demselben ein fein granuläres Aussehen verleihen. Die wabige Struktur tritt äußerst selten zum Vorschein. Das Caryosom ist immer von runder Gestalt und verhältnismäßig klein. Eine Scheidung in eine äußere

Rindenschicht (Basichromatin) und in eine innere Partie (Oxychromatin) ist nicht vorhanden. Vielmehr durchsetzt das Basichromatin das ganze Caryosom in Form von stärkeren und feineren Balken, wodurch ein chromatisches Gerüst hervorgerufen wird, zwischen dessen Balken uns das Plasm in Form von größeren und kleineren Vacuolen entgegentritt. Es werden vollkommen ähnliche Bilder hervorgerufen, welche uns an Metazoeiern bekannt sind. Die Chromatin- auswanderung aus dem Caryosom ist bei weitem nicht so lebhaft, wie bei den anderen Arten. Wie es scheint, erfolgt sie zum größten Teil in gelöstem Zustande; nur hier und da sieht man größere Chromatinkörnchen auswandern, die sich jedoch bald vollkommen auflösen.

Zur Teilung rückt der Kern sowohl bei den weiblichen als auch bei den männlichen Parasiten gegen die Peripherie. Leider gelang es mir nicht, die Bildung der ersten Spindel sowie die Kernauflösung bei den weiblichen Parasiten zu verfolgen. Infolgedessen kann ich nicht sagen, ob bei der ersten Teilung eine komplette Auflösung des Kernes stattfindet, oder er nur eine partielle Auflösung erfährt, indem nur ein Teil von ihm aufgelöst, d. h. abgestoßen wird. In

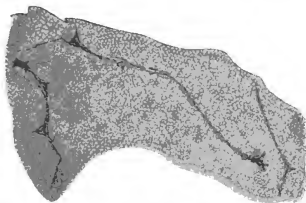


Fig. F. *Aggregata dubosqi*. Die Anfangsteilungen ♀. 1500:1.

manchen Stadien ist die chromatische Substanz in sehr langen schmalen Zügen angeordnet, welche aus einfachen oder mehrfachen Reihen von Chromatinkörnchen bestehen und sich im Plasma in allen Richtungen hinziehen. An einzelnen Stellen sind diese chromatischen Züge, welche wohl mit den Teilungsspindeln bei den übrigen Arten zu identifizieren sind, etwas stärker verdickt und nach außen dornförmig auslaufend (Fig. F). Sicherlich sind diese

Ausläufer als eine Art von Centrosomen aufzufassen, von denen die Kernteilung ausgeht, indem sie sich zuerst spalten und auseinander rücken. Dadurch entstehen neue Spindeln, welche sich ihrerseits auf dieselbe Weise weiter teilen. Es wäre interessant zu wissen.

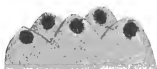


Fig. F1. *Aggregata duboseqi*.
Eine Partie vom Parasiten, Perlen-
stadium. 1800:1.

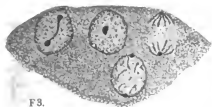
ob diese eigentümlichen Spindeln aus einer einzigen durch sukzessive Teilung entstanden sind. Es gelang mir auch nicht, festzustellen, wie sich diese direkt ins Protoplasma hineinziehenden Chromatinstränge in jene wirklichen Kerne umwandeln, die uns gegen das Ende der Vermehrung entgegentreten. Während des Perlenstadiums ragen die Sporenblasten wenig über die Oberfläche des Parasiten hervor: nach außen sind sie stumpf zugespitzt. Die fertigen Sporoblasten sind $7-9\mu$ groß, oft von einer unregelmäßigen bis amöboiden Form. Das Chromatin des Kerns ist ziemlich dicht, in seiner Mitte zusammengezogen, so daß in seinem peripheren Teil oft gar kein Chromatin vorhanden ist, wodurch er die Färbbarkeit vollkommen einbüßt (Fig. F8).

Bei den männlichen Parasiten bekommt der Kern nach Zerfall des Caryosoms in kleinere Stücke eine dichte, feinkörnige Beschaffenheit. Gleichzeitig verliert er viel von seiner Färbbarkeit; infolgedessen ist er schwer von dem übrigen Protoplasma zu unterscheiden. Er verliert seine scharfe Kontur, indem er nach allen Seiten, zuerst schmale Fortsätze aussendet, welche immer feiner werden und sich in die Länge ziehen. Nach und nach lösen sich diese Fortsätze ab; indem sie sich gleichzeitig, wie der Ursprungskern weiter teilen. In diesem Stadium sind sie oft äußerst schwer und nur durch geeignete Farbstoffe (saurere Farbstoffe) erkenntlich zu machen. In den späteren Stadien gewinnen sie langsam wieder ihre Färbbarkeit durch chromatische Farbstoffe, indem immer mehr färbbare Körnchen in ihnen auftreten (Fig. F2). Man sieht zuerst ein bedeutend größeres Körnchen, über dessen Herkunft ich jedoch nichts positives angeben kann; möglicherweise stammt es von dem zerfallenen Caryosom her. Dieses Körnchen übernimmt die Rolle eines Teilungsorganell (Centriol), ja, wenn man will, ist es mit dem Nucleolocentrosom KETTER'S direkt zu vergleichen (Fig. F3). Bei den Endteilungen werden die Kerne immer kleiner und nehmen

eine runde Gestalt an. Ihre Teilung wird von derjenigen des Nucleolus geleitet. Zu diesem Zwecke zieht sich der letztere etwas in die Länge und schnürt sich in seiner Mitte hantelförmig ein. Seine Teilhälften rücken auseinander, indem sie längere Zeit durch eine lange schmale Verbindungsbrücke in Zusammenhang bleiben; nachdem letztere durchgerissen ist, entstehen zwei Körnchen, welche an entgegengesetzten Seiten ganz an die Kernoberfläche rücken. Gleichzeitig ordnet sich das im Kerne vorhandene Chromatin in kürzere Fädchen (Chromosomen) um, welche mit ihren Enden zu den beiden Centriolen (Nucleolen) zusammenlaufen. Letztere wandern auseinander und ziehen die Chromosomen mit sich. Dadurch entstehen zwei Chromosomengruppen, welche sich in zwei neue Kerne umwandeln (Fig. F3). Bei den letzten Teilungen unterbleibt jedoch die Umordnung des Chromatins in deutliche Chromosomen. Es findet eine Durchschnürung des sich zu diesem Zweck verlängernden Kernes statt, wobei zu erwähnen ist, daß das Centriol (Nucleolus) noch weiter seine Rolle bei der Teilung spielt.



F2.



F3.

Fig. F2—3. *Aggregata duboscqi*.

F2 Kerne, welche ihre Färbbarkeit durch Chromatinfarbstoffe wieder gewinnen.

F3. Verschiedene Stadien der Kernteilung mit dem Nucleolus-centrosom. 1500:1.

Die Entwicklung der Spermatiden findet auf dieselbe Weise wie bei den übrigen Arten statt, nur daß sie hier infolge der Kleinheit der Elemente nicht so gut zu verfolgen ist. In den späteren Stadien finde ich die Sporoblasten mit einem beträchtlich größeren Kern versehen, welcher eine verschiedene Struktur aufweisen kann. Meistens ist das Chromatin in seiner Mitte zusammengeballt; so daß der Rest des Kernes als ein heller Hof um diese Chromatinverdichtung erscheint (Fig. F4). Oft ist das Chromatin in ein sehr

langes Gebilde ausgezogen und macht den Eindruck, als ob es ein eingedrungenes Spermatid wäre (Fig. F5).

Bei keiner zweiten Art konnte in diesem Stadium Chromatinauswanderung aus dem Kern in so großer Menge beobachtet werden, wie bei dieser Art. Wie man aus Fig. F5 ersieht, ist der Kern von einer größeren Menge Chromatinkörnchen umgeben, welche ans ihm ausgewandert sind. Andere sind eben im Begriff, in das Plasma überzutreten und befinden sich gerade an der Kerngrenze; in den nächstfolgenden Figuren F6, 7 ist um die chromatische Substanz

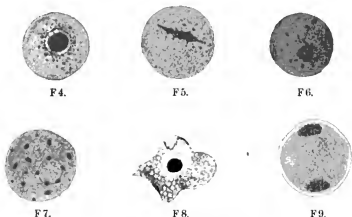


Fig. F4—9. *Aggregata duboscqi*.

F4—7 Chromatinauswanderung aus dem Sporocysten Kern: F8 Sporoblast, amüboide Form aufweisend; F9 Sporocyste mit zwei Kernen.

kein heller Hof mehr vorhanden. Die Chromatinauswanderung ist ebenso intensiv. In Fig. F8 sind alle größeren Chromatinkörnchen aus dem Kern ausgetreten, infolgedessen sieht er sehr blaß aus; es ist nur noch etwas Chromatin in feinem Zustande in ihm vorhanden. Er ist deshalb sehr schwer vom übrigen Protoplasma zu unterscheiden. Erst beim Beginn der Teilung fängt sein Inhalt sich wieder intensiver zu färben an. Die aus dem Kerne ausgetretenen Chromatinkörnchen werden, wie es scheint, bald vollkommen aufgelöst. Es werden in der ca. 10 μ großen Cyste acht Sporozoiten gebildet.

Diese Art stammt aus Luc-sur-mère. Es ist möglich, daß sie das Geschlechtsstadium von *Aggregata coelomica*, welche LÉGER (1901)

aus dem in *Mytilus edulis* vorkommendem Krebs, *Pinnotheres pisum* aus derselben Gegend beschrieben hat.

Hier anschließend will ich ein Bild und eine kurze Beschreibung von einer Art geben, die ich gelegentlich beobachtet habe.

Das Caryosom dieser Art zeichnet sich dadurch aus, daß es im vollkommen ausgewachsenen Zustande des Parasiten keine Differenzierung in eine äußere stark färbare Rindenschicht und eine acidophile innere Partie anweist. Das ganze Caryosom besteht aus vielen Chromatinsträngen, die unregelmäßig verlaufen und ein richtiges Gerüst bilden; die Hohlräume zwischen den einzelnen Chromatinsträngen treten wie Vacuolen hervor. In der Mitte des Caryosoms ist das Chromatingerüst viel dichter, wodurch eine stärkere

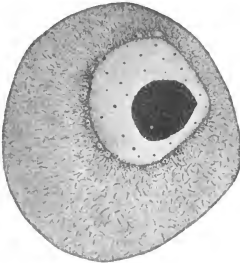


Fig. G1. *Aggregata* sp.

Die Auswanderung des Trophochromatins in Form von kurzen, aus kleinen Körnchen zusammengesetzten Stäbchen. 600:1.

Färbbarkeit desselben hervorgerufen wird. Bei oberflächlicher Einstellung sowie auf optischen Querschnitten sieht man, wie die Vacuolen direkt auf die Oberfläche ohne jede Abgrenzung stoßen. Bei der Reifung wandert das Chromatin aus dem Kern in Form von ganz kleinen Körnchen aus, die sich zu kurzen Reihen ordnen und im ganzen Protoplasma verteilen (Fig. G1). Dadurch verursachen sie eine intensive Färbbarkeit des Protoplasmas. Ihre Auswanderung

aus dem Kern wird durch ihre dichte Ansammlung um den Kern herum demonstriert.



Fig. G 2. *Aggregata* sp.
Der Kern mit dem Caryosom. 600:1.

Ans dem Caryosom treten außerdem auch größere Körnchen heraus, die, ihren Weg weiter fortsetzend, ans dem Kern in das Protoplasma übertreten, wo sie sich auflösen. Gerade in der Nähe des Kernes sind sie in größerer Anzahl vorhanden.

In Fig. G 2 ist ein Kern von einer nicht bestimmten *Aggregata* gegeben, dessen riesenhaftes Caryosom $35\ \mu$ — die Größe des ovalen Kernes ist $75:60\ \mu$ — aufweist. Die äußere Schicht zeichnet sich durch die große Anzahl Vacuolen aus, die nach innen an Größe abnehmen; dann kommt eine Zone die von

einer großen Anzahl von stärkeren Chromatinstäbchen eingenommen ist. Auf demselben Bild ist leicht zu verfolgen, woher diese Stäbchen ihre Genese nehmen. Man kann nämlich verfolgen, wie das feine Chromatingerüst einer allmählichen Auflösung anheimfällt und wie sich das aufgelöste Chromatin zu diesen Chromatinstäbchen kondensiert. Da die Umbildung des Chromatins in Form eines excentrischen Ringes begonnen hat und langsam nach außen und innen vordringt, hat sich in der Mitte des Caryosoms eine Chromatinkugel erhalten, die ganz dieselbe Beschaffenheit aufweist, wie der Randrest. Das wirft einiges Licht über die Art, wie die Differenzierung der beiden Zonen (Partien) im Caryosom im allgemeinen vor sich geht, was ich im Zusammenhang an anderer Stelle behandeln werde.

11. *Aggregata* in der Sepia.

Die bisherigen von den früheren Forschern gemachten Untersuchungen über die *Aggregata* beziehen sich fast ausschließlich auf die in *Sepia* vorkommenden Arten. Nur MINGAZZINI (1892) hat ausführlichere Beobachtungen über die Arten, die in *Octopus* leben, aus geführt. Dieselben sind aber nur in vivo gemacht, infolgedessen

hat er nicht recht viel von den feineren Lebensprozessen dieser Parasiten eruiert; dasselbe gilt auch für die viel frühere von EBERTH und SCHNEIDER gemachten Mitteilungen.

Die wichtigste Arbeit, die uns über diese Gruppe von SIEDLECKI (98) geliefert wurde, stützt sich auf Beobachtungen, die nur an in der *Sepia* schmarotzenden *Aggr. eberthi* gemacht wurden.

Bis jetzt wurde in *Sepia* nur eine einzige Art unterschieden. Nach meinen Untersuchungen hat es sich jedoch herausgestellt, daß die in diesen Tieren vorkommenden *Aggregata*-Formen, ähnlich wie beim *Octopus*, in eine ganze Anzahl von Arten eingeteilt werden müssen. Nicht allein beherbergen die aus verschiedenen Lokalitäten herstammenden Sepien ihre eigene *Aggregata*-Species, sondern es können auch in einem und demselben Darm untereinander vermischt mehrere Arten vorkommen. Dieser Umstand legt dem Verständnis der Entwicklungserscheinungen große Hindernisse in den Weg.

Die Beschreibungen der meisten Forscher beziehen sich auf erwachsene und halberwachsene Stadien und auf die Sporulation. Nur SIEDLECKI hat sehr junge Stadien abgebildet und beschrieben. Er hielt sie irrümlicherweise für Sporozoiten, die soeben in die Wirtszelle eingedrungen sind. Das in seiner Fig. 1 gezeichnete Tier gehört einem viel späterem Stadium zu, in welchem die Parasiten vollkommen ihre Bewegung verloren und wichtige Veränderungen im Protoplasma und vor allem im Kern erfahren haben, so daß mir seine ausführliche Beschreibung über die Bewegung und das Eindringen des Parasiten in die Darmwand ganz unverständlich ist. Ich bekomme den Eindruck, daß er die allerjüngsten Stadien — die Merozoiten — in ihrem freien Zustande und unmittelbar nach ihrem Eindringen in die Wirtszelle ebenfalls nicht gesehen hat, da er sie sonst gezeichnet und beschrieben hätte, was mich um so mehr wundert, als sie in den Ansstrichpräparaten keine so große Seltenheit sind.

Wie bereits erwähnt, findet die Infektion der Sepien vermittelt der verschiedenen Krabben statt, welche erstere auffressen. Die ungeschlechtliche Vermehrung der *Aggregata*-Arten spielt sich in der Darmwand dieser Crustaceen ab.

A. Wachstum der Parasiten.

Beobachtungen im lebenden Zustande wurden in Cavalière, Cetta und Triest gemacht. Die der folgenden Darstellung zugrunde liegenden Beobachtungen stammen aus Triest. Da ich

noch nicht die ganze Entwicklung dieser Art verfolgen konnte, stelle ich sie provisorisch zu *Aggregata eberthi*.

Die im Darm von *Sepia* freigewordenen Schizonten besitzen, wie es scheint, das Vermögen, ihre Form stark zu verändern, was man aus der verschiedenen Gestalt der jungen Parasiten erschließen kann.

In frischem Zustande sind die Merozoiten schwach mondförmig gebogen mit stärker zugespitztem Vorderende, an dem man jedoch im Anfang keine besondere Differenzierung wahrnehmen kann, die man als Rostrum bezeichnen könnte. Das hintere Ende ist gewöhnlich breiter, stumpf abgesetzt. Das junge Würmchen ist von einer abgeplatteten Gestalt, so daß man eine Ober- und Unterseite unterscheiden kann, die ungefähr doppelt so breit ist, als die abgerundeten Seitenflächen.

Mit mittelstarker Vergrößerung sieht das Protoplasma feinkörnelt aus, bei stärkerer Vergrößerung zerfällt diese Struktur jedoch in ein feines Netzwerk (Fig. 60), nach außen ist der Parasit von den Waben direkt abgeschlossen, ohne irgend eine besonders differenzierte Schicht. Aus dieser kurzen Beschreibung ist also zu ersehen, daß in Hinsicht ihrer Struktur, die Merozoiten der *Aggregata*, sich in vollkommenem Einklang mit den Coccidien befinden. Insbesondere ist die feinalveoläre Struktur der Merozoiten in Ausstrichpräparaten sehr gut zu beobachten. Der Kern der Parasiten tritt auf gefärbten Präparaten scharf hervor. Er befindet sich im Anfang ganz im Hinterende und ist, nicht wie SIEBLECKI meint, kompakt, sondern besteht aus lanter einzelnen gleichmäßig verteilten Körnchen, die durch feine Lininfäden miteinander verbunden sind.

Noch im freien Zustande des Merozoiten fängt der sich am Hinterende befindende Kern an, gegen die Mitte vorzurücken; gleichzeitig damit macht sich eine Veränderung in seiner Struktur bemerkbar, die darin besteht, daß seine Körnchen sich zu vergrößern beginnen, indem einzelne unter sich verschmelzen und sich in dentlichen Reihen ordnen (Fig. 61).

Einige der Chromatinkörnchen rücken in der Mitte des Kernes oder ein wenig mehr peripher etwas dichter zusammen, indem sie sich gleichzeitig durch einen hellen Hof von den übrigen abgrenzen. Bald darauf tritt zwischen diesen Körnchen eine stärker lichtbrechende, sich diffus färbende Substanz (Plastin) auf, welche die Körnchen zu einem Caryosom miteinander verkittet. Im Anfang sind diese in der Kittsubstanz (Plastin Nucleolarsubstanz usw.) deutlich zu unterscheiden (Fig. 62); bald darauf verschwinden sie; wahr-

scheinlich lösen sie sich darin auf, da sich das Caryosom jetzt stärker färbt (Fig. 63). Offenbar wird diese Kittsubstanz von den Chromatinkörnchen selbst produziert. Das Caryosom entsteht also ganz auf dieselbe Weise, wie dies zuerst von SCHAUDINN (1900) und von mir (1907b, c) für die Coccidien und von SGHELLACK (1907) für die Gregarinen festgestellt wurde.

Die Bildung des Caryosoms fällt gewöhnlich mit dem Eindringen des Parasiten in die Wirtszelle zusammen (Fig. 64). Gleichzeitig damit fangen auch die Wachstumsprozesse an, die sich durch die wichtigen Veränderungen des Protoplasmas und des Kernes kund geben. Vor allem nimmt das junge Caryosom so rasch an Größe zu, daß es bald mehr als die Hälfte des Kernes einnimmt. Gleichzeitig drängt es die Chromatinkörnchen mehr an der Oberfläche des letzteren herans, wo sie sich in eine oder zwei Schichten ordnen, wobei sie einen körnchenfreien Hof um das Caryosom frei lassen. Ein, selten zwei Chromatinkörnchen zeichnen sich durch ihre Größe von ihrer Umgebung aus, manchmal scheint es, besonders, wenn sie sich unter dem Caryosom befinden oder von ihm überlagert sind, als ob sie in Verbindung mit ihm ständen. An günstigen Präparaten sieht man jedoch, daß sie ganz unabhängig von ihm sind. Ich gewinne den Eindruck, daß sie durch Vereinigung von mehreren Chromatinkörnchen zustande kommen (Fig. 65). SIEDLECKI bringt diese stärkere chromatische Verdichtung in Zusammenhang mit dem Caryosom und bezeichnet es als Nebencaryosom (Caryosom secondaire). Er glaubt, daß das Chromatin des Kernes durch Vermittelung des Nebencaryosoms von dem Hauptcaryosom aufgenommen wird. Diese Annahme SIEDLECKIS ist nach unserer Meinung für die Arten die uns bei unseren Beobachtungen vorgelegen haben, unzutreffend.

An lebenden Tieren, in welchen das Caryosom durch starke Lichtbrechung deutlich hervortritt, sieht man, wie im feinwabigen Protoplasma mehrere verhältnismäßig ziemlich große, stark glänzende Kügelchen auftreten. Sie verteilen sich in den beiden Enden des Parasiten, immer jedoch in ziemlicher Entfernung vom Kern (Fig. 66a, b). Da sie sich durch Osmiumsäure schwärzen, ist die Vermutung SIEDLECKI's, daß wir hier mit fettartigen Produkten zu tun haben, sehr nahe liegend. Außerdem treten im Protoplasma noch eine Anzahl anderer viel kleinerer Körnchen auf, die von den größeren in Hinsicht auf ihre chemische Zusammensetzung zu unterscheiden sind. Später nehmen sie wohl an Größe und Zahl zu und stellen die Reservestoffe dar, die wir als Paramylon bezeichnen wollen.

Gleichzeitig mit der Bildung der Reservestoffe treten im Plasma eine Anzahl heller, größerer und kleinerer Stellen auf, die ihm je nach ihrer Menge eine mehr oder minder stark vacuoläre Struktur verleihen (Fig. 63, 65).

Während des späteren Wachstums finden, abgesehen von der starken Anhäufung von Reservestoffen und der starken Vacuolisierung des Protoplasmas, keine nennenswerten Veränderungen in letzterem statt. Fig. 90 stellt einen erwachsenen Parasiten dar; sie ist nach dem Leben gezeichnet. Das Protoplasma ist erfüllt von einer bedeutenden Menge von größeren Vacuolen, welche durch schmale Plasmazüge voneinander getrennt sind. Die Reservahrung, welche in großer Menge in Form von kleinen Körnchen vorhanden ist, ist zwischen den Vacuolen verteilt. Der Kern ist an die Oberfläche des Parasiten gerückt und tritt durch seine helle, blasenähnliche Gestalt hervor. Das Caryosom — hier in drei Stücke zerfallen — fällt durch seine stärkere Lichtbrechung auf. Es sind noch einige in verschiedene Richtungen verlaufende stärker lichtbrechende Stränge zu sehen, welche offenbar chromatischer Natur sind. Der lebende Parasit hat eine grünlich hyaline Farbe. Mehr Details sind am lebenden Tier nicht zu sehen.

Während der vegetativen Periode stellt vor allem der Kern den Schauplatz dar, auf dem sich eine Reihe wichtiger Umwandlungen abspielen. Letztere will ich im folgenden ausführlich darstellen und lege ihnen die am fixierten Material gemachten Beobachtungen zugrunde.

In dem jungen Parasiten ist das bereits erwähnte sich gleichmäßig färbende Caryosom bereits so groß herangewachsen, daß es oft mehr als die Hälfte des Kernes anspricht. Die Chromatinkörnchen sind mehr oberflächlich verteilt und lassen dadurch die Kerngrenze scharf hervortreten. Im Kerne selbst ist durch die regelmäßige Anordnung der Lininfäden eine feinalveoläre Struktur vorhanden. Vor allem verschwinden die Chromatinkörnchen, welche nach der Bildung des Caryosoms im Kerne des Merozoiten übrig blieben.

Offenbar verteilen sie sich gleichmäßig in dem heranwachsenden Kern. Andererseits vermischen sie sich mit dem aus dem Caryosom in größerer Menge anstretenden Chromatinkörnchen; letztere lösen sich jedoch zum größten Teil auf. Im Anfang bildet das gelöste Chromatin feine Stränge die unter sich ein chromatisches Netz bilden, das sich auf der Kernoberfläche stärker verdichtet und die Kerngrenze hervorruft. Gegen das Caryosom ist das Netz immer spärlicher bis es vollkommen verschwindet (Fig. 67). Diese Kern-

struktur wurde auch von den früheren Autoren gesehen und von SIEDLECKI ausführlicher beschrieben. Sie ist auf Ausstrichpräparaten zu beobachten. Manchmal kann man sie aber auch auf Schnitten sehen. SIEDLECKI schreibt diese Struktur dem ausgebildeten Kern zu, was kaum zutrifft; vielmehr löst sich das Chromatin weiter auf, indem gleichzeitig eine gleichmäßige Verteilung im ganzen Kern stattfindet. Dadurch bekommt letzterer wieder seine frühere feinewabige Struktur. Durch die Auflösung des Chromatins im Kernsaft gewinnt er bedeutend an Färbbarkeit; bei starker Differenzierung kann er jedoch vollkommen entfärbt werden und den Eindruck erwecken, wie wenn er chromatinfrei wäre.

In diesem Zustande wird die Kerngrenze ähnlich wie bei den früher beschriebenen Arten durch die verschiedene Struktur von Kern und Protoplasma hervorgebracht.

Das Caryosom besaß im Anfang eine homogene Struktur. Bald löste sich jedoch das Chromatin in seinem Innern an einzelnen Stellen auf, wodurch eine große Anzahl kleiner Vacuolen gebildet werden. Letztere sind in den meisten Fällen so dicht angeordnet, daß die zwischen denselben verlaufenden Chromatinreste ein förmliches Netzwerk bilden. Die äußere Partie des Caryosoms nimmt keinen Anteil an dieser regelmäßigen Auflösung, obwohl sie auch in beträchtlicher Anzahl größere und kleinere Vacuolen aufweisen kann. Diese äußere sogenannte Rindenschicht ist scharf von der inneren reticulären Partie durch einen sich tiefer färbenden Strich getrennt. An der Grenze beider Partien, oder mehr dem Centrum zu, lösen sich die zwischen den Vacuolen verlaufenden Chromatinbalken auf, wodurch die ersteren zusammenfließen, d. h. sie vereinigen sich miteinander und bilden eine größere Vacuole. Letztere fängt an, sich zu vergrößern, da sich in ihrer Umgebung immer mehr Chromatinbalken auflösen; die dazugehörigen Vacuolen werden in sie einverleibt. Sie wirkt sozusagen wie ein Auflösungscentrum, von dem aus die Chromatinbalken aufgelöst werden. In Fig. 68 sind diese Verhältnisse dargestellt; man sieht die äußere Rindenschicht, das Innere vom Caryosom ist von dem Chromatinreticulum eingenommen. An der Grenze beider Partien befindet sich außerdem die größere Vacuole. Die Auflösung der die letzterwähnte Vacuole umgebenden Chromatinbalken gibt sich durch die stärkere Färbbarkeit ihrer Umgebung kund. Oft löst sich nur eine kleine Partie in der Mitte des Caryosoms auf. In einem solchen Fall bleibt die Rindenschicht sehr breit; nicht selten begegnet man auch Fällen, wo in der Mitte des Caryosoms keine Chromatinauflösung stattfindet.

Es löst sich hingegen ringsherum nur eine schmale Zone auf, wodurch eine vacuolierte Chromatinkugel in der Mitte des Caryosoms entsteht, die von der Rindenschicht durch einen mehr oder minder breiten, hellen Hof getrennt ist (Fig. 87). Obwohl wir es hier mit Ausnahmen zu tun haben, sind sie doch geeignet, auf die Art und Weise, wie die Veränderungen im Caryosom vor sich gehen, Licht zu werfen. Die auf diese Weise entstandene centrale Partie im Caryosom kann ihrerseits verschiedene Strukturen aufweisen. Einmal kann sie von einer beträchtlichen Menge größerer und kleinerer Chromatinkörnchen erfüllt sein; oft sind die Körnchen jedoch bedeutend kleiner und weniger zahlreich. In einem solchen Falle sind sie in einen dicken Chromatinbrei eingebettet, der sich durch seine starke Färbbarkeit auszeichnet. Da der Inhalt des Caryosoms andauernd auswandert, treten oft Zustände ein, in denen das Innere desselben sehr hell ist und fast gar keine Chromatinkörnchen mehr enthält, außerdem ist so wenig gelöstes Chromatin darin geblieben, daß das Innere des Caryosoms oft vollkommen farblos erscheint. Durch acidophile Farbstoffe wird jetzt nur eine zarte Färbung erzielt. Die Annahme ist wohl berechtigt, daß wir es hier mit zwei verschiedenen Substanzen zu tun haben, so weit es aus der Differenz in dem Färbungsvermögen geschlossen werden kann. Die Rindenschicht zeigt eine starke Neigung zu den basischen Farbstoffen. Die innere Substanz färbt sich hingegen nur mit saueren Farbstoffen. Wie weiter unten ausgeführt wird, zeigt diese Eigenschaft auch der Kern in den späteren Stadien.

Die Rindenschicht des Caryosoms weist eine größere Anzahl Vacuolen auf, welche nicht als Querschnitte von Kanälen gedeutet werden dürfen, die von dem Innern bis zur Oberfläche führen. Oft ist die Rindenschicht so dünn, daß die Vacuolen die innere und äußere Fläche dieser Schicht berühren und wie Kanäle aussehen. Bei oberflächlicher Einstellung ist die Oberfläche in diesem Falle mit vielen Löchern bedeckt, die bis zum Innern führen (Fig. 11). Durch diese Löcher tritt das Chromatin in Form von Körnchen oder in gelöstem Zustande heraus. An einer oder mehreren Stellen wird die Rindenschicht des Caryosoms in den meisten Fällen vollkommen aufgelöst, wodurch breitere micropylähnliche Kanäle entstehen, durch welche das Chromatin in großer Menge aus dem Innern austritt. Über diese Erscheinung will ich jedoch eine ausführlichere Beschreibung geben, da sie mit der sogenannten Knospung des Caryosoms verbunden ist (*Bourgeonnement du Caryosom* SIEDELCKI'S).

Die erste Knospung des Caryosoms bringt SIEDLECKI in Zusammenhang mit dem sekundären Caryosom, das um diese Zeit als ein ganz kleines Bläschen durch ein mehr oder minder langes Stielchen in Verbindung mit dem Hauptcaryosom stehen soll. Da ich an anderer Stelle bereits ausführlicher auseinander gesetzt habe, daß dieses „Nebencaryosom“ bei vielen Arten gar nicht existiert, und, wo es vorzukommen scheint, in den späteren Stadien vollkommen verschwindet, so glaube ich annehmen zu dürfen, daß diese Ansicht SIEDLECKI's nicht zutreffend ist. Die Knospung des Caryosoms beginnt oft bereits in halberwachsenen Parasiten. Durch die „Micropyle“ strömt das Chromatin aus dem Caryosom in gelöstem Zustande in Form von einem Tropfen heraus. Möglicherweise bekommen letztere an ihrer Oberfläche eine dichtere Konsistenz, und fangen

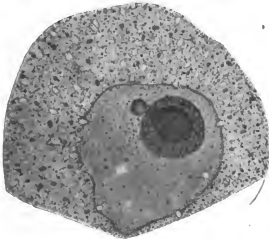


Fig J1. *Aggregata mingazzini*.
Ein Teil vom Parasiten mit dem ganzen Kern. 500:1.

an, sich gleichzeitig stärker zu färben als im Innern; von einer harten Rinde kann kaum die Rede sein, da das winzige Kügelchen durch das ständige Hinzuströmen von neuer Substanz aus dem Hauptcaryosom sich stark vergrößert, was die Ausdehnung ihrer Rindenschicht zur Folge hat. Nachdem das zweite Caryosom eine bestimmte Größe erreicht hat, löst es sich von seinem Bildner ab. Allerdings scheint dies nicht immer der Fall zu sein, da es sehr oft sich mit dem Muttercaryosom noch in Verbindung befindet, wenn bereits die Bildung eines zweiten Nebencaryosoms auf dieselbe Weise

begonnen hat. Doch kann die Erscheinung auch in dem Sinne gedeutet werden, daß zwei, ja oft mehrere Nebencaryosomen gleichzeitig aus dem Hauptcaryosom ihre Entstehung nehmen, nur daß einzelne davon ihre Bildung früher anfangen als die anderen. Durch diese rasche Knospung können wir oft Bilder zu sehen bekommen, wo die Micropyle von mehreren Kugeln umlagert ist, die alle durch Stielchen mit ihm in Verbindung stehen können. Die losgelösten sekundären Caryosomen können ihrerseits knospen; ihre Vermehrung kann oft noch in einer Zeit beginnen, wo sie noch im Zusammenhang mit ihrer Mutter stehen. In dem Maße, wie die neuen Caryosomen gebildet werden, verkleinert sich das Hauptcaryosom an Volumen. Ich glaube jedoch nicht, daß die Bildung dieser sekundären Caryosomen in allen Fällen den Zerfall — die Auflösung des Caryosoms bedeutet. Viel wahrscheinlicher scheint es mir, daß diese Erscheinung eine Folge der lebhaften vegetativen Tätigkeit dieses Organs ist. Aus dem Innern des Caryosoms strömt ständig eine eosinophile Substanz herans, die sicherlich zur Bildung der Reservestoffe verwendet wird. Diese eosinophile Substanz ist allem Anschein nach ihrerseits ein Umwandlungsprodukt der Rindenschicht; oder wird wenigstens durch deren Vermittlung gebildet. Ich stelle mir diesen Prozeß wie eine Art Oxydation vor, die um so lebhafter vor sich geht, je größer die Oberfläche der Rindenschicht ist. Eine bedeutende Ausdehnung (Vergrößerung) der Oberfläche wird dadurch erzielt, daß das Hauptcaryosom in viele einzelne zerfällt.

Eine Bestätigung meiner Ansicht über die funktionelle Bedeutung der Rindenschicht und über die Weise, wie diese Funktion vor sich geht, erblicke ich in der Form und Struktur des Caryosoms von *Aggregata légeri*, wo es eine riesenhafte geschlängelte Form erreicht; außerdem bildet es nach innen Falten erster und zweiter Ordnung. Dadurch wird eine weit größere Oberfläche erzielt, als wenn das Gebilde eine runde Gestalt hätte. Aus der Größe der Oberfläche kann man umgekehrt sich über die enorme Tätigkeit des Organs während der Wachstumsperiode des Parasiten eine Vorstellung machen.

Daher erblicke ich in der Knospung des Caryosoms, wie vorhin bereits erwähnt, ein Zeichen lebhafter vegetativer Tätigkeit.

Dabei ist die Umwandlung des Basichromatins in Oxichromatin und umgekehrt auf das schönste bei den Knospungserscheinungen des Caryosoms zu verfolgen.

Andererseits können auch solche Fälle vorkommen, wo sich im Caryosom selbst eine große Anzahl von größeren Kugeln bilden,

welche genau dieselbe Struktur wie die Nebencaryosomen aufweisen, d. h. es ist an jeder solchen Kugel eine Rindenschicht und eine centrale sich nicht oder schwach färbende Partie zu unterscheiden. Diese Kugeln wandern durch die Micropyle heraus und verteilen sich überall im Kern, wo sie sich dann langsam auflösen (Fig. 74). Manchmal sieht man auch solche Haupt- und Sekundär-caryosome, deren Inneres durch eine größere Anzahl von aus der Rindenschicht hineinragende Chromatinwände mehr oder minder in Kammern eingeteilt ist. Dadurch kommen die beiden Partien des Caryosoms nicht mehr scharf zum Ausdruck (Fig. H 2).



Fig. H 2. *Aggregata mingazzini* ♂ (?).

Ein Teil der Parasiten mit dem ganzen Kern. Das Caryosom ist noch in eine Rindenschicht und innere Partie differenziert. 800:1.

Durch die starke Tätigkeit des Caryosoms wird eine große Menge von Chromatin gebildet, die sich einerseits im Kern verteilt, zum größten Teil aber ins Plasma überwandert, wo es zur Bildung der Nahrungsstoffe verwendet wird. Durch die große Chromatinmenge bekommt ersterer eine äußerst dichte Konsistenz; in vielen Fällen wird die Wabenstruktur vollkommen verdeckt; meistens ist sie aber, obwohl sehr undeutlich, doch zu beobachten. Außerdem sind ziemlich in allen Fällen eine Anzahl von größeren Chromatinkörnchen vorhanden, welche überall im Kerne verteilt sind.

a) Bildung von Vacuolen im Kern.

Eine andere Erscheinung, die sich allen früheren Forschern entzogen hat, und welche bis jetzt, so weit meine Literaturkenntnisse

reichen, überhaupt nicht beobachtet worden ist, will ich hier kurz erwähnen, da sie eine wichtige Veränderung der Protoplasmastruktur mit sich führt. Das ist die Bildung von Vacuolen im Innern des Kerns. Allerdings hat bereits LAUNOY (1903) in den Leberzellen von *Eupagurus bernhardi* in den Zellkernen die Bildung von zwei Arten von Vacuolen beobachtet. Die eine Art wird von den Nucleolen gebildet, ihr Inhalt weist acidophile Eigenschaften auf. Ich möchte sie mit den bei *Aggregata* aus dem Caryosom heraustretenden Chromatinkörnchen identifizieren, welche bei flüchtiger Beobachtung ebenfalls wie Vacuolen aussehen. Die andere Art von Vacuolen könnte eher ihre Bezeichnung rechtfertigen, und es könnte ihnen dieselbe physiologische Bedeutung zukommen wie den im nachfolgenden zu beschreibenden Vacuolen. Man bemerkt ziemlich überall in den etwas vorgeschrittenen Wachstumsstadien, wie sich im Kern größere und kleinere helle Stellen bilden, die während ihrer lebhaften Entstehung eine beträchtliche Anzahl — bis zu 10 und darüber — erreichen können. Dieselben sehen wie Vacuolen aus; sie sind sicherlich von einer hellen, sich nicht färbenden Flüssigkeit gefüllt. Von ihrer Umgebung sind sie scharf abgegrenzt, ohne irgend eine besonders differenzierte Hülle zu besitzen, da die Chromatinkörnchen unmittelbar an ihre Oberfläche stoßen (Fig. 75). Wahrscheinlich durch Flüssigkeitsaufnahme nehmen sie an Größe zu. Ich glaube nicht, daß sie pulsieren können. Sie entstehen ziemlich in der Mitte des Kerns, von wo sie zu dessen Oberfläche wandern; dort bleiben sie jedoch nicht stehen, sondern treten direkt ins Protoplasma über. Der Auswanderungsprozeß ist manchmal so stark, daß der Kern seine glatte Kontur vollkommen verliert. In einem solchen Falle sieht man in der Nähe der Kernoberfläche, aber noch im Kerne selbst, viele Vacuolen angesammelt, einige bereits in Berührung mit derselben, andere mit einem Teil bereits ins Plasma eingedrungen, dritte, die bereits ganz ins letztere übergetreten und mehr oder minder weit fortgewandert sind, oder mit ihrem Hinterende noch an die Kerngrenze anstoßen (Fig. 69).

Sowie eine Vacuole die Kernoberfläche erreicht, kommt sie, da keine besonders differenzierte Kernmembran existiert, in unmittelbare Berührung mit dem Protoplasma zu liegen. In ihrer ganzen Ausdehnung ist sie aber noch vom Kern umflossen. Wenn eine größere Anzahl von Vacuolen im Begriff sind auszuwandern, sieht der Kern wie geflammt aus; und zwar werden die mehr oder minder tiefen Einbuchtungen in ihm von den austretenden Vacuolen eingenommen.

Ein geflammter Kern war bereits öfters bei Gregarinen und manchen Coccidien beschrieben. Es ist interessant festzustellen, ob nicht auch dort diese Kernform mit einer Vacuolenbildung in Zusammenhang steht; aber vielleicht geht diese Vacuolenproduktion dort nicht so stark und so deutlich vor sich, infolgedessen ist sie übersehen worden. Bei *Adelea zonula*, wo ich die Verhältnisse in Fig. 2 und 3, Taf. 2 (MOROFF 1906 b) gezeichnet habe, könnte man meinen, daß eine solche Vacuolenauswanderung aus dem Kern stattfindet, nur daß die Vacuolen dort nicht viel größer als die Waben des Protoplasmas sind. Daher ist diese Erscheinung von mir übersehen worden; insbesondere sind manche an den Kern anstoßende Waben deutlich größer als die übrigen. Eine Differenz in der Färbung habe ich allerdings nicht gezeichnet.

Die Vacuolen im Protoplasma zerstreuen sich überall, indem sie meistens um den Kern herum eine radiäre Anordnung annehmen (Fig. 84); sehr oft sind sie jedoch ganz regellos verteilt; oft sind sie von einem schwarzen Ring umgeben, der wie ein eingerollter Chromatinfaden aussieht (Fig. 70); ich glaube annehmen zu dürfen, daß dieser Ring Ausscheidung der Vacuole selbst ist. In vielen Fällen sind letztere in einer so großen Anzahl zu sehen, daß sie dem Protoplasma ein stark vacuoläres Aussehen verleihen (Fig. 84, 88). Oft stoßen mehrere Vacuolen zusammen, indem sie durch eine ganz schmale Protoplasmaschicht voneinander getrennt bleiben. Dadurch können riesige Vacuolen entstehen, die sich durch ihre Farblosigkeit von ihrer Umgebung hervorheben. Zuerst hatte ich irrtümlicherweise die Entstehung dieser Vacuolen im Protoplasma durch Anflösung der Wabenwände an verschiedenen Stellen zu erklären gesucht, wofür je mehrere Waben zu einer einzigen verschmelzen; schließlich bin ich durch Beobachtungen an extremen Fällen auf die richtige Genese derselben gekommen.

Durch die Ablagerung größerer Mengen von Reservestoffen können die Vacuolen bis zum gewissen Grade verdeckt werden.

Es ist nun die Frage, welche Bedeutung besitzen diese Vacuolen? Sie kommen vielleicht bei allen *Aggregata*-Arten vor, nur daß sie sich bei einzelnen durch ihre enorme Menge auszeichnen. Hervorzuheben ist zuerst, daß ihre lebhafteste Bildung mit der stärksten vegetativen Tätigkeit des Kerns zusammenfällt. Daher ist zuerst daran zu denken, daß wir es hier mit aus dem chemischen Stoffwechselprozeß resultierenden Exkretionsprodukten zu tun haben, welche für die weiteren Lebensprozesse der Zelle von keiner Bedeutung mehr sind und infolgedessen ausgeschieden werden müssen.

Andererseits können sie auch von einer größeren Bedeutung für die weitere Existenz der Zelle sein, indem sie später wieder eine Verwendung als Nahrungsstoffe oder sonstwie finden. Sollten wir es in ihnen mit Excretions-Spaltungsprodukten zu tun haben, so wäre zu erwarten, daß diese Vacuolen bei allen Arten gleich stark, oder in Proportion mit der Kernfunktion zur Ausscheidung kommen; das trifft jedoch kaum zu. Obwohl z. B. bei *A. légeri* der Kern am üppigsten zur Entfaltung seiner Tätigkeit kommt, werden diese Vacuolen bei dieser Art nicht gebildet, es gibt außerdem noch einige andere Arten, wo sie in einer sehr begrenzten Anzahl zum Vorschein kommen. Andererseits ist es nach ihrem weiteren Verhalten nicht ausgeschlossen, daß sie sich doch aktiv an dem Lebensprozesse des Parasiten beteiligen. Es scheint, daß sie im Protoplasma der Zelle in den späteren Stadien — etwa in dem Perlenstadium — eine Teilung erfahren, da sie dann viel kleiner aussehen. Bei der Bildung der Sporblasten, d. h. im Perlenstadium kommen sie, wie ich hier vorausgreifen will, zwischen dieselben zu liegen. Nach deren Abschnürung werden immer mehrere Vacuolen von einem Sporblasten aufgenommen, in dessen Innern sie sich zu einem einzigen meistens ovalen Körper vereinigen; inzwischen erleidet ihr Inhalt eine chemische Veränderung, wodurch sich der durch ihre Vereinigung entstandene Körper durch Eisenhämatoxylin viel stärker als der Kern selbst färbt. Hingegen werden sie durch Hämatoxylin-Grenacher z. B. sehr blaß tingiert; in diesem Zustande weisen sie eine homogene Struktur auf.

Zuerst dachte ich, daß diese Vacuolen-Bildung eine Spezialität des einen Geschlechts sein könnte, was sich jedoch nicht bestätigte, da die diesbezüglichen Beobachtungen ergeben haben, daß die Vacuolen sowohl bei den weiblichen, als auch bei den männlichen Parasiten zur Ausbildung kommen. Allerdings habe ich den Eindruck bekommen, daß sie bei den männlichen Parasiten mancher Arten in viel größerer Anzahl produziert werden als bei den weiblichen.

Nachdem der Parasit seine Wachstumsperiode abgeschlossen hat, treten Reifungserscheinungen auf, die, analog den früheren Arten, bei den beiden Geschlechtern verschieden verläuft. Zuerst findet sowohl bei den weiblichen als auch bei den männlichen Elementen eine starke Produktion von Chromatin statt. Zum Teil löst sich dieses Chromatin im Kernsaft oder es verteilt sich in Form von größeren Körnchen im Kerne. Der größte Teil wandert jedoch in das Protoplasma über, wo es weiteren Umwandlungen anheimfällt. Die Art,

wie diese Prozesse sich abspielen, nehmen unser Interesse stärker in Anspruch und verlangen daher eine nähere Beschreibung. Ich beginne mit der

B. Reifung und Kerntellung der männlichen Parasiten.

Am einfachsten geht sie bei *Aggregata arcuata* n. sp. vor sich wo die im Kerne vorhandenen Chromatinkörner in das Protoplasma übertreten, welch letzteres ein grobkörniges Aussehen bekommt. Im Gegensatz dazu sieht der Kern äußerst fein granuliert aus. Seine Wabenstruktur ist infolge der großen Menge aufgelösten Chromatins vollkommen unterdrückt. Das in der Einzahl oder Mehrzahl vorhandene Caryosom verblaßt vollkommen.

Der Kern selbst verliert seine Eigenschaft, sich mit Chromatinfarbstoffen gut zu färben, daher erscheint er an mit E.H. gefärbten Präparaten vollkommen blaß. In Präparaten, welche mit Eosin nachgefärbt sind, erscheint er lebhaft rosarot gefärbt. Dieser Umstand kommt dem Studium der weiteren Kernveränderungen sehr zugute.

Bereits bei dem Beginn der Reifungserscheinungen wandert der Kern zur Oberfläche des Parasiten und tritt in Berührung mit ihr. Gleichzeitig damit bildet sich genau an dieser Berührungsstelle eine tiefe Grube, die äußerst ähnlich der Fovea germinativa der älteren Autoren ist, die bei den Eiern mancher Metazoen, insbesondere des Frosches beobachtet und als die Stelle betrachtet wurde, die zum Empfangen des Spermatiden bestimmt ist. Eine ähnliche Einbuchtung der Oberfläche wurde auch bei den Gregarinen in der neuesten Zeit beobachtet. Obwohl dieser Erscheinung eine weite Verbreitung bei weit entfernten Tiergruppen zukommt, ist ihre Bedeutung ganz rätselhaft. Der Kern umgreift diese Einbuchtung, oder mit anderen Worten letztere dringt in den Kern ziemlich tief hinein (Fig. 69). Wie es scheint, ist ihr Bestand von kurzer Dauer, da man sie bei etwas weiter vorgeschrittenen Stadien nicht mehr zur Beobachtung bekommt. Nun preßt sich der Kern stark an die Oberfläche an. Dadurch bekommt er eine abgeplattete Form. Ähnlich wie bei manchen früheren Arten bilden sich auch hier stumpfe Fortsätze, die den ganzen Kern stark dehnen und seinen Zerfall in mehrere, an Größe variierende Stücke herbeiführen (Fig. 71). In Fig. 70 ist ein Parasit gezeichnet, von dem ich nicht mit Sicherheit sagen kann, ob er zu derselben Art gehört oder nicht. Ich gewinne den Eindruck, daß er eine andere Art repräsentiert. Hier

hat sich der Kern ganz in die Länge gezogen und nach verschiedenen Richtungen stumpfe oder kolbige Auswüchse getrieben. Offenbar wäre er in allernächster Zeit in mehrere Stücke zerfallen. In seiner Nähe ist das ausgestoßene Caryosom noch zu sehen. Die so entstandenen Tochterkerne teilen sich nun weiter, indem sie sich in zwei Stücke einschnüren. Bei dieser Vermehrung nehmen die Kerne eine längliche Form an. Indem sie in ihrer Mitte eine Einschnürung erfahren, bekommen sie eine hantelförmige Gestalt. Diese Teilung wurde bereits von SCHNEIDER (1883) gesehen und folgendermaßen beschrieben: „Der Kern teilt sich an der Oberfläche des Parasiten durch Durchschnürung, indem er die Form eines Hantels oder „*Os de grenouille*“ annimmt; die so entstandenen Kerne umgeben sich mit einer Protoplasmapartie, die sich, nachdem sie eine Cysten-hülle ausgeschieden hat, zur Spore verwandelt. LABBÉ macht ebenfalls ähnliche Angaben.

Aus der Darstellung SIEDLECKI's ist zu entnehmen, daß er die ersten Kernteilungen nicht beobachtet hat. Wie bereits erwähnt, färben sich die Kerne durch Chromatinfarbstoffe so gut wie gar nicht; infolgedessen werden sie an einfach gefärbten Präparaten übersehen. Erst in einer vorgeschrittenen Periode, wenn die ganze Oberfläche des Parasiten mit Kernen übersät ist, fangen sie an, sich wieder wie gewöhnliche Kerne zu färben. Die einzelnen Kerne verhalten sich ziemlich unabhängig voneinander, indem sich einzelne früher zu färben anfangen als die übrigen; einen solchen Kern hat SIEDLECKI irrtümlicherweise als die erste Spindel oder richtiger als die erste Teilung des durch die Vereinigung von männlichem und weiblichem Kern entstandenen Syncaryon angesehen. Ich habe auch genau dieselben Figuren gesehen. Bei sorgfältiger Beobachtung habe ich jedoch immer die übrigen Kerne gesehen, die infolge ihrer ungenügenden Färbbarkeit mit basischen Farbstoffen sich der Beobachtung leicht entziehen.

SIEDLECKI hat also Kernteilungen von männlichen Parasiten für weiblich gedeutet. Die ersten Kernteilungen der männlichen Parasiten hat hingegen keiner der früheren Forscher gesehen.

SIEDLECKI läßt nämlich die Spermatidenkerne durch eine „multiple“ Teilung des Hauptkernes entstehen. Nach ihm bilden sich in dem Caryosom viele Chromatinkörnchen, die in den Kern überwandern; von dort treten sie ins Protoplasma des Parasiten über, wo sie weiter zu dessen Oberfläche wandern. Hier sollen sie anfangen, sich an einzelnen Stellen zu konzentrieren, wodurch die neuen Kerne entstehen.

Nachdem sich letztere auf direkte Weise noch einige Male geteilt haben, werden die definitiven Spermatidenkerne gebildet. Nach meinen Beobachtungen trifft dies bei keiner einzigen Art zu. Die Answanderung der Chromatinkörnchen findet wohl statt, hat mit der Bildung der Microgameten jedoch nichts zu tun. Diese Körnchen stellen trophisches Chromatin dar und sind dem Untergange geweiht d. h. sie wandeln sich in andere Bestandteile der Zelle um. Viel deutlicher tritt diese Erscheinung bei den im folgenden zu beschreibenden Arten auf.

Sowie die Kerne sich von neuem zu färben anfangen, deutet es darauf hin, daß die Kernvermehrung ihrem Ende hinneigt, denn es finden höchstens noch einige Teilungen statt. Dieselben unterscheiden sich jedoch bedeutend von den vorhergehenden, da sie sich jetzt auf einem mehr indirekten Weg vermehren. Sie weisen jetzt eine birnförmige Gestalt auf; mit dem spitzen Ende sind sie nach außen gekehrt und ragen stark über die Parasitenoberfläche empor. Bei vielen Arten ist an der Spitze des Kernes ein großes Körnchen zu sehen, das, ähnlich wie bei den vorhergehenden Arten, wie eine Art Centrosom seine Teilung leitet, daher will ich hier nicht mehr darauf eingehen. Die Chromatinkörnchen ordnen sich in mehr oder minder deutlichen Reihen an.

In Fig. J ist ein Parasit gezeichnet, von dem ich, infolge des Mangels anderer Stadien, nicht bestimmen konnte, zu welcher Art er gehört. Er ist jedoch durch die Lage des Kernes äußerst interessant. Derselbe ist bereits ganz an die Oberfläche des Parasiten angedrückt und sitzt wie eine Art Kappe dem Protoplasma auf. Er zeichnet sich durch seine Farblosigkeit und durch seine feine Struktur aus. Hingegen sieht das Protoplasma infolge der vielen Vacuolen ziemlich weitwagig aus. Außerdem ist eine große Menge von Chromatinkörnchen vorhanden, die zweifelsohne aus dem Kerne ausgetreten sind und das trophische Chromatin darstellen.



Fig. J. *Aggregata* sp.?
Der ganze Parasit. Der Kern kappenförmig aufsitzend. 1200:1.

Der Kern ist eben im Begriff sich zu teilen und hat für diesen Zweck längere und kürzere Fortsätze gebildet, die auf die Oberfläche des Parasiten sich wie die Tentakel einer Meduse ausbreiten. Sie führen sicherlich die Kernteilung durch. Dieser Parasit ist wahrscheinlich keine große Seltenheit, nur daß sein Kern in diesem Stadium, da seine übrige Struktur sich nicht viel von manchen anderen Arten unterscheidet, sich nur an günstig gemachten Schnitten erkennen läßt.

Viel komplizierter sind die Chromatinfiguren, die uns während der Reifung des männlichen Kernes von *Aggr. eberthi* entgegentreten. Bei dieser Art bleibt während seiner vegetativen Tätigkeit eine Knospung des Caryosoms aus. Daher zeichnet er sich durch seine Größe aus. Während eines großen Teiles seines Wachstumes ist er einheitlich; erst kurz vor der Differenzierung des Parasiten in männliche und weibliche Tiere bildet sich in ihm eine Rindenschicht und eine innere Partie. Es löst sich zuerst das Chromatin in seinem Innern an vielen Stellen auf, wodurch eine Anzahl großer Vacuolen entstehen. Die dazwischen verlaufenden Chromatinstränge bilden ein grobes Netzwerk, letzteres hat eine kugelige Gestalt und ist von der Rindenschicht scharf getrennt (Fig. 73). Das sich auflösende Chromatin tritt aus dem Caryosom heraus und verteilt sich in Form von zarten Chromatinfäden in dem feinwabigen Kern, wo es ein lockeres Netzwerk bildet. Es sind auch einzelne größere Chromatinkörnchen hier und da zu sehen. Die Auflösung des Chromatins im Innern des Caryosoms setzt sich weiter fort, wodurch sein Gerüst zerstört wird. Aus seinen Balken entstehen eine Anzahl größerer und kleinerer Chromatinkugeln, die regellos in der inneren Partie des Caryosoms verteilt sind (Fig. 74). Der größte Teil derselben löst sich jedoch vollkommen auf oder zerfällt in feinen Staub und erfüllt vollkommen das Caryosom. Gleichzeitig verliert letzteres die Färbbarkeit mit Chromatinfarbstoffen, infolgedessen zeigt seine innere Partie eine große Neigung zu den sauren Farbstoffen. Die Rindenschicht löst sich an einer Stelle ebenfalls auf, wodurch eine Micropyle entsteht, durch welche das Chromatin auszufließen beginnt, um sich im Kerne zu verteilen. Dadurch wird das bereits angedeutete Chromatinnetzwerk sehr verstärkt. Insbesondere tritt diese Erscheinung in den späteren Stadien deutlich hervor, da sich die Chromatinkörnchen enger zusammenziehen und dichtere Chromatinstränge hervorrufen (Fig. 75). Zuerst sind aber letztere sehr locker, wodurch das Gerüst stark schwammig aussieht. Da sich auch eine große Menge von Chromatin im Kernsaft auflöst, ist seine alveoläre Struktur jetzt stark

verdeckt. Gleichzeitig mit der Chromatinauswanderung aus dem Caryosom kommt es auch zur Bildung von Vacuolen im Innern des Kernes. In Fig. 75 sieht man bereits deren mehrere; einige sind bereits im Begriff auszuwandern.

Zur Teilung wandert der Kern zur Oberfläche. Gleichzeitig wandert der größte Teil des Chromatins aus dem Kern heraus, ein ganz kleiner Teil davon bleibt im Kern übrig und sammelt sich an einer Stelle in der äußeren Hälfte des Kernes in Form von verschwommenen Fäden, die in einem Punkt an der Oberfläche des Parasiten zusammenlaufen. Diese Fäden stellen zweifelsohne das Geschlechtschromatin dar und können als Chromosomen angesehen werden. Nur in dem Punkt, wo letztere zusammenlaufen, tritt der Kern in unmittelbare Berührung mit der Oberfläche des Parasiten, sonst ist er überall durch eine mehr oder minder breite Protoplasmaschicht von ihm getrennt. Jetzt beginnt die Kernteilung, die auf eine merkwürdige Weise vor sich geht und sehr an die weiblichen Parasiten erinnert.

An der Stelle, wo Kern und Oberfläche sich berühren, findet eine Verdoppelung des Centrons, in welchem die Chromatinfäden zusammenlaufen, statt; gleichzeitig damit werden die Enden der in zwischen verdoppelten Chromatinfäden in zwei gespalten, wodurch zwei Centren entstehen, in welche die gespaltenen Enden der Chromatinfäden zusammenlaufen. Dieselben fangen an, auseinanderzuerücken, indem sie die Trennung der Fädenhälften immer stärker treiben; da sich zwischen die auseinanderweichenden Centren eine Plasmapartie einschiebt, entstehen zwei Punkte, in denen jetzt der Kern in Berührung mit der Parasitenoberfläche steht. Von einem Punkt bis zum anderen verlaufen die Chromatinfäden. Bald fängt ganz auf dieselbe Weise eine neue Teilung der betreffenden Punkte an, die sich weiter rasch wiederholt. Dadurch werden eine große Anzahl von Punkten gebildet, in denen der Kern unmittelbar an die Oberfläche kommt. Von einem Punkt bis zu dem nächsten verlaufen die Chromatinfäden, die sicher eine Teilungsspindel darstellen. Letztere steht mit ihrer nächsten durch die noch einheitlichen Enden der Chromosomen in Verbindung, da alle zwei aus einer älteren Spindel herrühren, die ihre Teilung noch nicht vollzogen hat. Die noch einheitlichen Fadenenden laufen wieder mit ihren Chromosomenenden anderer Spindeln zusammen usw. (Fig. 11). Zur Veranschaulichung will ich das ganze Netz von Teilungsfiguren mit einem dichotomisch verzweigten Baum vergleichen, dessen Stamm die ursprünglichsten einfachen Chromosomen darstellt; er verzweigt

sich, die Tochteräste bilden ihrerseits neue Zweige usw. und zwar entspricht hier jede Verzweigung einer Spindel, welche die Chromosomenanlagen aller weiterfolgenden Spindeln enthält. In dem Maße, wie diese Teilung vor sich geht, plattet sich der Kern immer mehr ab und nimmt die gewölbte Form der Parasitenoberfläche an (Fig. J 1).



Fig. J 1. *Aggregata eberthi*.

Die Anfangskerteilungen; der Kern ist noch einheitlich; die Chromosomen der einzelnen Spindeln laufen mit ihren hinteren Enden zusammen. 800:1.

Der ganze Prozeß erinnert lebhaft an die Teilung der weiblichen Kerne von *A. légeri*. Der Unterschied besteht nur darin, daß dort der ganze Kern aufgelöst wird; es bleibt von ihm nur die erste Spindel mit ihren Chromosomen übrig; hier bleibt hingegen außer den Chromosomen noch der ganze Kern erhalten, indem er nur das trophische Chromatin in Form von größeren und kleineren Körnchen in das Protoplasma ausstößt. Ähnliche Verhältnisse sind uns bei den männlichen Tieren mehrerer Arten (*Aggregata légeri*, *spinosa* usw. gegeben, nur daß das Caryosom dort zuerst nicht aufgelöst wird, sondern sich an der Vermehrung beteiligt, so daß bei den Endteilungen jedem Kerne ein Caryosom zukommt.

Der Kern plattet sich nach und nach stark ab, wobei er sich gleichzeitig nach verschiedenen Seiten so stark dehnt, daß einige mehr oder minder selbständige Partien entstehen, die sich später vollkommen lostrennen.

Zur Vervollständigung des Bildes will ich noch zwei andere Arten erwähnen, von denen ich auch einige Abbildungen gebe. *Aggregata* sp. (?) zeichnet sich durch die Struktur ihres Plasmas aus, das so stark vacuolisiert ist, daß es das Aussehen einer pflanzlichen Zelle bekommt. Da ich nicht die Gelegenheit hatte, frühere Stadien von dieser Art zu beobachten, kann ich nicht beurteilen, ob alle Vacuolen aus dem Kerne herkommen. An der Oberfläche des Parasiten sind sie nicht vorhanden, infolgedessen macht es den Eindruck, als ob der Parasit eine besonders differenzierte Rindenschicht besäße. Das trifft jedoch kaum zu, da eine scharfe Grenze nicht vorhanden ist; die Verengung der Waben ist eine allmähliche. Der Kern weist eine geflammte Form auf und enthält mehrere starke Chromatinfäden, woraus ich schließe, daß wir einen männlichen Parasiten vor uns haben. Die Kernstruktur ist feinwabig. Auf dem Schnitte tritt uns das Caryosom in Form eines Ringes entgegen. Nach dessen Struktur und Aussehen zu urteilen, ist es bereits in starkem Zerfall begriffen (Fig. 88). Die weitere Kernteilung habe ich nicht beobachten können. Der in Fig. 1 dargestellte Parasit unterscheidet sich von dem vorhergehenden dadurch, daß sein Protoplasma feinwabig ist; durch die große Menge des aus dem Kern ausgewanderten Chromatins färbt es sich sehr stark und weist eine mehr körnige Struktur auf. Der Kern hat dasselbe Aussehen, wie bei der vorhergehenden Art, nur daß er eine größere Anzahl von großen variierenden Caryosomen enthält. In Fig. 75 ist wieder ein anderer Parasit gezeichnet, der zwar dieselbe Protoplasma- und Kernstruktur wie die vorhergehende Art aufweist, sich von derselben aber dadurch unterscheidet, daß er niemals eine Größe von 40–45 μ überschreitet und die kleinste Art darstellt, die ich bis jetzt in *Sepia* beobachtet habe, weshalb ich sie als *Aggregata minima* n. sp. bezeichnen will. Der Parasit ist vollkommen erwachsen, da wie aus der Figur zu ersehen ist, sein Kern sich zur Teilung anschickt. Er ist bereits zur Oberfläche gewandert.

C. Reifung und Kernteilung der weiblichen Parasiten.

Wie überall, so tritt auch hier beim Beginn der Reifungserscheinungen aus dem Caryosom viel Chromatin in Form von an

Größe variierenden Körnchen heraus. Nur ein Teil von diesem Chromatin verteilt sich in gelöstem Zustande im Kern, der übrige Teil wandert ins Plasma über. In Fig. 84, 87 ist die Chromatinauswanderung aus dem Caryosom und sein Übertritt ins Plasma sehr klar zu sehen. Das Caryosom ist entweder in Einzahl vorhanden, dann zeichnet es sich durch seine Größe aus, oder es entstehen durch Knospung deren mehrere.

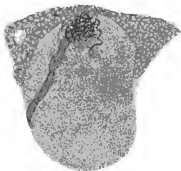


Fig. M1. *Aggregata* sp.?

Der Kern mit dem sich zu einem Haarwickel umwandelnden Idiochromatin.

1250:1.

Die Differenzierung des Geschlechtschromatins geht nicht so deutlich vor sich, daher habe ich sie nicht so gut wie bei *Aggr. légeri* verfolgen können. Immerhin habe ich viele Stadien gesehen, aus denen man den ganzen Prozeß leicht verstehen kann. Zuerst bilden sich im Kern viele längere und kürzere Chromatinfäden, die zu dessen Oberfläche hinwandern, wo sie ein lockeres Bündel bilden. Die

einzelnen Fäden gehen aber bald wieder auseinander (Fig. M1) und fangen an, sich an der Oberfläche des Kerns an einer Stelle zu verkürzen, wodurch die Chromosomen der ersten Spindel entstehen. Diese letzteren laufen zuerst wirr durcheinander. Um dieselbe Zeit differenziert sich in der äußeren Hälfte des Kerns, an derselben Stelle, an welcher sich die Chromosomen zusammenziehen, eine dichtere Partie, um die herum sich die Chromosomen anordnen. Diese dichtere Partie, die die erste Anlage der Teilungsspindel darstellt, wird von einem Teil des achromatischen Liningerüsts des Kerns gebildet. Manchmal ist diese Anlage so dicht, daß sie keine Struktur mehr erkennen läßt und homogen aussieht.

Andererseits konnte ich auch solche Fälle beobachten, wo sich diese Spindelanlage (Knospe) sehr frühzeitig differenziert, bevor noch die Chromosomen definitiv angelegt waren. In diesem Falle bilden sie sich erst etwas später (Fig. 77). Zu diesem Zweck treten zuerst ganz feine, kaum färbbare Fäden auf, die zu der Spindelknospe hinkommen. Ins Innere des Kernes dringen sie mehr oder minder weit hinein. Bald werden diese Chromatinfäden bedeutend stärker, indem sie gleichzeitig an Färbbarkeit gegen Chromatinfärbstoffe zunehmen. Es ist schwer zu entscheiden, ob ihr Wachstum auf mechanischem

Wege, d. h. durch Aufnahme von Chromatin aus ihrer Umgebung in geformtem Zustande hervorgerufen wird, oder ob sie das zu ihrem Wachstum nötige Trophochromatin (Nahrung) in gelöstem Zustande aufnehmen und in Idiochromatin umarbeiten. Letztere Möglichkeit hat die größte Wahrscheinlichkeit für sich. Es treten in den sich zuerst gleichmäßig färbenden Chromosomenanlagen einzelne sich stärker färbende Punkte (Microsomen) auf (Fig. M.2), die wohl durch eine chemische Veränderung der Chromosomensubstanz hervorgerufen werden.

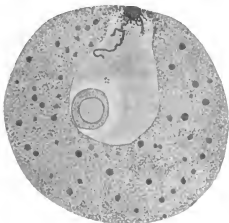


Fig. M.2. *Aggregata* sp.?

Ich konnte leider nicht feststellen, ob diese Verschiedenheit in der Ausbildung der Chromosomen resp. der ersten Spindel mit verschiedenen Arten verknüpft ist, wie ich es vermute, oder ob es sich hier nur um einfache, in einer und derselben Art vorkommende Variationen handelt. Die weiteren Prozesse sind einheitlich. Die Knospe fängt an, sich in die Länge zu dehnen, dabei differenziert sich eine immer deutlicher auftretende Strahlung, die einen stumpfen Kegel bildet, welcher sich bald an seiner Spitze spaltet. Dadurch kommt eine schöne Spindel zustande, in deren Mitte die Chromosomen zu liegen kommen (Fig. 78). Auch hier werden also die Chromosomen samt der Spindel aus dem Kern herausdifferenziert. Jetzt fängt die Zerstörung des ganzen Kerns an, die ganz auf dieselbe Weise vor sich geht wie bei *Aggr. légeri*. Das Protoplasma dringt in den Kern hinein und bemächtigt sich größerer und kleinerer

Teile desselben, die sich in ihm bald auflösen. Diese Zerstörung geht so lange vor sich, bis der ganze Kern zugrunde gegangen ist und nur die erste Spindel von ihm übrig bleibt. Jetzt fängt eine rasche Kernvermehrung an, die ganz auf dieselbe Weise verläuft, wie bei der vorhin erwähnten Art; infolgedessen kommen wieder dieselben Bilder zustande, so daß ich mir wohl die Mühe sparen konnte, hier eine genaue Beschreibung darüber zu geben. Hier will ich nur hervorheben, daß ein Centriol nicht vorkommt, mindestens habe ich es vergebens gesucht. Während des Perlenstadiums wird die Spindelbildung immer undeutlicher und es macht den Eindruck, als ob die letzten Teilungen auf direkte Weise sich abspielen. Außerdem erfährt die Oberfläche des Parasiten so starke Einfaltungen, daß wir wieder die uns von den Gregarineen her bekannten Formen bekommen (Fig. N1). Beim Zerfall des Parasiten in Sporoblasten wird das ganze Tier verbraucht, so daß kein Restkörper übrig bleibt.

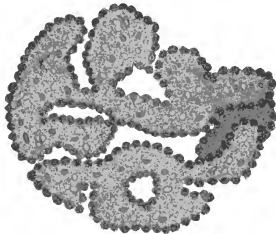


Fig. N1. *Aggregata mingazzini*. Das Perlenstadium. 600:1.

Bei *Aggregata eberthi* bildet das Geschlechtschromatin längere Zeit einfache, nach verschiedenen Richtungen verlaufende Fäden. Sie laufen gewöhnlich in einem Punkt zusammen (Fig. N2). Langsam verkürzen sie sich zu diesem Punkt und bilden auf diese Weise die Chromosomen der ersten Spindel. Offenbar vereinigen sich zwei oder mehrere Fäden zur Bildung eines Chromosoms. Ob es aber bei dieser Art zur Bildung von einer richtigen protoplasmatischen

Spindel kommt, oder die Chromosomen einfach zu einem bestimmten Punkt an der Oberfläche des Kerns zusammenlaufen, wie dies bei manchen anderen Arten der Fall ist, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden. In Fig. N3 u. 4 gebe ich zwei Bilder, welche zwei nacheinander folgende Schnitte eines und desselben Tieres darstellen.

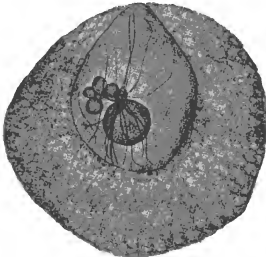


Fig. N2. *Aggregata cherthi*. Mit differenziertem Idiochromatin. 1000:1.

Die Chromosomen laufen zu bestimmten Punkten an der Oberfläche zusammen. Offenbar sind diese Punkte durch eine successive Teilung eines einzigen Punktes entstanden. Wahrscheinlich gehören sie zu einer anderen Art, weil das Protoplasma nicht vacuolisiert ist.

Die erste Spindel von *Aggregata* sp.? zeichnet sich dadurch aus, daß ihre Strahlung viel schwächer ist; außerdem, daß nur vier Chromosomen vorhanden sind (Fig. 79). Ich glaube, daß auch die in Fig. N5 dargestellte Spindel zu derselben Art gehört. Beide sind Hämatoxylinpräparate, infolgedessen sind die Chromatinkörnchen und die Reservennahrung im Protoplasma nicht gefärbt.

Eine schöne erste Spindel von *Aggr. frenzeli* ist in Fig. 80 dargestellt. Dieselbe ist ganz in einem einzigen Schnitt enthalten, der ganz oberflächlich geführt worden ist, d. h. der Parasit ist gerade angeschnitten. Die Spindel ist bei oberflächlicher Einstellung zu sehen; sowie man die Micrometerschraube tiefer dreht, verschwindet sie, indem der darunter liegende Kern mit seinem Caryosom zum

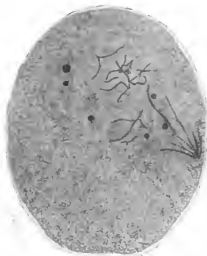


Fig. N3.



Fig. N4.

Fig. N3 u. 4. *Aggregata eberthi*. Die Anfangskerteilungen. 1000:1.

Vorschein kommt; derselbe zeigt zuerst eine scharfe Umgrenzung, die jedoch beim weiteren Drehen der Micrometerschraube nach und nach licher wird, bis sie vollkommen verschwindet, wodurch kein Kern mehr zu unterscheiden ist. Darans darf geschlossen werden, daß der Kern bereits in Auflösung begriffen ist.



Fig. N5. *Aggregata* sp.? Die erste Spindel. 800:1.

Die feinen Strahlen der Spindel von jedem Pol laufen zu einer ansehnlichen Sphäre zusammen, in der man, wenigstens links, einige Chromatinkörnchen deutlich unterscheiden kann. Man könnte sie vielleicht als Centriolen deuten. Leider gelang es mir nicht, vorhergehende und spätere Stadien zu finden, um festzustellen, ob wirkliche Centriolen vorhanden sind, oder ob es sich nicht um andere von EH schwarz gefärbte Körner handelt. Da ich in anderen senkrecht zu diesem geführten Schnitten weder bei dieser noch bei einer anderen Art eine von der Strahlung getrennte Sphäre beobachtet habe, glaube ich, daß sie hier in Wirklichkeit auch nicht existiert. Sie stellt vielmehr einen Querschnitt der mittleren Spindelfasern dar, zu denen die übrigen Plasmastrahlen hinlaufen. Dieselben verdanken ihre Entstehung dem achromatischen Liningerüst des Kerns und behalten, wie es scheint, stärker den Farbstoff. Da einzelne dieser Fasern sich durch ihre Dicke auszeichnen, könnte jedes Körnchen in dem etwas stärker differenzierten linken Pol einem Querschnitt einer

Faser entsprechen. Nach diesem Bilde ist die Zahl der Chromosomen 8, da ich sie aber an anderen Präparaten nicht kontrollieren konnte, weiß ich nicht, wie weit sie der Wirklichkeit entsprechen.

In den späteren Stadien der Kernvermehrung bleibt die Polstrahlung im Gegensatz zu vielen anderen Arten deutlich erhalten, wie dies aus Fig. 81 u. 82 zu ersehen ist. Allerdings scheint es, als ob es ein Stadium gäbe (Fig. 83), in welchem der Kern eine dichtere Struktur annimmt und sich äußerst schwach färbt. Hier teilt er sich fast direkt durch einfache Durchschnürung, wodurch die typische Hantelform hervorgerufen wird, nur daß seine Enden hier etwas schärfer zugespitzt sind. Erst bei den letzten Teilungen ordnet sich das Chromatin in deutlichen Reihen bis zu individualisierten Chromosomen an; gleichzeitig damit tritt die Spindelbildung von neuem deutlich auf.

Bei *Aggregata arcuata* n. sp. ruft der Kern im Protoplasma sehr interessante Strahlungserscheinungen hervor, die ich hier mit einigen Worten darstellen will. Fig. 84 stellt ein Stadium dar, wo das Caryosom ziemlich am Ende seiner Tätigkeit angelangt ist. Das trophische Chromatin ist bereits aus dem Kern herausgetreten und hat sich in Form von kleinen Körnchen in großer Menge überall im Protoplasma verteilt. Das letztere ist stark vacuolär. Die aus dem Kern herausgetretenen Vacuolen zeigen eine deutlich radiäre Anordnung, infolgedessen zeigt auch das zwischen dieselben verlaufende Plasma denselben Verlauf. Der Kern ist mehr zur Peripherie gerückt und durch einen kegelförmigen Auswuchs mit der Oberfläche in Berührung gekommen. Gerade um die Spitze dieses Kegels ist das Plasma viel deutlicher radiär angeordnet, so daß er wie ein Centrum ansieht, von wo aus eine Protoplasmastrahlung ihre Entstehung nimmt und sich mehr oder minder weit nach allen Seiten im Parasiten ausdehnt. In der unmittelbaren Nähe des Kernauswuchses ist die Strahlung viel deutlicher, indem das Protoplasma in einzelnen Zügen stärker verdichtet ist. Außerdem ist noch zu bemerken, daß eine stärkere Färbbarkeit um den Kern an dieser Stelle bemerkbar ist, was wohl als Folge einer stärkeren Chromatinanhäufung anzusehen ist.

Ich glaube die ganze strahlige Struktur auf einen lebhaften Stoffaustausch zurückführen zu müssen, der um diese Zeit zwischen Kern und Protoplasma unterhalten wird. Verschiedene Anzeichen sprechen nämlich sehr dafür, daß das Chromatin in gelöstem und geformtem Zustande durch diesen Kegel in viel größerem Maßstabe aus dem Kerne ausströmt, als aus der übrigen Kernoberfläche.

Sicherlich kommt dieser Erscheinung noch irgend eine weitere Bedeutung zn. Darüber konnte ich mir jedoch keine Klarheit verschaffen.

Man könnte auch an einen Empfängnishügel bei einer eventuellen Befruchtung denken, doch habe ich in dieser Hinsicht keine Anhaltspunkte gewonnen.

Oft springt der Kegel ganz frei über die Parasitenoberfläche hervor. Dann ist natürlich an dieser Stelle keine Strahlung zu konstatieren. Die Spitze zeigt eine fein granuliert Struktur. Fig. O stellt einen mehr oberflächlichen Schnitt dar. Unter der Spitze selbst ist die Strahlung deutlich ausgebildet. Das Protoplasma hat sich hier

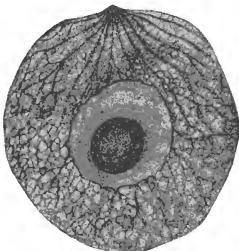


Fig. O. *Aggregata arcuata* (?). 600:1.

in kräftige Fasern verdichtet, die sich weit im Parasiten fortsetzen. In Fig. 91 ist die Plasmastrahlung hingegen äußerst fein; um den Kegel sieht man nur längere streifenförmige Chromatinstäbe, die sich mit Boraxkarmin diffus gefärbt haben. Gerade in dieser ausgezogenen Stelle des Kernes sind mehrere Chromatinfäden zu sehen, die möglicherweise den soeben eingedrungenen Spermatiden darstellen. Dann hätten wir es in einem solchen Falle mit einem Empfängnishügel der reifen Zelle zu tun. Ich will noch hervorheben, daß an der anderen Seite des Kernes ein lockeres Bündel von Chromatinfäden zu sehen ist, das in einem solchen Falle das

weibliche Geschlechtschromatin darstellen würde. Leider konnte ich die darauffolgenden Stadien nicht zu Gesicht bekommen.

Während des Perlenstadiums faltet sich der Parasit zu einem Körper, dessen Querschnitt die in Fig. O1 gezeichnete bogenförmige Gestalt aufweist, daher auch der Artnamen des Parasiten.

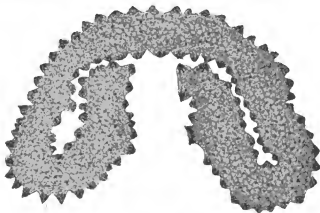


Fig. O1. *Aggregata arcuata*. Das Perlenstadium. 600:1.

Bei *Aggregata eberthi* faltet sich die Oberfläche des Parasiten viel stärker, wodurch ein sehr unregelmäßiger Körper entsteht, dessen Querschnitt in Fig. P dargestellt ist.

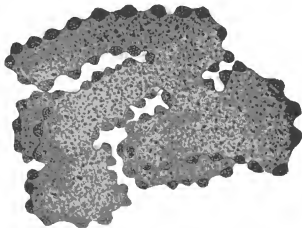


Fig. P. *Aggregata eberthi*. Das Perlenstadium. 600:1.

Auf Präparaten, die mir Herr Prof. LÉGER zur Verfügung stellte, habe ich die vorgeschrittenen Stadien von *Aggregata mamillana* beobachtet, die ich hier wegen mancher interessanten Eigentümlichkeiten und der Vollständigkeit halber vorführen will. Diese Art zeichnet sich dadurch aus, daß die Kerne in dem Perlenstadium mit einer größeren Protoplasmapartie weit über den übrigen Körper vorspringen. Die Teilung derselben wird von einem Chromatinkörnchen geleitet, das genau wie ein Centriol aussieht. In Fig. 85 sind drei Stadien der Kernteilung dargestellt. In dem einen hat das Centriol eine Teilung erfahren und die Tochtercentriolen sind ziemlich weit voneinander abgerückt, indem sie das Centrum einer feinen zum Kerne hinlaufenden Strahlung darstellen. Die Kernteilung selbst ist durch eine ganz schwache Furche, die auf seiner äußeren Seite aufgetreten ist, angedeutet. Im nächsten Stadium ist eine vollkommene Spindel zu sehen; das Chromatin ist etwas zu undeutlich umgrenzt. Die beiden Tochterkerne befinden sich noch in breiter Verbindung miteinander; das Centriol hat sich jedoch zur nächsten Teilung vorbereitet, indem es sich bereits verdoppelt hat; im dritten Stadium ist der selbständige Tochterkern gezeichnet. Hier haben wir also ein wirkliches Centriol vor uns, das sich genau so verhält wie bei vielen Gregarinen (z. B. *Monocystis*) und vielen Metazoen. Die ausgebildeten, jedoch noch nicht losgelösten Sporoblasten haben die Form längerer oder breiterer Zitzen — daher der Arname —, deren Spitze vom Kern eingenommen ist. Die letzteren bestehen aus kleinen Chromatinkörnchen, einige derselben vereinigen sich am inneren Rand des Kernes zu einem größeren Stäbchen bis halbmondförmigen Stück (Fig. 86).

12. Befruchtungserscheinungen.

Als ich (1906a) mich entschloß, die *Aggregata* im Gegensatz zu den übrigen Forschern nicht zu den Occidien, sondern zu den Gregarinen zu rechnen, ließ ich mich von morphologischen und cytologischen Gründen leiten; ferner sah ich in den Sporoblasten Kernbilder, die ich als eine Befruchtung deuten zu müssen glaubte. Im Laufe der weiteren Untersuchungen hat es sich jedoch herausgestellt, daß viele von diesen Kernfiguren mit der Befruchtung nichts zu tun haben, daß sie vielmehr als Teilungsstadien betrachtet werden müssen. Es bleibt nur ein kleiner Teil dieser Figuren übrig, welche man als Befruchtungserscheinungen ansehen könnte. Die Beweiskraft dieser Figuren ist jedoch durchaus unzureichend, um die Gre-

garinnennatur der *Aggregata* daraus zu folgern. Es sind vielmehr in dieser Hinsicht neue Untersuchungen notwendig. Im folgenden werde ich mich damit begnügen, der betreffenden Figuren kurz Erwähnung zu tun.

Nachdem die Kernteilungen zu Ende geführt sind, zerfällt der große, stark gefaltete Körper des Parasiten in so viele Partien, wie Kerne vorhanden sind; dabei bleibt kein Restkörper wie bei den Gregarinen übrig.

Die Form der zur Abschnürung kommenden Sporoblasten ist verschieden, doch ist sie für jede einzelne Art ziemlich konstant. Bei *Agg. légeri* ist sie schwach länglich oval, von einer Größe von 17—19 μ , an den beiden Enden breit abgerundet (Fig. 92). Bei *Agg. spinosa* ist sie hingegen fast rund, 25—27 μ groß (Fig. 95). Auch bei *Agg. jacquemeti* ist sie von derselben Gestalt, doch überschreitet sie hier kaum eine Größe von 15—18 μ (Fig. 100, 101); bei *Aggregata* sp.? ist sie ebenfalls fast kugelig, dafür aber an der Seite, wo sich der Kern befindet, scharf konusförmig ausgezogen (Fig. Q1), von ähnlicher Gestalt ist auch der Sporoblast von *Aggregata* sp.,? nur daß die konusförmige Verjüngung hier viel niedriger ist, außerdem ist sie scharf abgesetzt (Fig. Q4). Bei den in der *Sepia* vorkommenden Arten ist die Gestalt der Sporoblasten auch sehr variierend.

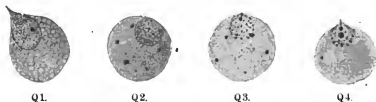


Fig. Q1—4. *Aggregata* sp.? Sporoblasten. 200:1.

Bei *Aggregata arcuata* ist sie dreieckig, bis konusförmig, oft ist das eine Ende stark ausgezogen (Fig. 102 a, b). Später runden sie sich jedoch ab; ihre Größe ist bedeutend kleiner, sie überschreitet kaum 8 μ ; bei *Agg. mamillana* haben sie eine zitzenförmige Gestalt (Fig. 86), die sie jedoch bald nach der Loslösung verlieren, indem sie sich abrunden.

Das Plasma der Sporoblasten ist von einer mehr oder minder groben vacuolären Struktur. Die großen Vacuolen, die im Plasma der meisten Arten in ihrem ausgewachsenen Zustande vorhanden sind, erfahren während der Kernteilungen eine Zerkleinerung, indem

sie sich gleichzeitig gleichmäßig im ganzen Plasma verteilen, wodurch sie demselben eine gleichmäßige Struktur verleihen. Im Plasma der Sporoblasten sind außerdem kleinere Körperchen zerstreut, die sich mit Eisenhämatoxylin tief schwarz färben und bei der Differenzierung die Farbe sehr stark behalten. Der Kern befindet sich im Anfang an dem äußeren, meistens verjüngten Ende des Sporoblasten und besteht aus einzelnen größeren oder kleineren Chromatinkörnchen, die durch feine Lininfäden miteinander in Verbindung stehen. Oft zeichnet sich eines dieser Körnchen durch seine beträchtlichere Größe aus und könnte als ein Nucleolus oder Caryosom angesehen werden; bei manchen in *Sepia* vorkommenden Arten (*Aggr. eberthi*) sammeln sich am inneren Rande des Kernes einige Körnchen an einer Stelle etwas dichter und bilden ein rundes oder halbmondförmiges Chromatinkörperchen, welches jedoch eine lockere Struktur aufweist und seine Bestandteile deutlich zeigt. Es macht mir den Eindruck, als ob diese Chromatinverdichtung die Kernteilung leite. Der Kern ist bei manchen Arten nach außen stark zugespitzt, bald rundet er sich jedoch ab.

Bei *Aggregata légeri* vereinigen sich die einzelnen Körnchen miteinander zur Bildung eines langen, knäueiförmig ineinander geschlungenen Chromatinfadens, welcher aus einzelnen Körnchen besteht; letztere verleihen dem Faden ein rosenkranzähnliches Aussehen. Es findet eine frühzeitige Spaltung des Fadens seiner ganzen Länge nach statt, was auf eine Vorbereitung zur Kernteilung hin (Fig. 92) deutet.

Bei *Aggr. spinosa* zieht sich das Chromatin zuerst an einer Stelle dicht zusammen, indem es sich gleichzeitig zu mehreren größeren Körnchen vereinigt, so daß der übrige Kern vollkommen chromatinfrei erscheint (Fig. 95).

Die Bilder, die mich in meiner vorläufigen Mitteilung dazu bewegen haben, *Aggregata* zu den Gregarinen zu stellen, geben uns die Figuren 100, R 1 u. 2, welche zu *Aggregata jacquemeli* gehören. Hier liegt der Kern des Sporoblasten in der Mitte oder etwas excentrisch; außerdem sieht man noch an der Oberfläche eine spermatidenähnliche Ansammlung von Chromatinkörnchen, welche entweder unregelmäßig verteilt sind oder dentliche Reihen bilden. Das die Körnchen umgebende Protoplasma hat gewöhnlich eine andere Struktur als dasjenige des Sporoblasten; oft setzt es sich weiter auf die Oberfläche fort, ohne dabei Chromatinkörnchen in seinem Innern aufzuweisen (Fig. R 1 u. 2). Leider liegen mir weitere unmittelbar folgende Stadien nicht vor. Es ist nicht ausgeschlossen,

daß diese Bilder Stadien nach der ersten Kernteilung vor der Bildung der Sporozoitenkerne sind. In diesem Falle dürfte es sich um eine etwas abnorm verlaufende Kernteilung handeln. Hervorzuheben ist, daß der Sporoblast hier noch keine Cystenhülle aufweist.

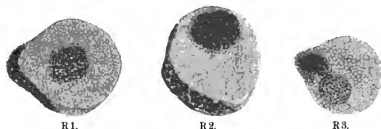


Fig. R1—3. *Aggregata jacquemeti*.

Zwei Bilder, die möglicherweise Befruchtungsstadien darstellen; der längliche Kern wäre als Spermatidenkern zu deuten. 1800:1.

Jedoch habe ich bei manchen anderen Arten neben dem runden, sich schwach färbenden Kern im Protoplasma oft eine andere kernähnliche Chromatinansammlung beobachtet, welche noch buckelförmig über die Oberfläche vorsprang (Fig. R 3); möglicherweise stellt sie den Spermatiden dar. In den folgenden Figuren (S2 u. 3)

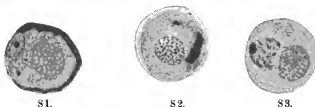


Fig. S1—3. *Aggregata*. Befruchtungsstadien. 1800:1.



Fig. S4 u. 5. *Aggregata* sp.? Befruchtungsstadien. 1800:1.

sieht man zwei Kerne von verschiedener Struktur, welche dicht aneinander gepreßt sind und schwerlich als Teilungsbilder gedeutet werden könnten.

Ferner wurden bei einer kleineren Art mit 8 Sporozoiten Bilder beobachtet, welche als Befruchtung gedeutet werden können. Fig. S 4 u. 5 zeigen zwei solche Bilder. Der eine Kern der erstereu Figur liegt im Innern, ist schwächer gefärbt, sein Chromatin ist mehr oberflächlich, an einer Stelle etwas stärker angehäuft, wie wenn es aus dem Kern austreten würde. An der Oberfläche des Sporblasten ist ein zweiter Kern vorhanden, der sich durch seine bedeutend längere Gestalt auszeichnet und als das männliche Element angesehen werden könnte. In der zweiten Figur sind zwei aneinander gepreßte Kerne vorhanden, von denen der eine bedeutend chromatinärmer ist, der zweite ist infolge der großen, in ihm enthaltenen Chromatinmenge bedeutend stärker gefärbt. Ein Sporblast von einer anderen Art ist ferner in Fig. S 1 gezeichnet, wo außer dem äußerst blassen, rundlichen Kern noch ein Chromatinsaum an der Oberfläche des Sporblasten ringsherum aufgelagert ist, der das Spermatid darstellen könnte. Schließlich will ich noch ein zu *Aggregata spinosa* zugehörundes Bild anführen (Fig. T 1), wo außer dem kleinen Kern ein Spermatid der Oberfläche des Sporblasten aufgelagert ist, ob er jedoch mit der Befruchtung etwas zu tun hat oder vielmehr zufällig mechanisch mit ihm zsammengeraten ist, kaun ich nicht entscheiden. Das sind die typischsten Bilder, die zugunsten meiner ersten Annahme sprechen, daß die Aggregaten Gregarinen darstellen. Von *Aggregata légeri* liegen mir keine ähnlichen Bilder vor. In den nächsten von mir beobachteten Stadien hat der Sporblast bereits eine dünne Cystenhülle ausgeschieden, die sich von dem Protoplasma etwas abhebt; außerdem weist der Kern eine enorme Dimension auf, die reichlich das Doppelte des ursprünglichen Sporblastenkerns ausmacht. *Aggr. spinosa* (Fig. 96), *Aggr. jacquemeti* (Fig. 101), *Aggr. mingazzini* (Fig. V 3—4) usw. Dabei besteht das Chromatin aus einzelnen Körnchen, die unregelmäßig im Kerngerüst verteilt sind. Diese Kerne könnten als durch Amphimixis entstanden betrachtet werden; doch kann eine Dentung, daß es sich um einen vor der Teilung auf das Doppelte herangewachsenen Kern handelt, nicht von der Hand gewiesen werden. Bei manchen Arten tritt in



Fig. T 1. *Aggregata spinosa*.
Ein Sporblast mit aufsitzendem
Spermatiden; vielleicht Befruchtung. 1800:1.

diesem Stadium eine große Menge von Chromatin aus dem Kern heraus.

Das Merkwürdige ist, daß bei mehreren in *Sepia* vorkommenden Arten sich in größerer Menge chromatinähnliche Körnchen befinden, welche bei der Loslösung der Sporoblasten gleichmäßig im Protoplasma verteilt sind; bald fangen sie jedoch miteinander zu verschmelzen an, wodurch 3—4 größere Körnchen entstehen, welche schließlich sich zur Bildung eines einzigen runden, oder bohnen- oder hantelförmigen Körpers vereinigen. Letzterer färbt sich mit EH intensiv, bei der nachherigen Differenzierung behält er so stark die Farbe, daß der Kern vollkommen entfärbt wird, wodurch man zur irrigen Ansicht kommen könnte, diesen Körper für den Kern zu halten. Mit gewöhnlichem Hämatoxylin, ferner mit anderen Farben tingiert sich dieser Körper sehr schwach, dann sieht er homogen aus; lebend betrachtet ist er stark lichtbrechend. Bei den verschiedenen Arten ist er differierend an Größe; seine Bedeutung ist mir nicht ganz klar. Später nimmt er an Größe merklich ab; bei vielen Arten kommt es zur Bildung eines solchen Körpers nicht. Er ist sicherlich ein Umwandlungsprodukt des Chromatins, möglicherweise des am Beginn der Kernteilung zur Ausscheidung gelangenden Trophochromatins.

13. Bildung der Sporocysten.

Zur nächstfolgenden Kernteilung ordnen sich die im großen Kern gleichmäßig verteilten Chromatinkörnchen zu deutlichen Reihen,



Fig. U1—3. *Aggregata jacquemeti*.

Erste Kernteilung zur Bildung der Sporozoitenkerne. 1800: 1.

indem sich gleichzeitig zur Bildung größerer Körnchen mehrere miteinander vereinigen. Gleichzeitig hiermit verlängert sich der Kern in einer Richtung. Es differenzieren sich nach und nach deutliche Chromosomen, welche in zwei Punkten zusammenzulanfen scheinen. (Fig. 101, U 1 u. 2), letztere rücken immer weiter voneinander, in-

dem sie die zu ihnen zusammenlaufenden Chromosomen nach sich ziehen. Dadurch werden zwei Gruppen von Chromosomen gebildet, welche die Anlagen der neuen Tochterkerne darstellen; bei manchen Arten (*Aggregata jacquemeti* Fig. U 1—3) liegen die sich teilenden Chromosomen in einem helleren Hof, der ziemlich scharf vom übrigen Protoplasma abgegrenzt ist, bei anderen (*Aggregata légeri* Fig. 93, 94) liegen sie direkt im Protoplasma. Die beiden Punkte entstehen sicherlich aus einem einzigen. Wahrscheinlich bilden sich zuerst die Chromosomen im Kerne ans, indem sie sich mit dem einen freien Ende gegen einen bestimmten Punkt orientieren, welcher als Centrosom bei der Teilung wirkt. Es findet, wie es scheint, eine Verdoppelung dieses Centrums unter gleichzeitiger Spaltung der Chromosomen statt. Indem die beiden Punkte auseinander rücken, führen sie die vollkommene Spaltung der Chromosomen herbei. Doch ist dieser Prozeß kaum auf mechanischem Wege zu erklären, da man oft die beiden Centren dicht nebeneinander sieht, während die Chromosomenspaltung bereits vollkommen durchgeführt ist. Die neuen Tochterchromosomen nehmen sehr rasch an Dicke zu, indem sie sich ihrer Länge nach spalten, wodurch die Vorbereitung zur nächsten Teilung getroffen wird.

Bei *Aggr. mingazzini* übernimmt die früher erwähnte chromatische Ansammlung am Kernrande die Rolle eines Centrosoms (Centriol), indem sie sich teilt; die so entstandenen Chromatinverdichtungen



Fig. V1—4. *Aggregata mingazzini*. Verschiedene Stadien der Kernteilung.

V1 n. 2 2250:1. V3 n. 4 2500:1.

liegen auf entgegengesetzten Kernseiten und veranlassen die Verlängerung des Kerns (Fig. V4 u. 3), gleichzeitig ordnen sich die den Kern zusammensetzenden Chromatinkörnchen in eine bestimmte Anzahl von Chromosomen, welche zu den beiden Teilungscentren zusammenlaufen. Das Merkwürdige ist, daß die Chromosomen in demselben Teilungskern an Länge sehr differieren (Fig. 93, 94, V1 u. U2); einzelne sind sehr kurz, wie ein ganz kurzes Stäbchen aussehend,

andere liegen daneben, die mehrfach länger sind, deswegen ist es sehr schwierig, ihre Zahl festzustellen; oft ist man im Zweifel, handelt es sich um ein einfaches Körnchen oder um ein Chromosom. Bei *Aggr. légeri* habe ich in den meisten Fällen deren 11, selten nur 10, bei *Aggr. mingazzini* fast immer deren 8 gezählt.

Bei *Aggr. spinosa* kommt es dagegen nicht zur Bildung von selbständigen Chromosomen. Vielmehr zieht sich der Kern in die Länge, indem die Chromatinkörnchen sich gleichzeitig stäbchenförmig verlängern; es kommt zur Bildung von undeutlichen chromatischen Zügen, die wahrscheinlich durch die parallele Anordnung der Lininfäden hervorgerufen werden. Der Kern nimmt eine halbmondförmige Gestalt an; es zeigt sich jedoch bald eine hantelförmige Durchschnürung in seiner Mitte, die schließlich die Trennung der beiden Tochterkerne herbeiführt (Fig. W 1 u. 2). Dabei wird die Kerngrenze nicht rückgebildet; während der ganzen Teilung bleibt sie bestehen. Hervorzuheben ist hier noch, daß sich das Chromatin während der Teilung etwas stärker zusammenzieht, wodurch um es herum eine hellere ganz chromatinfreie Partie entsteht.

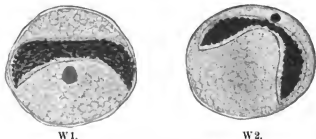


Fig. W. 1 u. 2. *Aggregata spinosa*.
Erste Teilungen der Sporoblastenkerne. 18CO:1.

Vor Beginn der ersten Kernteilung oder gleichzeitig mit ihr bildet sich die Cystenhülle aus, welche bei den einzelnen Arten von verschiedenem Aussehen ist. Bei *Aggregata spinosa* ist sie mit einer großen Anzahl dornenförmiger Auswüchse versehen, welche von der inneren Wand der Cyste ihre Entstehung zu nehmen scheinen. Sie machen den Eindruck feiner Kanäle. Diese dornenähnlichen Röhrchen stehen senkrecht zur Cystenoberfläche, doch zeigen viele derselben einen schwachgebogenen Verlauf; manchmal sind sie an ihrer Spitze gegabelt. Ähnliche Dornen besitzt auch *Aggregata légeri*. Soweit ich ihre Bildung verfolgen konnte, verdanken sie ihre Ent-

stehung einer starken Faltung der Cystenhülle. Bei der Bildung der letzteren zieht sich das Protoplasma der Sporocyste stark zusammen, wodurch ein großer Raum um das Protoplasma entsteht, welcher letzteres von der Cyste trennt. Ich gewinne den Eindruck, wie wenn das Protoplasma eine größere Menge von Flüssigkeit ausscheiden würde, welche möglicherweise den Inhalt der bei der vegetativen Tätigkeit des Parasiten aus dem Kerne zur Ausscheidung kommenden Vacuolen bildet. In dieser Annahme bin ich durch die Beobachtung BRASIL'S (1905) bei *Monocystis* aus dem Hoden des Regenwurms bestärkt worden. Nach diesem Autor kommt nach der Bildung der Sporocystenhülle ebenfalls aus dem Kern eine große Vacuole zur Ausscheidung. Der Inhalt derselben wird bei oder nach der Bildung der Cyste sicherlich aus dem Protoplasma ausgeschieden, wodurch die Verkleinerung des Volums des letzteren hervorgehoben wird. Nachdem sich das Protoplasma kontrahiert hat, wird es wieder regelmäßig feinwabig.

PROWAZEK (1902) und BRASIL (1905) haben bei *Monocystis* beobachtet, daß aus dem Syncaryon der Copula Chromatin ausgeschieden wird, welches in Beziehung mit der Cystenbildung tritt. Für *Aggregata* kann ich diese Beobachtung bestätigen, da auch hier Chromatin aus dem Kern zur Ausscheidung kommt (z. B. bei *Aggr. spinosa* Fig. 96), welches zur Bildung der Cystenhülle das Material liefert. Bald nachdem der freie Raum zwischen Cystenhülle und Protoplasma entstanden ist, erfährt erstere eine bedeutende Schrumpfung, als deren Folge die Bildung von vielen, nach verschiedenen Richtungen verlaufenden und nach außen vorspringenden schmalen Falten zu bezeichnen ist, welche sich später in isoliert vorragende Stacheln umwandeln. Zur Bildung von Stacheln an der Cystenoberfläche kommt es noch bei einigen Arten aus dem Darm von *Octopus* z. B. *Aggregata légeri*, etc.

Bei den Gregarinen und Coccidien sowie bei einer Anzahl anderer Formen ist die Cyste ein Ausscheidungsprodukt des Protoplasmas. Bei den Myxosporidien, Actinomyxidien usw. werden hingegen mehrere Zellen dazu verwendet. Bei der Actinomyxidien haben CAULLERY et MESNIL (1905) gefunden, daß sich der Kern der Copula mehrere Male teilt, wodurch 16 neue Kerne resp. Zellen gebildet werden; von diesen werden zur Bildung der Cystenhülle 6 verwendet und die übrigen Zellen bilden die Keime (Geschlechtszellen). Dieselbe Erscheinung haben LÉGER und HESSE (1906), ferner MERCIER (1906) und SCHRÖDER (1907) auch bei Myxosporidien festgestellt. Dort werden jedoch nur 6 neue Kerne resp.

Zellen gebildet, von denen zwei für die Bildung der Cyste und zwei für die Bildung der Polkapseln verwendet werden. Diese somatischen Zellkerne entstehen durch eine heteropole Kernteilung des Syncaryons und könnten als der somatische Teil von Organismen — also als zu den Metazoen gehörig — betrachtet werden, die durch den hochgradigen Parasitismus eine sehr weitgehende Rückbildung erfahren haben. Diese Cystenzellen werden früher sicherlich eine andere physiologische Bedeutung gehabt haben.

Bei vielen Arten bleibt die Ansbildung von Stacheln an der Cystenoberfläche aus, sie ist ganz glatt, gewöhnlich nur an einer Stelle springt über dieselbe eine saugnapfförmige Bildung vor, welche wie der Stöpsel einer Bombe aussieht (*Aggregata octopiana* Fig. 99). Bei allen im *Octopus* vorkommenden Arten, die ich lebend zu untersuchen Gelegenheit hatte und welche keine Stacheln besaßen, habe ich diese eigentümliche Bildung, die nebenbei bemerkt bereits von EBERTH gesehen und abgebildet wurde, beobachten können. Ich vermute daher, daß sie auch bei solchen Arten existiert, welche ich nur am fixierten Material untersuchen und wo ich die Bildung nicht beobachten konnte. Bei manchen Sporen sieht man deren zwei.

In Hinsicht auf die Bedeutung dieses saugnapfförmigen Gebildes könnte man daran denken, daß es den Verschuß einer Öffnung der Cyste darstellt, durch welche die Sporozoiten auskriechen, nachdem der Verschuß unter der Einwirkung der Magensaften zum Abfallen gebracht wurde. Doch trifft diese Annahme, wie weiter unten gezeigt wird, nicht zu, da sich die Cyste durch einen Spalt öffnet.

Bei den in der *Sepia* vorkommenden Arten habe ich diese Bildung nicht beobachtet, und allem Anschein nach kommt sie auch nicht vor.

Nach der ersten Teilung des Sporocystenkerne rücken die beiden Tochterkerne auseinander. Ihre Chromosomen zerfallen in feine Körnchen, welche sich gleichmäßig in ihrem Innern verteilen. Der Kern erfährt außerdem eine starke Volumszunahme, etwa auf das Doppelte. Bald darauf fangen die Chromatinkörnchen an, sich wieder zu Chromosomen zu ordnen, und die Kernteilung beginnt auf dieselbe Weise wieder von neuem. Dabei ist zu bemerken, daß die Teilung bei dem einen Kern früher anfängt als bei dem anderen. In den meisten Fällen wandelt sich die eine Hälfte Chromosomen schneller in den ruhenden Kern um als die andere (z. B. *Aggregata labbéi* Fig. X 1). Zur nächsten Teilung schickt sich der eine Kern auch früher an. Sein Chromatin vermehrt sich auf das Doppelte, indem

es gleichzeitig eine bedeutende Auflockerung erfährt. Dadurch erreicht er eine beträchtliche Größe; der andere Kern ist hingegen kleiner und bedeutend kompakter (z. B. *Aggrata siedleckii* Fig. X 2). In den späteren Teilungen teilen sich einzelne Kerne öfters als die übrigen, bei denen die Vermehrung oft unterbleibt. Dadurch kommt die abweichende Zahl von Sporozoitenkernen (3, 6, 12, 24) zustande, normalerweise hätte man 4, 8, 16 usw. erwarten sollen.

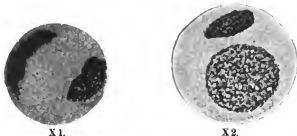


Fig. X 1. *Aggregata labbei*. Fig. X 2. *Aggregata siedleckii*.
Kernteilungen. 2000:1.

Bei der Endteilung werden eine für jede Art bestimmte Anzahl von Kernen gebildet, welche sich gleichmäßig auf die Oberfläche verteilen. Hier will ich die Verhältnisse von *Aggregata spinosa* voranstellen, wo ich die Sporulation ausführlicher zu verfolgen Gelegenheit hatte. Bei dieser Art werden 24 Kerne gebildet, welche die Oberfläche der Plasmakugel einnehmen; bald dehnt sich jedoch das Plasma etwas in die Länge, so daß die Kerne jetzt durch eine die Mitte der Sporocyste einnehmende Plasmapartie in zwei Gruppen getrennt werden; es tritt also eine Polarität in dem Inhalt der Sporocyste auf, ähnlich wie dies bei manchen Coccidien beobachtet wird. Nun fängt jeder Kern an, sich über die Oberfläche höckerig nach und nach hervorzuhoben, natürlich von einer dünnen Plasmanschicht umgeben. Diese zuerst kleinen Höckerchen, welche die jungen Sporozoiten darstellen, verlängern sich bald ziemlich stark. Da aber in der Cyste für eine rosettenförmige Anordnung nicht Platz genug vorhanden ist, biegen sich die wie junge Merozoiten aussehenden Sporozoiten, welche sich auf der einen Seite befinden, um und vereinigen sich mit den Sporozoiten der anderen Seite zu einem Büschel. Der noch große Restkörper liegt excentrisch am Grunde dieses Büschels, dessen kernlose Ansätze ihn allseitig umgeben. Das Gebilde macht den Eindruck einer Tonne, dessen Dauben

von den äußeren Sporozoiten gebildet werden (Fig. 97). In dem Maße, wie die Sporozoiten sich verlängern, verkleinert sich der Restkörper. Es bleibt ein Haufen von zuerst überall im Protoplasma verteilten glänzenden Körnchen übrig, die wohl als Reservestoffe aufzufassen sind. Im ausgebildeten Zustande ist das ganze Büschel torquiert (Fig. 97 u. 98). Im wesentlichen sind die Sporozoiten in zwei Schichten angeordnet. Die äußere derselben besteht aus etwa 14—15 Sporozoiten; der Rest bildet die zweite Reihe. Da die Spitzen der Kerne oft — bei *Aggr. jacquemeti* immer — dicht zusammenlaufen, sieht man die Kerne an gefärbten Präparaten an einem Ende der Sporocyste scheinbar eine dichte Chromatinmasse bilden (Fig. 98).

Es gelang mir, auch die Sporulation von *Aggregata* sp.? aus *Octopus* (Cette) im lebenden Zustande zu verfolgen. Beim Beginn der Kernteilung fangen die zuerst überall im Protoplasma zerstreuten glänzenden Körnchen an, sich in der Mitte der Sporocyste zu sammeln und so einen zuerst stark glänzenden und grobkörnigen Körper zu bilden, der sich mit Eisenhämatoxylin intensiv färbt (Fig. Y1—3). Bei der Bildung der Sporozoiten kommt der Restkörper in die Mitte der Sporocyste zu liegen, wo er von den ersteren gürtelförmig umhüllt wird. Nur auf der einen Seite der Cyste, wo die breiten Enden der Sporozoiten hervorragen, ist in den meisten Fällen ein Teil desselben gut zu sehen (Fig. Y3).



Y1.

Y2.

Y3.

Fig. Y1—3. *Aggregata* sp.? aus *Octopus* (Cette).

Bildung der Sporozoiten; lebend. 1800:1. 2000:1.

Über die Entstehung der Sporozoiten bei den Coccidien existieren die bekannten Untersuchungen SCHAUDINN's über *Eimeria schubergi*, die danach auf ganz abweichende Weise vor sich geht. Viel ähnlicher stehen die Verhältnisse bei den Gregarinen, worüber uns Beobachtungen von PROWAZEK (1902) und BRASIL (1905) für *Monocystis* und von LÉGER für *Stylorhynchus* vorliegen. Nach LÉGER und BRASIL wird die Kernteilung bei diesen Gregarinenrepräsentanten von einem Centriol geleitet. Nach PROWAZEK ordnen sich die acht Kerne der

Sporocyste in der Mitte gürtelförmig in einer Reihe an; die Sporozoiten selbst verlaufen in der Längsrichtung der Cyste, wie die Sektoren einer Orange; er berichtet jedoch nicht über die Art und Weise, wie die Sporozoiten zustande kommen. Nur nach der äußeren Ähnlichkeit in bezug auf die Anordnung derselben vergleicht er die Sporogonie der Gregarinen mit der Schizogonie der Coccidien.

Nach meiner Anschauung über die Sporogonie bei *Aggregata* können wir die Sporocyste als einen herangewachsenen Schizonten ansehen, der die Sporozoiten ganz auf dieselbe Weise bildet, wie die Merozoiten bei vielen Coccidien zustande kommen. Die große Anzahl von Sporozoiten kommt noch dazu, um die Ähnlichkeit zu verstärken, so daß ich vollkommen PROWAZEK in seinem Vergleich der Sporogonie der Gregarinen mit der Schizogonie der Coccidien zustimme.

Die Sporozoiten bei den Gregarinen werden in der Weise gebildet, daß das Protoplasma auf einmal in so viele Teile zerfällt, wie Kerne vorhanden sind, es wird sozusagen gespalten, infolgedessen werden sie in ihrer definitiven Größe angelegt. Bei einem Teil der Coccidien (*Eimeria schubergi* nach SCHAUDINN) werden sie ebenfalls gleich von Anfang in ihrer definitiven Größe angelegt, unter Zurücklassung eines Restkörpers; dasselbe findet auch bei *Adelea orata* nach SIEDLECKI (1899), und *Adelea mesnili* nach PÉREZ (1902) statt. Bei *Adelea zonula* (nach MOROFF 1906) werden die Sporozoiten als etwa 5–6 μ lange Keime angelegt und wachsen erst nachher zu 18–20 μ langen wurmförmlichen Gebilden, indem sie gleichzeitig die Reservenernährung fast vollkommen verbrauchen.

Sowie die Sporozoiten gebildet worden sind, sind die Cysten infektfähig. Die Reifung spielt sich noch in der Darmwand und im Darmlumen ab.

Da bei diesen Parasiten ein Wirtswechsel existiert, müssen zu ihrer weiteren Entwicklung die Sporozoiten in den Darm einer Krabbe geraten.

14. Die natürliche Infektion.

SIEDLECKI (1898) hat bei *Sepia* eine Autoinfektion angenommen. Nach ihm geraten die in der Darmwand gereiften Cysten in den Darmtraktus, wo sie unter der Einwirkung des Darmsaftes zum Platzen gebracht werden. Die Sporozoiten kriechen heraus, bohren sich in die Darmwand ein und wachsen zu den Geschlechtstieren heran. Nach den Untersuchungen von LÉGER und DUBOSCQ (1906 a, b)

sowie nach meinen eigenen Infektionsversuchen trifft diese Annahme SIEDLECKI's sicher nicht zu; sie beruht auf unzureichenden Beobachtungen.

Die Sporozoiten sind in der Darmwand der Cephalopoden nicht entwicklungsfähig, sie müssen vielmehr den Darm einer Krabbe passieren, wo sie ihre Schizogonie durchmachen. Erst die fertigen Merozoiten können eine *Sepia* oder einen *Octopus* infizieren. Gewöhnlich verbleiben sie in der Darmwand der betreffenden Krabbe, bis letztere von einem der erwähnten Cephalopoden gefressen wird, in deren Darm sie sich weiter entwickeln.

Die natürliche Infektion der Krabben geht in der Weise vor sich, daß sie die Fäces der betreffenden Cephalopoden auffressen, in welchen für gewöhnlich die reifen Cysten in genügender Menge vorhanden sind. Die künstliche Infektion gelingt sehr leicht. Man braucht nur die Krabben mit dem infizierten Darm einer *Sepia* oder eines *Octopus* zu füttern. Unter der Einwirkung der Darmsäfte entsteht in der Cyste ein langer Spalt, wobei sich die auf diese Weise entstandenen Ränder nach innen einrollen. Als bald kriechen die Sporozoiten heraus.

Bei *Aggregata spinosa* fallen zuerst die Stacheln ab; bei einer anderen *Aggregata* (mit 8 Sporozoiten) fällt die saugnapfförmige Klappe ab. In beiden Fällen entstehen kleine Löcher in der Cystenwand, wodurch allem Anschein nach Darmsaft in letztere eindringt und in irgend einer Weise die Sporozoiten beeinflusst, oder den Restkörper zum Quellen bringt. Dadurch wird die Cyste zum Platzen gebracht.

Nach ihren Versuchen sind LÉGER und DUBOSCQ geneigt anzunehmen, daß die Sporen einer *Aggregata* (*Aggr. eberthi*) im Darm jeder Krabbe entwicklungsfähig sind, wobei ein großer Teil der in die Darmwand eingedrungenen Sporozoiten einer Phagocytose unterliegen. Nach meinen Versuchen bin ich zu einer etwas abweichenden Ansicht gekommen. In Cavalière (Depart. Var) habe ich Fütterungsversuche mit dem Darm von *Octopus* an *Portunus corrugatus* unternommen. Im Darm waren *Aggr. octopiana*, *Aggr. spinosa* und *Aggregata sp.* (mit 8 Sporozoiten) vorhanden, letztere Art nur einzeln. Es hat sich keine einzige Cyste von *Aggregata octopiana* geöffnet; von den übrigen zwei Arten haben sich hingegen alle Cysten geöffnet. Infolgedessen bestanden die Fäces der Krabben nur aus Cysten der ersten Art und sahen deshalb ganz weiß aus. Es ist leicht möglich, daß sich die Cysten einer und derselben Art im Darm verschiedener Krabben öffnen. Ob aber die Sporozoiten

sich überall entwickeln können, ist eine andere Sache; der Beweis muß erbracht werden. Ich möchte die Beobachtung von LÉGER et DUBOSCQ, daß viele der Sporozoiten in der Darmwand der Krabbe durch Phagocytose vernichtet werden, in einer anderen Weise deuten. Gewöhnlich kommen mehrere Arten gleichzeitig in einem Darm der *Sepia* oder *Octopus* nebeneinander vor. Zwar öffnen sich die Sporen vieler Arten im Darm der Krabbe, die Sporozoiten kriechen aus denselben aus und bohren sich in die Wirtszellen ein, wo sie sich zu entwickeln versuchen. Es gelingt jedoch nur Sporozoiten der richtigen, in der betreffenden Krabbe für gewöhnlich schmarotzenden Art, sich zu entwickeln, die Sporozoiten aller anderen Arten gehen hingegen zugrunde. Es ist andererseits auch möglich, daß auch nicht vollkommen reife Cysten der richtigen Art zum Platzen gebracht werden; ihre Sporozoiten dringen zwar in die Darmwand der Krabbe ein, da sie aber nicht vollkommen reif sind, unterbleibt ihre weitere Entwicklung und sie sterben ab.

Da LÉGER und DUBOSCQ die Entwicklung der *Aggregata* in den Krabben übernommen haben, will ich hier nur mit einigen Worten der Sporozoiten von *Aggregata spinosa* Erwähnung tun. Dieselben besitzen eine Länge von 26—30 μ und sind nur 45 μ breit; das hintere Ende ist stumpf zugespitzt, das vordere ist meist breit abgerundet oder schwach zugespitzt. Das Protoplasma ist sehr fein alveolär und hyalin ansehend. Hier und da sind kleine, das Licht stärker brechende Körnchen zu sehen, welche wohl als Reservahrung aufzufassen sind (Fig. 103 a, b, b). Die Sporozoiten führen gleitende Bewegungen aus, ohne dabei ihre Form zu verändern. Außerdem bewegen sie sich bohrend nach vorne und können dabei auch ihre Gestalt verändern, indem sie ihr Vorderende mehr oder minder stark ausziehen.

Am fixierten Material ist die feinwabige Struktur ebenfalls gut zu sehen; der verhältnismäßig sehr lange Kern liegt dicht an dem einen Ende; er besteht aus vielen kleinen Körnchen, welche durch ein sich ziemlich deutlich färbendes Netzwerk miteinander verbunden sind (Fig. 103 d). Bald nachdem die Sporozoiten in den Darm der betreffenden Krabbe geraten sind, rückt der Kern in die Mitte (Fig. 103 e), wo er die weiteren Umwandlungen erfährt. Die Sporozoiten sind gewöhnlich doppelt so lang als die Merozoiten.

15. Pathologische Erscheinungen an der Wirtszelle.

Die verschiedenen Arten von *Aggregata* leben während ihrer geschlechtlichen Vermehrung im Darm von *Sepia* und *Octopus*. In-

fizierte Krabben werden von diesen beiden Arten gefressen, und die Merozoiten der verschiedenen *Aggregata*-Arten werden frei. Sie dringen in die Darmwand ein, wo sie in irgend einer Zelle ihren Sitz nehmen. Die einzelnen Arten verhalten sich verschieden. Bei *Sepia* parasitieren alle mir bekannten Arten in den Zellen des Bindegewebes, im Darmepithel selbst habe ich äußerst selten Parasiten gesehen. Der größte Teil der in *Octopus* vorkommenden Arten bohrt sich ebenfalls in die Zellen der Submucosa (des Bindegewebes) ein. Die Merozoiten von *Aggregata légeri* dringen hingegen in die Darmepithelzellen, wo sie die ersten Wachstumsstadien durchmachen; erst wenn der Parasit eine beträchtliche Größe erreicht hat, fällt er aus der Epithelzelle heraus und kommt zwischen die Bindegewebszellen zu liegen. Dort setzt sich sein Wachstum weiter fort, wobei die männlichen Parasiten unmittelbar unter dem Epithelium im Bindegewebe während des ganzen Wachstums verbleiben, die weiblichen Parasiten geraten hingegen sukzessiv bei ihrem Wachstum immer tiefer in das Bindegewebe. Infolgedessen führt diese Art nur in ihrer Jugend einen intracellulären Parasitismus.

Der Aufenthalt des jungen Merozoiten ist in der Wirtszelle die unmittelbare Nähe des Kerns, wo er seine Wachstumsprozesse beginnt. Im Kern selbst wurden niemals Parasiten beobachtet. Mitunter bildet sich um ihn in der Zelle ein mehr oder minder breiter Raum, welcher sicherlich von Flüssigkeit erfüllt ist (Fig. 64). Unmittelbar nach dem Eindringen des Parasiten fängt der Kern der Wirtszelle stark zu hypertrophieren an, er nimmt rasch an Größe zu und wird chromatinreich. Auch das Plasma der Zelle fängt stark zu wachsen an. Da der Parasit keine Bewegungen auszuführen scheint, wird der Anreiz zum Wachstum der Wirtszelle vielleicht durch gewisse, für diesen Zweck vom Parasiten ausgeschiedene Sekrete ausgelöst, wie dies auch bei manchen anderen Parasiten angenommen wird. Das Wachstum der Wirtszelle hält gleichen Schritt mit demjenigen des Parasiten, wobei erstere beträchtliche Veränderungen in ihrem histologischen Bau erfährt. SIEDLECKI hat konstatiert, daß die von einem *Monocystis ascidiae* befallene Epithelzelle ihre Färbbarkeit stark einbüßt, daher unterscheidet sie sich schon mit schwacher Vergrößerung durch ihre helle Farbe von ihrer Umgebung; bei *Aggregata* gewinnt sie eher an Färbbarkeit. Ferner verliert die Zelle langsam ihre granulierten Struktur, indem sie immer mehr ein faseriges Aussehen bekommt (Fig. Z). Dabei beginnt dieser Prozeß in unmittelbarer Nähe des Parasiten und schreitet zur Peripherie der Wirtszelle vor. Für sein Wachstum verbraucht der

erstere immer mehr den Inhalt der letzteren, so daß die Wirtszelle zuletzt wie eine dünne Haut (Überzug) den ganzen Parasiten (anfangs den Merozoiten, später die Sporen) umhüllt (Fig. 72). Sie täuscht dann eine Cystenhülle (Oocystenhülle im Sinne der Coccidien) vor. Dieser Überrest der Wirtszelle wurde von SIEDLECKI in der Tat

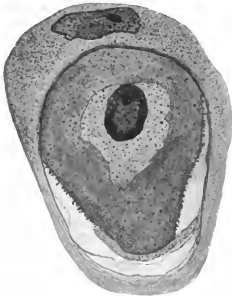


Fig. Z. *Aggregata spinosa*. Parasit und Wirtszelle. 300:1.

als Ausscheidungsprodukt — als Cystenmembran — des Parasiten selbst angesehen. Doch muß ich auf Grund ausgedehnter Beobachtungen diese Annahme als unzutreffend bezeichnen. Man kann alle Übergangsstadien feststellen; ferner sind von einer solchen Hülle nicht allein die weiblichen, sondern auch die männlichen Parasiten umgeben, was man regelmäßig an solchen Parasiten beobachten kann, bei welchen die Spermatiden vollkommen ausgebildet, jedoch noch nicht vom Restkörper losgelöst sind. Sie sind dann immer von einer zarten Membran umgeben. Bei *Aggregata légeri* hingegen, wo die Parasiten frühzeitig aus der Wirtszelle herausfallen und zwischen den Zellen des Bindegewebes ihre weitere Entwicklung durchmachen, ist eine solche Umhüllung weder bei weiblichen, noch bei männlichen Individuen zu konstatieren.

Oft wird die Wirtszelle nicht so stark verbraucht, dann umhüllt sie den Parasiten als eine breite Schicht und erscheint insbesondere, wenn sie ihm dicht anliegt, als seine Fortsetzung.

Da die aus den Krabben herstammenden Merozoiten direkt zu den geschlechtsreifen Tieren heranwachsen, ist eine Autoinfektion, wie sie bei den Coccidien und den Schizogregarinen vorhanden ist, nicht vorhanden. Die Intensität des Auftretens bei Cephalopoden hängt von dem Infektionsgrad der konsumierten Krabben ab. Immerhin kann er für einzelne Arten sehr bedeutend sein. Bei *Aggregata legeri*, *jacquemeti* usw. können Fälle vorkommen, wo die Parasiten dicht nebeneinander in so großer Menge vorkommen, daß das Wirtsgewebe ganz in den Hintergrund gedrängt wird. Doch dehnt sich eine solche Infektion nur auf kurze Strecken aus und bildet einzelne infizierte Herde, außerhalb welcher oft keine oder äußerst wenige Parasiten mehr vorhanden sind.

Oft ist die innere Hälfte des Spiraldarms so stark infiziert, daß die Parasiten in ganzen Haufen das Gewebe und Epithelium ausfüllen. An frisch präpariertem Darm erkennt man dies an der milchigweißen Farbe. Es ist jedoch selten, daß alle diese Parasiten zu einer einzigen Art gehören, und noch viel seltener ist es, daß sie sich in demselben Stadium befinden. Es kommen meist verschiedene Arten durcheinandergemengt vor. Es ist sehr interessant, zu verfolgen, wie eine bestimmte Art auf einer Reihe von Schnitten in großer Menge vorkommt. Bei weiteren Schnitten der Serie treten die Stadien anderer Arten immer mehr auf, bis die Parasiten der ersten Art vollkommen verschwinden oder stark in den Hintergrund gedrängt werden. Man muß daher von verschiedenen Stellen Material fixieren, wenn man sich ein richtiges Bild über die Natur der Infektion machen will.

Wie wird nun diese eigentümliche Infektionsweise hervorgerufen? Ich erkläre mir diese Erscheinung folgendermaßen. Die Merozoiten sind in der Darmwand der Krabbe um ihren Restkörper in sehr großer Menge radienförmig angeordnet; sie bilden eine Art „Cysten“. Nach meiner Schätzung sind mehrere Tausend in einer Cyste enthalten. Nachdem die betreffende Krabbe von dem neuen Wirtstier gefressen worden ist, werden die Merozoiten frei und bohren sich gleich in die Darmwand des betreffenden Cephalopoden ein, ohne sich erst im ganzen Darm auszubreiten. Deswegen sind die Parasiten nicht allein einer einzigen Art, sondern eines und desselben Stadiums auf einem engen Raum begrenzt. Daß Parasiten verschiedener Arten oder verschiedener Stadien einer und derselben

Art sehr oft durcheinander vermengt vorkommen, hängt von einer mehrfachen Infektion ab.

Es sind ferner auch die Fälle nicht schwer zu erklären, in welchen der Darm von einer und derselben Art oft auf weite Strecken förmlich überschwemmt ist. Solche Fälle sind mir öfters an aus Cavalière (Depart. Var.) herstammendem Material begegnet. Hier sind z. B. alle Krabben (*Portunus corrugatus*) mehr oder minder stark infiziert. Ich habe oft einen Darm von dieser Krabbe zu Gesicht bekommen, wo eine Cyste neben der anderen saß; oft habe ich weit über hundert reife Cysten in einem einzigen Darm gezählt. Daß eine so stark infizierte Krabbe bei ihrem Konsumenten eine sehr starke Infektion hervorrufen wird, liegt auf der Hand. Wenn wir noch hinzufügen, daß ein mittelgroßer *Octopus* über zwei Dutzend Krabben in 24 Stunden auffressen kann, so kann man sich vorstellen, wie stark die Infektion sein kann.

Doch liegen diese für parasitologische Studien äußerst günstigen Verhältnisse nicht überall gleich. In Cette sind die *Octopus* sowohl an Arten als auch an Individuenzahl äußerst arm und für Studienzwecke kaum brauchbar. Nach dem Material, das mir Herr Prof. O. Duboscq aus Roscow geschickt hat, zu urteilen, liegen auch dort die Verhältnisse nicht viel günstiger.

Die Infektion der *Sepia* in den verschiedenen Lokalitäten scheint gleichmäßiger zu sein, ich habe sie nirgends so weiten Schwankungen unterworfen gesehen, wie dies bei ihren Verwandten der Fall ist. Der Zwischenwirt für *Aggregata cberthi*, *Portunus depurator*, ist ebenfalls in der Umgebung von Cette sehr schwach infiziert; die meisten Tiere sind parasitenfrei; die infizierten enthalten 1—2 bis höchstens 5 Cysten in ihrem Darm. Dasselbe Verhältnis gilt auch für Triest.

An dieser Stelle will ich eine andere Frage aufwerfen. Kann eine bestimmte Art sowohl in *Octopus* als auch in *Sepia* gedeihen? Am sichersten wäre diese Frage durch künstliche Infektionen zu beantworten. Doch glaube ich, durch sich auf reichliche Beobachtungen stützende Tatsachen dieser Frage eine den wirklichen Verhältnissen entsprechende Antwort geben zu können. Vor allem ist hervorzuheben, daß die Sporen von allen mir bis jetzt aus *Octopus* bekannten Arten von 8—24 Sporozoiten enthalten. Hingegen bestehen die Sporen aller in der *Sepia* lebenden Arten aus 3—4 Sporozoiten. Die verschiedenen Arten sind sicher auf ganz bestimmte Lebensbedingungen angewiesen, in welche sie zu ihrer Entwicklung unbedingt geraten müssen. Das ersieht man am besten aus den verschiedenen Arten, die gleichzeitig in einem und demselben Wirtstier

vorkommen. Jede einzelne Art hat ihr Ausbreitungsgebiet. *Aggregata octopiana* kommt nur in dem Enddarm von in Cavalière lebenden *Octopus* vor. Im Spiraldarm wurde sie niemals beobachtet. *Aggregata spinosa*, *jacquemeti*, *légeri* usw. leben hingegen nur in dem Spiraldarm. Im eigentlichen Magen wurde niemals *Aggregata* beobachtet. Der Ösophagus ist ebenfalls fast immer parasitenfrei. Nur ein einziges Mal habe ich in einem *Octopus* von Cette im Ösophagus eine Art in größerer Menge gefunden, die ich leider nicht näher studiert habe. Es wurde von mancher Seite angegeben, daß diese Parasiten überall im *Octopus* — in Leber, Haut, Knorpel, Kopf — vorkommen. Eine so weite Ausbreitung habe ich niemals konstatieren können. In vereinzelt Fällen kommen jedoch einzelne Cysten ganz in der Nähe des Darmes vor. Sollte sich die Angabe der früheren Autoren bestätigen, daß diese Parasiten außerhalb des Darms auch in anderen Organen vorkommen, so wird es sich ganz sicher um andere nicht mehr im Darm schmarotzende Arten handeln. Dieselbe Einteilung der Einflußsphären existiert auch im Darm von *Sepia*, wo die im Spiraldarm vorkommenden Arten andere sind als diejenigen, welche im Enddarm leben.

Weitaus die günstigsten Verhältnisse für Studienzwecke bietet der Spiraldarm, wo die Parasiten in einer sehr großen Anzahl, ja sehr oft in enormer Menge vorkommen. Im Spiraldarm selbst sind sie nicht überall vorhanden. Seine äußere Hälfte, d. h. das Blindende ist meistens vollkommen parasitenfrei, nur bei einer übermäßigen Infektion kann er Exemplare in begrenzter Menge aufweisen.

Aus diesen Gründen glaube ich behaupten zu müssen, daß eine und dieselbe Art nicht in den beiden Repräsentanten der Cephalopodengruppe zu leben fähig ist. Im Gegensatz zu manchen früheren Angaben habe ich in anderen Mitgliedern der Cephalopodengruppe keine Parasiten von der Aggregatagruppe finden können. Untersucht wurden *Loligo*, *Eledone* und *Octocotyle*. In dieser letzteren Art glaubte ich, als ich den Darm öffnete, Parasiten gefunden zu haben, da man eine sehr große Anzahl von weißen Pünktchen überall in der Darmwand zerstreut sah. Doch ergab die mikroskopische Untersuchung, daß diese weißen Pünktchen durch eine Trematodenart hervorgerufen werden.

Wie bereits erwähnt, kann die Infektion sowohl bei *Sepia*, insbesondere aber bei *Octopus* sehr intensiv sein. Es ist die Frage, ob sie auf den Wirt einen sehr schädigenden Einfluß ausüben. Sie kann entschieden nicht gleichgültig für den Wirt sein, da stellen-

weise seine Darmwand vollkommen zerstört ist, doch habe ich keine weiteren Veränderungen am Wirt selbst konstatieren können.

Die reifen Cysten geraten in das Darmlumen, von wo sie nach außen entleert werden. Ein großer Teil von ihnen kann in der Darmwand durch Phagocytose vernichtet werden.

Viel schlimmere Folgen zieht die Infektion bei den Krabben nach sich, wo nach SMITH (1906) bei der durch *Aggregata inachi* infizierten *Inachus dorsetensis* eine komplette Atrophie der Geschlechtsorgane hervorgerufen wird. Nach diesem Forscher verändern sich nicht allein die primären, sondern auch die sekundären Geschlechtscharaktere. Die männliche Form nimmt weibliche Eigenschaften an. Bei dieser Krabbe sollen die Parasiten außer in der Darmwand auch in den Geschlechtsorganen selbst vorkommen. Doch soll die Atrophie auch in solchen Fällen stattfinden, wo die Geschlechtsorgane selbst von keinem Parasiten befallen sind. Die Intensität der Infektion ist nicht allein bei den einzelnen Krabbenarten, sondern auch bei den einzelnen Individuen einer und derselben Art verschieden. Diesbezüglich machte ich bei *Portunus corrugatus* eine eigentümliche Wahrnehmung. Es fiel mir nämlich auf, daß gewöhnlich die kleineren (jüngeren) Tiere, welche sich bei der Fütterung zuerst zur Nahrung hinzudrängen, bei der Sektion einen sehr stark infizierten Darm aufwiesen, oft war eine Cyste neben der anderen; hingegen enthält der Darm der viel größeren Krabben nur vereinzelte Cysten, ja manchmal gar keine. Es scheint, daß in der Bucht von Cavalière bei *Portunus corrugatus* mit der Zunahme des Alters die Infektion an Intensität abnimmt.

Wir wissen, daß der in Merozoiten zerfallene Schizont zu seiner weiteren Entwicklung in den Darm des betreffenden Cephalopoden geraten muß. Dies kann nur in der Weise geschehen, daß die Krabbe von ihm gefressen wird. Andernfalls müssen sie ständig in der Darmwand dieser Crustaceen verbleiben. Da die jüngeren Kruster stärker infiziert sind als die älteren, muß man auch eine Ausheilung annehmen. Es ist wohl möglich, daß die Merozoiten, wenn sie innerhalb einer bestimmten Zeit den Wirt nicht wechseln können, von selbst absterben, oder daß sie sich nicht für immer gegen die Attacken der Phagocyten wehren können, zum Absterben gebracht und von letzteren aufgefressen werden. Da alle Krabben unter gleichen Bedingungen leben, haben die älteren Individuen ebensooft die Gelegenheit, sich von neuem zu infizieren, wie die jüngeren; daß aber die Krankheit mit dem Alter eher abnimmt, deutet, wie ich glaube, darauf hin, daß die Tiere sich bis zu gewissem Grade eine Immunität

erwerben, wodurch die späteren Infektionen erdrückt werden. Andererseits wäre es aber auch denkbar, daß die stark infizierten Tiere alle zugrunde gehen, oder leichter von ihren Feinden gefressen werden und nur die schwach infizierten Individuen übrig bleiben. Doch scheinen mir letztere Vermutungen allein nicht ausreichend zu sein, um dieser Erscheinung eine befriedigende Erklärung zu geben.

Da auch in den Cephalopoden selbst ein Kampf zwischen Wirt und Parasiten stattfindet, da ferner die reifen Cysten überall im Wasser ausgestreut werden und es mehr oder minder dem Zufall überlassen wird, daß sie wieder in günstige Lebensbedingungen geraten, um sich weiter entwickeln zu können, kann man sich wohl eine Vorstellung von der Lebenskraft dieser Parasiten machen. Sie müssen nämlich einen Kampf gegen zwei Fronten führen: erstens die defensive Tätigkeit ihrer Wirte überwinden und sich zweitens in so großer Menge vermehren, um die Verluste, welche mit dem Wirtswechsel und mit der dem Zufall überlassenen Übertragung von Cephalopoden auf Krabben verbunden sind, wieder wett machen, um das Fortbestehen der Art sichern zu können.

Jetzt will ich auf eine andere Erscheinung übergehen, wobei ich mich nur auf die Verhältnisse beschränken will, wie sie uns beim *Octopus* in der Bucht von Cavalière gegeben sind. Es stand mir zu meinen Untersuchungen Material zur Verfügung, welches zu vier verschiedenen Jahreszeiten gesammelt wurde. Das eine Material war fünf Jahre alt und wurde im Sommer gesammelt; das zweite im Februar 1906, das dritte im April und das vierte Anfang Oktober desselben Jahres. Das auffallende ist, daß nie eine und dieselbe Art in zwei verschiedenen Proben vorkommt, obwohl in einem Material mehrere Arten gleichzeitig untereinander gemischt vorkommen. Im April 1906, als ich die Verhältnisse selbst an Ort und Stelle zu studieren Gelegenheit hatte, war in der großen Anzahl Arten, die ich im frischen Zustande und später auf Schnitten in den vielen Anzahl *Octopus* beobachtete, *Aggregata spinosa* weit aus in überwiegender Menge vorhanden, dabei trat die Infektion niemals in einer übermäßigen Intensität auf. Hingegen war in dem Material, das mir Herr Prof. LÉGER im Oktober desselben Jahres — also sechs Monate später — gesammelt hatte, eine ganze Anzahl neuer Arten zu konstatieren, von den im Monat April von mir beobachteten Arten ist mir aber keine einzige begegnet und doch stammt das Material aus 10–11 verschiedenen *Octopus*, so daß diese Erscheinung kaum dem Zufall zugeschrieben werden kann. Es muß die Infektion jetzt sehr heftig gewesen sein. Diese Tat-

sachen drängen zu der Annahme hin, daß das Vorkommen der verschiedenen Arten in den Cephalopoden saisonmäßig ist, was sicherlich mit der Lebensweise der Wirte in Zusammenhang steht. Ob sich dieser Vorgang regelmäßig jedes Jahr wiederholt, muß durch zweckmäßige Beobachtungen festgestellt werden. Nach meinen Ausrechnungen braucht der Parasit beiläufig 6–8 Wochen bis er seine völlige Entwicklung im Cephalopoden durchmacht; dieselbe Zeit dürfte er für seine Entwicklung auch in der Krabbe in Anspruch nehmen. Da die Infektion der Cephalopoden durch die Krabben vor sich geht, welche ihnen zur Bente fallen, muß man annehmen, daß ihnen zu verschiedenen Zeiten auch verschiedene Krabbenspezies auf dem Kosttisch zur Verfügung stehen. *Octopus* und *Sepia* leben gewöhnlich in eng begrenztem Gebiete; nur im Frühjahr (März–April) pflegen sie, soweit es mir bekannt ist, Hochzeitsreisen in weitere Entfernungen vorzunehmen. Als ich in Cavalière war, waren nach den Aussagen der Fischer weit weniger *Octopus* in der Bucht zu bekommen, als sonst während des Jahres der Fall ist; sie erklären dies mit dem Laichgeschäft, für welches sie aus der Bucht für gewisse Zeit fortziehen. In solchen Fällen ist es leicht begreiflich, daß die zur Nahrung dienenden Krabbenarten wechseln müssen. Doch führen sie in der übrigen Jahreszeit mehr oder minder ein sesshaftes Leben; trotzdem ist die verschiedenerelei Infektion ebenfalls sehr stark, was wieder in Zusammenhang mit der Nahrung gebracht werden muß. Dadurch kann man meiner Meinung nach dieses biologisch äußerst interessante Verhältnis erklären.

Ich glaube, daß man durch sorgfältige und planmäßige Beobachtungen in einem bestimmten Gebiet einerseits über die Parasiten der Cephalopoden, andererseits über die in der Gegend vorkommenden Krabben recht weit in die Erkenntnis der biologischen Verhältnisse eindringen kann, welche zwischen diesen Tieren existieren; ferner kann man auch wertvolle Winke bekommen, welche die Zwischenwirte für jede *Aggregata*-Art sind.

16. Die systematische Stellung der *Aggregata*.

Über die systematische Stellung der *Aggregata* kann ich mich nicht mit vollkommener Sicherheit aussprechen, da ich von der Befruchtung keine einwandfreien Resultate bekommen konnte. Immerhin haben wir es hier mit einer Gruppe zu tun, welche eine Reihe von spezifischen Eigentümlichkeiten aufweist, die ihr eine besondere Stellung in der Systematik einräumen. Vor allem besteht das Eigen-

tümliche dieser Gruppe in dem Wirtswechsel, wodurch sie an die im Blute schmarotzenden Flagellaten erinnern, ohne dabei mit ihnen eine nähere Verwandtschaft aufzuweisen. Als eine zweite Eigentümlichkeit dieser Gruppe ist die Struktur der Microgameten zu erwähnen. Wir kennen keinen einzigen Fall von freilebenden oder parasitären Protisten, bei welchen der Kern eine solche Form annimmt; die beiden Geißeln am Vorderende sind ebenfalls für diese Tiere typisch. Nicht minder charakteristisch ist die große Variation der Anzahl der Sporozoiten in der Cyste. Bei allen bekannten Gregarinen hat sich die Anzahl der Sporozoiten in der Cyste auf acht fixiert. Bei den Coccidien treten in dieser Hinsicht starke Variationen auf, welche zur Unterscheidung der einzelnen Gattungen verwertet werden.

Von der Art der Befruchtung hängt es nun ab, zu welcher von den beiden Gruppen — Coccidien und Gregarinen — die *Aggregata* größeren Anschluß finden werden. Sollte sie sich nach der Coccidienart abspielen, so wäre noch ein schwerwiegender Unterschied von den Coccidien vorhanden, der darin besteht, daß die Bildung der Oocystenhülle ausbleibt, wodurch die Copula an einen Malaria-Ookineten erinnert. Sollte hingegen jede Sporocyste ein Verschmelzungsprodukt zweier Zellen sein, so finden die starken Faltungen des Parasiten, sowie die Kernteilungen ihre Analogon in dem Perlenstadium der Gregarinen. Immerhin stellt *Aggregata* eine selbständige Gruppe dar, welche neben die Coccidien und Gregarinen zu stellen ist.

Dank der ausgezeichneten Bearbeitung, welche die Coccidien in den letzten Jahren des vorigen Jahrhunderts gefunden, haben sie als Ausgangspunkt für die Malariaforschung gedient. Die zwischen Coccidien und Malaria existierende Ähnlichkeit in Hinsicht auf ihre Entwicklung ist so groß, daß man diese zwei Gruppen als eng verwandt anzusehen geneigt war. Die wenigen Unterschiede, die zwischen diesen zwei Gruppen existieren, war man geneigt, als Folge der verschiedenen Lebensbedingungen anzusehen. Gerade in den letzten 3—4 Jahren haben sich aber unsere Kenntnisse über die im Blute schmarotzenden Flagellaten (*Trypanosoma*-Spirochäten usw.) sehr vergrößert. Die Folge davon war, daß die Malariaforschung einen engen Anschluß an die Trypanosomenforschung gefunden hat, so daß jetzt die im Blute schmarotzenden Flagellaten — Trypanosomen und Malariaparasiten — als Anfang und Ende einer durch viele Übergänge verbundene Reihe angesehen werden. Andererseits eröffnet der geißellose, gregarinenähnliche Zustand der Trypanosomen

im Darm der Mücke die Aussicht, die Gregarinen und die Coccidien ebenfalls von den Flagellaten abzuleiten, so daß die Telosporidien als die Endglieder dieser Flagellatenreihe angesehen werden könnten, welche sich dem Zellparasitismus und überhaupt dem Parasitismus am meisten angepaßt haben.

Die Untersuchungen der letzten 3—4 Jahre über die Lebensgeschichte der Rhizopoden mahnen aber zu größerer Vorsicht. Bei allen näher untersuchten Formen stellte sich ein Dimorphismus heraus, bei welchem die Amöbenform mit einem Flagellatenzustand abwechselt. Die Vermehrungsart dieser und der ihnen verwandten Tiere zeigt eine sehr große Ähnlichkeit mit der Vermehrung der Gregarinen und Coccidien, so daß sich in dieser Hinsicht eine sehr weitgehende Parallele ziehen läßt. Andererseits zeigen manche der beschalteten Süßwasserrhizopoden eine angesprochene Tendenz zum Parasitismus, indem ihre Sporen zu ihrer weiteren Entwicklung unbedingt den Darm eines Tieres passieren müssen (*Chlamydomphrys*, auch *Allogromia* nsw.). Es könnten daher die Telosporidien auf Rhizopoden zurückgeführt werden, so daß die Übereinstimmung in der Entwicklung der Telosporidien einerseits und der Hämosporidien andererseits auch eine Folge konvergenter Züchtung sein könnte, was mir auch das Wahrscheinliche zu sein scheint.

Es wäre weiter interessant, festzustellen, wie sich der Wirtswechsel von *Aggregata* zwischen den Cephalopoden und den Krabben herausgebildet hat und welcher Wirt der primäre ist. Nach Analogie mit den übrigen Parasiten dürfte man die Cephalopoden, da sich die geschlechtliche Vermehrung darin abspielt, als den Hauptwirt und die Krabben als Zwischenwirt ansehen. Möglicherweise war der Parasitismus zuerst auf den Cephalopoden beschränkt und die Krabben dienten nur als mechanische Überträger der Sporen, welche letztere sich zuerst nur in den Cephalopoden entwickeln konnten; erst später haben sie die Fähigkeit gewonnen, sich auch in dem Darm der Krabben zu öffnen und einen Teil ihrer Entwicklung dort durchzumachen. Doch ist der umgekehrte Weg auch nicht ganz ausgeschlossen.

17. Systematik der *Aggregata*.

Da ich in einer zweiten Arbeit ausführlich die Systematik der *Aggregata* behandeln werde, will ich an dieser Stelle nur kurz auf diese Frage eingehen, und eine Klassifikation aufstellen, die ich jedoch als provisorisch betrachte. Zu einer gründlichen Durch-

arbeitung der Systematik dieser Gruppe sind viel umfangreichere Studien notwendig, die auf reichlicherem Material basieren, welches möglichst aus verschiedenen Gegenden stammt.

Die Hauptschwierigkeit bei der Zusammenstellung der verschiedenen Arten besteht darin, daß man nicht leicht ein sicheres Merkmal ausfindig machen kann, das man als Kriterium für alle Arten verwerten könnte. Die Systematik der nächstverwandten Gruppen (Coccidien und Gregarinen) basiert auf den Dauerzuständen der Tiere, d. h. auf der Form und Größe der Sporocysten, sowie auf der Zahl der darin eingeschlossenen Sporozoiten. Die Unterscheidung der einzelnen Arten nach diesen Merkmalen hat sich als das bequemste Mittel herausgestellt, doch ist sie bei *Aggregata* nicht vollkommen ausreichend, da Arten, die sich wohl in ihren vegetativen Stadien voneinander unterscheiden lassen, in ihren Dauerzuständen vollkommen einander ähnlich aussehen. Bequemlichkeits halber werde ich trotzdem in erster Linie die Dauerzustände verwerten, und erst dort, wo sie nicht ausreichen, werde ich die vegetativen Stadien dazu heranziehen.

Meine bisherigen Untersuchungen haben ergeben, daß alle in *Sepia* lebenden Arten 3—4, hingegen alle Arten aus *Octopus* 8—24 Sporozoiten in der Sporocyste enthalten.

1. *Aggregata spinosa* MOROFF.

Weiblicher Parasit oval (250—300 μ), männlicher Parasit bedeutend kleiner (120—170 μ). Caryosom länglich, geknickt. Beim Beginn der Kernvermehrung zerfällt es in den männlichen Tieren in kleinere Kugeln. Sporocyste mit 24 Sporozoiten, rund (25—27 μ groß), mit Stacheln versehen.

Vorkommen: Spiraldarm von *Octopus*. Mittelmeer (Cavalière).

2. *Aggregata légeri* n. sp.

Weiblicher Parasit oval (200—250 μ), männlicher Parasit bedeutend kleiner (120—170 μ). Das Caryosom ist sehr lang und in einander geschlängelt; bei dem weiblichen Parasiten wird es vor dem Beginn der Kernteilung vollkommen aufgelöst; bei dem männlichen Parasiten wird es hingegen während der Kernvermehrung zerteilt. Sporocyste 25—27 μ groß, rund und mit Stacheln an der Oberfläche, mit 16 Sporozoiten.

Vorkommen: Spiraldarm von *Octopus*. Mittelmeer (Cavalière)

3. *Aggregata labbéi* n. sp.

Wie *Aggregata légeri*; das auswandernde Trophochromatin ruft starke Strahlungen im Protoplasma hervor. Sporocyste?

Vorkommen: Spiraldarm von *Octopus*. Mittelmeer (Cavalière).

4. *Aggregata schneideri* n. sp.

Ähnlich wie *Aggregata légeri*. Bei der Kernvermehrung der weiblichen Parasiten löst sich nur ein Teil des Kerns auf, der reduzierte Kern zerfällt ziemlich plötzlich in einzelne Stücke. Es kommt zu deutlicher Bildung von Chromosomen. Sporocysten?

Vorkommen: Spiraldarm von *Octopus*. Mittelmeer (Cavalière).

5. *Aggregata stiedleckii* n. sp.

Ähnlich wie die vorhergehenden Arten. Zur Vermehrung zerfällt der reduzierte weibliche Kern in mehrere Stücke, die sich weiter teilen. Bei den Anfangsteilungen kommt es nicht zur Differenzierung von Chromosomen.

Sporocyste mit 16 Sporozoiten, 20—24 μ .

Vorkommen: Spiraldarm von *Octopus*. Mittelmeer (Cavalière).

6. *Aggregata jacquemeti*.

Weiblicher Parasit oval (100—150 μ), männlicher Parasit 80—110 μ . Caryosom rund bis länglich, wird vollkommen aufgelöst. Der weibliche Kern wird vor der Teilung aufgelöst. Der männliche wird reduziert und erst dann zerfällt er in einzelne Stücke.

Sporocyste mit 16 Sporozoiten, 15—18 μ , ohne Stacheln an der Oberfläche.

Vorkommen: Spiraldarm von *Octopus*. Mittelmeer (Cavalière).

7. *Aggregata octopiana* (SCHNEIDER).

Parasit bis 130—180 μ . Caryosom rund. Sporocyste mit 16 Sporozoiten, 20 μ , ohne Stacheln.

Vorkommen: Enddarm von *Octopus*. Mittelmeer (Cavalière).

8. *Aggregata duboscqi* n. sp.

Parasit bis 80—100 μ . Caryosom rund. Sporocyste mit 8 Sporozoiten, ohne Stacheln, rund, 12—14 μ groß.

Vorkommen: Spiraldarm von *Octopus*. (Lnc sur mère).

9. *Aggregata reticulosa* n. sp.

Parasit oval, 120—150 μ groß. Caryosom rund. Vor der Kernvermehrung der männlichen Parasiten löst sich das Caryosom auf. Das Chromatin des Kerns ordnet sich in Form eines Retikulums. Der Kern dehnt sich in einzelne Stücke. Das Trophochromatin wandert in Form von langen Fäden aus dem Kern heraus, welche keine Strahlungen im Protoplasma hervorrufen. Sporocysten?

Vorkommen: Spiraldarm von *Octopus*. Mittelmeer (Cavalière).

10. *Aggregata ovata* n. sp.

Parasit 200—300 μ . Caryosom länglich, geknickt.

Ähnlich wie *Aggregata spinosa*. Das Trophochromatin wandert aus dem Kern in Form von langen Fäden heraus, welche keine Strahlungen im Plasma hervorrufen. Das Chromatin in dem sich teilenden männlichen Kern ist gleichmäßig verteilt. Sporocysten?

Vorkommen: Spiraldarm von *Octopus*. Mittelmeer (Cavalière).

11. *Aggregata stellata* n. sp.

Caryosom lang, ineinander geschlängelt; wird vor der Kernvermehrung vollkommen aufgelöst. Das Geschlechtschromatin nimmt die Form längerer Fäden an, die in verschiedene Richtungen im Kern verlaufen. Die Kernteilung bei den männlichen Parasiten findet vermöge pseudopodienähnlicher Auswüchse statt, die ihm vorübergehend eine sternförmige Gestalt verleihen. Sporocyste?

Vorkommen: Spiraldarm von *Octopus*. Mittelmeer (Cavalière).

12. *Aggregata eberthi* [LABBÉ].

Parasit 90—120 μ . Caryosom rund. Sporocyste 8—19 μ , mit 3 Sporozoiten. Schizogonie in *Portunus depurator*.

Vorkommen: Spiraldarm von *Sepia*. Mittelmeer (Cette); Adriatisches Meer (Triest).

13. *Aggregata arcuata* n. sp.

Parasit 120—140 μ . Caryosom rund. Im Perlenstadium nimmt der Parasit eine Form an, deren Querschnitt eine bogenförmige Gestalt aufweist. Sporocyste mit 3 Sporozoiten, 6—8 μ groß.

Vorkommen: Spiraldarm von *Sepia*. Mittelmeer (Cavalière).

14. *Aggregata mingazzini* n. sp.

Parasit 120—150 μ . Caryosom rund. Sporocyste mit 4 Sporozoiten (10—13 μ).

Vorkommen: Im Darne von *Sepia*. Mittelmeer (Cette).

15. *Aggregata minima* n. sp.

Parasit im Verhältniß zu den anderen Arten sehr klein (50 μ). Caryosom rund. Sporocyste mit 3 (?) Sporozoiten (5—7 μ).

Vorkommen: Mittelmeer.

16. *Aggregata frenzeli* n. sp.

Parasit 80—100 μ . Caryosom rund. Sporocyste?

Vorkommen: Spiraldarm von *Sepia*. Mittelmeer (Cette).

17. *Aggregata mamillana* n. sp.

Parasit 100—150 μ . Caryosom rund. Die sich ablösenden Sporoblasten weisen eine zitzenförmige Gestalt auf. Sporocyste mit 4 Sporozoiten (7—8 μ). Vorkommen: Mittelmeer (Cavalière).

18. *Aggregata portunidarum* [FRENZEL].

Schizogonie: In *Portunus arcuatus* und *Carcinus maenas*.

19. *Aggregata coelomica* [LÉGER].

Schizogonie: In *Pinnotheres pisum* PENN.

20. *Aggregata vagans* [LÉGER et DUBOSCQ].

Schizogonie: In *Eupagurus prideauxi* LEACH. Mittelmeer.

21. *Aggregata inachi* [SMITH].

Schizogonie: In *Inachus dorsitensis*. Mittelmeer (Neapel).

V. Allgemeiner Teil.

Bei meinen Untersuchungen über die zellparasitischen Protozoen — Coccidien und Gregarinen — ist mir die große Ähnlichkeit aufgefallen, welche zwischen diesen Parasiten und den Eiern der Metazoen besteht. Bei *Aggregata* erstreckt sie sich sogar so weit, daß ein sehr erfahrener Histologe sie für Metazoeneier halten würde, wenn er nicht zuerst über ihre Protozoennatur unterrichtet wäre. Nicht allein die Protoplasma- und Kernstruktur ist zwischen den beiden auffallend ähnlich, sondern es ist auch bei den Reifungserscheinungen, welche den geschlechtlichen Prozessen vorangehen, eine bis ins Detail führende Parallele zu ziehen.

Man könnte auf Grund dieser Tatsachen die Geschlechtszellen der Metazoen als parasitische Protozoen auffassen, welche — um mich mit WEISMANN auszudrücken — ihren Wirt aus sich selbst herauswachsen lassen. Für diese Auffassung sprechen eine ganze Reihe von Erscheinungen; vor allem das ziemlich unabhängige Leben, das die Geschlechtszellen vom Soma führen. Sie sind die wichtigsten Zellen des Organismenreiches und das Soma steht in ihrem Dienste. Wie nebensächlich das Soma für die Geschlechtszellen ist, kann man aus den zur parasitischen Lebensweise übergegangenen Arten ersehen, wo es oft zur Rückbildung fast aller Organe kommt. Die Geschlechtszellen parasitieren dann gewissermaßen in einem unansehnlichen Überrest des Mutterleibes, und dieser parasitiert wieder in einem zweiten Wirt (*Sacculina*, verschiedene Würmer usw.).

Außerdem verhalten sich die Geschlechtszellen der Metazoen im weitesten Sinne des Wortes wie einzellige Tiere. Zwar könnte dagegen eingewendet werden, daß sie zu einem vielzelligen Gebilde (der Geschlechtsdrüse) vereinigt sind. Man muß jedoch berücksichtigen, daß sie bei den niedersten Metazoen (Spongien) diffus an verschiedenen Stellen zur Entwicklung kommen. Ihre Lokalisierung an eine bestimmte Stelle zur Bildung einer Geschlechtsdrüse¹⁾ ist eine sekundäre Erscheinung. Sie ist eine Folge der komplizierten anatomischen Verhältnisse ihres Wirtes (des Soma), wo ein Ausführungsgang sich als notwendig herausgestellt hat. Der beste Beweis für ihre Protozoennatur ist jedoch die Tatsache, daß sie vor der Befruchtung ein mehr oder minder langdauerndes, selbständiges

¹⁾ Die Bezeichnung Geschlechtsdrüse ist eigentlich ganz falsch, da hier weder Sekrete noch Exkrete zur Ausscheidung kommen. Es lösen sich einfach ganze Zellen ab.

Leben führen. Zwar weisen die Metazoeeneier in den meisten Fällen keine aktive Bewegung auf; dasselbe trifft jedoch auch für die parasitischen Sporozoen-Coccidien und manche Gregarinen zu. Viel eklatanter ist jedoch diese Ähnlichkeit bei den sich an den Kernen während des Wachstums und der Reifung abspielenden Prozessen, wie dies aus der im folgenden durchgeführten Parallele entnommen werden kann. Ich mache ferner auf den Restkörper, der nach der Bildung der Geschlechtselemente bei den Sporozoen entsteht, und auf den bei der Bildung der Spermatiden vieler Metazoen entstehenden Cytophor aufmerksam. Restkörper und Rhachis, resp. Cytophor vieler Metazoen dürften homologe Bildungen darstellen.

Diese Bemerkungen schicke ich zur Rechtfertigung voraus, daß ich die bei den Protozoen gewonnenen Tatsachen zur Beleuchtung vieler bei den Metazoen existierenden Verhältnisse heranziehe, obwohl ich eigentlich nicht der einzige bin, der diesen Weg betritt.

1. Die Struktur des Zellkerns.

Infolge ihrer auffälligen Eigentümlichkeiten erfordert die Kernstruktur der *Aggregata* hier eine ausführlichere Besprechung, indem ich gleichzeitig einen Vergleich zwischen dem Kern dieser Parasiten und dem Kern anderer Protozoen und dem der Eier der Metazoen zu ziehen versuche. Zu diesem Zwecke halte ich es für notwendig, den feineren Bau des Keimbläschens, sowie des Protozoenkerns, wie er nach den neueren Anschauungen (R. HERTWIG) dargestellt wird, voranzuschicken. Danach besteht das ursprüngliche Kerngerüst aus einer achromatischen Grundlage, die uns in Form eines feinen, aus sog. Linin bestehenden Maschenwerks entgegentritt. Letzteres ist von der Nucleolarsubstanz überzogen, welcher das Chromatin (Nuclein) angelagert ist. Eine solche Kernstruktur kommt aber selten zur Beobachtung, da sich das Chromatin entweder allein oder mit einem Teil der Nucleolarsubstanz an eine oder mehrere Stellen zusammenzieht. Andererseits kann sich aber auch die Nucleolarsubstanz allein, ohne Beimengung von Chromatin zur Bildung von sog. plasmatischen oder Plastinnucleolen in mehr oder minder starkem Grade an einzelnen Stellen konzentrieren.

Obwohl der Aufbau des Kerns bei *Aggregata* mit der hier soeben entwickelten Darstellung über den Kern der tierischen Zelle im großen und ganzen übereinstimmt, existieren doch manche weitgehende Unterschiede, welche eine ausführlichere Besprechung notwendig machen. Auch hier stellt die Grundlage der Kernstruktur

das achromatische Liningerüst dar, welches sich im ganzen Kern gleichmäßig ausbreitet, und je nach der Chromatinmenge, die sich im letzteren verteilt, mehr oder minder verdeckt wird. Das Chromatin kommt darin jedoch sowohl im gelösten Zustande, als auch in Form von größeren und kleineren Körnchen vor, wobei es in der Regel im ganzen Kern gleichmäßig verteilt ist.

Im Kern der *Aggregata* hat allerdings SIEDLECKI auch ein chromatisches Gerüst beschrieben. Ich muß aber hervorheben, daß ich eine solche Struktur bei einer einzigen Art in manchen Präparaten zu Gesicht bekam, von denen ich jedoch den Eindruck erhielt, daß die Konservierung etwas zu wünschen übrig ließ. Der ganze Kern stellt in den meisten Fällen eine mehr oder minder dichte Chromatinmasse dar, welche als ein Chromidium aufgefaßt und mit dem Chromidium eines *Actinosphaerium* oder eines Süßwasserrhizopoden verglichen werden kann.

Durch sein Verhalten nimmt wohl das Caryosom oder wenn man will der Nucleolus der *Aggregata* das größte Interesse in Anspruch. Er zeichnet sich einerseits durch seine Form, welche er bei den verschiedenen Arten annimmt, andererseits durch die eigentümliche Struktur an, die bei den einzelnen Arten weiten Schwankungen unterworfen ist.

Das Gemeinsame in der Struktur des Caryosoms aller erwachsenen *Aggregata*-Arten ist darin gegeben, daß es aus zwei Schichten besteht, die verschiedene Färbbarkeit besitzen. Nach den bestehenden Begriffen ist die äußere, sich in Form einer Rindenschicht präsentierende Partie des Caryosoms als Chromatin zu bezeichnen, da sie sich durch basophile Farbstoffe sehr stark färbt. Im Gegensatz dazu ist das Innere des Caryosoms durch diese Farbstoffe in den typischen Fällen sehr wenig, in den meisten Fällen gar nicht färbbar; hingegen zeigt es eine sehr starke Neigung zu den acidophilen Farbstoffen, weshalb man seinen Inhalt als Oxychromatin bezeichnet und mit der Substanz der „echten“ Nucleolen, mit dem Pyrenin, Nucleolarsubstanz, Platin zu identifizieren hat. Wir haben daher im Caryosom dieser Parasiten nach der herrschenden Ansicht zwei Substanzen zu unterscheiden — die Nucleolarsubstanz und das darin eingelagerte Chromatin.

Bevor wir die Entstehung des Caryosoms von *Aggregata* rekapitulieren, wollen wir vorerst die vorherrschende Ansicht über die Natur der Nucleolen kurz skizzieren.

Nach einer Reihe von Autoren erfährt das achromatische Gerüst des Kerns während der Reifungsprozesse des Keimbläschens eine ge-

wisse Verfeinerung, indem gleichzeitig eine vollkommene oder partielle Zurückziehung des Chromatins und der Nucleolarsubstanz in Form von einem oder mehreren Nucleolen stattfindet. Dadurch entstehen sog. echte oder Plasmanucleolen, welche aus reiner Nucleolarsubstanz bestehen und Nuclein-Nucleolen — bestehend aus Chromatin und Nucleolarsubstanz in wechselnder Menge, so daß der Ursprung der Chromosomen, welche die erste Richtungsspindel bilden, direkt von einem solchen Nuclein-Nucleolus verfolgt werden kann (HARTMANN, GÜNTER — Echinodermen; CARNOY et LEBRUN, FICK — Amphibien); sie können sich aber auch direkt aus dem Überrest des chromatischen Kerngerüsts differenzieren (LUBOSCH-Amphibien).

Ferner kommt R. HERTWIG auf Grund seiner Beobachtungen über die bei *Actinosphaerium* in vier Formen auftretende Kerncaryokinese zu folgender Vorstellung des Verhältnisses von Chromatin und Nucleolarsubstanz. Das aus dem Protoplasma stammende Chromatin wird in der Nucleolarmasse kondensiert und dadurch organisiert. Zur Bildung von Chromosomen ist ein bestimmtes Quantum von Nucleolarsubstanz nötig; der sich ergebende Überschuß wird in den Nucleoli festgehalten. Aus der ganzen Darstellung HERTWIG's geht also hervor, daß er im Kerne zwei verschiedene Substanzen unterscheidet, die sich zur Bildung von Chromosomen und Chromatinnucleoli miteinander vermengen können, die jedoch chemisch und ihrer Entstehung nach zwei ganz verschiedene Dinge darstellen. Ihre chemische Verschiedenheit drückt sich in dem differenten Verhalten zu den verschiedenen Farbstoffen aus. Nach HERTWIG und vielen anderen Autoren stammt das Chromatin aus dem Protoplasma, von dem es sich unter der Einwirkung des Kerns abspaltet. Für die Nucleolarsubstanz existieren hingegen keine Angaben über ihre Abstammung. Es werden ferner von allen Autoren auch bei der Ovo- und Spermatogenese der Metazoen echte Nucleolen unterschieden, die einen Überschuß an Nucleolarsubstanz darstellen, und chromatinhaltige Nucleolen. Nach HERTWIG's Auffassung existiert natürlich kein prinzipieller Unterschied zwischen diesen zweierlei Nucleolen.

Darüber besteht wohl kein Zweifel, daß die innere Partie des Caryosoms bei der *Aggregata* aus Nucleolarsubstanz im Sinne HERTWIG's besteht, welcher peripher das Chromatin in Form einer Rindenschicht angelagert ist. Soweit also die Verhältnisse in einem bestimmten Stadium bei erwachsenen Tieren zu betrachten sind, ohne dabei ihre Genese und ihr weiteres Schicksal zu berücksichtigen, stimmen sie mit dem allgemeinen Schema überein. Wenn jedoch dieses Gebilde

während der ganzen Wachstumsperiode des Parasiten verfolgt wird und die sich an ihn abspielenden Veränderungen in Betracht gezogen werden, ergeben sich so große Schwierigkeiten bei der Unterscheidung dieser zwei Kernsubstanzen, daß eine scharfe Trennung in Chromatin und Nucleolarsubstanz fallen gelassen werden muß.

Der Kern des jungen, soeben in die Wirtszelle eingedrungenen Merozoiten besteht aus kleinen, ziemlich gleich großen Chromatinkörnchen, welche gleichmäßig in ihm verteilt sind; sie sind durch achromatische Lininfäden miteinander verbunden. Die Lininfäden bilden ein Maschenwerk, welches sich von denjenigen des Plasma in keiner Weise unterscheidet. Indem einige dieser Chromatinkörnchen sich an einer Stelle stärker konzentrieren und durch eine stärker glänzende sich diffus färbende Substanz zu einem einheitlichen Körper vereinigen, kommt das Caryosom zustande. Es besteht kein Zweifel darüber, daß diese Kittsubstanz Nucleolarsubstanz oder Platin darstellt, welche meiner Ansicht nach sicherlich ein Ausscheidungsprodukt der miteinander in Verbindung tretenden Chromatinkörnchen ist. Diese Bildungsweise des Caryosoms wurde zuerst von SCHAUDINN (1900) bei *Eimeria schubergi* festgestellt; bei *Adelea zonula* von MOROFF (1906b), für *Aggregata* von MOROFF (1906c) und für die Gregarinen (*Echinomera*) von SCHELLACK (1907) bestätigt. Wir können daraus auf ein häufiges Vorkommen dieser Erscheinung schließen. Die Zusammenziehung einiger Chromatinkörnchen zur Bildung des Caryosoms kann als eine Kernteilung und zwar eine heteropole Kernteilung aufgefaßt werden, welche als Homologon der Kernteilung angesehen werden kann, deren Folge die Bildung des Macronucleus der Ciliateninfusorien ist. Macronucleus und Caryosom sind funktionell homologe Bildungen. Die nach der Bildung des Caryosoms bei *Aggregata* übrigbleibenden Chromatinkörnchen bleiben sicherlich während der ganzen weiteren Entwicklung selbstständig und beteiligen sich nicht an den vegetativen Prozessen der Zelle; erst bei der Vermehrung treten sie in Funktion, infolgedessen sind sie mit dem Micronucleus der Infusorien zu vergleichen.

Der Kern des jungen Merozoiten mit dem soeben gebildeten Caryosom stellt also einen Doppelkern dar: in der Mitte der Macronucleus oder Trophochromatin (Caryosom) und um ihn herum das Idiochromatin entsprechend dem Micronucleus. Sowie das Caryosom in Tätigkeit tritt, wandert aus ihm eine enorme Menge von Chromatin aus, welche das Kernwachstum verursacht; daher glaube ich, daß

der vorhin gemachte Vergleich desselben mit einem Chromidium berechtigt ist. Offenbar ist diese bei *Aggregata* gewonnene Auffassung über den Kern bei allen Protisten, wo ein Kern mit einem Binnenkörper resp. Caryosom vorkommt, anwendbar.

Nach dieser Abschweifung kehren wir zur Rekapitalisierung der Hauptmomente in der Entwicklung des Caryosoms zurück.

2. Funktion des Zellkerns resp. des Caryosoms.

Noch in seiner Jugend fängt das Caryosom bei allen Arten an, chromatische Substanz abzugeben, welche sich im Kern verteilt und ein verschiedenes Schicksal erleidet. Unserer Meinung nach verwandelt sich während dieses Prozesses das Chromatin direkt in Nucleolarsubstanz, wodurch die beiden Partien im Caryosom zustande kommen. Diese Verwandlung der einen Chromatinart in die andere findet in dem Caryosom selbst und auf dem Wege der Auswanderung aus ihm statt.

Im Gegensatz zu der Ansicht, daß das Caryosom resp. die Nucleolen sich durch Zusammenziehung der Nucleolarsubstanz und des Chromatins bilden und weiter wachsen, haben wir bei *Aggregata* gesehen, daß aus dem Caryosom von Jugend auf — gleich mit seiner Bildung — eine große Menge von Chromatin während der ganzen vegetativen Tätigkeit auswandert. Trotz dieser lebhaften Chromatinauswanderung ist das Caryosom so wachstumsfähig, daß es eine so enorme Größe wie z. B. bei *Aggregata légeri* erreichen kann. Diese Tatsache ist wohl genügend, um die Kernsekretionstheorie HAECKER'S (99) unhaltbar zu machen, welche lautet, daß wir in den Nucleolen es mit einem Abspaltungs- oder Zwischenprodukt des Stoffwechsels zu tun haben, welches während der vegetativen Tätigkeit der Zelle und des Kerns in oder an den chromatischen Balken und Faden zur Abscheidung gelangt und noch während der Kernruhe als eine Art Sekret aus dem Kernraum entfernt wird.

Daß sich die eine Art von Chromatin in die andere umwandelt, finden wir auf jedem Schritt in der Entwicklung der *Aggregata*. Ich will hier nur das schönste Beispiel von Umwandlung von Oxychromatin in Basichromatin und umgekehrt bei den männlichen Parasiten von *Aggregata arcuata* hervorheben. Nach der Auswanderung des Trophochromatins ist der Kern gegen chromatische Farbstoffe vollkommen unempfindlich. In diesem Zustande macht er den größten Teil der Teilungen durch; erst am Ende seiner Vermehrung gewinnt er wieder an Färbbarkeit.

Aus diesen bei *Aggregata* gewonnenen Tatsachen ist also mit Sicherheit anzunehmen, daß Chromatin und Nucleolarsubstanz, soweit dies aus dem Verhalten zu den verschiedenen Farbstoffen erschlossen werden kann, zwei chemisch nur wenig differente Zustände einer und derselben Substanz sind.

Aus denselben Tatsachen ist ferner mit Sicherheit zu entnehmen, daß die Größe des Caryosoms in einem bestimmten Verhältnis zu den im Parasiten sich abspielenden vegetativen Prozessen steht. Während des Wachstums des letzteren kommen im Protoplasma sowohl beim Weibchen als auch beim männlichen Tier Reservestoffe in einer sehr großen Menge zur Ablagerung. Die Bildungsstätte dieser Reservestoffe ist unstreitig das Caryosom, wo die aus den Wirtszellen aufgenommenen Nahrungsstoffe zu Chromatin verarbeitet werden. Letzteres geht in Form von Körnchen oder in gelöstem Zustande in den Kern über, von wo aus es weiter ins Plasma überwandert und sich dort in Verbindung mit anderen Substanzen zu Reservekörnchen umwandelt. Es braucht kaum erwähnt zu werden, daß diese Transportierung des Chromatins mit chemischen Veränderungen verbunden sein wird, die sich in dessen Färbbarkeit kundgeben.

Diese bei *Aggregata* so klar bestehenden Verhältnisse können nicht eine vereinzelte Erscheinung sein, sie müssen ihr Analogon auch bei den übrigen Protisten und Metazoen haben, nur daß sie dort infolge der sich dort langsamer abspielenden funktionellen Prozesse nicht so deutlich zutage treten. In der Literatur finden sich besonders in den letzten Jahren eine große Anzahl von Autoren, welche ähnlich lautende Angaben machen. Hier will ich zuerst eine Reihe von Beobachtungen erwähnen, denen man im Zusammenhalt mit den im übrigen Tierreich vorkommenden Erscheinungen eine bestimmte und dabei richtige Erklärung geben kann.

A. Funktion des Zellkerns bei den übrigen Protozoen.

Vor allem will ich hier gleich anschließen, daß bereits LÉGER ET DUBOSCQ (1904) die Bildung des Paramylon bei *Stylorhynchus* auf Chromatinumwandlung zurückführen. Es treten nach diesen Autoren in dem Deutomerit zahlreiche färbbare Körner auf, welche als Plasmosomen den Kern verlassen und den Ursprung der fraglichen Nahrungsstoffe geben.

ZÜLTZER (1904) hat ebenfalls auf den Zusammenhang hin-

gewiesen, welcher zwischen der Produktion der Glykogengranula und der Chromidien existiert.

Zur Bildung der Cystenhülle bei den Sporozoen wird das Chromatin verwendet (LÉGER, PROWAZECK, BRASIL, MOBOFF). Die Sporodukten der Gregarinen sind ebenfalls Umwandlungsprodukt des Chromatins (KUSCHAKIEWITSCH 1907). Ferner werden die Geißeln der Flagellaten, Myophae, Mantelstrahlen n. a. m. vom Chromatin gebildet [SCHAUDINN (1903)] usw.

Bereits von NUSSBAUM und nachher von GRUBER wurde der fundamentale Satz festgestellt, daß bei Infusorien kernlose Teilstücke von einer Zelle unbedingt zugrunde gehen, ohne den verlorengegangenen Teil regenerieren zu können, während kernhaltige Stücke sich vollkommen regenerieren und durch Zellteilung weiter fortpflanzen können. Andererseits hat HOFER (89) auf experimentellem Wege gezeigt, daß kernlose Stücke von *Amöba* sich nicht weiter bewegen können, da sie keinen Schleim mehr zu bilden vermögen, außerdem, daß sie nach gewisser Zeit langsam zugrunde gehen. Die Erklärung aller dieser Erscheinungen ist auf die Weise zu geben, daß das zur Reparation der verloren gegangenen Teile nötige Material (Chromatin) fehlt, da sein Bildner, der Kern, nicht mehr vorhanden ist. Daß es manchmal auch kernlosen Partien gelingt, eine Membran zu bilden, spricht nicht im geringsten gegen diese Behauptung; vielmehr ist ihr eine natürliche Erklärung in der Weise zu geben, daß das kernlose Stück eine bestimmte Menge von Chromatin enthalten haben wird, das sie zur Bildung der Membran verwendet; dieses Chromatin ist aber ein Produkt des Kerns.

Hier ist auch die Zunahme des Macronucleus bei der Teilung der Ciliateninfusorien mit der lebhaften Zelltätigkeit in Zusammenhang zu bringen, doch will ich diese Frage erst bei der Besprechung der Lehre von der Kernplasmarelation ausführlich behandeln.

Aus diesen Versuchen an Protisten wurde von vielen Autoren der Schluß gezogen, daß der Kern die Alleinherrschaft im Leben der Zelle besitzt. VERWORN hält dieser Theorie die von ihm an *Thalassicolla* erzielten Resultate entgegen, nach welchen die Kerne dieses Tieres ebenso unfehlbar zugrunde gehen, sowie man ihnen alles Protoplasma raubt. Dieser Einwand gegen die Alleinherrschaftstheorie des Kerns ist kaum von irgend einem Belang, auch wenn er gegen ihre extremste Fassung gerichtet worden wäre. Denn nach einer so brutalen Operation muß er zugrunde gehen, es wäre ein Wunder, wenn dies nicht eintreten würde. Er ist vor allem an eine bestimmte Umgebung angepaßt, die ihre physikalischen

und chemischen Eigenschaften hat, von wo er auch seine Nahrungsstoffe aufnimmt. Wenn man ihn jetzt plötzlich in ein neues, ganz verschiedenes Medium versetzt, stellen sich zum mindesten solche osmotische Prozesse ein, die ihn zugrunde richten; ferner fehlen ihm die nötigen Vorrichtungen, um die geeignete Nahrung in sich einzuführen. Vertauschen ein Land- und ein Wassertier ihre Wohnorte, so werden alle beide an Sauerstoffmangel ersticken, obwohl hier und dort Sauerstoff genug vorhanden ist. Es fehlt aber die geeignete Vorrichtung, um den Sauerstoff aufnehmen zu können. Doch will ich hier bemerken, daß aus unseren Ausführungen wohl zur Genüge zu ersehen ist, daß wir auch dem Protoplasma eine gewisse Bedeutung im Leben der Zelle einräumen.

B. Funktion des Zellkerns bei den Metazoen.

Jetzt will ich den Verhältnissen der Metazoen einen kurzen Überblick widmen und stelle

a) die Dotterbildung der Metazoeneler

voran, bei der wir oft genau dieselben Bilder zu Gesicht bekommen, wie bei *Aggregata*. In Hinsicht auf ihre Funktion haben wir in den Nucleolen der Metazoeneler das Homologon des Caryosoms zu erblicken. Es besteht kaum ein Zweifel darüber, daß denselben bei der Bildung der Reservenahrung d. h. des Dotters dieselbe Rolle zukommt wie dem Caryosom. BORN (1894) war es, der als erster die sich im Kerne am Chromatin abspielenden Erscheinungen in Zusammenhang mit den vegetativen Vorgängen der Zelle brachte. Dieselben sind nach ihm mit Wachstum, Assimilation und Bildung von Deutoplasma verbunden, was eine Steigerung der individuellen Tätigkeit der Zelle bedeutet. Diese Tätigkeit hat eine feinere Verteilung des Chromatins zur Folge, als dies in dem gewöhnlichen Ruhestadium der Zelle der Fall ist. Die Ablagerung und Anordnung der Dotterkörner im Leibe der Eizelle erfordert eine besondere und lebhaftere Aktion des Kerns. Doch weiß BORN über die spezifische Funktion der Nucleolen nichts Positives anzugeben. Es scheint, als ob er den Nucleolen nur einen dirigierenden Einfluß auf die Zelltätigkeit zuschreibt. Zu ähnlichen Schlußfolgerungen ist auch RÜCKERT (1892) bei seinen Untersuchungen bei den Selachiern gekommen. Er hebt nur noch hervor, daß sie in Beziehung zum individuellen Leben, nicht zur Fortpflanzung stehen, da sie beim Beginn der Mitose ver-

schwinden, nm nach Beendigung derselben — im Ruhezustand des Kerns — wieder aufzutreten.

Viel demonstrativer tritt die Beteiligung der Nucleolen an den vegetativen Prozessen des reifenden Amphibieneies nach den Untersuchungen von CARNOY et LEBRUN (1897) auf, welche im Gegensatz zu BORN und RÜCKERT festgestellt zu haben glauben, daß das letzte Spirem sich vollkommen in eine Anzahl von Nucleolen verwandelt. Letztere weisen jedoch einen kurzen Bestand auf, da sie sich bald selbst in neue fädige Elemente umwandeln, diese nehmen eine sehr verschiedene Form an und treten uns in Gestalt von Flaschenbürsten, Pates d'œix etc. entgegen. Nach abermaligem Zerfall dieser chromosomenähnlichen Gebilde werden Nucleolen zweiter Ordnung gebildet. So setzt sich dieser Prozeß weiter fort, indem mehrere miteinander abwechselnde Generationen von Nucleolen und Chromatinfäden sich ablösen, bis schließlich die definitiven Chromosomen gebildet werden. Während dieser ganzen Umbildung entstehen die Nucleolen an der Oberfläche des Kerns und wandern dann gegen seine Mitte. Dort erleiden sie ihre Umwandlung, indem sie sehr oft bei ihrem Zerfall in Trümmer einen Haufen von Chromatinkörnchen in der Kernmitte bilden. Wir sind überzeugt, daß die Bildung und Zerstörung der Nucleolen mit der Produktion des für die Dotterbildung nötigen Chromatins im Zusammenhang steht. Die Nucleolen bilden sich an der Kernoberfläche, lösen sich gegen die Kernmitte auf, indem sie zuerst in Körnchen oder Fäden zerfallen. Die so entstandene chromatinsubstanz wandert aus dem Kern heraus; einige der übrig bleibenden Chromatinkörnchen wachsen zu neuen Nucleolen heran, welche das Schicksal ihrer Vorgänger teilen usw., so wiederholt sich der Prozeß, bis das Eiwachstum beendigt wird.

Zu einer ähnlichen Auffassung der Beziehung zwischen Steigerung der individuellen Zelltätigkeit und der feinen Verteilung des Chromatins im Kern kommt auch PETER (1898), nach welchem die nutritive und aufbauende Tätigkeit des Kerns in Zusammenhang mit der Chromatinverteilung steht. Er meint, daß sie bis zu ihrem Minimum sinken würde, falls sich alles Chromatin zu einem einzigen Körper vereinigen würde. Ich glaube, daß der Autor hier die Bedeutung der Chromatinverteilung in seinen Hauptzügen verkannt hat. Die Nucleolen zerfallen in kleine Körnchen, nicht um ihre Tätigkeit zu steigern, sondern diese Pulverisierung steht mit der Auswanderung des Chromatins aus dem Kern, um sich in der Eizelle weiter in Reservennahrung umzuwandeln, in Zusammenhang. Immerhin hat PETER mit der Behauptung, daß sich das Chromatin

an die nutritive und aufbauende Tätigkeit der Zelle stark beteiligt, das Richtige getroffen. Nach BLUNTSCHLI (1904) wird der Dotter in den Eiern von *Ciona* ebenfalls vom Chromatin gebildet.

Zu einer anderen Ansicht über die Bedeutung der Nucleolen und überhaupt des Keimbläschens ist LUBOSCH (1901) gekommen. Nach ihm trifft der Reiz die Eizelle von außen, das Nährmaterial wird ihr ebenfalls von außen zugeführt; die Assimilation steht im wesentlichen unter dem Einfluß des Eileibes, vornehmlich der Tätigkeit des Follikelepithels. Er geht in seinen Betrachtungen so weit, daß er die Dotterkörnchen, man möchte sagen, als höchst unwillkommene Eindringlinge von außen betrachtet, gegen welche die Zelle durch eine geeignete Strukturveränderung des Keimbläschens sich zu schützen gezwungen ist. Er sieht nämlich die primäre Veränderung in der Zuführung des Dottermaterials von außen an, indem er gleichzeitig das Keimbläschenstadium als eine Anpassung des Kerns an veränderte biologische Momente seiner Umgebung zum Schutze, zur Erhaltung und zur Ernährung seiner Erbmasse betrachtet. Erst sekundär sei diese Struktur des Keimbläschens Trägerin einer zweiten Funktion der Assimilierung geworden.

RICHARD HERTWIG betrachtet, getreu seiner Lehre von der Kernplasmarelation, von der weiter unten ausführlich die Rede sein wird, das Protoplasma als Werkstätte, in welcher unter der Direktion des Kerns alle formativen Prozesse sich abspielen. Nach ihm besteht das Protoplasma der Metazoen aus Chromatin und achromatischer Substanz, die für gewöhnlich miteinander innig verbunden sind. Erst unter der Einwirkung des Kerns werden vom Protoplasma Chromatinteilchen abgespalten, welche in der Fortpflanzungszeit dem Kern zu dessen Ernährung und zur Vermehrung seines Chromatins zugeführt werden. Es ist aber hochwahrscheinlich, daß dieselben Spaltungsprozesse sich abspielen, wenn Verdauungssäfte oder histologische Differenzierungen gebildet und Schäden oder Defekte ausgebessert werden sollen. Es wächst daher der Kern auf Kosten des Protoplasma, indem er von ihm sein Chromatin bezieht. Wenn später aus dem riesig angewachsenen Kerne umgekehrt Chromatinteilchen ins Plasma überwandern, so handelt es sich infolgedessen um ihm fremde Stoffe, die wieder zu ihrer Bildungsstätte zurückkehren.

GURWITSCH (1904) ist ebenfalls wie LUBOSCH der Ansicht, daß die chemische Ausarbeitung der vitellogenen Stoffe nicht dem Eiplasma selbst, sondern den Follikelzellen zufällt. Die Eizelle stellt sozusagen ein Depot vor, wo die im flüssigen Zustande eingeführten

Stoffe abgelagert werden. Sollte das Eioplasma mit der Ausarbeitung des Dotters betraut sein, so wäre, seiner Meinung nach, der Sinn dieser riesigen chemischen Arbeit des Eioplasmas, welche zur Elabotation des Dotters verwendet wird, kaum einzusehen, nachdem es sich um vorübergehende Bildungen handelt, welche vom Cytoplasma wieder assimiliert werden müssen. Ich glaube jedoch kaum, daß der geschätzte Autor des sonst sehr glücklich abgefaßten Buches „Morphologie und Biologie der Zelle“ diesen Einwand auch weiter aufrecht halten wird.

Gerade die letzten Jahre haben uns aber über diese Frage wichtige Aufschlüsse gebracht. Es ist sicher anzunehmen, daß während des Eiwachstums das Chromatium aus dem Kern zum großen Teil in gelöstem Zustande austritt. Am besten ist jedoch der Beweis für diese Auswanderung in solchen Fällen zu führen, wo sich das Chromatin vorübergehend zu einem Körper verdichtet, den man als Dotter- resp. Nebenkern bezeichnet. Nachdem über die Bildung dieses Körpers von den früheren Autoren die allerverschiedensten Vermutungen ausgesprochen wurden, hat POPOFF (1907) in einer soeben erschienenen Arbeit den endgültigen Beweis erbracht, daß wir es in diesem Gebilde mit aus dem Kerne herausgetretenem Chromatin zu tun haben. Bereits VAN DER STRICHT hat mit Bestimmtheit behauptet, daß die Mitochondrien (Chromidien GOLDSCHMIDT's) direkt in die Bildung des Dotters eingreifen. POPOFF konstruiert ebenfalls, daß die Produktion des Dotters mit der Abnahme der Chromidien (Nebenkern) zusammenfällt und gibt der Möglichkeit Raum, daß die Chromidien in diesen Prozeß eingreifen können, ohne sich jedoch eine Vorstellung über die Art und Weise dieses Eingriffes machen zu können.

Wir werden in unserer Behauptung, daß zur Dotterbildung hauptsächlich Chromatin zur Verwendung kommt, kaum fehlgehen, wobei der Kern die für die Bildung des Dotters nötige Chromatinmenge ansarbeiten muß. Erst sekundär, wenn die Zelle, d. h. das Ei sozusagen parasitisch auf Kosten ihrer Schwesterzellen zu leben angefangen hat, hat das Keimbläschen — da es sich um Geschlechtszellen handelt — zum großen Teil seine formative Aufgabe — Reservestoffe zu bilden — aufgegeben. Infolgedessen bleibt seine üppige Entfaltung aus. Ein solches Verhältnis findet sich bei der Reifung des Eies vieler Insekten, wo das Ei auf Kosten seiner Schwesterzellen wächst. Von diesem Parasitismus „besonderer Art“ läßt sich eine aufsteigende Reihe von Fällen anführen. Bei dem Cypridenei ist nur eine Nährzelle vorhanden (WOLTERECK). Die

Verhältnisse bei *Dytiscus*, wo vier Nährzellen vorhanden sind (GIARDINA), führen uns zu einer ganzen Reihe von Fällen bei vielen anderen Insekten, wo das Ei von einer großen Menge Nährzellen umlagert ist: *Rhizotrogus* (RABES 1900), *Lithobius* (TÖNNIGES 1901), Collembolen (LÉCAILLON 1901), *Anurida maritima* (CLAYPOLE 1898), Teleostier, Amphibien (PETER 1898), Bienenkönigin (PAULCKE 1900) usw. Überall läßt sich der Grad der Verkümmernng des Keimbläschens in Parallele mit der Anzahl der Nährzellen stellen, sodaß LUBOSCH (1902) vollkommen mit Recht sagt: „Je mehr Nährzellen, je untätiger das Keimbläschen.“ Mir ist nur unbegreiflich, daß dieser Forscher diese Reihe von schönen Beispielen zusammenstellt, um die BORN'sche Ansicht über die Beteiligung des Chromatins an der Bildung des Dotters zu widerlegen, indem er zu dem Schlusse kommt, daß die Struktur des Keimbläschens eine Folge der Dotterbildung und nicht eine Ursache ist. Gerade diese Beispiele zeigen aufs deutlichste, daß uns hier in dem Keimbläschen ein Organ vorliegt, dessen strukturelle Veränderungen auf seine Aufgabe den Dotter zu bilden hindeuten. Dann fällt ferner die Annahme LUBOSCH's, daß die Struktur der Keimbläschen eine Anpassung seiner Erbmasse an die durch die Dotterbildung hervorgerufenen Veränderungen ist. Denn wenn diese Annahme richtig wäre, so müßte das Keimbläschen seine schützende und erhaltende Aufgabe bei der Dotterbildung durch eine entsprechende Vergrößerung seines Volums demonstrieren. Denn der Dotter ist einmal da; auf welchem Wege, ob er durch die Nährzellen oder auf eine andere Weise sich eingeschlichen hat, ist für das Ei gleichgültig.

Die natürlichste, den wirklichen Verhältnissen am besten entsprechende Erklärung der Struktur des Keimbläschens ist möglich, wenn wir sie in Zusammenhang mit der Dotterbildung betrachten. Diese Dotterproduktion hat bei den allerverschiedensten Bedingungen sich zu vollziehen. Einmal muß der nötige Dotter in einer sehr kurzen Zeit produziert werden — bei periodisch eierlegenden Tieren. Ein anderes Mal dauert die Eireifung jahrelang. Infolgedessen ist dieselbe Leistung von einem viel einfacheren (kleineren) Keimbläschen möglich, wie im ersten Fall. Ein äußerst wichtiges Moment ist die Nahrungszufuhr für die wachsende Eizelle, für welche bei nahe verwandten Arten sehr verschiedene Vorrichtungen existieren können. Die Keimbläschenstruktur ist infolgedessen eine Anpassung an die engeren Verhältnisse, die uns in der Keimdrüse einer Tierart gegeben sind; infolgedessen hat sie eine Phylogenie für sich selbst, die sich unabhängig von der Stammesgeschichte der betreffenden

Art abgespielt hat. Daher ist es, scheint es mir, ganz verfehlt, zur Begründung der systematischen Stellung einer Tierart die Struktur des Keimbläschens in ausgedehntem Maße heranzuziehen.

Je langsamer die Dotterbildung vor sich geht, oder je geringer sie ist, desto einfacher ist das Keimbläschen, während es um so komplizierter wird, je intensiver die Dottermassen in den Kern abgelagert werden. Am kompliziertesten ist sie bei solchen Tieren, die nicht nur sehr dotterreiche Eier bilden, sondern diese auch in periodischer Folge zur Reife gelangen lassen. Ich habe hier vielfach LUBOSCH (1902) wörtlich citiert, dessen Ausführungen des Tatbestandes ich vollkommen beipflichte; zwischen uns besteht nur in der Deutung dieser Tatsachen eine Differenz.

b) Bildung der Sekrete.

Alle Forscher sind in dem Punkte einig, daß der Kern in engster Beziehung zu der sekretorischen Tätigkeit der Drüsenzelle steht. Die Ansichten gehen nur bezüglich des Wesens dieser Beteiligung auseinander.

Eine ganze Reihe von Autoren lassen eine äußerst vielseitige und innige Beteiligung des Kerns an der Sekretion zu. Vor allem stützen sie sich in ihren Annahmen auf die Tatsache, daß der Kern gleichzeitig mit der sekretorischen Tätigkeit der Zelle sehr weitgehende Strukturveränderungen erfährt, indem insbesondere seine Nucleolen durch ihre Zunahme an Größe und an Zahl, sowie durch Veränderung in ihrer Färbbarkeit auf eine starke Funktion hinweisen. Durch Teilung zerfallen die Nucleolen in viele kleine Körnchen, welche schließlich — nach manchen Autoren durch vollkommene Auflösung, nach anderen auf dem Wege der Diffusion — ihre chromatische Substanz dem Kernsaft abgeben. Gerade bei einer solchen Tätigkeit nimmt der Kern an Volumen doppelt, ja bei künstlicher Reizung oft 5mal an Größe zu. Oft wird angenommen, daß das Chromatin in gelöstem Zustande aus dem Kern austritt, doch liegen eine ganze Anzahl von Beobachtungen vor, welche positiv die Teilung der herangewachsenen Nucleolen in größere und kleinere Tochter- und Enkelnucleolen behaupten, welche letztere aus dem Kern als Plasmosomen ins Protoplasma übertreten. Ich erinnere an die Untersuchungen von MATHEWS (1899), der bei Pankreaszellen von *Necturus* n. a. m. die sog. Basalfilamente, in Zusammenhang mit dem Kernchromatin sah und sie aus demselben entstehen läßt; GARNIER (1899) beschreibt in Parotiszellen eine starke Auswanderung

des Chromatins in Form von Ergastoplasma aus dem Kern. Vor Beginn dieses Prozesses zeichnet sich der Kern durch eine enorme, und dabei diffuse Hyperchromasie aus, wodurch seine Struktur vollkommen verdeckt wird. Nach der Auswanderung des Ergastoplasma d. h. der Chromidien, weist er hingegen ein sehr deutliches achromatisches Gerüst auf und ist bedeutend chromatinärmer.

Solche ergastoplasmatische Bildungen, welche oft auch als Basalfilamente bezeichnet werden, wurden von einer ganzen Anzahl von Forschern bei den verschiedensten Zellen festgestellt: Milchdrüsen (SIMON), Hepatopancreas (HENNEGUY, VIGIER), Hauptzellen der Fundusdrüsen (THEOHARI, CADÉ), Giftzellen der Schlangen (LAUNOY 1903), Giftzellen der Epidermis von Salamanderlarven (GURWITSCH 1904), Submaxillaris (JONVEUEL) usw. Sehr positiv lauten in dieser Hinsicht die Angaben LAUNOY's (1903) für die Bildung der Giftsekrete und der Sekretstoffe verschiedener Drüsenzellen. Überall treten aus dem Kerne Chromidien (Ergastoplasma) in großer Menge heraus, welche sich vollkommen in Cytoplasma auflösen; gleichzeitig oder unmittelbar darauf bilden sich Sekret und Giftkörnchen, so daß für letztere, obwohl sie mit den Chromidien in keinem morphologischen Zusammenhang stehen, die chromatische Herkunft nicht zu bezweifeln ist.

In diese Kategorie gehören noch die an Subcuticlardrüsen von *Piscicola rapax* von MONTGOMERY (1899) gemachten Beobachtungen. Nach diesem Autor sollen die völlig ausgebildeten Drüsenzellen eine solche Größe erreichen, daß sie mit bloßem Auge gesehen werden. Hand in Hand mit der Ansammlung (wohl Bildung?) des Sekrets findet eine enorme Vermehrung der Nucleolen statt; sie nehmen eine S- oder V- oder W-form an und erreichen in dem vergrößerten Kern oft die stattliche Anzahl von 300—400. Hierauf treten Stadien auf, wo diese Nucleolen bis auf einen zurückgebildet werden; zu diesem Zweck werden sie in das Protoplasma ausgestoßen, wo sie der Auflösung anheimfallen. Es unterliegt keinem Zweifel, daß das Chromatin, welches diese Nucleolen zusammensetzt, zur Bildung des Sekrets verwendet wird.

Hier muß ich noch der Epithelzellen des Mitteldarms und der Drüsenzellen des Enddarms von *Ascaris* gedenken, bei welchen GOLDSCHMIDT (1904) eine Auswanderung von Chromatin aus dem Kern beschrieben hat, welche mit der funktionellen Tätigkeit dieser Zellen zusammenfällt.

Obwohl man über die Entstehung dieser Gebilde nicht einig war, hat man in allernuester Zeit ihre Genese aus dem Kern endgültig

feststellen können. Der Austritt des Chromatins durch die Kernmembran in Form von größeren Körnchen, die man mit VIGIER als Pyrenosomen oder auch als Plasmosomen bezeichnet, wurde durch die Untersuchungen einer ganzen Anzahl von Forschern (NICOLAIDES und MELISSINOS, VER-ECKE, LAQUESSE, HENNEGUY, VIGIER, LAUNOY usw.) beschrieben. Von manchen wird sogar angegeben, daß sich diese Plasmosomen zu Nebenkernen umwandeln. Kurz, bei allen diesen Zellen ist ein allgemeiner Zug vorhanden, der darin besteht, daß eine große Menge Chromatin aus dem Kern austritt und im Protoplasma vorübergehend eine verschiedene Form annehmen kann. Daß dieses Chromatin zur Sekretbildung verwendet wird, wird von vielen Forschern für viele Fälle direkt behauptet, in anderen Fällen kann dies direkt aus der Korrelation erschlossen werden, welche zwischen Sekretproduktion und diesen chromatischen Bildungen in der Zelle besteht. Es steht nämlich fest, daß dem sekretleeren Zustande der Zellen ein Maximum in der Ausbildung den Chromidien (Ergastoplasmas) entspricht; mit der Anhäufung von Zymogenkörnern und ihrer Umwandlung zu Sekret schwinden die Ergastoplasmafäden vollkommen, und auf der Höhe der Sekretbildung sind letztere nicht mehr nachzuweisen.

Allerdings existieren auch manche Hypothesen, welche die Sekretbildung auf eine andere Weise zu erklären suchen, bei der sich das Chromatin in keiner Weise an diesem Prozeß beteiligt; doch beruhen sie oft nur auf einzelnen unzureichenden Beobachtungen, deren Deutung nicht vollkommen einwandfrei ist. Ich erinnere an die Granulattheorie ALTMANN's, welche besagt, daß die kleinsten Granula unter Aufnahme der von außen zugeführten Nahrungsstoffe und ihrer Assimilierung zu großen, nicht mehr vitalen Stoffwechselkörnern stark heranwachsen; diese sind bestimmt, als Sekret die Mutterzelle zu verlassen. Selbstverständlich gehen dadurch viele primäre Körner verloren. Durch Teilung der übrigbleibenden werden sie jedoch wieder ersetzt. Diese Theorie steht in direktem Widerspruch mit vielen Beobachtungen, unter anderem auch mit den Angaben von GALEOTTI, welcher in einer Reihe von Drüsenzellen das erste Erscheinen der Sekretgranula in Form von fuchsinophilen Körnchen zurückverfolgt und ihr Heraustreten aus dem Kern festgestellt hat; ferner hat LAUNOY (1903) ebenfalls festgestellt, daß die den Kern als Pyrenosomen verlassenden Nucleolen im Protoplasma in viele granuläre Körnchen zerfallen, welche allem Anschein nach als Sekret ausgeschieden werden. Außerdem wurde

ein Zustand in den Drüsenzellen festgestellt, bei dem die Granula vollkommen fehlen, folglich müssen sie neu gebildet werden.

Die übrigen Hypothesen will ich hier übergehen, da sie die Umwandlung des Chromatins in Sekrete anerkennen; ob diese selbständig oder durch Vermittlung von Protoplasmabildungen höherer Wertigkeit (Basalfilamente GARNIER) geschieht, ist für uns von keiner Bedeutung. Doch will ich gegen die Hypothese GARNIER's hervorheben, daß der amorphe Stoff, der aus dem Kern heraustritt und das nötige Material für das protoplasmatische Reticulum liefert, doch echtes Chromatin oder ein Umwandlungsprodukt desselben darstellt und in keiner Weise als ein selbständiger Bestandteil der Zelle angesehen werden kann. Außerdem steht für die übrigen Behauptungen der Beweis noch aus.

Hier will ich noch auf die Frage kurz eingehen, welche Teile des Kerns mit der Chromatinproduktion betraut sind. Nach beendeter Sekretion ist der Kern sehr chromatinarm; in den meisten Fällen ist ein achromatisches Gerüst in ihm deutlich zu sehen, worin in spärlicher Menge Chromatinpartikeln verteilt sind; außerdem ist ein größerer Nucleolus vorhanden. Beim Beginn der Sekretionstätigkeit ist es vor allem der Nucleolus, an welchem sich die stärksten Veränderungen abspielen. Er nimmt stark an Größe zu und erfährt eine Teilung. Die Tochternucleolen wachsen heran und teilen sich ihrerseits; oft zerstäubt der Nucleolus, oder seine Abkömmlinge und die so entstandenen kleinen Körperchen wandern aus dem Kern aus. Sehr oft erfährt der Nucleolus eine eigentümliche Vacuolisierung. Die Vacuolen sind mit einem acidophilem Inhalt gefüllt, dessen Umwandlung in Sekretgranulationen sich oft deutlich verfolgen läßt; oft lösen sich die Nucleolen in dem Kernsaft vollkommen auf (LAUNOY 1903).

Sehr interessant ist die Entstehung der nucleolären Vacuolen, welche von manchen Autoren in verschiedenen Drüsenzellen beschrieben wurde. VIGIER (1900 a u. b) hat die Ausbildung solcher Vacuolen in den Hautdrüsen von *Triton* beim Beginn und während der Sekretion verfolgt. Nach ihm bilden sich größere und kleinere Vacuolen, welche zuerst dicht dem Nucleolus aufliegen. Sie verwandeln sich in Sekretgranula und verlassen den Kern, indem sie in das Protoplasma übertreten, wo sie weiteren Veränderungen anheimfallen. Ähnliche Erscheinungen hat auch M^{me} PHISALIX in den Kernen der Giftdrüsen vom Salamander beschrieben. Ich will noch auf die Ähnlichkeit aufmerksam machen, welche zwischen der Bildung

dieser Vacuolen und der Knospung des Caryosoms bei den meisten *Aggregata*-Formen aus *Sepia* existiert.

e) Bildung von Muskeln- und Nervensubstanz.

In den früher betrachteten Fällen wird das aus dem Kern heraustretende Chromatin zur Bildung von Sekreten und Exkreten verwendet. Jetzt wollen wir aber auch solche Fälle (Bilder) anführen, bei welchen das Chromatin in der Zelle selbst als Ersatz von durch mechanische Leistung verbrauchten Stoffen zur Verwendung kommt. Ich meine hier zuerst die Umwandlung des Chromatins in Muskel- und Nervensubstanz. Es war zuerst GOLDSCHMIDT (1904), welcher die Chromatinproduktion des Kerns in Zusammenhang mit der Zell-tätigkeit brachte, indem er in den stark funktionierenden Zellen der verschiedenen Gewebe von *Ascaris* eigentümliche chromatische Strukturen gefunden hat, die er als Chromidialapparat bezeichnete. Er hat nämlich auch das schönste bewiesen, daß während der funktionellen Tätigkeit der Zelle Chromatin aus dem Kerne austrat, welches sich in der Zelle in Form von Fäden verschiedener Größe und Dicke verteilt, um mit der Funktion der Zelle zu verschwinden. Gerade in den Muskelzellen von *Ascaris* hat er diese Bildungen beschrieben, wo sie oft in einer sehr großen Menge vorkommen. Außerdem hat er durch Versuche den Beweis erbracht, daß mit der erhöhten Tätigkeit der Muskelzellen auch der Chromidialapparat eine entsprechende Entfaltung erfährt. Durch geeignete Mittel hat er nämlich die Würmer zu länger andauernden starken Kontraktionen gereizt. Die Folge davon war die stärkere Produktion der Chromidien.

Angehend von seinen bei *Ascaris* gewonnenen Vorstellungen hat GOLDSCHMIDT diese chromatischen Bildungen mit den bei allen lebhaft funktionierenden Zellen im ganzen Tierreich vorkommenden ähnlichen Bildungen verglichen und unter den Begriff „Chromidialapparat“ zusammengefaßt, indem er gleichzeitig die von SCHAUDINN aufgestellte Hypothese vom Dualismus des Zellkerns weiter ausbaute. Doch will ich darüber weiter unten ausführlicher berichten; hier mag diese Bemerkung genügen.

Ein Gegenstück zu diesem Chromidialapparat, welcher in sich in lebhafter Funktion befindenden Muskelzellen vorkommt, ist uns in den sogenannten „Roxcoroni'schen Fibrillen“ gegeben, welche in Nervenzellen vorkommen und in der neuesten Zeit von MENCL (1906) etwas ausführlicher beschrieben wurden.

Der Chromidialapparat der Nervenzellen wurde zuerst von RONCORONI gefunden und seine chromatische Natur richtig erkannt. Es handelt sich auch hier um Chromatinfäden von verschiedener Dicke und Länge, welche ihre Entstehung vom Kern, ja genauer gesagt, direkt von Nucleolen nehmen. Oft tritt das Chromatin auch in Form von kleinen Körnchen aus dem Kern heraus und bildet größere und kleinere Haufen im Plasma der Nervenzelle. Manchmal besteht der Chromidialapparat aus kurzen dünnen Chromatinfäden, welche um den Kern herum eine mehr oder minder breite Schicht von chromatischem Reticulum bilden. Manche Bilder von MENCL's Arbeit (Fig. 10, 15, 22, 38a, b etc.) sind äußerst ähnlich mit den Figuren 4, 5, 12, 24 etc. von GOLDSCHMIDT's Arbeit (1904).

Obwohl MENCL ihre Entstehung aus den Nucleolen festgestellt hatte, beschreibt er sie als Fibrillen, und erst in einem Nachtrag zu seiner Arbeit hat er sich entschlossen, diese chromatischen Gebilde mit dem Chromidialapparat zu vergleichen. Daß dieses Chromatin, dessen nucleäre Entstehung zweifellos ist, zur Bildung von Nervenfasern und zur Reparation der durch die Funktion entstandenen Verluste der Nervenzellen verwendet wird, ist sicher anzunehmen.

d) Bildung anderer Zellbestandteile.

Zur Vervollständigung des Bildes will ich noch mehrere Fälle anführen, in welchen sich das Chromatin direkt zu den verschiedenen Zellbestandteilen und Zellprodukten umwandelt. Überall tritt das Chromatin aus dem Kern, ja oft aus den Nucleolen heraus. Es verteilt gewöhnlich im Protoplasma, nimmt verschiedene Form an und wurde infolgedessen als Mitochondrien, Trophospongien, Apparato reticulare etc. beschrieben. Doch wurde die Zusammengehörigkeit aller dieser Gebilde, wie erwähnt, bereits von GOLDSCHMIDT (1904) richtig erkannt und unter dem Begriff der Chromidien vereinigt. Ihr Chromatin findet verschiedene Verwendung, die wir bereits zum größten Teil besprochen haben. Mitochondrienkörnchen werden ferner zur Bildung des Skelets für die Fortsätze der Decapodenspermen verwendet. Bei der Maus wandeln sich die körnchenförmigen Mitochondrien zu einer Spiralhülle oder Verbindungsstückhülle (BENDA 1903), bei *Blatta* ebenfalls (WASSILIEFF 1907) etc. um.

GALEOTTI (1897) hat ferner eine direkte Beteiligung des Kerns bei der Bildung des Pigments festgestellt. Bei diesem Prozeß soll besonders der Nucleolus beteiligt sein. Er nimmt stark an Größe zu, indem er gleichzeitig auch sein Färbungsvermögen ändert; er

wird dunkel, dann transformiert er sich in eine Pigmentmasse, welche später in den Zelleib übertritt.

PROWAZEK (1907a) hat ebenfalls eine Beobachtung gemacht, welche für die nucleäre Herkunft des Pigments spricht. Er hat in unmittelbarer Nachbarschaft des Kerns runde, fettartige, schmutzig-grün gelbe Einschlüsse beobachtet, welche eine kappenförmige Anordnung aufweisen. Er bezeichnet sie als Pigmentbildner, weil sie in ihrem Inneren reichliches Pigment bilden. Nach ihrer Lage zum Kern vermute ich jedoch, daß diese Pigmentbildner aus dem Kern herausgewandertes Chromatin darstellen, welches bereits eine mehr oder minder weitgehende Umwandlung erfahren hat.

KLAATSCH (1895) hat für die Appendicularien gezeigt, daß die Kernveränderungen in den gehäusebildenden Epithelzellen den morphologischen Ausdruck der außerordentlich hohen und intensiven sekretorischen Leistung dieser Zellen darstellen. Diese Erscheinung ist nicht anders zu deuten, als daß der Kern das nötige Chromatin liefert, welches durch seine Umwandlung die Gehäusesubstanz bildet.

In Bezug auf den Zusammenhang, welcher zwischen der Zellsekretion und dem Nucleus besteht, sind die Versuche, welche MARSHALL und VORHIES (1906) an Phriganidenlarven angestellt haben, sehr demonstrativ. Sie haben nämlich die Spinndrüsenzellen von *Platyphylax designatus* zu starker Sekretion gereizt, indem sie das Gehäuse der Larve ständig zerstören. Hand in Hand mit der verstärkten Sekretion ging auch die Vergrößerung des Kerns, welcher nach allen Seiten freie oder miteinander anastomierende Verzweigungen bildete. Schließlich wurde ein Zustand erreicht, in welchem die secernierende Zelle von dem Nucleus förmlich ausgefüllt wird. Es unterliegt keinem Zweifel, daß bei einer erneuerten Untersuchung sich eine lebhafte Chromidienauswanderung aus dem Kern feststellen lassen wird, und daß das Kernwachstum in Zusammenhang mit der Chromatinbildung steht; dieses Chromatin wandelt sich seinerseits in das Sekret (den Kittstoff) um.

Für die GUARNIERI'schen Körperchen wurde ferner gezeigt, daß sie aus einer plastinartigen und einer chromatischen Substanz bestehen und daß ihre Genese in einer sehr innigen Beziehung zu dem Kerne steht. Diese Körper werden als Abwehrprodukte der Zelle betrachtet und ihrer Reaktion nach mit dem Plastin identifiziert. Nach den Untersuchungen von PASCHEN (1904) sollen sie bei einer Revaccination viel rascher und in viel größerer Anzahl erscheinen, was auf ihre celluläre Herkunft schließen läßt.

Diese Beispiele können noch weiter vermehrt werden, doch sind

die bereits angeführten ausreichend, um unserer These eine sichere Grundlage zu schaffen; daher will ich von weiteren Aufzählungen Abstand nehmen.

Daraus ist mit Evidenz zu ersehen, daß überall, wo eine formative Tätigkeit in der Zelle zu beobachten ist, auch sehr viel freies Chromatin im Plasma vorkommt; außerdem steht die Größe des Kerns, sowie die Menge des im Plasma zerstreuten Chromatins im Verhältnis zu der Intensität der Zelltätigkeit. Es unterliegt keinem Zweifel mehr, daß dieses im Plasma zerstreute Chromatin ein Kernprodukt oder genauer gesagt ein Produkt der Nucleolentätigkeit darstellt und durch seine Umwandlung das Material für die verschiedenen Zellbestandteile und Produkte liefert.

e) Zusammenfassung.

Unsere Auffassung über die Bedeutung der Nucleolen der Metazoen und nucleolenähnlichen Gebilde (Caryosom, Binnenkörper) der Protozoen läßt sich folgendermaßen kurz resumieren: Im Leben einer Zelle spielen sich eine ganze Reihe von formativen Leistungen ab, welche uns 1. in Form von Verdauungssäften bei den Drüsenzellen, 2. in Form von histologischen Differenzierungen bei Muskeln, Nervenzellen, Binde- und Knorpelsubstanzen, Cystenwänden, harten Skeleten usw., ferner in Form von Reservestoffen — Dotter bei Metazoen, Amylon, Paramylon usw., bei Protozoen — entgegen-treten. Alle diese Differenzierungen der Zelle, welche seit RANVIER als Zellsekretion aufgefaßt werden, sind Umwandlungsprodukte des Chromatins, dessen Bildungsstätte in den Nucleolen, vielleicht auch im Kern zu suchen ist. Die Nucleolen haben ferner die Aufgabe, bei der Furchung sowie bei der Sporoblastenbildung vieler Sporozoen die nötige Nahrung für die Chromosomen der sich rasch vermehrenden Kerne zu schaffen. Bei dieser Tätigkeit erfährt das aus den Nucleolen heraustretende Chromatin eine ganze Reihe von Veränderungen meist chemischer Natur, die sich durch seine wechselnde Färbbarkeit kund geben. Infolgedessen ist zwischen Chromatin, Nucleolarsubstanz, Lanthanin, Ödomatin usw. kein prinzipieller Unterschied zu ziehen, da das eine das Umwandlungsprodukt des anderen darstellt. Alle diese Substanzen treten im Protoplasma mit anderen Körpern in Verbindung, um die vorhererwähnten Zellbestandteile zu bilden.

In unseren Ausführungen war es uns vor allem daran gelegen, auf morphologischer Grundlage eine Auffassung über die inneren

Vorgänge in der Physiologie der Zelle zu gewinnen. Die Auswanderung des Chromatins aus dem Kern in morphologisch definierbare Körper, sein Vorhandensein überall, wo Zellsekretion d. h. überall, wo chemische Umwandlungen stattfinden, sowie sein allmähliches Verschwinden mit dem Ablauf dieser Sekretion, ferner das Verhalten des Kerns während der Lebensprozesse der Zelle, sind die Motive, die uns zur vorhin entwickelten Auffassung zwingen. Es läge außerhalb der Aufgabe der vorliegenden Abhandlung, wollten wir auch die Frage behandeln, wie sich das Chromatin in die Endprodukte der Zellsekretion umwandelt. Ob es einer langsamen chemischen Veränderung anheimfällt, bis es sich in das Endprodukt der Sekretion umwandelt, indem es dabei seine morphologische Form beibehält oder ob es eine Auflösung unter gleichzeitiger vollkommener Umformung seiner chemischen Konstitution erleidet, sei es durch Eingriffe von fermentähnlichen Agenten, sei es auf eine andere Weise, diese Fragen sind für uns von nebensächlicher Bedeutung.

Das zum Haushalt der Zelle nötige Chromatin wird in den Nucleolen gebildet. Funktionell entsprechen sie dem Macronucleus der Ciliateninfusorien, welcher letzterer wohl als ein in viele kleine Körnchen zerfallener Nucleolus angesehen werden kann. Ähnlich stehen die Verhältnisse auch bei vielen Drüsenzellen, wo die Zusammenziehung des Chromatins zu einem oder mehreren Nucleolen unterbleibt. Infolgedessen besteht der Kern aus vielen kleinen Chromatinkörnchen, welche gleichmäßig in ihm verteilt sind. Offenbar ist hier der Kern mit seinem gesamten Chromatin mit der Ausarbeitung des zum gesamten Haushalt der Zelle nötigen Chromatins betraut. Es ist merkwürdig, daß sich solche Kerne wie Nucleolen verhalten, indem sie die verschiedensten Formen annehmen können; ich erinnere an die verzweigten Kerne vieler Insekten usw. VIGIER (1906h) hat bereits früher auf die hohe sekretorische Bedeutung der Nucleolen aufmerksam gemacht.

3. Die Lehre vom Dualismus des Zellkerns.

Es war RICHARD HERTWIG, der als erster die Auswanderung des Chromatins aus dem Kern erkannte, und ferner den Begriff der Chromidien geschaffen hat. Darunter verstand er alles im Protoplasma zerstreute Chromatin, welches auch eine verschiedene Form aufweisen kann. HERTWIG ist der Ansicht, daß der Kern während der lebhaften Zellfunktion, zu Ungunsten des Protoplasmas ein übermäßiges Wachstum erfährt, wodurch das für das normale Leben der

Zelle nötige Gleichgewicht in der Kernplasmarelation gestört wird. Damit die Zelle vor Untergang bewahrt werde, muß das normale Verhältnis zwischen Kern und Protoplasma wieder hergestellt werden. was in der Weise geschieht, daß der Kern einen Teil seines Chromatins in das Protoplasma ausstößt. Dieser Auffassung wird der Vorzug zugeschrieben, daß sie die Chromidienbildung aus der physiologischen Tätigkeit der Zelle erklärt.

Andererseits hat aber SCHAUDINN (1903) für viele Protozoen den Nachweis erbracht, daß der Chromidialapparat in der Fortpflanzung dieser Tiere eine sehr wichtige Rolle spielt, indem aus ihm sich die Kerne der Geschlechtsgeneration bilden. Dadurch war der Begriff des Chromidiums, wie dies bereits von anderer Seite richtig hervorgehoben wurde, ein doppelter geworden. Auf Grund seiner eigenen Untersuchungen und auf Grund der Untersuchungen anderer Forscher hat SCHAUDINN infolgedessen die Lehre von dem Dualismus des Zellkerns bei den Protozoen aufgestellt. Danach existieren in jedem Protozoen zweierlei Arten von Chromatin, welche je nach der Funktion, die sie im Leben des Organismus zu erfüllen haben, als Trophochromatin und Idiochromatin von ihm bezeichnet wurden. Gleichzeitig hat SCHAUDINN darauf aufmerksam gemacht, daß es Aufgabe der Forschung ist festzustellen, ob nicht auch bei den Metazoenzellen eine Duplizität des Chromatins vorhanden wäre.

Nachdem LUBOSCH (1902) bereits früher in seinem schönen zusammenfassenden Referat ebenfalls zur Unterscheidung von zwei Chromatinarten — von trophochromatischen und idiochromatischen Substanzen — im Kern der Metazoenzellen gekommen war, hat GOLDSCHMIDT (1904) ausgehend von der bei *Ascaris* von ihm gewonnenen Anschauung unabhängig von den anderen Forschern die Lehre von der Doppelwertigkeit des Kerns über das ganze Organismenreich ausgedehnt und eine ganze Reihe von chromatischen Gebilden, die im Laufe der Zeit bei lebhaft funktionierenden Zellen beobachtet und als spezifische Strukturen der betreffenden Zellen dargestellt werden, unter dem Begriff „Chromidialapparat“ zusammengezogen und ihnen auf diese Weise eine einheitliche Auffassung gegeben. Dadurch wurde im Verständnis der Zellhistologie ein gewaltiger Schritt nach vorwärts gemacht. Ähnlich wie HERTWIG, bezeichnet er alle aus dem Kern herausgetretenen chromatischen Teilchen, die im Protoplasma eine verschiedene Anordnung und Gestalt annehmen als Chromidialapparat, nur läßt er ihnen im Gegensatz zu HERTWIG, der dieses Chromidium als dem Untergang geweiht ansieht, eine große funktionelle Bedeutung zukommen. Die

andere Kernart, d. h. das Idiochromatin enthält nach GOLDSCHMIDT vor allem die Vererbungssubstanzen, außerdem kommt ihm auch die Fähigkeit zu, neue Stoffwechselkerne zu erzeugen.

Die Lehre von der Duplizität des Chromatins findet ihre vollste Bestätigung in der Gruppe der Protozoen, bei welchen oft die beiden Chromatinarten während der ganzen Existenz des Individuums topographisch nicht zusammenfallen und infolgedessen auch zwei verschiedene, morphologisch definierbare Kerne bilden, z. B. Ciliaten-infusorien; dasselbe gilt auch für eine große Anzahl von Süßwasser-rhizopoden. Bei den übrigen Protozoengruppen kommen, obwohl diese beiden Chromatinarten für gewöhnlich zu einem einzigen Kern vereinigt sind, auch Stadien vor, wo eine vollkommene Trennung derselben stattfindet, welche entweder mit der geschlechtlichen Vermehrung zusammenfällt, oder mehr oder minder lang zuvor (Mastigamöben GOLDSCHMIDT 1907). Diese Trennung ist unserer Meinung nach eben deswegen möglich, weil das trophische Chromatin zu funktionieren aufhört und seine Substanz (sein Chromatin) sich in verschiedene Zellbestandteile umwandelt — meistens Reservenahrung.

Den besten Beweis für die Existenz dieser beiden Chromatinarten geben uns die verschiedenen Species von *Aggregata* und die Gregarinen. Der riesig angewachsene Kern der hier in seinem größten Teil das trophische Chromatin darstellt, löst sich auf, d. h. verwandelt sich in Reservenahrung. Es bleibt nur ein kleiner Teil des Kerns übrig, der das Idiochromatin repräsentiert, und erst nach einer ganzen Reihe von Teilungen wächst die Geschlechtssubstanz (das Idiochromatin) zu einem Quantum heran, das dem Kern vor seiner Anflösung entspricht, ja oft sein Volumen weit überschreitet. Das schönste Beispiel haben wir jedoch bei den männlichen Parasiten von *Aggregata légeri*, wo der herangewachsene Kern beim Beginn der Geschlechtsprozesse nicht aufgelöst wird; das Caryosom bleibt zuerst ebenfalls erhalten. Es differenziert sich zuerst die Geschlechtssubstanz in Form von ziemlich deutlichen Chromosomen, welche sehr rasch sich zu teilen beginnen. Dabei verschwindet allmählich das Caryosom, da es sich in dem Maße auflöst, wie die Vermehrung des Geschlechtschromatins vor sich geht. Hier wird das trophische Chromatin geradezu zu Geschlechtschromatin umgearbeitet. Mit dem Abschluß der Vermehrung des Geschlechtschromatins verschwindet auch das Caryosom; es wird einfach ganz verbraucht. Ähnliche Verhältnisse existieren auch bei manchen Coccidien (*Adelea*, *Caryotropha*, *Eimeria lacazei*). Dort wird das Caryosom an die sich teilenden Geschlechtskerne verteilt, und erst am Schluß der Kern-

teilungen wird es aus den definitiven Spermatidenkerne ausgestoßen.

Am Ende der vegetativen Periode tritt die erste Spindel bei den Gregarinen aus dem großen Kern heraus, der sich nachher rasch auflöst. Es unterliegt keinem Zweifel, daß der die erste Spindel liefernde Kernteil das Idiochromatin repräsentiert. Der sich auflösende weit größere Kernteil stellt hingegen das Trophochromatin dar.

Genau dieselben Verhältnisse liegen auch im Metazoenuei vor, welches, wie bereits früher hervorgehoben wurde, am meisten seine Protozoennatur bewahrt hat.

Das Heranwachsen des Kerns steht während des Wachstums des Eies in Zusammenhang mit der Dotterbildung, wir haben hier ein funktionelles Wachstum des Kerns vor uns. Genau wie bei *Aggregata* ballt sich ein Teil des Chromatins der jungen Spermato- und Ovocyte zu einem Körper, welcher den Nucleolus (bei *Aggregata* das Caryosom) darstellt. Jetzt fängt der Nucleolus an, die von außen aufgenommene Nahrung zu Chromatin umzuarbeiten, infolgedessen nimmt er an Größe zu. Da er seinerseits ständig Chromatin in gelöstem oder in geformtem Zustande abgibt, wächst auch der Kern. Andererseits wandert aber das Chromatin weiter in das Protoplasma über, wo es sich — hier bei den Eiern — in Reservennahrung (Dotter) umwandelt. Und so wächst sowohl das Protoplasma als auch der Kern selbst auf Kosten des Nucleolus resp. der Nucleolen, so daß der Kern zu seinem größten Teil aus trophischem Chromatin besteht, welches in das Protoplasma übertritt, um das Material für die Dotterbildung, resp. für die anderen Zellbestandteile (bei den Spermatiden z. B.) zu liefern. Unmittelbar vor der Bildung der ersten Richtungsspindel löst sich der Nucleolus auf, da seine Rolle bereits ausgespielt ist. Sein Chromatin zusammen mit dem anderen noch in dem Kern vorhandenen Trophochromatin wandert in das Protoplasma über, wo es die letzte Substanz für die Dotterbildung liefert. Das ist die Auflösung des Kerns vor der Bildung der ersten Richtungsspindel. Diese Erscheinung wurde von SIEDECKI bei den Coccidien als *Euration nucleaire* bezeichnet. Von dem ganzen Kern bleibt ein verschwindend kleiner Bruchteil, der nichts anderes ist als das Chromatin, welches nach der Bildung des Nucleolus in dem Kern der jungen Ovocyte resp. Spermatoocyte übrig blieb. Durch die enorme Produktion von trophischem Chromatin war dieses Geschlechtschromatin während des ganzen Eiwachstums in den Hintergrund gestellt, einfach verdeckt. Das trophische

Chromatin wandelt sich in verschiedene Zellbestandteile um; das Geschlechtschromatin wird wieder freigelegt.

Aus dieser Darstellung ist sehr deutlich zu ersehen, daß die Geschlechtszellen der Metazoen bis ins Detail mit den bei den Protozoen existierenden Verhältnissen übereinstimmen.

Die hier entwickelte Auffassung von der Funktion (von der trophischen Natur) der Nucleolen steht in direktem Widerspruch mit den Angaben CARNOY ET LEBRUN's, FICK's für die Amphibien; HERTWIG's, HARTMANN's, GÜNTHER's für die Echinodermen usw. Diese Autoren lassen nämlich die Chromosomen der ersten Spindel aus den Nucleolen entstehen; folglich müssen letztere als Sitz des Idiochromatins angesehen werden. Manche dieser Autoren glauben ferner, daß die Nucleolen der wachsenden Ovocyten durch die Vereinigung der Chromosomen der letzten Teilung zustande kommen.

Wenn ich trotz diesen Beobachtungen meine Auffassung aufrecht halte, geschieht es aus zwei Gründen: 1. Ich habe selbst bei verschiedenen *Aggregata*-Species viele Bilder gesehen, die auf den ersten Blick die Darstellungen der vorhin erwähnten Forscher zu bestätigen scheinen. Die genauere Beobachtung hat jedoch überall ergeben, daß diese aus dem Caryosom (Nucleolus) heraustretenden chromosomenähnlichen Gebilde mit den Chromosomen der ersten Spindel nichts Gemeinsames haben. 2. LUBOSCH hat ferner im Gegensatz zu CARNOY ET LEBRUN und FICK festgestellt, daß beim Beginn des Eiwachstums nicht alles Chromatin des letzten Spirems zur Bildung der Nucleolen verwendet wird, sondern ein Teil erhalten bleibt und in Form eines sich schwach färbenden chromatischen Netzes seine Individualität weiter behält. Es ist wahrscheinlich, daß dieses Chromatin das Material für die Chromosomen der ersten Spindel liefert. Eine Revision dieser Verhältnisse bei den Echinodermen erweist sich daher als notwendig.¹⁾

¹⁾ Infolge der hohen prinzipiellen Bedeutung, welche dieser Frage zukommt, habe ich mir bei meinem Aufenthalt in Triest das nötige Material von *Holothuria tubulosa* gesammelt und die Entwicklung der Eier bei diesem Tiere einer Revision unterworfen. Nach meinen vorläufigen Untersuchungen bin ich zu folgenden Resultaten gekommen: Das Spirem, welches nach der letzten, die Ovocyten liefernden Kern- und Zellteilung zustande kommt, bleibt nach der Bildung des Nucleolus auch weiter bestehen und bewahrt längere Zeit seine Selbständigkeit. Erst in dem bedeutend herangewachsenen Kern ist es von dem übrigen, allem Anschein nach aus dem Nucleolus heransgetretenen Chromatin nicht mehr zu unterscheiden. Während des ganzen Ovocytenwachstums ist kein einziges Stadium vorhanden, in welchem alles Chromatin des Kerns in dem Nucleolus allein zusammengezogen wäre. Vielmehr ist außer dem Nucleolus auch anderes Chromatin in größerer

Wie steht nun die Sache mit den somatischen Zellen der Metazoen. GOLDSCHMIDT glaubt auch dort die Duplizität des Kerns durchführen zu können. Doch stellen die beiden Kerne in den meisten Fällen morphologisch ein einheitliches Gebilde dar. Nur in den Fällen, wo das Trophochromatin aus dem Kern herauswandert und sich in Form von Chromidien im Protoplasma verteilt, kann die Doppelkernigkeit mit Sicherheit konstatiert werden. Er vergleicht die Chromidien von lebhaft funktionierenden Muskelzellen von *Ascaris*, in dessen somatischen Zellen allerdings nur trophische Kerne existieren, mit den Chromidien (Dotterkern-Mitochondrien usw.) der Metazoen-geschlechtszellen und sieht sie als das trophische Chromatin an. Natürlich sind sie aus dem Kern entstanden. Von anderer Seite wurde ihm aber der Einwand entgegengehalten, daß, wenn der Kern nur aus einer Art Chromatin — Trophochromatin — besteht, warum dann z. B. die Muskelzellen bei *Ascaris* Chromatin (Chromidien) ausscheiden. Sie sind, nach unserer Meinung, aus dem letzteren herausgetreten, da sie sich im Protoplasma auflösen müssen, um das für die Funktion der Zelle nötige Material zu liefern. Gleichzeitig mit ihrem Verbrauch bildet sich im Kern neues Chromatin, welches aus demselben herauswandert und neue Chromidien im Protoplasma bildet. Wir haben also genau dieselben Verhältnisse hier, wie bei den Eiern, nur wird in letzteren das Chromidium zur Bildung von Dotter, in den Muskel- und Drüsenzellen hingegen zur Bildung von Muskelsubstanz, Sekretstoffen usw. verwendet. In bezug auf die Duplizität des Zellkerns in den somatischen Zellen der Metazoen sind wir anderer Ansicht als GOLDSCHMIDT. Unserer Ansicht nach besteht der Kern der somatischen Zellen nur aus Trophochromatin.

Wir stellen uns das Metazoenindividuum wie einen Bieneustaat vor, in welchem die somatischen Zellen mit den Arbeiterinnen verglichen werden können, welche im Interesse der Allgemeinheit ihre Geschlechtszellen (Geschlechtsdrüsen) verkümmern ließen — sie sind

Meuge vorhanden, welches in den meisten Fällen gleichmäßig im Kern verteilt ist. Während des ganzen Eiwachstums findet eine lebhafte Chromatinauswanderung aus dem Kern statt. Der Dotterkern scheint einen ausgewanderten Nucleolus darzustellen. In dem mir zur Verfügung stehenden Material sind leider die Reifungsstadien sehr spärlich. Immerhin gewinne ich aber den Eindruck, daß die Entstehung der Chromosomen der ersten Richtungsspindel unabhängig vom Nucleolus vor sich geht. — Nach einer kürzlich publizierten vorläufigen Mitteilung ist auch H. E. JORDAN zu ähnlichen Resultaten gekommen: On the Relation between Nucleolus and Chromosomes in the Maturing Oocyte of *Holothuria forbesii*, in Anat. Anz. Bd. 31 p. 39—46 1907. — Bemerkung bei der Korrektur.

steril geworden. Die Geschlechtstätigkeit ist für die Königin reserviert. So steht es auch mit den somatischen Zellen, in welchen das Idiochromatin verkümmert oder besser gesagt vollkommen in Trophochromatin umgewandelt ist. Damit ist die hohe sekretorische (funktionelle) Leistungsfähigkeit der somatischen Zellen zu erklären. Es ist kaum wahrscheinlich daß eine erbungleiche Teilung des Kerns im Sinne WEISMANN's beim Beginn der Furchung stattfindet, obwohl manche Beobachtungen eigentlich dafür sprechen. Wenn das richtig wäre, müßten die aus einzelnen Blastomeren herangezöchteten Tiere mit Ausnahme eines einzigen ohne Geschlechtsdrüse (steril) sein, was uns sehr unwahrscheinlich erscheint. Wir glauben vielmehr, daß sich im Laufe der Differenzierung das Geschlechtschromatin vollkommen in Trophochromatin umwandelt, und daß rechtzeitig abgelöste Blastomeren sich zu normalen Tieren entwickeln könnten; genau so wie sich Bienenlarven von Arbeiterinnen zu Königinnen mit normal ausgebildeten Geschlechtsorganen entwickeln können, wenn man sie in günstige Lebensbedingungen versetzt.

Die erbungleiche Teilung setzt die Annahme voraus, daß die Metazoen aus solchen einzelligen Tieren entstanden sind, welche, ähnlich wie die Ciliateninfusorien, einen trophischen und einen Geschlechtskern besaßen. Indem sich jetzt bei der Teilung der eine Kern in die eine, der andere in die andere Tochterzelle begibt, wäre die Differenzierung des Metazoenorganismus angebahnt. Das ist jedoch äußerst unwahrscheinlich. Es ist vielmehr anzunehmen, daß das Metazoenindividuum in der Weise von einer Protozoonkolonie entstanden ist, daß eine Zelle auf Kosten der anderen zu leben anfing, welche letztere ihrerseits verschiedene Spezialisierungen erfahren haben und so einen engeren Anschluß aneinander zur Bildung eines ganzen erfahren haben.

Nach diesen Ausführungen ist es hier wohl geboten, von dem gewonnenen Standpunkte aus die von RICHARD HERTWIG formulierte

4. Lehre von der Kernplasmarelation

zu beleuchten. Sie besagt, daß für jede Zelle ein bestimmtes Größenverhältnis von Kernmasse zur Zellmasse gegeben ist, welche in korrespondierenden Phasen des Zellenlebens eine konstante Größe besitzt; diese kann jedoch Veränderungen erfahren, welche in einer bestimmten Gesetzmäßigkeit zu dem wechselnden Funktionszustande der Zelle steht. Alle Zellfunktionen wurzeln nach HERTWIG in letzter Instanz in der assimilatorischen Tätigkeit der Zelle, welche eine Zunahme der funktionierenden Teile der Zelle — des Proto-

plasma und seiner Anhänge- und Bildungsprodukte — verursacht. Da die Kerne starkfunktionierender Zellen ebenfalls an Größe zunehmen, kann die Funktion der Zelle nicht dadurch bedingt sein, daß Teile vom Kerne an das Protoplasma abgegeben werden, sondern es müssen umgekehrt Teile vom Protoplasma in den Kern übertreten (HERTWIG 1905 S. 187). Diese Vergrößerung des Kerns wird als ein funktionelles Wachstum bezeichnet. Solange die assimilatorische Tätigkeit der Zelle zur Vermehrung des die Lebensprozesse leistenden Protoplasma verwendet wird, bleibt das funktionelle Wachstum des Kerns hinter der Größenzunahme der Zelle zurück, wodurch ein Mißverhältnis zwischen Kerngröße und Zellgröße entsteht, welches HERTWIG als Kernplasmaspannung bezeichnet.

Wie aus dem Vorhergehenden zu ersehen ist, beruht die Kernplasmarrelation auf der Voraussetzung, daß der Kern auf Kosten des Protoplasmas wächst. Diese Annahme ist, wie im vorhergehenden bewiesen wurde, unzutreffend, da ihr falsche Deutungen über die in der Zelle sich abspielenden Erscheinungen zugrunde liegen. Nicht die Kernsubstanz wächst auf Kosten des Protoplasmas, sondern das Protoplasma ist umgekehrt mit seinen Einschlüssen ein Umwandlungsprodukt des aus dem Kerne herausgetretenen Chromatins.

Zum Beweis seiner Lehre führt HERTWIG die Resultate der von BOVERI an Seeigeln angestellten Experimenten an. Wenn gleichgroße kernhaltige und kernlose Stücke von Seeigeleiern monosperm befruchtet werden, haben erstere weniger und größere Zellen und Kerne auf korrespondierenden Entwicklungsstadien wie letztere. Ferner hat GERASSIMOFF an *Spirogyra* festgestellt, daß durch Einwirkung von schädigenden Einflüssen, das eine Teilprodukt leer ausgehen kann, d. h. es bekommt keinen Kern, das andere Teilprodukt erhält hingegen beide Kerne oder einen einzigen von doppelter Masse. Die Folge ist, daß die mit Kernmaterial überreich versehene Zelle zuerst ein starkes Wachstum erfährt, bevor sie eine Teilung eingeht. Dadurch entstehen *Spirogyrae*, bei denen sowohl die Kerne als auch die Zellkörper bedeutend größer sind als bei den normalen Fäden.

Nach den Untersuchungen von VON WIERZBIZKI erfährt *Frontonia leucas* von einer Teilung zur anderen eine allmähliche Vergrößerung, der Kern vergrößert sich hingegen zunächst sehr wenig; erst nachdem die Teilung bereits eingeleitet ist, findet ein energisches Kernwachstum („das Teilungswachstum“ des Kerns) statt, wodurch die normale Kernplasmarrelation hergestellt wird.

Bevor ich in der Vorführung des weiteren Beweismaterials fortfahre, will ich zu den bereits erwähnten Erscheinungen einige Bemerkungen machen. Ich brauche kaum zu erwähnen, daß zur Erzeugung einer größeren Zelle auch ein größerer Kern notwendig ist, da damit eine lebhaftere Zellfunktion verbunden ist. Doch hängt die Zellfunktion nicht allein von der Zellgröße ab. Es gibt Zellen (z. B. Drüsenzellen), bei denen eine Ruhepause mit einer angestrengten Zellfunktion abwechselt. Da der Kern durch die Produktion des nötigen Sekret- ev. Exkretstoffs am meisten in Anspruch genommen wird, erfährt er während der lebhaften Funktion der Zelle eine entsprechende Vergrößerung. Sowie die Zelltätigkeit aufhört, nimmt er an Größe wieder ab.

Hier führe ich einige Messungen aus der bereits mehrfach zitierten Arbeit LAUNOY's (1903) an, welche sich auf dieselben Zellen, einmal in Ruhe, dann in Tätigkeit, beziehen.

Giftdrüsenzellen von:

	Kernvolumen	
	1. in Ruhe	2. in Tätigkeit
<i>Vipera aspis</i>	5—6 μ	7—8 μ
<i>Zamenis viridis</i>	5—6 μ	7 μ
<i>Tropid natrix</i>	5—6 μ	8—9 μ
<i>Triton cristatus</i>	24—30 μ	60 μ

Daraus ist zu ersehen, daß der Kern während der Zelltätigkeit bedeutend zunimmt, bei dem letztgenannten Tier wird er im Durchmesser sogar doppelt so groß; sowie die Zelltätigkeit aufhört, geht seine Vergrößerung zurück; mit einer Störung der Kernplasma-relation oder einem Depressionszustande der Zelle findet diese Erscheinung nicht ihre Erklärung. Nach dieser Feststellung beleuchten wir nun die Verhältnisse bei *Frontonia*. Von einer Teilung bis zur anderen wächst das Tier langsam heran. Es spielen sich in ihm bestimmte Funktions-(Lebens-)Prozesse ab, die vom Kern verrichtet werden. Die Intensität derselben bleibt ziemlich gleich, oder sie erfährt mit dem Wachstum des Tieres eine kleine Vergrößerung, die sich auch in dem schwachen Wachstum des Kerns kundgibt. Nun wissen wir aber, daß bei der Teilung der Ciliaten-infusorien manche Organe (Mund, teilweise Cilien usw.) verloren gehen und neu gebildet werden müssen; ebenfalls ist die Bildung von einer bestimmten Menge neuer Pelicula notwendig. Ferner ist mit der Teilung selbst eine mechanische Leistung verbunden; für alle diese Sachen muß der Kern das nötige Chromatin schaffen; er muß deswegen auch die nötige Vergrößerung erfahren. Wir können

also die *Frontonia* während der Teilung mit einer z. B. Drüsenzelle während der Sekretion vergleichen. Nun ist die Teilung vorüber; die Funktionsprozesse sind nicht mehr so lebhaft; der Kern erfährt wie in einer Drüsenzelle nach der Sekretion eine Verkleinerung. Es besteht also der Zweck der mit dem Einsetzen der Teilung stattfindenden Kernvergrößerung nicht darin, die Herstellung der normalen Kernplasmarelation zu bewirken, sondern der gesteigerten lebhaften Funktion (assimilatorische Funktion) des Tieres gerecht werden zu können. Unserer Ansicht nach ist dies die einzige ungezwungene, natürliche Erklärung.

Für die Beobachtungen von BOVERI und GERASSIMOFF kann ich keine bessere Erklärung geben, doch bin ich aber auch der Überzeugung, daß die Deutung HERTWIG's unzutreffend ist, oder aber zum mindesten, daß die Tragweite dieser Erscheinungen weit überschätzt wird, wie dies im folgenden dargelegt wird.

Zugunsten der Kernplasmarelation werden auch die Erscheinungen herangezogen, welche sich an unausgesetzter Fütterung unterworfenen Protozoen einstellen. Wenn man Actinosphären, Paramäcien oder andere Protozoen einer andauernden, reichlichen Fütterung unterwirft, so wächst die Kernmasse im Laufe mehrerer Wochen auf Kosten des Protoplasmas in übermäßiger Weise. Die Erklärung dieser Erscheinung ist nach HERTWIG darin zu suchen, daß die nach jeder Teilung erfolgende Reduktion der Kernmasse ungenügend ausfällt. Andererseits führt aber die Kernzunahme zur Vergrößerung der Teilungsgröße, wodurch Riesentiere entstehen können. Diese Voraussetzung, der Kern wachse auf Kosten des Plasmas, ist nach unserer Meinung unzutreffend. Man muß außerdem immer in Betracht ziehen, daß alle diese Züchtungen unter für die Tiere äußerst ungünstigen Verhältnissen stattfinden; die einförmige Nahrung, die schädlichen Gase, die sich in der Kultur entwickeln; dann die andauernde überstarke Assimilation können von den Tieren nicht leicht vertragen werden und es stellen sich infolgedessen krankhafte Erscheinungen ein. Gerade das starke Anwachsen des Kerns ist wahrscheinlich als pathologisch zu erklären. Er ist das Organ, wo sich die lebhafteste vegetative Tätigkeit entfaltet; es ist infolgedessen auch zu erwarten, daß sich an ihm am ehesten die krankhaften Erscheinungen einstellen. Ferner ist zu berücksichtigen, daß infolge der äußerst günstigen Nahrungsbedingungen der Kern viel mehr Chromatin produziert, als die Zelle für ihren Haushalt notwendig hat. Die Folge davon ist, daß ein großer Teil desselben im Kerne unverbraucht bleibt, wodurch das Anwachsen des letzteren

verursacht wird. Daß hier eine Überproduktion an Chromatin vorliegt, geht auch daraus hervor, daß die Tiere von Zeit zu Zeit d. h. wenn sich ein Überschuß an Chromatin bildet, die Nahrung verweigern, bis der Vorrat verbraucht wird. Doch haben wir es hier immer mit pathologischen Bildern zu tun, die sich durch die bräunliche Verfärbung eines Teils des Chromatins oder auf eine andere Weise kundgeben. Es ist eben bei allen diesen Experimenten, bei der Ziehung von Schlußfolgerungen von einer so weitgehenden Tragweite, große Vorsicht geboten.

Es wird angenommen, daß der Kern auf Kosten des Protoplasmas wächst, indem ein Teil des mit dem letzteren innig verbundenen Chromatins sich abspaltet und in den Kern einwandert, wodurch die Kernplasmarelation gestört wird. Die Folge davon ist, daß sich ein Mißverhältnis zuungunsten des Protoplasmas herausbildet, welches, je lebhafter die Zellfunktion ist, desto schärfer hervortritt. Für die normale Funktion der Zelle muß dieses Mißverhältnis wieder rückgängig gemacht werden, was auf verschiedene Weise geschehen kann. Entweder tritt das überschüssige Chromatin aus dem Kern herans, indem es gleichzeitig eine Zersetzung in bräunliche Körnchen erfährt, oder es wird die Norm des Massenverhältnisses durch das entsprechende Anwachsen des Protoplasmas hergestellt. In anderen Fällen ist eine weitere Möglichkeit zur Herstellung des normalen Kernplasmaverhältnisses auch in der Befruchtung und nach folgenden Teilungen gegeben. Es wurde diese Lehre von ihrem Begründer und anderen Forschern als Ausgangspunkt benützt, von dem aus versucht wurde, eine ganze Reihe von Erscheinungen in der Cytologie zu erklären. Deswegen glaube ich, daß der beste Weg zur Eruierng des Wertes der Kernplasmarelation der ist, zu verfolgen, inwieweit diese Betrachtungsweise glücklich ist.

Für die wachsenden Ovocyten und Spermatocyten wird angenommen, daß sie in ihrer Jugend einen Anlauf zur Teilung nehmen, welche jedoch unterdrückt wird. Es wird die Kernplasmaspaltung ausgeglichen, ohne daß es zur Teilung kommt. Es muß deshalb durch ein erneuertes Wachstum der Zelle der zur späteren Teilung der Zelle nötige Grad der Kernplasmaspaltung erzielt werden. Obwohl der Beweis für diese Behauptung vollkommen aussteht, wollen wir annehmen, daß sie richtig ist. Es bleibt dann immer noch zu entscheiden: ist das Eiwachstum resp. Spermatocytenwachstum eine Folge der unterdrückten Kernteilung, oder umgekehrt: mußte die Kernteilung unterdrückt werden, damit das Eiwachstum einsetzen kann? Jedenfalls müssen wir uns, wenn wir der Kernplasmarelation

eine so große Bedeutung beimessen, für das erstere entscheiden. Im Laufe des Wachstums wächst das Protoplasma stärker als der Kern. infolgedessen wird wieder eine Kernplasmaspannung eintreten müssen, d. h. sowohl der Ei- als auch der Spermatocytenkern müssen zu wenig Chromatin in sich enthalten. Das ist jedoch durchaus nicht der Fall; der Kern des wachsenden Eies gibt eine große Menge von Chromatin, 1. als Dotter- oder Nebenkern, 2. bei der Bildung der ersten Richtungsspindel ab, bei welcher letzterer nur ein verschwindend kleiner Teil des Kerns verwendet wird; der allergrößte Teil wird im Plasma aufgelöst. Nach der Lehre von der Kernplasmarrelation wäre das einfach überschüssiges Chromatin. Nach derselben Lehre kann dies aber unmöglich stimmen, denn sie besagt ferner, daß die Furchung des Metazoeieies eine Folge des Mißverhältnisses von Kern und Protoplasma ist, welches in dem sich furchenden Ei existiert, und daß die Furchung erst dann aufhört, wenn die Kernplasmaspannung ausgeglichen ist. Hier müssen wir also die teleologische Denkweise einschlagen und sagen: das auswandernde Chromatin ist ja gar kein überschüssiges Chromatin; nur muß es in Anbetracht der späteren Furchung aus dem Kern auswandern, damit die erforderliche Kernplasmaspannung erzielt wird. Dann trifft andererseits aber die Behauptung nicht zu — wenigstens für die Eier nicht, — daß die assimilatorische Tätigkeit der Zelle zur Vergrößerung der Zelle selbst, d. h. zur Vermehrung des die Lebensprozesse leistenden Protoplasma verwendet wird und daß die Vergrößerung des Kerns zurückbleibt. Dadurch eben soll die Kernplasmaspannung entstehen, welche ihrerseits Ausgangspunkt von Teilungserscheinungen wird.

Dasselbe gilt auch für die Spermatocyten, deren Wachstum ebenfalls die Folge einer unterdrückten Kernteilung sein soll. Am Ende des Wachstums gibt der Kern eine große Menge von Chromatin (Mitochondrien) ab, das nach derselben Lehre überschüssiges Chromatin darstellt. Nun folgen aber unmittelbar darauf zwei Kern- und Zellteilungen, deren Zweck doch die Ausgleichung der Kernplasmaspannung ist. Zur Erklärung dieser Erscheinungen läßt uns also die Kernplasmarrelation vollkommen im Stich.

Nun ziehen wir noch einige Fälle aus den in verschiedenen Geweben parasitierenden Protozoen heran. Ich nehme als Beispiel *Aggregata*.

Die eine Hälfte der Entwicklung — die Schizogonie — spielt sich nach LÉGER und DUBOSCQ (1907) folgendermaßen in der Darmwand der verschiedenen Krabben ab. Der junge Sporozoit fängt

rasch zu wachsen an, indem sowohl das Protoplasma als auch der Kern sich stark vergrößern. Am Ende des Wachstums nimmt der Kern zuerst eine amöboide Form an und erfährt eine Umbildung, indem er weitaus den größten Teil des Chromatins dem Plasma abgibt. Dadurch entsteht ein viel kleinerer Kern, welcher direkt die erste Spindel zu bilden berufen ist. Es beginnen jetzt eine Reihe von Teilungen, wodurch Hunderte von Kernen entstehen. Es ist noch hervorzuheben, daß diesen Kernteilungen vorerst keine Plasmateilungen folgen.

Die zweite Hälfte der Entwicklung — die geschlechtliche Vermehrung — ist im großen und ganzen eine Wiederholung der Schizogonie. Auch hier wächst der junge Merozoit zu einem erwachsenen Tiere heran, wobei der Kern ebenso stark an Größe zunimmt wie das Protoplasma, so daß er bei manchen Arten die Hälfte des ganzen Parasiten ausmacht. Nun löst sich dieser Riesenkern fast vollkommen auf. Nur ein winziger Teil von ihm bleibt noch übrig, der die erste Spindel liefert. Diese erste Spindel liefert nun durch eine Anzahl rasch hintereinander verlaufender Teilungen eine Menge von Kernen, deren Gesamtvolumen etwa der Größe des aufgelösten Kernes gleich ist. Eine Erklärung für diese Erscheinung kann uns die Lehre von der Kernplasmarelation nicht geben, vielmehr steht sie in Widerspruch mit ihr. Dieselbe Erscheinung haben wir bei allen Gregarinen. Bei den Coccidien existieren fast dieselben Verhältnisse, nur mit dem Unterschiede, daß der stark reduzierte Kern zuerst eine Amphimixis eingeht, d. h. der Parasit eine Befruchtung erfährt und erst dann die Kernteilung einsetzt. Es herrschen also hier dieselben Verhältnisse wie im Metazoenie, infolgedessen haben die vorhin über diese Zellen gemachten Bemerkungen auch hier ihre Anwendung.

Bei den Mastigamöben ist ferner das „überschüssige“ Chromatin eine wichtige Rolle zu spielen berufen, indem es die Geschlechtskerne bildet. Die Erklärung dieser Erscheinung ist nicht schwer zu finden. Während der vegetativen Tätigkeit sind das Tropho- und Idiochromatin zu einem einheitlichen Kern vereinigt. Sobald die günstigen Bedingungen geschaffen werden, tritt das Idiochromatin zur geschlechtlichen Fortpflanzung in das Protoplasma über, um dort durch eine Art Wucherung ins mehrfache heranzuwachsen und schließlich die Geschlechtskerne zu bilden. Der trophische Kern bleibt aber weiter erhalten, da er die Lokomotion zu verrichten hat.

Es ist ferner nach dieser Lehre unerklärlich, warum in einer Drüsenzelle z. B. der Kern während der Sekretionstätigkeit so stark

zunimmt und eine große Menge von Chromatin aus sich auswandern läßt, um mit dem Eintreten der Ruhepause wieder abzunehmen; denn vorausgesetzt, daß die Lehre von der Kernplasmarelation richtig wäre, so müßte der Kern während der Sekretion sehr stark anwachsen und erst mit dem Eintreten der Ruhepause das überschüssige Chromatin ausstoßen. Wir können noch mehr Beispiele anführen, welche durch die Kernplasmarelation ihre Erklärung nicht finden können. Diese Erscheinungen werden uns jedoch klar, sowie wir annehmen, daß die Größe und die Struktur des Kerns in der Weise in engster Beziehung zu der Zellfunktion stehen, daß der Kern mit der Ansammlung des Chromatins betraut ist, welches für die verschiedenen Zelldifferenzierungen notwendig ist.

Bis zu einem gewissen Grade bleibt eigentlich die Richtigkeit der Kernplasmarelationslehre bestehen. Da die Größe des Kerns in Zusammenhang mit seiner Funktion steht, da andererseits aber das Volumen des Protoplasmas (Zelleib) von der Menge der in ihm zur Differenzierung kommenden Gebilde abhängt, so ist dadurch die Kernplasmarelation gegeben. Doch müssen wir uns bei der Verwertung dieser Erscheinung darüber klar werden, daß ein Wechselverhältnis nur zwischen Trophochromatin — wenn man will somatischem Kern- und Protoplasma besteht. Der Kernplasmarelation kommt jedoch eine viel bescheidenere Rolle zu, als ihr die Theorie zuschreibt.

Die Größe des Kerns hängt nicht allein von der Menge des Trophochromatin ab, das produziert werden muß, sondern auch von den Bedingungen, unter welchen dieses ausgearbeitet wird. In erster Linie kommt hier die Nahrungszufuhr d. h. es kommen die Stoffe in Betracht, welche der Nucleolus resp. der Kern umzuarbeiten hat; ferner die Schnelligkeit der Funktion. Das gewaltige Anwachsen des Caryosoms bei *Aggregata légeri*, sowie dessen Struktur werden sofort verständlich, wenn man in Betracht zieht, daß das ganze Wachstum des großen Parasiten innerhalb 7—8 Wochen sich abspielt. Dasselbe gilt auch für die Eier und Spermatidenmutterzellen der Metazoen. Leicht verständlich ist die komplizierte Struktur des Amphibienkeimbläschens einerseits und des einfach gebauten Keimbläschens von *Petromyzon* andererseits, wenn man in Betracht zieht, daß das viel größere Amphibienei in 4—5mal kürzerer Zeit gebildet wird, als das Petromyzontenei; daraus ist zu erschließen, daß der Kernplasmarelation bei den verschiedenen Zellarten ein sehr großer Spielraum gegeben ist. Wir bekommen oft Riesenzellen mit relativ sehr kleinem Kern und umgekehrt kleine Zellen, deren Kern verhältnismäßig sehr groß ist.

Meine Arbeit war bereits abgeschlossen und teilweise im Druck, als ich die Abhandlung POPOFF's (1907b) zu Gesicht bekam. Daher will ich hier nur einige kritische Bemerkungen über dieselbe einschalten.

Bei seinen experimentellen Untersuchungen über Ciliaten-infusorien ist POPOFF zu Resultate gekommen, daß im Leben dieser Tiere Perioden lebhafter Funktion (starker Vermehrung) mit Depressionszuständen des Tieres abwechseln, bei welchen letzteren die Lebensfunktionen: Nahrungsaufnahme, Assimilation und Teilung zum Stillstand kommen. Die sich in Depression befindenden Tiere (*Stylonichia mytilus*) zeigen auffallende Veränderungen am Kernapparat. Der Macronucleus nimmt enorm an Größe zu und verliert seine regelmäßige Gestalt, indem er eine lappige Form annimmt. Andererseits stellen sich auch am übrigen Körper des Tieres weitgehende Veränderungen ein. Die Körpergröße nimmt beträchtlich ab, die Körperform wird unregelmäßig, außerdem werden die Schwanzborsten abgeworfen. Im Laufe der Kultur werden die Depressionen immer stärker und führen zur völligen Erschöpfung und zum Aussterben der Kultur. Nach jeder Depression erholen sich die Tiere für gewöhnlich wieder, indem ein Teil des Kernes resorbiert wird. Die Resorption wird durch die Zerstückelung des Kernes oder durch eine direkte Chromatinausstoßung aus demselben in das umliegende Protoplasma erleichtert. Der Trieb der Konjugation tritt nur während Perioden starker Depressionen ein.

Diese Erscheinungen glaubt der Autor am besten durch die Kernplasmarelationslehre HERTWIG's erklären zu können. Unsere Ansicht über diese Lehre haben wir in dem vorhergehenden Kapitel dargelegt, daher verweisen wir auf die dort gemachten Ausführungen.

Wie schwach aber der Boden ist, worauf die Auffassung POPOFF's über die Ursache der Depressionszustände der Zelle basiert, geht aus der folgenden Ausführung hervor, welche er zugunsten seiner These anführt; diese Stelle erlaube ich mir wörtlich zu citieren. POPOFF hat sie von HERTWIG entlehnt, um die Richtigkeit seiner These zu beweisen: „Während der ersten Periode, welche von einer Teilung bis unmittelbar zu der nächstdarauffolgenden Teilung sich erstreckt, wächst der Kern im Verhältnis zum Plasma sehr langsam. Es kommt schließlich zu einem großen Mißverhältnis zwischen Kern- und Plasmagröße, das HERTWIG Kernplasma-spannung nannte. Die Zelle kommt dadurch in einen abnormen Zustand. Die Regulierung des Kernwachstums ist nicht mehr

möglich und der Kern beginnt auf einmal sehr stark auf Kosten des Protoplasmas zu wachsen, d. i. der Kern tritt in das Teilungswachstum ein, er wächst auf das Doppelte seiner ursprünglichen Größe heran. Dieser abnorme Zustand der Zelle wird durch die Teilung beseitigt. Die letztere ist sodann als ein Regulationsprozeß zu betrachten. Die nicht absolute Exaktheit des Teilungsprozesses bei der Zweiteilung des Kerns, noch mehr aber die allmählich sich anhäufende Vergrößerung des Kerns infolge eines andauernden Funktionierens führt schließlich zu solchen Störungen in dem Verhältnis zwischen der Kernplasmagröße, daß eine Teilung der Zelle unmöglich gemacht wird. Infolge des übermäßigen Anwachsens des Kerns werden die Funktionen der Zelle zum Stillstand gebracht.“¹⁾

Bei der Besprechung der Verhältnisse bei *Frontonia* (S. 177) haben wir bereits zu mancher dieser Behauptungen Stellung genommen; daher brauchen wir nicht noch einmal darauf zu kommen.

In der kurzen soeben angeführten Stelle aus der Arbeit POROFF's sind zur Erklärung des Depressionszustandes der Zelle nicht weniger als 10 Hypothesen¹⁾ zu Hilfe genommen. Doch ist nicht einmal sogar diese lange Kette von Hypothesen ausreichend, um eine zufriedenstellende Erklärung dieser Erscheinung zu geben. Nach der Lehre HERTWIG's kommt die Kernplasmaspannung dadurch zustande, daß der Kern während der funktionellen Tätigkeit viel langsamer wächst als das Protoplasma selbst. Die Ursache des geradezu riesenhaften Anwachsens des Kerns während des Depressionszustandes der Zelle, ist aber nicht die Zellfunktion selbst, sondern die Unfähigkeit der Zelle bei der Vermehrung eine exakte Teilung durchzuführen. Es ist doch merkwürdig, daß die Zelle eine ganze Reihe schwieriger physiologischer Probleme zu lösen imstande war und nur die absolute Exaktheit der Teilungsprozesse mißlungen ist, ein Problem, das so schwerwiegende Folgen nach sich zieht. Ferner glaube ich in den folgenden Annahmen einen sehr schwerwiegenden Widerspruch erblicken zu müssen. Es heißt zuerst: „Während der ersten Periode, welche von einer Teilung bis unmittelbar zu der nächstdarauffolgenden Teilung sich erstreckt (also während der vegetativen Tätigkeit. Bemerkung von mir), wächst der Kern im Verhältnis zum Plasma sehr langsam.“ Dann einige Zeilen

¹⁾ Ich habe mir erlaubt, die Anfangsworte jeder Hypothese gesperrt zu setzen.

weiter heißt es aber: . . . „noch mehr aber die allmählich sich anhäufende Vergrößerung des Kerns infolge eines andauernden Funktionierens führt schließlich zu solchen Störungen in dem Verhältnis der Kernplasmagröße.“ (l. c. S. 61).

Nach unserer Meinung lassen sich diese hypertrophischen Erscheinungen des Kerns durch die Annahme erklären, daß wir es hier mit pathologischen Erscheinungen des Kerns zu tun haben, welche sich infolge der ungeeigneten Lebensbedingungen des Tieres während der künstlichen Züchtung einstellen.

Nach POROFF ist für die sich in Depression befindenden Zellen der gelappte Kern charakteristisch. Er glaubt, daß auch in den Zellen der Metazoen Funktionszustände mit Zuständen starker Depression abwechseln. Die in den Geschlechtszellen in verschiedenen Zeitabständen der Vermehrungsperiode oft beobachteten gelappten Kerne glaubt er zugunsten seiner Ansicht heranziehen zu können. Ich weiß nicht, ob man pathologische Erscheinungen der Zelle aus einer Tiergruppe zur Erklärung normal verlaufender Geschehnisse anderer Gruppen auf eine solche Weise heranziehen kann. Wenn wir zulassen, daß das von POROFF festgestellte klinische Merkmal — gelappter Kern — für die sich in Depression befindenden Zellen richtig und überall zutreffend ist, so müßten wir die ganze Sekretionstätigkeit vieler Epithelzellen als eine Folge von krankhaften Erscheinungen erklären. Ich erinnere nur an die Drüsen- und Darmepithelzellen vieler Insekten, welche sich durch einen gelappten Kern auszeichnen. In diesen Fällen ist der Kern während der ganzen Existenz der Zelle gelappt. In der Periode der stärksten Sekretion weisen erstere die größten Auswüchse und Einfaltungen, sind also am stärksten gelappt. Es ist noch zu bemerken, daß die lebhafteste Chromatinauswanderung aus dem Kern mit diesem Zustande der Zelle zusammenfällt. Ich erinnere ferner auf die bereits citierten Untersuchungen von KLAATSCH, besonders aber von MARSHALL und VORHIES (S. 167). Es wäre zu gewagt, wollten wir die sekretorische resp. die funktionelle Tätigkeit dieser und anderer Zellen auf krankhafte (Depressions) Zustände derselben zurückführen. Vielmehr sind wir durch diese Erscheinungen zu der Annahme gezwungen, daß der gelappte Kern auf einen Funktionszustand der Zelle hindeutet. Für die Protozoen (*Stylonichia* etc.) glaube ich den gelappten Kern ebenfalls als Ausdruck verstärkter Funktion deuten zu müssen, die eine Folge anormaler (pathologischer) Erscheinungen ist.

Das Wachstum der Metazoeneler und Spermatocyten führt POROFF ebenfalls auf Depressionszustände zurück, wobei er die Chro-

matinauswanderung aus den Kernen mit den Depressionszuständen zusammenfallen läßt. Unsere Auffassung über die Bedeutung dieses Chromatins haben wir in einem früheren Kapitel auseinander gelegt, daher verweisen wir auf diese Ausführungen.

Wenn die Annahme POPOFF's richtig wäre, daß die Eizelle während ihres Wachstums eine ganze Reihe von Krisen durchzumachen hat, so ist es unbegreiflich, wie sie in einem Falle, z. B. beim Menschen, nur bis zu $20\ \mu$, bei einem Vogel hingegen bis zu mehreren cm oder bei einem Haifisch gar bis zu 2 Dezimeter im Durchmesser heranwachsen kann. Daß das Ei es im ersteren Falle nur bis zu einer Größe von $20\ \mu$ bringt, daran sind nicht die in der Zelle wiederkehrenden Depressionszustände schuld, sondern der hochgradige Parasitismus, den der Mensch während des ganzen Embryonallebens führt und infolgedessen er Reservenahrung in Form von Dotter nicht notwendig hat. Andererseits können wir von vornherein behaupten, daß zur Beschaffung des erwähnten Haifischeies nur eine gesunde, kräftige Zelle notwendig ist, bei welcher die physiologischen Prozesse während des ganzen Wachstums normal verlaufen. Wollten wir in allen Chromatinauswanderungen aus den Kernen Anzeichen von Depressionszuständen der Zelle erblicken, so müßten wir in der Physiologie des ganzen Organismenreiches das Prinzip des Krankhaften inauguriere. Zu einer solchen geradezu widersinnigen Annahme haben wir vor der Hand keinen Grund. Es sind noch andere Erklärungsweisen vorhanden, die die Physiologie der Zelle auf normale Geschehnisse zurückzuführen imstande sind.

5. Ungeschlechtliche Vermehrung. Parthenogenesis und Befruchtung.

Bei den Protozoen findet eine Vermehrung durch Zweiteilung statt, indem sich der Körper für gewöhnlich in zwei Stücke abschnürt; diese Vermehrungsweise wird als ungeschlechtliche Fortpflanzung oder als Autogonie bezeichnet. Bei den Metazoen findet ebenfalls eine ungeschlechtliche Fortpflanzung statt, indem sich das Tier in zwei gleiche oder an Größe differierende Stücke teilt. Man hat diese Vermehrungsart der Metazoen als eine direkte Vererbung von den Protozoen angesehen. HERTWIG (1905) hat jedoch vollkommen richtig darauf aufmerksam gemacht, daß die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Metazoen nichts mit der Teilung der Protozoen zu tun hat, daß sie vielmehr eine Errungenschaft erst in der Gruppe der Metazoen ist. Bei den Protozoen wird erst nach

einer Anzahl von ungeschlechtlichen Generationen die Zweiteilung durch die geschlechtliche Vermehrung abgelöst, bei welcher eine dauernde Vereinigung zweier Individuen zur Bildung eines neuen Organismus sich vollzieht, oder es findet eine vorübergehende Vereinigung von zwei Tieren statt, bei welcher ein wechselseitiger Kernantausch sich abspielt. Diese Vermehrungsart wird von HERTWIG als amphigene Vermehrung bezeichnet. Bei den Metazoen findet ebenfalls eine dauernde Vereinigung von zwei Zellen zur Bildung eines neuen Organismus statt. Diese Vermehrungsart betrachtet HERTWIG sehr richtig als eine Vererbung von den Protozoen. Man hat ferner noch die parthenogenetische Fortpflanzung zu unterscheiden, bei welcher die Eizelle vieler Metazoen ohne vorherige Vereinigung mit der männlichen Zelle — mit dem Spermatiden zur Entwicklung schreitet und ein neues Tier bildet: diese Vermehrungsart wurde von vielen Forschern als ein Vermittlungsglied zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung angesehen, von anderen direkt zu der ersteren gestellt, als man über die sich bei ihr abspielenden feineren Vorgänge mehr unterrichtet war; andererseits wurde sie kürzlich von HERTWIG wieder zu der autogenen Fortpflanzung gestellt.

Da wir auf dem Standpunkt stehen, daß wir in den Geschlechtszellen der Metazoen jene Gebilde zu erblicken haben, die mehr oder minder vollkommen ihre Protozoennatur bewahrt haben, sind wir auch der Ansicht, daß alle grundlegenden, das Leben der einzelligen Tiere bestimmenden Prozesse in ihnen zu suchen sind; daher werden die Momente, welche die geschlechtliche Fortpflanzung der Protozoen diktiert, auch für die Metazoen ihre Geltung haben.

Eine ungeschlechtliche Vermehrung bei den Metazoen, welche derjenigen der Protozoen entspricht, haben wir in allen Zellteilungen zu erblicken, welche die Urgeschlechtszelle bis zur Bildung der Oocyten und Spermatidenmutterzelle durchmacht. Überall wird diese mehr oder minder langdauernde Zweiteilung (ungeschlechtliche Vermehrung) mit der Befruchtung abgeschlossen.

Man hat die Befruchtung als eine Art von Vermehrung angesehen, da ihr bei den meisten Organismen eine Menge von Teilungen folgen wird. Andere Forscher haben in der Befruchtung eine Art von Verjüngung des Organismus erblickt. Sie hat die Aufgabe, die durch fortgesetzte Teilung herabgesetzte Lebensenergie aufzufrischen, ähnlich wie man eine Uhr durch das Aufziehen von neuem in Gang setzt. An der Hand einer ganzen Menge von Tatsachen hat HERTWIG den Beweis zu bringen gesucht, daß Befruchtung und Ver-

mehrung nicht gleichbedeutend sind, daß die Befruchtung mit der Vermehrung nichts zu tun hat. Sie hat vielmehr die Aufgabe, die Lebensprozesse zu regulieren und zu hemmen, damit nicht der Organismus durch übermäßige Vermehrung und übermäßige funktionelle Tätigkeit dem Untergang geweiht wird. Bei seinen Betrachtungen geht HERTWIG von der Vorstellung aus, welche er sich über die Wechselbeziehung zwischen Kern und Protoplasma gebildet hat. Da der Kern bei der übermäßigen Zellfunktion sehr stark auf Kosten des Protoplasmas wächst, bildet sich ein Mißverhältnis zu ungunsten des letzteren aus. Damit aber der Organismus nicht in seiner Funktion gestört wird, muß die normale Kernplasmarelation wieder hergestellt werden, indem ein Teil vom Chromatin aus dem Kern austritt. Da auch bei der Befruchtung eine starke Reduktion des Chromatins stattfindet, so erblickt HERTWIG auch in dieser Erscheinung regulatorische Vorgänge, welche ein bestimmtes Wechselverhältnis zwischen Kern und Protoplasma anfrecht erhalten dürften. Da die Reduktion der Chromatinmasse, der Masse der Kernsubstanz bei den Befruchtungsprozessen für eine sehr große Anzahl von Fällen beschrieben wird, dürfte sie eine allen Befruchtungsvorgängen zukommende Erscheinung sein, deren Zweck ist, ein Wechselverhältnis zwischen Kern und Protoplasma anfrecht zu erhalten. Daher dürfte sich die Reduktion der Kernmasse bei der Befruchtung an die regulatorischen Vorgänge anschließen, welche während des Lebens der Protozoen zu beobachten sind. Doch ist sie nach HERTWIG nur eine Begleiterscheinung der Befruchtung, macht dagegen nicht das Wesentliche derselben aus. Er erblickt das Wesentliche der Befruchtung in der Vereinigung zweier Kerne, welche von verschiedenen Zellen stammen und daher individuelle Unterschiede erkennen lassen.

Es ist nun möglich, die bei der Befruchtung zustande kommende Vereinigung verschieden gearteter Kerne als einen Prozeß sich vorzustellen, der in ähnlichem Sinne regulatorisch wirkt, wie die besprochenen Vorgänge der Kernreduktion. Da es für die Integrität des Zellenlebens von Wichtigkeit ist, ein bestimmtes Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma anfrecht zu erhalten, so wird diese Aufgabe viel besser durch Einrichtungen gelöst, welche Störungen verhindern, als durch Einrichtungen, welche eingetretene Störungen ausgleichen. Daher könnte die Aufgabe der Befruchtung darin bestehen, durch die Einführung eines fremden Zellkerns eine Abschwächung der Lebensprozesse und Verringerung der Teilungsfähigkeit herbeizuführen. Dadurch wird ein übermäßiges Anwachsen der Wechselwirkungen zwischen Kern und Protoplasma und damit

auch eine übermäßige Zunahme der Kernsubstanz auf längere Zeit hinaus verhindert.

Zur Bestätigung dieser Ansicht führt HERTWIG eine ganze Reihe von Fällen an, wo der Befruchtung nicht Teilungen (Vermehrung) folgen, sondern die Teilungsfähigkeit der Tiere durch Befruchtung stark abgeschwächt (*Paramaecium* etc.) wird; sehr oft tritt auch eine lange Ruhepause ein, indem sich die Tiere encystieren und unter Umständen monatelang in diesem latenten Zustande verharren. (*Actinosphaerium*, viele Algen etc.).

Es war das große Verdienst HERTWIG's, gezeigt zu haben, daß die Befruchtung mit der Vermehrung nichts zu tun hat. Doch scheint es mir, daß er diesem vollkommen richtigen Gedanken untreu geworden ist, indem er annimmt, daß die Befruchtung die Aufgabe hat, die Teilungsfähigkeit und die Lebensprozesse der Zelle (des Organismus) herabzusetzen, damit sie vor übermäßiger Anstrengung bewahrt wird. Dadurch ist die Befruchtung wieder mit der Vermehrung verquickt, nur mit dem Unterschiede, daß sie hemmt, anstatt zu begünstigen.

Diese neue Annahme HERTWIG's ist, nach unserer Meinung, übrigens auch unrichtig. Wenn sie zu ihren Gunsten eine Menge von Beobachtungen bringen kann, so sind eine noch größere Menge von Tatsachen vorhanden, die ihr direkt widersprechen. Abgesehen von den Metazoen, wo die der Befruchtung folgenden Teilungen (Furchung) als Ausdruck einer Entwicklungserregung aufgefaßt werden können, haben wir gerade bei den Protozoen — wie HERTWIG selbst hervorhebt — eine ganze Anzahl von Fällen, wo die Befruchtung mit einer sehr gesteigerten Vermehrung verbunden ist (Gregarinen, Coccidien, Flagellaten — *Trichomastix* — etc.). Ferner ist die Befruchtung nicht immer eine Folge einer lebhaften Funktion und Teilung (*Opalina* NERESHEIMER 1907). Aus dem Metazoenreich kann man ebenfalls keine Erscheinungen zugunsten dieses Gedankens anführen. Denn nur Zellen gehen eine Befruchtung ein, welche sich an den Lebensprozessen des Organismus sehr wenig beteiligt haben. Wenn die Annahme richtig wäre, daß die Befruchtung die Aufgabe hat, die Zelle vor dem Untergang durch eine überstarke Funktion zu bewahren, so müßte man eigentlich erwarten, daß eben solche Zellen, welche am meisten sich funktionell betätigen, eine Befruchtung eingehen. Außerdem kennen wir Fälle, bei welchen der Organismus noch in seinem embryonalen Zustande geschlechtsreif wird (Männchen von *Dinophilus*). Infolgedessen hat der Organismus eine äußerst geringe funktionelle Anstrengung zu verzeichnen.

Es muß noch in Betracht gezogen werden, daß die Befruchtung der Metazoen eine von den Protozoen vererbte Erscheinung ist, deren Ursachen wir nicht in den somatischen, sondern in den Geschlechtszellen selbst zu suchen haben.

Wir sehen daher, daß diese Theorie nicht allen Erscheinungen gerecht wird, ohne zu Hilfhypothesen zu greifen. Dagegen halten wir HERTWIG's Behauptung in seiner ursprünglichen Fassung für viel besser fundiert, derzufolge die Befruchtung nichts mit der Vermehrung zu tun hat; d. h. die Befruchtung beschleunigt nicht die Lebensprozesse und die Teilung. Es muß nur noch hinzugefügt werden, daß der Zweck derselben ebenfalls nicht darin besteht, diese Prozesse hintanzuhalten. Es entsteht nun die Frage, worin besteht dann das Wesen der Befruchtung, wenn sie mit der Vermehrung nichts zu tun hat?

Am besten kann diese Frage beantwortet werden, wenn man die bei der Befruchtung abspielenden Erscheinungen im Auge behält und sich über ihre Natur Klarheit verschafft. Ähnlich wie die anderen Forscher erblickt HERTWIG das Wesen der Befruchtung in der Vereinigung zweier Geschlechtskerne zur Bildung eines neuen Organismus (die Amphimixis nach WEISMANN). Ich glaube, daß man hier mehr auf die äußere Seite (auf die Amphimixis) des Phänomens achtet. Doch kann diese Amphimixis nicht um ihrer selbst willen geschehen. Sie muß einen Zweck haben, der das Primäre der Erscheinung darstellt, der infolgedessen auch das Wichtigere ist und daher das Wesen der Befruchtung ausmacht. Das Wesentliche ist die Reduktion der Kernmasse — im allgemeinen ausgedrückt — vor der Befruchtung. Es gebührt wieder RICHARD HERTWIG das große Verdienst, auf die allgemeine Verbreitung dieser Erscheinung als erster aufmerksam gemacht zu haben. Doch hat er seine Tragweite unterschätzt, indem er sie nur als eine Begleiterscheinung der Befruchtung ansieht. Unserer Überzeugung nach ist gerade diese Chromatinreduktion das Wichtigste in der Befruchtung. Diese Behauptung bedarf jedoch einer näheren Erläuterung.

Bei allen Metazoeniern wird aus dem riesigen Keimbläschen eine winzige Spindel gebildet; weitaus der größte Teil des Kerns, d. h. des Chromatins wird jedoch in das Plasma ausgestoßen (wenn man will — geht zugrunde); so ist es auch bei den Spermatiden, wo ebenfalls ein sehr großer Teil des Chromatins in Form von Mitochondrien, Idiozom usw. aus dem Kern herauswandert. Dieselbe Erscheinung sehen wir auch bei den Sporozoen auftreten, wo der größte Teil des Chromatins aufgelöst wird; das eklatanteste Beispiel stellt

Aggregata vor. Nicht anders steht es mit den Ciliaten, wo der Hauptkern verloren geht; beschaltete Rhizopoden, Mastigamöben — kurz überall ist diese gewaltige Chromatinausscheidung zu sehen. Was ist dieses auswandernde Chromatin? Es ist das trophische Chromatin oder besser gesagt die Trümmer des funktionellen Kerns. Den besten Beweis dafür haben wir in allen Fällen, wo funktioneller und Geschlechtskern, jeder für sich ein eigenes Gebilde darstellt. Bei den Ciliaten, wo der Macronucleus zerstört wird; bei den Gregarinen und Coccidien, wo das Caryosom samt dem größten Teil des Kerns — der Teil, der dem Caryosom seine Entstehung verdankt — im Plasma aufgelöst werden. Die Bestätigung dieser Behauptung erblicken wir ferner bei den beschalteten Rhizopoden, wo der innere, der funktionelle Teil des Kerns ausgestoßen wird. Dieses Chromatin stellt in seinem letzten Auswanderungsstadium den trophischen Kern dar. In den miteinander copulierenden Zellen bleibt nur das Geschlechtschromatin, das den neuen gemeinsamen Kern bildet (das Syncaryon). Die erste Aufgabe der Zelle nach der Befruchtung — bevor sie von neuem zu funktionieren anfängt — ist die Bildung des funktionellen Kerns. Bei Ciliateninfusorien — Macronucleus; Gregarinen, Coccidien — Caryosom; bei Metazoen — Nucleolen usw.

Der Zweck der Befruchtung ist also, den durch starke Funktion abgenutzten somatischen Kern von neuem zu bilden. Nach dieser Auffassung ist eigentlich für die Reorganisation des somatischen Kerns nicht einmal die Vereinigung — das Dazutun — von zwei Kernen (Amphimixis) unumgänglich notwendig, was wir aus der natürlichen und künstlichen Parthenogenese ersehen.

Die parthenogenetische Fortpflanzung unterscheidet sich von der gewöhnlichen Zweiteilung, bei welcher das funktionelle Chromatin gewöhnlich zu gleichen Teilen in die Tochterzellen übergeht, dadurch, daß bei ihr eine Reorganisation, eine Neubildung des somatischen Kerns stattfindet. Infolgedessen schließt sie sich ihrem Wesen nach der geschlechtlichen Fortpflanzung an; sie wird gewöhnlich als eine Eigenschaft, die sich erst in der Gruppe der Metazoen herausgebildet hat, als eine Anpassung an besondere Lebensbedingungen hingestellt.

So sehr die Befruchtung (Amphimixis) ein Gemeingut vielleicht aller lebenden Organismen geworden ist, sind wir doch der Ansicht, daß sie eine sekundär erworbene Eigenschaft ist, daß die Neubildung des funktionellen Kerns zuerst auf eine andere Weise, durch Parthenogenese, erfolgt sein dürfte. Jetzt ist auch die Erscheinung leicht

erklärlich, warum den Organismen in mehr oder minder starkem Grade die Fähigkeit zukommt, sich parthenogenetisch zu entwickeln. Aus der Gruppe der Protozoen ist nur ein einziger Fall von Parthenogenesis durch die schönen Untersuchungen LÉGER's bei *Ophriocystis* bekannt; doch hat man auch auf diese Erscheinung zu wenig geachtet, da sie infolge des Ausbleibens der bei den Metazoen existierenden Entwicklungserregung nichts an sich Auffallendes hat. Wir sind jedoch der Überzeugung, daß Parthenogenesis im Reiche der Einzelligen eine sehr verbreitete Erscheinung ist. Man hat Paramácien ohne Macronucleus beobachtet und die Vermutung ausgesprochen, daß solche Tiere auch weiter leben dürften, indem sie den Funktionskern durch den Micronucleus regenerieren; sollte diese Vermutung zutreffen, so haben wir es hier mit einer Parthenogenesis zu tun. Es gelang mir (1906 b) bei einem Coccidinn, *Adelea zonula*, festzustellen, daß beim Beginn der Teilung des Schizontenkerns behufs Bildung der Merozoiten, das Caryosom, das hier sicherlich den somatischen Teil darstellt, aus dem sich teilenden Kern ausgestoßen wird, so daß jeder Merozoit von neuem seinen funktionellen Kern (das Caryosom) bilden muß. Bei *Aggregata* haben LÉGER und DUBOSQ (1907) festgestellt, daß der Kern bei der Schizogonie zum größten Teil aufgelöst wird. Es bleibt von ihm ein winziger Teil — das Geschlechtschromatin — welcher die erste Spindel bildet. Durch eine lange Reihe von Teilungen werden die Merozoitenkerne gebildet, ohne trophischen Teil, so daß sie beim Beginn ihres Wachstums in dem Cephalopodendarm — wie in dieser Abhandlung festgestellt wurde, — zuerst das Caryosom bilden müssen. Diese Erscheinungen bei *Adelea zonula* und bei *Aggregata*, wo der trophische Kern nengebildet wird, fasse ich als Parthenogenesis auf. Ich hoffe, daß durch weitere Untersuchungen sich diese Fälle stark vermehren werden.

Durch die Amphimixis wird die Geschlechtszelle der Metazoen (das Ei) in den Zustand des parthenogenetischen Eies versetzt; die Befruchtung hat von der gewöhnlichen Parthenogenese den Vorteil der Amphimixis für sich (POPOFF 1907).

Durch unsere Auffassung, daß der Zweck der Befruchtung in der Neubildung des allzustark abgenützten funktionellen Kerns zu suchen ist, lassen sich alle Erscheinungen erklären, welche durch die anderen Theorien unverständlich waren, vor allem die Erscheinungen, warum bei einigen Organismen der Befruchtung eine lebhafte Vermehrung, bei anderen eine lange Ruhepause folgt.

Alle unsere einheimischen niederen Pflanzen und Tiere stehen unter dem Einfluß der ziemlich regelmäßig abwechselnden Lebens-

bedingungen, die durch den Winter und Sommer diktiert werden. Nach den überaus günstigen Lebensbedingungen des Sommers stellt sich mit dem Eintritt der kalten Jahreszeit eine länger oder kürzer dauernde Periode ein, in welcher für die Organismen weder die nötige Nahrung, noch die günstige Temperatur vorhanden ist. Damit sie vor Untergang bewahrt werden, müssen sie sich encystieren, um in diesem Zustande die ungünstige Wirkung der Kälte und des Nahrungsmangels besser zu überstehen. Im Sommer ist es im Interesse des Organismus (der Art), sich möglichst stark zu vermehren und zu verbreiten, um die günstigen Bedingungen möglichst auszunützen. Eine Befruchtung um diese Zeit hätte die Vermehrung der Individuen und daher die weite Ausbreitung der Art beeinträchtigt, da sie mit der Reorganisation des funktionellen Kerns verbunden ist, was längere Zeit in Anspruch nimmt. So war es im Interesse der Art gelegen, die Befruchtung in eine Zeit zu verlegen, wo die vegetative Tätigkeit des Organismus ans äußeren Gründen sistiert wird. Das ist eben der Winter, daher das Zusammenfallen dieser zwei voneinander unabhängigen Prozesse Befruchtung und Encystierung. Mit dem Eintritt der ungünstigen Jahreszeit werden, wie es scheint, Reize ausgelöst, welche sowohl die Befruchtung als auch die Encystierung anregen.

Wie die ganze niedere Tierwelt mit diesen wechselnden Lebensbedingungen zu rechnen hat, beweisen uns die Wintereier dieser Organismen; obwohl es sich um vielzellige Tiere handelt, bei denen sich zu der Befruchtung auch die Entwicklungsstörung hinzugesellt hat, müssen sie nach der Befruchtung in dem einzelligen Zustande eine lange Ruheperiode durchmachen.

Wo hingegen die schädigende Einwirkung des Winters (z. B. im Meere) ausbleibt und infolgedessen eine gleichmäßigere Verteilung der Lebensbedingungen obwaltet, vermehren sich die Protozoen, sowie die niederen Metazoen das ganze Jahr hindurch gleichmäßig; außerdem bleibt die Encystierung vollkommen aus.

Es kann andererseits unmittelbar nach der Befruchtung zu einer starken Vermehrung kommen z. B. bei den Sporozoen, die man als Beweis anführen könnte, daß die Befruchtung den Zweck hat, die Vermehrungs- und Lebensfähigkeit des Organismus zu stärken, was auch nicht zutreffend ist. In allen diesen Fällen geht der Befruchtung eine starke vegetative (funktionelle) Tätigkeit voran, deren Zweck ist, eine sehr große Menge von Reservennahrung zu bilden. Nach dieser Vorarbeit wird das Geschlechtschromatin in die Lage gesetzt, gleich nach der Befruchtung (Amphimixis) sich rasch zu ver-

mehren (Oocidien). Bei den Gregarinen vermehrt sich nach der Bildung der Reservenahrung das Geschlechtschromatin stark, dann erst tritt die Amphimixis ein, welcher wieder eine reichliche Vermehrung folgt. Ein analoger Fall — man erlaube den Vergleich — ist uns z. B. im Schneeglöckchen gegeben, welches durch die Vorarbeiten im Herbst — Aufspeicherung von Reservenahrung in seinen Knollen — in die Lage gesetzt wird, gleich bei dem ersten Sonnenschein den Schnee zu durchbrechen und seine Blüte zu treiben.

In den Eiern der Metazoen wird ebenfalls eine große Menge von Reservenahrung aufgespeichert; der Zweck derselben ist jedoch nicht, wie bei den Protozoen die Vermehrung des Geschlechtschromatin — der Individuen — sondern es wird diese Nahrung zur Bildung des somatischen Körpers (des Wirtes) verwendet. Erst wenn sich der Wirt entwickelt hat und für die nötige Nahrung sorgen kann, fangen die Parasiten d. h. die Geschlechtszellen an sich zu entwickeln.

Überall, wo von der Zelle vor der Befruchtung zur Bildung einer großen Menge von Reservenahrung hingearbeitet wird, tritt nach der Amphimixis eine starke Vermehrung ein. Hier haben wir es jedoch mit einer physiologischen Anpassung an die Lebensverhältnisse zu tun.

Hier will ich kurz auf die Frage eingehen, warum z. B. entcopulierte Paramäcien weiter leben und sich stark vermehren können. Bei diesem Tiere wird der Macronucleus erst nach der Amphimixis aufgelöst und neu ersetzt. Durch ungünstige Lebensbedingungen werden die Paramäcien wahrscheinlich zur Copulation gereizt, ohne daß der Macronucleus funktionell vollkommen abgenützt worden wäre, so daß er nach der mißlungenen Copulation wieder in seine Funktion tritt und die Vermehrung herbeiführt.

Durch diese Ausführungen glaube ich genügend bewiesen zu haben, daß der Zweck der Befruchtung weder in der Verlangsamung der Vermehrung und der Lebensprozesse der Zelle gelegen ist, damit sie vor Untergang durch Anstrengung bewahrt wird, noch in der Verstärkung dieser Lebensprozesse besteht; es ist vielmehr die Aufgabe der Befruchtung in der Schaffung (Bildung) eines neuen somatischen (funktionellen) Kerns oder Äquivalent desselben zu erblicken.

Zu diesem Zwecke werden nur solche Materialien aus dem Organismus verwendet, welche sich an den Lebensprozessen der copulierenden Individuen am wenigsten beteiligt haben — das Idiochromatin. Das bei der Befruchtung aus dem Kern auswandernde Chromatin stellt nicht überflüssiges Chromatin dar, sondern ist der

letzte Rest des funktionellen Kerns. Es ist vielleicht in allen Fällen berufen, auch weiter eine Funktion zu spielen, indem es sich in Reservernahrung oder in andere Elemente (Bestandteile) der Zelle umwandelt und auf diese Weise auch weiter eine bestimmte Aufgabe zu erfüllen hat.

Durch unsere Auffassung stellt sich die Annahme vom Dimorphismus (von der Zwitterigkeit) der Geschlechtszellen — mit der immer etwas Mystisches verbunden ist — als vollkommen überflüssig heraus. Übrigens ist die Vorstellung von der Spezialisierung der Geschlechter in Hinsicht auf ihre physiologische Leistung, — wie dies PROWAZEK in seiner letzten Arbeit (1907) durchzuführen bestrebt ist — kaum zutreffend. Er nimmt an, daß die Substanz des Innenkörpers, welche nach ihm das männliche Element darstellen soll, Träger des formgebenden Prinzips (Centralspindel, Randsaum der undulierenden Membran Achsenfaden der *Herpetomonas*, *Trichomonas* usw. Spermienachsenfaden), ferner der lokomotorischen Funktion (Myophane, Mantelstrahlen), im Sinne der defensiven Zelltätigkeit vielleicht Produzent der agglomerierenden Substanzen bei den Trypanosomen, sowie der Immunkörper ist. Nach unserer Auffassung stellt der Innenkörper nicht das männliche Element dar, sondern ist rein der trophische (funktionelle) Kern; infolgedessen kommen alle diese soeben aufgezählten Funktionen dem letzteren zu. Es ist nach unserer Auffassung auch nicht das weibliche Element, d. h. die äußere den Innenkörper (Caryosom) umgebende, hohle Kugel des Kerns — welche wenigstens für die Trypanosomen das Geschlechtschromatin darstellt — mit der Bildung der Reservestoffe betraut, sondern diese Aufgabe fällt wieder dem Innenkörper dem Trophochromatin zu. Daß er bei den weiblichen Trypanosomen zu klein ist, ist von keiner Bedeutung. Er ist seiner Aufgabe sicherlich vollkommen gewachsen.

6. Centriolen, Centrosomen und Spindelstrahlungen.

Die Bildung der ersten Spindel und der Verlauf der Kernteilung bei *Aggregata* sind geeignet, über manche viel diskutierte und noch nicht zur Entscheidung gebrachte Fragen einiges Licht zu werfen.

Den Spindeln der Metazoen selbst wird zweierlei Herkunft zugeschrieben und je nach dem Material das dazu verwendet wird, unterscheidet man cytoplasmatische und nucleäre Spindeln. Bei Spindeln cytoplasmatischer Herkunft sind die auseinander weichenden Centrosomen, gleich von Anfang an durch Fasern verbunden, welche

in demselben Maße an Länge zunehmen, in dem die Centrosomen voneinander abrücken. Dieser Bildungsmodus wurde zuerst von HERMANN (1891) und FLEMMING (1891) festgestellt und von einer ganzen Anzahl späterer Forscher bestätigt. Es kann jedoch vorkommen, daß die aneinanderweichenden Centrosomen von Anfang an durch Fasern verbunden sind, welche jedoch bald verschwinden, um durch eine neue aus dem Protoplasma stammende Spindel ersetzt zu werden. Bei *Ophryotrocha* scheinen die Verhältnisse nach KORSCHKELT noch komplizierter zu liegen, da bis zur Bildung der definitiven Spindel sich mehrere Strahlungen nacheinander ablösen. Die definitive Richtungs-spindel soll dabei ihre Existenz dem Kerne zu verdanken haben, hingegen soll die definitive Furchungs-spindel rein protoplasmatischer Natur sein.

Andererseits liegen eine ganze Anzahl von Abhandlungen vor, die auf eine so übereinstimmende Weise die erste Spindel aus dem Kern entstehen lassen, daß über die Richtigkeit der Beobachtungen kein Zweifel bestehen kann. Insbesondere findet die Bildung der ersten Spindel bei *Helix* nach den Untersuchungen von BOLLEN, LEE (1896, 1897) vollkommen auf dieselbe Weise statt wie bei *Aggregata*. Es wandelt sich für diesen Zweck das achromatische Reticulum des Kerns in eine besondere „substance fusoriale“. Dieselbe hat keine Centrialkörper bzw. keine Polkörper. Während der Prophase der Teilung finden dabei diese Autoren, daß am Kerne zwei helle Körperchen auftreten, welche einige Charaktere mit den Sphären VAN BENEDEN's gemeinsam haben, und wohl Homologa derselben sein könnten. Sie glauben, daß sie aus dem Kerne ihre Entstehung nehmen, und nur als Fixierungspole der Spindel dienen. Allerdings hat GODLEWSKI (1897) bei dem gleichen Objekt sowohl bei ruhenden Zellen als auch in der Mitose sehr deutliche Centrosomen beschrieben. Bei *Aggregata* können sowohl rein nucleäre als auch rein protoplasmatische Spindeln zur Ausbildung kommen, worin diese Protozoen mit den Metazoen übereinstimmen. In den meisten Fällen bildet sich die Spindel im Kerne allein, und erst nachdem letzterer aufgelöst worden ist, gesellen sich auch Plasmastrahlungen dazu. Bei manchen Metazoen werden sog. gemischte Spindeln in der Weise gebildet, daß ein Teil und zwar der äquatoriale Teil des selben vom Kern geliefert wird und der Rest, d. h. die Enden der Spindeln ihre Entstehung dem Protoplasma zu verdanken haben. Dieser Erscheinung glaube ich keine prinzipielle Bedeutung beimessen zu dürfen, da das Liniergerüst von Kern und Protoplasma vielleicht überall dasselbe ist.

Aus der Kernteilung der *Aggregata* müssen wir eigentlich schließen, daß die Spindelfasern eine Längsspaltung erfahren. Dieselbe Erscheinung wurde auch bei Metazoen von RABL, KOSTANECKI und vielen anderen beobachtet. In der Deutung der Spindelfiguren existieren überhaupt keine großen prinzipiellen Differenzen und die Verhältnisse bei *Aggregata* lassen sich mit den Zuständen mancher Metazoen vergleichen. Weitgehender sind jedoch die Ansichten, die über die Natur, über den Ursprung und die Funktion der Centrosomen herrschen, zu deren Besprechung ich jetzt übergehen will.

Seit langer Zeit dreht sich der Streit um die Frage: was ist das Centrosom und was für eine Bedeutung kommt ihm zu. Seine ersten Entdecker, VAN BENEDEN und BOVERI, haben darunter ein ständiges Organ der Zelle verstanden, welches sich unabhängig, genau so wie die chromatischen Elemente, durch Teilung auf die Tochterzellen vererbt. Es repräsentiert das dynamische Centrum der Zelle und leitet die Kern- und Zellteilung ein, indem es durch Zweiteilung die Centren der Tochterkerne bildet, um welche sich die übrigen Zellbestandteile symmetrisch gruppieren. Daher hat BOVERI das Centrosom als das eigentliche Teilungsorgan erklärt, welches die Zell- und Kernteilung vermittelt. Allerdings entspricht das Centralkorn VAN BENEDEN's nach manchen Autoren nicht dem Centrosom BOVERI's, sondern seinem im Centrum des letzteren sich befindenden und sich stark färbenden Centriol. Dagegen verwahrt sich BOVERI und erklärt sein Centrosom als identisch mit dem Centralkorn (*Corpuscul central*) VAN BENEDEN's und deutet das Centriol als neu von ihm erst entdecktes Gebilde.

Während BOVERI für die Permanenz seines Centrosoms mit dem Centriol eintritt, gibt es eine ganze Anzahl von Autoren, welche nur das Centriol als dauerndes Organel betrachten; hingegen sei das Centrosom einem physiologischen Wechsel unterworfen, sehr oft sogar vollkommen rückgebildet. Die verschiedenen Umwandlungen, die sich am Centrosom während der Teilung bemerkbar machen, deutet BOVERI als eine Reduktion desselben, indem er annimmt, daß das Centrosom einen ansehnlichen Teil seiner peripheren Substanz abwirft. In einem so reduzierten Zustande tritt es zur nächsten Generation über, um wieder zu seiner ursprünglichen Größe heranzuwachsen. Während der Teilung treten die Radien der das Centrosom umgebenden Strahlungen nur bis dicht an ihn heran, daher ist BOVERI der Ansicht, daß das Centriol weder als Insertionspunkt, noch als Erreger der Strahlungen angesehen werden kann. Es hat nur die Funktion eines Central- und Teilungsorganes. Das Centrosom

ist hingegen das Organ, welches in enger Beziehung mit der Sphäre steht und sie beeinflußt.

Zn den Gegnern dieser Anschauung BOVERI's haben sich in letzter Zeit VEJDOVSKÝ und MRÁZEK gesellt, welche dem Centrosom eine Kontinuität entschieden absprechen und nur das Centriol als ein dauerndes Gebilde ansehen. Vielmehr entsteht das Centrosom nach diesen Autoren periodisch stets vollkommen neu und zwar immer endogen innerhalb des alten Centrosoms (Centroplasma). Nach BOVERI und den meisten übrigen Forschern wird die Plasmastrahlung (die Sphäre) unter dem Einfluß des Centrosoms immer neu gebildet. Nach den beiden tschechischen Autoren stellt diese Strahlung das mächtig herangewachsene Centrosom selbst dar, welches in seiner Ausbreitung das umgebende Protoplasma strahlenförmig umordnet und in sich aufnimmt. Diese Strahlung führt die Kernteilung herbei. Die Strahlung für die nächste Teilung ist jedoch um das Centriol herum bereits angelegt und tritt uns als das Centrosom BOVERI's entgegen. Zur Teilung der Zelle wächst das Centrosom langsam heran, indem es gleichzeitig in demselben Maße die Strahlungen (Sphären) der vorhergehenden Teilung gegen die Peripherie hinausdrängt. Indessen wird jedoch die Anlage für die übernächste Zellteilung in Form eines neuen Centrosoms um das Centriol geschaffen. Dadurch bekommen wir ineinander geschachtelt die zu drei Teilungen gehörigen Strahlungen, welche sehr scharf voneinander abgegrenzt sind. Ganz peripher die außer Aktion getretene zu der abgelaufenen Teilung gehörige Strahlung, ihr folgt dann die Strahlung nach, welche die nächste Teilung herbeiführt. Darin ist die Anlage für die Strahlung der Tochter-, sehr oft sogar in letztere die Anlage für die Enkelgeneration bereits zu konstatieren. VEJDOVSKÝ und MRÁZEK betrachten daher nur das Centriol als ständiges Organ, den Centrosomen erkennen sie hingegen keine selbständige Existenz zu. Letztere betrachten sie als sichtbaren Ausdruck der Tätigkeit der Zelle. Sie stellen nach ihnen Centren dar, worin die Rekonstruktion des Kerns und des Protoplasmas geschieht. Der Bildungskreis der Centrosomen ist daher ein morphologischer Ausdruck, eine Widerspiegelung von — nicht näher definierten — Vorgängen, die sich primär in der Zellsubstanz überhaupt abspielen. Durch ihre spezifische Tätigkeit rufen die Centriolen eine Strahlung hervor, durch welche ein Centrum geschaffen wird, welches die erste Anlage der Centren von neuen Tochterzellen darstellt.

Die Strahlen selbst sehen sie nicht als fibrilläre Gebilde an, die sich kontrahieren, vielmehr stellen sie sich dieselben als feine

Plasmaströme vor, mittels welcher sowohl die homogene Grundsubstanz als auch die darin enthaltenen Körnchen oder Microsomen in die nächste Umgebung des Centriols zugeführt werden. Die Tätigkeit geht also vom Centrosom aus und die nächste Folge davon ist die Bildung von Plasmaströmen (Radien), die in unmittelbarem Kontakt mit dem Centriol kommen. Dadurch verwerfen die beiden Autoren alle Theorien, welche als fibrilläre Theorien bezeichnet werden und schreiben ihrer Theorie den Vorzug einer physiologischen Grundlage zu.

Übrigens gibt BOVERI selbst die Möglichkeit zu, daß es Fälle geben kann, in welchen nur das Centriol dauernd persistiert und das Centrosom rückgebildet wird.

Im folgenden werden wir den Ausdruck Centrosom gebrauchen, worunter sowohl das Centrosom im Sinne BOVERI, als auch das Centriol verstanden wird; wo es sich um reines Centriol handelt, wird dies an der betreffenden Stelle genauer angegeben werden.

Bevor wir zu unseren weiteren Ausführungen schreiten, müssen wir zuerst die Verhältnisse bei den Protozoen heranziehen, welche sehr geeignet sind, eine Klärung in dieser Frage zu bringen. Ich ziehe die Verhältnisse bei *Euglena* heran, wie sie uns durch KEUTEN (1895) und BLOCHMANN (1894) bekannt sind. Bei diesem Tiere spielt das sich in der Mitte des Kerns befindende nucleolenähnliche Gebilde eine aktive Rolle bei der Kernteilung, indem es sich zuerst stäbchenförmig auszieht, dann in der Mitte durchschnürt; die beiden so entstandenen Hälften wirken als Centren, um die sich das übrige Chromatin herumgruppiert. Für dieses Gebilde wurde von den beiden Autoren der Begriff des Nucleolocentrosoms eingeführt. Es unterliegt keinem Zweifel, daß wir in diesem Gebilde das Caryosom, somit auch den trophischen Kern zu erblicken haben, welcher bei der Teilung eine mechanische Rolle spielt. Ähnlich stehen die Verhältnisse bei einer ganzen Reihe anderer Organismen, z. B. bei *Amoeba cristalligera* (SCHAUDINN), bei einer Euglenide (*Eutrepsia*, STEUER 1903) etc.

Bei *Oxyrrhis marina* tritt eine kleine Abweichung in dem Verhalten des Nucleolocentrosoms (Caryosom) nach den Untersuchungen SCHAUDINN's ein. Hier teilt sich unter normalen Verhältnissen das Nucleolocentrosom innerhalb des Kerns auf dieselbe Weise wie bei *Euglena*. Infolgedessen ist es mit der letzteren Form vergleichbar. Sowie man aber die Tiere in verdünntem Seewasser kultiviert, tritt das Nucleolocentrosom zur Teilung in das Plasma über, von wo aus es die Kernteilung leitet. Bei den Diatomeen (LAUTERBORN 1896)

leitet die Kernteilung ein Gebilde, welches, seine extranucleäre Lage außer Acht gelassen, sehr viele Vergleichspunkte mit dem Nucleolo-centrosom von *Euglena* aufweist, worauf schon frühere Autoren öfters aufmerksam gemacht haben. Ein ähnlicher Körper scheint auch bei *Paramoeba eilhardi* (SCHAUDINN) vorzukommen. Bei diesem Rhizopoden ist neben dem Kern ein persistierendes Gebilde zu sehen — der Nebenkörper SCHAUDINN's — welches einmal sich wie ein Centrosom verhält und die Kernteilung bei der Flagellatenform leitet, ein anderes Mal auf die Kernteilung bei der Amöbenform keinen Einfluß ausübt. Es teilt sich nämlich zuerst allein in eine große Anzahl von Körperchen, und erst dann teilt sich der Kern auf direkte Weise in eine große Anzahl von Tochterkernen. Es unterliegt keinem Zweifel, daß dieser Nebenkörper chromatischer Natur sei und funktionell mit einem Caryosom (Nucleolus) zu vergleichen ist. Es muß allerdings hervorgehoben werden, daß im Kern selbst ein caryosomähnliches Gebilde vorhanden ist, welches mit den trophischen Funktionen der Zelle betraut ist, so daß die Annahme, daß der Nebenkörper bei *Paramoeba eilhardi* und das Caryosom in dessen Kern sich in ihrer Funktion ergänzen, sehr an Wahrscheinlichkeit gewinnt.

Eine besondere Beachtung verdient das Centralkorn der *Heliozoen*, welches nach den Untersuchungen SCHAUDINN's bei *Acanthocystis* die Kernteilung leitet, indem es die Rolle eines Centrosoms übernimmt. Für diesen Zweck teilt es sich zuerst in zwei Stücke, die alsbald auseinanderrücken. Durch eine strahlige Umordnung des Plasmas rufen sie eine Spindel hervor, die die Kernteilung herbeiführt. Die jungen, durch Knospung entstandenen Tierchen besitzen kein Centralkorn. Letzteres wird neu im Kern gebildet und tritt nachher in das Protoplasma über. Es unterliegt keinem Zweifel, daß dieses Centralkorn dem trophischen Kern der übrigen Tiere gleichkommt; daher stellt es ein dem Caryosom der übrigen Protozoen homologes Gebilde dar. Während der Kernteilung ist es morphologisch und physiologisch kaum von einem echten Centrosom zu unterscheiden.

Bei *Haemoproteus noctuae* leitet nach SCHAUDINN (1903) ebenfalls das Caryosom die Kernteilung. Der Innenkörper (Caryosom) dehnt sich in die Länge, ohne sich dabei in die Mitte durchzuschnüren. Dadurch wird eine Art Centralspindel gebildet, welche, ähnlich wie bei *Euglena* und *Eimeria schubergi*, den Kern zerdehnt, wodurch eine heteropole Kernteilung erzielt wird. Der kleinere Kern stellt den Blepharoplast dar. Aus letzterem entwickelt sich durch zwei neue

heteropole Teilungen der Randsaum der undulierenden Membran samt der Geißel (siehe ausführlicher SCHAUDINN 1904). Es unterliegt keinem Zweifel, daß der Innenkörper (Caryosom) hier die Kernteilung bewirkt, indem er die Rolle eines Centrosoms oder besser eines Centriols übernimmt. Seine centrioläre Natur tritt noch mehr dadurch zutage, daß es die Geißel des Tieres aus sich entstehen läßt und weiter als ein Blepharoplast (Basalkorn) funktioniert. Es ist sicher anzunehmen, daß der Blepharoplast für die Ernährung des Lokomotionsapparates sorgt, indem er das dazu nötige Chromatin produziert. Eine Bestätigung dessen erblicke ich in der Beobachtung PROWAZEK's (1905) bei dem Rattentrypanosom, daß sich die Tiere nur mit jenen Enden zu Rosetten agglomerieren, in welchen der Blepharoplast liegt. Letzterer produziert nach PROWAZEK eine schleimartige Substanz, welche die Verklebungserscheinungen hervorruft. Wie wir aber in einem vorübergehenden Kapitel gesehen haben, stellt der Schleim ein Umwandlungsprodukt des Chromatins dar.

Aus den bisherigen Ausführungen ist zu ersehen, daß in allen diesen angeführten Fällen aus dem Protistenreich die Organellen, welche die Kernteilung leiten, den funktionellen Kern oder einen Teil desselben darstellen. Infolgedessen möchte es scheinen, als ob sich keine Vergleichspunkte mit dem Centrosom (Centriol) der Metazoen finden ließen.

Andererseits sind uns aber von den Gregarinen „echte“ Centrosomen bekannt. Deshalb ist es ratsam, sie in den Kreis unserer Betrachtungen zu ziehen und uns über ihre Natur eine richtige Vorstellung zu bilden. Die genauesten Untersuchungen darüber und über die Bildung der ersten Spindel sind uns von CUÉNOT, LÉGER, BRASIL usw. geliefert. Nach den schönen Untersuchungen von LÉGER, welche sich auf *Stylorhynchus* beziehen, liegen bei dieser Gregarine in bezug auf die Centrosomen genau dieselben Verhältnisse vor, wie sie uns bei den Metazoen im Sinne BOVERI's gegeben sind, d. h. wir haben hier ebenfalls ein Centrosom und ein Centriol darin zu unterscheiden. Bei der Bildung der Spermatiden (Microgameten) hat dieses Teilungsorgan eine analoge Rolle zu spielen wie bei der Spermatogenese der Metazoen, indem die Sphäre (Centrosom) sich zum Rostrum umwandelt und das Centriol die Geißel ans sich herauswachsen läßt. Der Macrogamet besitzt ebenfalls ein Centrosom. Bei der Befruchtung verschmelzen nach LÉGER die Kerne und die Centrosomen der weiblichen und männlichen Individuen, so daß die „Centrenquadrille“ FoL's, die sich für die Metazoen, wo sie zuerst von ihm beobachtet wurde, als unzutreffend erwies, hier bei den

Gregarinen ihre Bestätigung zu finden scheint. Hervorzuheben ist jedoch, daß während der Kernteilungen die Strahlungen unmittelbar aus dem Centriol anlaufen (Fig. 20–26 l. c.) und es infolgedessen zur Bildung eines Centrosoms (Idiosoms) im Sinne der Metazoen nicht kommt; es ist anzunehmen, daß LÉGER sicherlich die ganze Strahlung als Centrosom (Archoplasma) ansieht, was bei den Metazoen eigentlich der Sphäre entspricht. Nicht viel einheitlicher stehen die Verhältnisse auch bei den im *Lumbricus* vorkommenden Arten von *Monocystis*, bei welchen BRASIL drei Bildungstypen der ersten Spindel darstellt. Hier kommen Bilder zum Vorschein, in welchen die Radien der Strahlungen direkt zum Centriol zusammenlaufen; ihnen stehen andere gegenüber, in welchen mehrere, sogar vier verschiedene Differenzierungen vorkommen, die uns lebhaft an die von *Rhynchelmis* her bekannten ineinander geschachtelten Centrosomen erinnern.

Ziehen wir jetzt noch die *Aggregata* zu dieser Betrachtung heran und heben die bei diesen Formen vorkommenden erheblichen Variationen hervor. Bei *Aggregata légeri*, wo es mir gelang, bei den weiblichen Tieren die Bildung der ersten Spindel genau zu verfolgen, laufen die aus dem Kern ihre Entstehung nehmenden Strahlen in eine stumpfe Spitze zusammen, in der es zur Differenzierung eines Centrosoms oder Centriols nicht kommt. Wir müßten dahei, falls wir durchaus auf die Ubiquität der Centrosomen nicht verzichten wollen, die ganze Spindel als Centrosom erklären, was zu einer sehr unerquicklichen Verwirrung in dieser ohnehin verwickelten Frage führen würde. Ich bin auf den Einwand gefaßt, der in ähnlichen Fällen häufig erhoben wird, daß nämlich das Centriol tatsächlich existiert und nur von mir übersehen wurde. Ich weiß jedoch nicht, ob der Sache damit gedient ist: vielmehr bin ich der Ansicht, daß durch solche Einwände wir uns die Möglichkeit rauben, die wirklichen Verhältnisse kennen zu lernen und uns eine richtige Fragestellung zu formulieren. Gehen wir jetzt zu *Aggregata eberthi*, wo die Verhältnisse beinahe umgekehrt zu liegen scheinen. Hier ist uns das „Teilungsorganell“ in einem ziemlich großen Centriol gegeben, welches während der Teilungsstadien gerade an der Spitze des Kerns sich befindet und seine Teilung leitet. In den meisten Fällen kommt es zu einer sehr schwachen Strahlung, die, wie es scheint, dem sich teilenden Kern gehört. Oft bleibt sie jedoch aus. Hier will ich die Verhältnisse bei *Adelea zonula* (MOROFF 1906 b) einschalten, wo der Kern aus einer großen Anzahl Chromatinkörnchen besteht, welche um ein verhältnismäßig großes Caryosom gruppiert sind: unter diesen Körnchen zeichnet sich eines durch seine

Größe ans. Bei der zur Schizogonie führenden Kernteilung wird das Caryosom jedesmal aus dem Kern angestoßen. Das größere Körnchen, das ich als Nucleolus-Centrosom bezeichnet habe, leitet die Teilung; zu diesem Zwecke rücken die durch dessen Teilung entstandenen zwei Körnchen auseinander und bilden an den entgegengesetzten Seiten des Kerns zwei Centren, wohin die übrigen Chromatinkörnchen hingeleiten; auf die Wabenstruktur des Protoplasma üben sie keinen Einfluß aus, da eine strahlige Umordnung derselben nicht im geringsten zu konstatieren ist. Es kommt hingegen oft zu einer chromosomenähnlichen Anordnung der Chromatinkörnchen, indem sie zu den fortrückenden Teilungscentren zusammenlaufende Reihen bilden. Zu erwähnen ist noch, daß in der heranwachsenden Oocyte, welcher zur Bildung der Reservenahrung sehr viel Chromatin notwendig ist, das kleine Nucleoluscentrosom sehr an Größe zunimmt und das Aussehen eines zweiten Caryosom bekommt. Nach dieser kurzen Abschweifung kehre ich wieder zur *Aggregata* zurück. Bei der weiblichen *Aggregata jacquemeti* kommt es bei der Kernteilung zu sehr starken Strahlungen, die über die Oberfläche des Parasiten in Form von stumpfen Kegeln hervorragen. Bei einer mittelmäßigen Differenzierung sind die Spitzen der Kegel bedeutend stärker gefärbt, wie wenn Chromatin darauf kappenförmig aufgelagert wäre; bei starker Differenzierung kann sich die Spitze vollkommen entfärben; auch bei einer progressiven Entfärbung bekommt man kein Chromatinkörnchen zu Gesicht, das man als Centriol deuten könnte. Der Umstand, daß die Kegelspitze länger den Farbstoff (EH) behält, ist so zu erklären, daß sich dort Chromatin in diffusen Zustande in größerer Menge ansammelt. Ich glaube, daß diese stärkere Chromatinverdichtung die Strahlung auf irgend eine Weise beeinflußt. Bei den männlichen Tieren derselben Art sind typische Centriolen vorhanden, welche sich durch ihre Größe auszeichnen. Dieselben rufen die allerschönsten, die Zerteilung des Kerns herbeiführenden Strahlungen im Protoplasma hervor; dabei laufen die Strahlungsradien direkt bis zu den Centriolen zusammen, so daß es zur Bildung eines Centrosoms nicht kommt. Bei den weiteren Kernteilungen, während des Perlenstadiums, persistieren die Centriolen noch weiter, die Strahlungen sind jedoch sehr schwach. Zur Vervollständigung des Bildes will ich noch *Aggregata* sp. (Fig. 54, 55) Erwähnung tun, bei welcher ein dreistacheliges Centriol die Kernteilung leitet, wobei es nicht aus dem Kern austritt, sondern nur mit dem einen Stachel darüber hervorragt. Bei der Teilung bekommen wir Bilder, die uns an das stäbchenförmige Centrosom,

das zuerst von MEVES bei der Spermatogenese von verschiedenen Schmetterlingen beschrieben, später von WASSILJEFF (1907) bei *Blatta*, von GOLDSCHMIDT (1905) bei *Zoogonus* und von VAN MOLLE (1906) bei dem Eichhörnchen wiedergefunden wurde. Bei *Aggregata dubosepi* existieren fast genau dieselben Verhältnisse, nur daß das Centriol (Centrosom) hier in der Mitte des Kerns liegt; es ist sicher, daß letzteres ein Teil des Caryosoms ist, wie ich es bereits für andere Arten festgestellt habe (*Aggregata spinosa*). Zuerst zerschneuert sich das Centrosom in zwei Körnchen, welche an die Oberfläche des Kerns ausrücken und seine Teilung herbeiführen. Bei *Aggregata spinosa* haben wir wieder dieselben Körnchen, welche aber bei der Kernteilung keine aktive Rolle zu spielen scheinen. Andererseits kommen bei *Aggregata jacquemeti* und *siedleckii* lange Chromatinstäbchen (Fäden) zum Vorschein, welche Strahlungen im Protoplasma hervorrufen; dieselben treten jedoch mit der Kernteilung nicht in Beziehung; ähnliche Fäden sind auch bei *Aggregata reticulosa* zu beobachten, regen hier jedoch keine Strahlungen an. Die Fäden geben langsam ihr Chromatin ab, wodurch sicherlich die Plasmastrahlung hervorgerufen wird. Aus dieser Zusammenstellung kann man wohl ersehen, wie mannigfaltig das Bild ist, das die Centrosomen der *Aggregata* und der Gregarinen liefern.

Man kann jedoch trotz dieser großen Mannigfaltigkeit von Bildern eine Reihe zusammenstellen, woraus mit Evidenz die trophochromatische Natur des Centrosom oder besser gesagt des Centriols zu ersehen ist. Die Reihe ist so vollständig, daß wir in den typischsten Fällen von Centrosomenbildungen sicher die Behauptung aufstellen können, daß das Centriol ein Teil oder zum mindesten ein Derivat des Caryosoms ist.

Es bleiben von den Protozoen noch die bei *Actinosphaerium* und *Noctiluca* existierenden Verhältnisse kurz zu erörtern. Nach HERTWIG's Darstellung (1898) kommt es bei *Actinosphaerium* während der Richtungscaryokinese an einem Pol des heteropol entwickelten Kerns zur Ausscheidung einer sich mit Boraxkarmin stark färbenden Substanz, welche allmählich zur Centrosphäre heranwächst und von HERTWIG als das „spongiose Centrosom“ bezeichnet wurde. Im Verlauf der Teilung treten in letzteren Centriolen auf, welche allein von der sich auflösenden Centrosphäre übrig bleiben und die Centrosomen der nächsten Teilung liefern, wobei sie wieder zu spongiösen Centrosomen heranwachsen. Dieses Heranwachsen des Centrosoms zu einer Sphäre und die Ablösung der letzteren durch ein neues vom Centriol gebildetes Centrosom glaubt HERTWIG mit dem

VON BOVERI, VON ERLANGER und FÜRST dargestellten Wachstum der Centrosomen und dessen Reduktion bei den Metazoen vergleichen zu können; eine Betrachtungsweise, in welcher ich ihm im Gegensatz zu GOLDSCHMIDT und POPOFF (1907) vollkommen beipflichte. Ich will jedoch darauf ausführlicher erst weiter unten im Zusammenhang mit der Besprechung der Centrosomen der Metazoen eingehen. Vollkommen ähnlich wie bei *Actinosphaerium* dürfte nach den Darstellungen von ISCHIKAWA (1894), CALKIN (1899) und DOFLEIN (1900) die Verhältnisse auch bei *Noctiluca* liegen, wo das Centrosom (Sphäre CALKIN's) dem trophischen Chromatin des Kerns ihre Entstehung zu verdanken hat.

GOLDSCHMIDT und POPOFF (1907), welche einen großen Teil der hier angeführten Beispiele zu ihren Betrachtungen herangezogen haben, kommen in einer kürzlich erschienenen Arbeit in den meisten Fällen zu fast ganz derselben Auffassung.

Nach dieser etwas langen Betrachtung kehren wir wieder zu den Metazoen zurück.

BOVERI betrachtet das Centrosom als ein dauerndes Organ der Zelle, welches, wie der Kern, durch Teilung von Zelle zu Zelle fortgeerbt wird; der befruchteten Eizelle wird es durch das Spermatozoon eingeführt. Es wird demgemäß von diesem Autor als der Entwicklungserreger angesehen. Im Gegensatz dazu betrachtet HERTWIG das Centrosom nicht als ein dauerndes Organ, sondern als einen Bestandteil des Kerns, dessen Teilung es herbeiführt; morphologisch ist es als eine aus dem Kerne ausgetretene achromatische Substanz anzusehen; infolgedessen ist eine nucleäre Herkunft des Centrosoms anzunehmen. In gewissem Sinne kann man das Centrosom auch als einen Kern ohne Chromatin betrachten. Allerdings ist das Centrosom bei den Metazoen zu einem Dauerorgan der Zelle geworden. Nach HERTWIG sind mehrere Möglichkeiten zur Entstehung des Centrosoms gegeben.

Als Ausgangspunkt einer Centrosomendifferenzierung kann eine Zelle mit zwei Kernen dienen, bei welcher der eine Kern sein Chromatin verloren hat, wobei gleichzeitig seine Größe eine Reduktion erfährt. Diese zuerst von BÜTSCHLI, dann von HERTWIG und HEIDENHAIN angesprochene Möglichkeit von Centrosomenentstehung hat ihre eifrigsten Verfechter in SCHAUDINN und LAUTERBOHN gefunden. Zurzeit wird sie jedoch als ein überwundener Standpunkt angesehen. Vielmehr findet die zweite von HERTWIG ausgesprochene Möglichkeit unter den Forschern Anklang. Danach wird das Centrosom von dem achromatischen Teil des Kerns gebildet, dessen

Teilung es herbeiführt. HERTWIG glaubt nämlich, daß die Ovocentren aus Spindelfasern entstehen, welche ihrerseits aus dem achromatischen Kerngerüst gebildet werden. Aus dieser Beobachtung erschließt er weiter, daß auch das Centrosom des Spermakerns nucleärer Herkunft ist und die achromatische Substanz dieses Kerns repräsentiert. Diese Idee hat HERTWIG um eine Zeit ausgesprochen, in der wir nicht so gut mit den intimen Verhältnissen der Kernteilung vertraut waren. Nach den heutigen Kenntnissen und nach der vorhergehenden Zusammenstellung über die Protozoen ist keine einzige Beobachtung, welche zugunsten dieser Annahme spricht. Überall ist das Centrosom nicht ein Derivat des achromatischen Kernreticulums, sondern echtes Chromatin, wie es uns in dem Nucleolus gegeben ist. Bei *Aggregata* liefert zwar der achromatische Bestandteil des Kerns ein Teilungsorgan, das aber nicht das Centrosom, sondern die ganze Spindel darstellt.

Nun hat man aber bei der künstlichen Parthenogenese, sowie an befruchteten kernlosen Eifragmenten von Seeigeln gezeigt, daß echte Centrosomen mit Centriolen darin hervorgerufen werden können (WILSON, MORGAN, YATSU usw.). Es wurde außerdem durch diese Versuche der Beweis erbracht, daß Centrosomen keine dauernden (erbliche) Organe der Zelle sind, sondern daß sie, sobald es Not tut, nicht allein aus dem Kern, sondern auch aus dem Protoplasma ihre Entstehung nehmen können. Da bei ihrer Bildung die die Zellteilung herbeiführenden Bewegungen des Protoplasmas bereits ausgelöst sind, ist es meiner Meinung nach richtiger, sie als Folge, nicht als Ursache centripetaler Bewegung, wenn eine solche überhaupt existiert, zu deuten.

Unserer Meinung nach stellen die Centrosomen trophisches Chromatin dar, welches vom Kern aus seine Entstehung nimmt, die Ausscheidung desselben kann unter Umständen auch durch das Protoplasma erfolgen. Durch den Stoffwechsel, welcher zwischen dieser chromatischen Verdichtung und seiner Umgebung stattfindet, erfährt das Protoplasma eine strahlige Umordnung, welche für die Kernteilung von großem Vorteil sein muß, indem sie darin aktiv eingreift; doch ist sie nicht unumgänglich notwendig, was wir daraus ersehen können, daß auch Kernteilungen ohne Strahlungen stattfinden und Strahlungen ohne Kernteilungen sich bilden können. Immerhin ist es aber sicher, daß, wo Strahlungen hervorgerufen werden, meistens eine Verdichtung von Chromatin in Form eines Centriols stattfindet.

Welches ist nun die Bedeutung dieser Chromatinverdichtung?

Zur Beantwortung dieser Frage müssen wir uns zuerst über die Natur und Rolle der Strahlungen klar werden. Man hat zwar die Protoplasmastrahlungen als einen morphologischen Ausdruck sich in der Zelle cyclisch abspielender chemischer Vorgänge aufzufassen gesucht und die Radialen als Hyaloplasmazüge erklärt, in welchen Microsomen eingestreut sind. Es hat sich leider in der zoologischen Forschung die Gewohnheit eingebürgert, das Tier, das man bei den eigenen Untersuchungen verwendet hat, als das günstigste Untersuchungsobjekt zu erklären, und alle anderen Objekte, die anderen Forschern bei ihren Untersuchungen vorgelegen, und die Aufstellung von anderweitigen Ansichten diktiert haben, als minderwertig, als ungünstig zu erklären; eine Handlungsweise, die sich in vielen Fällen bewährt hat und deren Berechtigung mitunter nicht in Abrede gestellt werden kann; doch ist ihre rücksichtslose Anwendung doch zu weitgehend. Wie ja oft von vielen Forschern betont worden ist, kann dasselbe Effekt in der Zelle auf verschiedenen Wegen erreicht werden, welche von den Bedingungen, in denen sich die Zelle befindet, abhängen. Es können daher in der Zell- und Kernteilung aneinandergeschlossene Wege eingeschlagen werden, welche auch entsprechende Vorrichtungen notwendig erheischen. So sehr die vitalen Erscheinungen der Zelle auf chemischen Prozessen basieren, sind sie doch mit gewissen mechanischen Kräften verknüpft; dies hat in einem hohen Maße Geltung für die Kern- und Zellteilung, bei der sie je nach der Beschaffenheit (Struktur) der Zelle mehr oder minder stark zur Entfaltung kommen. Als sichtbarer Ausdruck solcher mechanischer Kräfte müssen wir die strahlige Umordnung des achromatischen Gerüsts ansehen, welches je nach der mechanischen Leistung eine entsprechende Differenzierung erfährt, und so bekommen wir bei den Protoplasmastrahlungen alle Übergänge von Fällen, wo keine Umordnung des Plasmas existiert, zu einfachen Plasmazügen (Hyaloplasma) weiter, bis zu sehr deutlich differenzierten „Fasern“, wie sie bei vielen Objekten während der Teilung beschrieben wurden, und wie ich sie auch bei *Aggregata* in den meisten Fällen beobachtete. Zur Erklärung dieser Differenzierungen kommt man mit der Theorie über die sich im Protoplasma abspielenden cyclischen Vorgänge nicht aus. Ja, es hat sogar den Anschein, als ob diese Fasern (Spindelstrahlen) trotz ihres vorübergehenden Charakters zu einem Organ der Zelle werden, welches bis zu hohem Grade ein selbständiges Dasein führt. Es kann vorkommen, daß dieses Organ bei geänderten Lebensbedingungen der Zelle zur Kernteilung nicht mehr notwendig ist, im Laufe der Entwicklung aber, wie so viele andere

abortive Organe, angelegt werden kann, um wieder eine Rückbildung zu erfahren. Ein schönes Beispiel davon gibt uns das Oocidium *Herpobdella atomaria*, welches kürzlich von SCHUBERG und KUNZE (1906) aus dem Hoden von *Nephelis vulgaris* beschrieben wurde. Es kommt nämlich bei diesem Protozoon nach der Befruchtung zur Ausbildung einer sehr schönen Spindel mit scharf differenzierten Fasern und Chromosomen, die rückgebildet wird, bevor es zur Teilung kommt. Die Kernteilung nimmt dann einen mehr direkten Verlauf. Daher glaube ich, daß die hohe mechanische Leistung, welche man den Spindelfasern bei der Kernteilung beimißt, vollkommen berechtigt ist.

Über die Art und Weise, wie diese mechanische Leistung vor sich geht, hat man verschiedene Erklärungen zu geben versucht, welche in der Literatur als die Fibrillentheorie der Zellteilung bekannt sind; VAN BENEDEN, BOVERI, RABL, FLEMMING usw. nehmen an, daß die Halbfasern der Spindel, d. h. die Fasern, welche vom Spindelpol zu den Chromosomen verlaufen, die Eigenschaft besitzen, sich zu kontrahieren und die aneinanderrückenden Chromosomen zu den Polen zu ziehen. DRÜNER, MEVES, HERTWIG usw. schreiben den Fasern hingegen eine Druckwirkung zu, indem sie annehmen, daß eine Faser von einem Pol zu einem für die andere Tochterzelle bestimmten Chromosom verläuft, so daß sie bei ihrem Wachstum durch eine Druckwirkung das Chromosom zu dem entgegengesetzten Pol schiebt. Ich glaube, daß HERTWIG vollkommen recht hat, wenn er bemerkt, daß den Fasern sowohl Druck- als auch Zugwirkung zukommen kann; es hängt nur von den Umständen ab, welche Art derselben zur Wirkung kommt. Ich glaube diese Ansicht HERTWIG's durch die Verhältnisse bei *Aggregata* bestätigen zu können. Die erste Spindel bei der weiblichen *Aggregata* wird durch die strahlige Umordnung des Maschensystems im Kern herbeigeführt. Die Fasern werden dabei sicher durch eine Expansionskraft, also durch Druck vorwärts getrieben und weit über die Oberfläche ausgestreckt, eine Expansionskraft, die ähnlich derjenigen ist, welcher man das Heraustreiben des Schwanzendes der Spermatiden zuschreibt. Diese Fasern sind vielleicht mit der Centrodemesose HEIDENHAIN's zu vergleichen. Die beiden Schenkel der Spindel, welche durch eine Spaltung der ursprünglichen Kegel zustande kommen, bilden einen stumpfen Winkel, dessen Spitze die Chromosomen einnehmen; beim Abrücken der letzteren können jedoch die Strahlen (Fasern) nicht drückend (stemmend) wirken, sondern müssen sie ziehen. Bei den nächstfolgenden Teilungen müssen sie ebenfalls eine Zugwir-

kung ausüben, um die Spaltung der Chromosomen der Länge nach herbeizuführen. Eine Theorie von sich im Protoplasma ablaufenden cyclischen Vorgängen, deren Folge die Zellteilung ist, ist für die Erklärung der hier angeführten Erscheinungen vollkommen unzureichend und es müssen dafür auch dynamische Kräfte herangezogen werden. Offenbar bestehen ähnliche Verhältnisse auch bei ziemlich allen anderen Objekten, deren Tatbestand die Grundlage der Fibrillentheorie gegeben hat.

Zur Mechanik der Kernteilung hat sich eine spezielle Umordnung der achromatischen Bestandteile der Zelle, des achromatischen Kerngerüstes, als notwendig herausgestellt; allem Anschein nach bekommen die Strahlen während der Erfüllung ihrer Aufgabe eine weitgehende Selbständigkeit, d. h. sie werden bis zu einem gewissen Grade unabhängig in der Zelle. Die Fasern haben also eine gewisse Funktion zu erfüllen, welche auch mit Stoffaufwand verbunden ist; deswegen brauchen sie auch eine Ernährung. Ich betrachte das Centriol als das Organ, das ihre Ernährung zu besorgen hat; an der chromatischen Natur desselben ist kaum zu zweifeln und zwar besteht es aus trophischem Chromatin und ist funktionell wohl mit einem Nucleolus zu vergleichen. Zugunsten dieser Annahme sprechen eine ganze Anzahl von Erscheinungen. Heben wir zuerst hervor, daß das Centriol meist mit der Ausscheidung des trophischen Chromatins (Chromidien) topographisch zusammenfällt (*Noctiluca*, *Actinosphaerium* usw.) und möglicherweise von ihm direkt geliefert wird. Es wurden bei den Metazoen auch nucleolusähnlich aussehende Centrosomen beschrieben, welche aus dem Kern stammen. Wir haben gesehen, daß das Chromatin zur Bildung aller Zellbestandteile verwendet wird; durch seine ernährende Funktion ist ihm auch hier eine wichtige Bedeutung beschieden.

Jetzt wird uns die Erscheinung, welche nach jeder Teilung eintritt und als Reduktion des Centrosoms bezeichnet wird, leicht verständlich. Gemäß seiner ernährenden Funktion ist es begreiflich, daß es (das Centrosom) mit der Ausbildung der Strahlung zur Kernteilung in Funktion tritt; das Centrosom muß die nötige Nahrung bilden, infolgedessen nimmt es auch bedeutend an Größe zu; es verändert oft auch seine Struktur und scheidet aus sich Chromatin aus, welches zur Nahrung der Strahlen dient. Nach der Kernteilung werden letztere rückgebildet; es tritt für das Centrosom eine Ruhepause ein, infolgedessen nimmt auch sein Volum ab, das ist seine Reduktion. Wir können das während der Teilung heran-

wachsende Centrosom mit dem Kern einer Drüsenzelle während der Sekretion vergleichen, welcher ebenfalls infolge der starken Funktion der Zelle bedeutend an Größe zugenommen hat; das Centrosom nach der Kernteilung ist mit dem Kernzustand einer Drüsenzelle nach der Sekretion, d. h. während der Ruhe zu vergleichen. Ein schönes Beispiel von Centrosomenreduktion hat uns R. HERTWIG (1898) bei der Richtungscaryokinese von *Actinosphaerium* beschrieben. Bei den Metazoen hat man diese Erscheinung überall beobachtet; doch hat man ihre Bedeutung nicht richtig erkennen können. Von einer solchen Auffassung aus können die in Hinsicht seiner Größe und Struktur am Centrosom (Centriol) stattfindenden Veränderungen am besten verstanden werden. Als Beispiel führe ich nur *Zoogonus mirus* (GOLDSCHMIDT 1905) und *Thysanozoon* (SCHOCKAERT 1900—1901) an, wo das Centrosom manchmal die Struktur eines Nucleolus bekommen kann (siehe GOLDSCHMIDT's Arbeit Fig. 23 Taf. 37).

Wir betrachten das Centrosom BOVERI's, welches aus einzelnen kleinen, mehr oder minder stark verdichteten und um das Centriol herum gruppierten Körnchen besteht als Produkt des Centriols selbst. Aus dem letzteren treten während der Kernteilung Chromatinkörnchen heraus, welche sich weiter auflösen und die Nahrung für die Spindelfasern liefern. Da die aus dem Centriol austretenden Chromatinkörnchen mehr oder minder lang erhalten bleiben, bildet ihre Gesamtheit das, was als Centrosom resp. Sphäre bezeichnet wird. Ich bringe nur auf die Ähnlichkeit aufmerksam zu machen, welche zwischen dem Centriol samt seinem Centrosom einerseits und den nucleolenähnlichen, aus dem Caryosom (z. B. bei *Aggregata*) austretenden Chromatinkörnchen existiert. Von allen diesen Körnchen tritt das Chromatin in größerer Menge heraus und bildet eine mehr oder minder dichte chromatische Ansammlung um sich herum, welche an das Centrosom der Teilungsspindel erinnert.

Das Centriol produziert, ähnlich einem Nucleolus, vielleicht in allen Fällen selbst Chromatin, was daraus hervorgeht, daß es am stärksten entfaltet ist, wenn die Spindelbildung beginnt und überhaupt während der Kernteilung, wo die Spindelfasern eine größere mechanische Arbeit zu leisten haben, welche mit einem großen Stoffverbrauch verbunden ist und infolgedessen auch eine Ernährung benötigen. Einen ähnlichen Gedanken glaube ich von MEYER (1899) zu entnehmen, der die Vermutung ausspricht, daß die Centrialkörper als Wachstums- oder Assimilationscentren fungieren könnten.

Es können aber auch solche Fälle vorkommen, wo ein Centriol fehlt; dann ist die für die Spindelfasern nötige Nahrung in Form

von einem Centrosom, Dotterkern (Meerschweinchen nach GURWITSCH 1900), oder in Form einer stärkeren, diffusen Chromatinverdichtung an den Spindelpolen vorhanden, was man daran erkennen kann, daß letztere an ihren Spitzen die verschiedenen Chromatinfarbstoffe stärker behalten.

Daß das Centriol durch die Abgabe seiner Substanz an die Umgebung die strahlige Umordnung des Plasmas hervorrufen kann, ist in sehr hohem Maße wahrscheinlich; dies finden wir bei manchen *Aggregata*-Arten bestätigt, wo das Trophochromatin in Form chromatischer Fäden ins Plasma übertritt. Diese Fäden rufen bei ihrer Auflösung die strahlige Umordnung des Plasmas hervor. Diese Betrachtungsweise gibt auch jener Theorie bis zu gewissem Grade recht, welche besagt, daß die bei der Mitose wirksamen Kräfte sich in den Gebilden befinden, welche in den Spindelpolen vorhanden sind. Nach dieser Theorie sind die Strahlungen als die erscheinende Wirkung eben dieser Kräfte zu betrachten. Doch muß ich gleich hervorheben, daß meine Auffassung nicht viel Gemeinsames mit der Theorie RHUMBLER's hat, welche die strahlige Umordnung des Plasmas dadurch hervorgerufen wissen will, daß das Centriol quasi um seiner Strahlung willen von seiner Umgebung in größerer Menge Wasser entzieht. BÜTSCHLI nimmt ebenfalls an, daß das Centrosom aus dem umgebenden Plasma Flüssigkeit aufnimmt und zum Teil chemisch bindet. Dadurch wird es der Mittelpunkt einer sich zusammenziehenden, verkleinernden Partie, die auf das übrige Plasma Zugkräfte ausübt und so eine Strahlung hervorruft. Nach meiner Vorstellung nimmt das Centriol aus seiner Umgebung die nötigen Substanzen, welche von ihm zu Chromatin umgearbeitet wird und in dem neuen Zustand wieder der Umgebung zurückgibt. Dieser Stoffwechsel kann die strahlige Umordnung des Protoplasmas hervorrufen, oder wenigstens begünstigen.

Außer der ernährenden Hauptfunktion, welche dem Centriol zukommt, hat es sehr oft auch als Stützpunkt für die Spindelfasern zu dienen, welche mechanische Leistungen bei der Kernteilung zu erfüllen haben, oder es kann oft selbst eine solche Funktion übernehmen. Eine Bestätigung dessen finden wir bei der Spermiogenese, wo es die Schwanzgeißel aus sich entstehen läßt; beim Eichhörnchen (VAN MOLLÉ 1906), wo das Centriol außerdem noch den Spiralfaden des Schwanzes und den Ring liefert; ferner bei vielen Flagellaten, wo es direkt bewiesen ist, daß die Geißel samt ihrem Basalkorn (Blepharoplast) ein Derivat des Nucleolus (Caryosom, Binnenkörper) ist. Es waren zuerst LAVERAN und MESNIL, welche

den Blepharoplast als homolog dem Centrosom bei den Metazoen angesehen haben. Wir sehen ferner, daß alle Cilien der Ciliaten-infusorien von je einem Basalkorn getragen werden, welche in mehrfacher Beziehung physiologisch mit dem Centriol zu vergleichen sind. Dieselben haben in erster Linie sicherlich die Ernährung der Cilien zu besorgen. Außerdem dienen sie noch als Stützpunkte derselben. Wir können aber für alle diese Körnchen kaum den Kern in dem Sinne für ihre Entstehung verantwortlich machen, daß spezielle Teile von seinem Chromatin sich direkt zur Oberfläche begeben, um zu Basalkörnchen zu werden, sondern es findet vielmehr eine Ausscheidung des nötigen Chromatins direkt aus dem Plasma statt, welches seinerseits aus dem Kern ausgewandert, jedoch für den ganzen Haushalt der Zelle bestimmt gewesen ist. Diese Erscheinung erklärt ihrerseits die Möglichkeit von Centriolen- resp. Centrosomenbildung bei der bereits mehrfach citierten künstlichen Parthenogenese.

Von botanischer Seite wird ebenfalls angegeben, daß das Centrosom bei den Lebermoosen außer seiner normalen auch eine blepharoplastische Rolle spielt. Bei den höheren *Hepaticae* fungiert das „Centrosom“ nur als Blepharoplast, ohne bei der Kernteilung die ihm für gewöhnlich zukommende Funktion zu erfüllen. Ähnlich stehen die Verhältnisse für das Blepharoplast nach IKENO (1906) auch bei den Myxomyceten. Bei den Gefäßkryptogamen und Gymnospermen verdankt das Blepharoplast dem Centrosom (Centriol) seine Entstehung.

Doch das beste Beispiel haben wir bei *Aggregata*, bei welcher sich eine ganze Reihe von Abstufungen von einem reinen Nucleolus (Caryosom) bis zu einem echten Centriol (Centrosom) feststellen läßt.

Literaturverzeichnis.

- BALLOWITZ, E. (1907): Über den feineren Bau der Spermien der Turbellarien. Anat. Anz., Ergänzungshand zum 30. Bd. Verh. d. Anat. Gesellsch. auf der 21. Versamml. Würzburg p. 220—231.
- BOLLES-LEE, A. (1897): Les cinèses spermatogénétiques chez *Helix pomatia*. La Cellule Bd. 13.
- BOVERI, TH. (1900): Zellstudien. Heft 4: Über die Natur der Centrosomen. Jena.
- (1904): Ergebnisse über die Konstitution der chemischen Substanz des Zellkernes. Jena.
- BRANDT, K. (1885): Die kolonienbildenden Radiolarien (Sphaerozoen) des Golfes von Neapel. Fauna und Flora. XIII. Monographie.
- : (1890): Neue Radiolarienstudien. Mitteil. d. Vereins Schleswig-Holstein. Ärzte Heft 12.
- (1905): Beiträge zur Kenntnis der Colliden. Arch. f. Protistenk. Bd. 6 p. 245—272 Taf. 11—14.
- BRASIL, L. (1905 a): Recherches sur la reproduction des Gregarines monocystidées. Arch. de Zool. expérimental et général (4) Bd. 3 p. 17—38 T. 2.
- (1905 b): Nouvelles recherches sur la reproduction des Gregarines monocystidées. Arch. de Zool. expérimental (Ser. 4) Bd. 4 p. 69—99 T. 9—10.
- (1907): Recherches sur le cycle évolutif des selenidiidae. I. La schizogonie et la croissance des gametocytes chez *Selenidium canlleryi* n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 8 p. 370—397 Taf. 15.
- CARNOY, J. B. et LEBRUN, H. (1897—1903): La cytodierèse de l'oeuf. La Cellule.
- CAULLERY, M. et MESNIL, F. (1905): Recherches sur les Actinomyxidies. Arch. f. Protistenk. Bd. 6 p. 272—308 Taf. 15.
- CLAYPOLE (1898): The embryology and ovogenesis of *amrura maritima*. Journ. of Morphology Bd. 14.
- CUÉNOT, L. (1901): Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégaires. Arch. de Biol. Bd. 17 p. 581—652 Taf. 22—23.
- DOPFLEIN, F. (1900): Zell- und Protoplasma Studien. Zur Morphologie und Physiologie der Kern- und Zellteilung. Nach Untersuchungen an Noctilua und anderen Organismen. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 14 p. 1—60 Taf. 1—4.
- (1901): Die Parasiten als Krankheitsreger. Jena 1901.
- (1907): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. V. Amöbenstudien. Arch. f. Protistenk., Festband f. R. Hertwig, Suppl. I p. 250—293 Taf. 17—19.
- DUBOSCQ, O. (1898): Recherches sur les Chilopodes. Arch. zool. expérimentale Bd. 6 (Serie III) p. 481—650 Taf. 31—37.
- EBERTH, C. J. (1862): Über die Psorospermien-schläuche der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 11 p. 397—399 Taf. 33.
- FICK, R. (99): Über die Eireifung bei Amphibien. Verh. d. Nat. Ges. in Tübingen.
- (1905): Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. f. Anat. u. Phys., Abt. f. Anat., Supplementband p. 179—228.

- FLEMMING, W. (1891): Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37.
- (1896): Zelle. Morphologie der Zelle. Ergebn. d. Anat. u. Entwickl., MERKEL-BONNET, Bd. 6 p. 184—283.
- (1898): Morphologie der Zelle. Ibid. Bd. 7 p. 403—485.
- FRENZEL, J. (1885): Über einige in Seetieren lebende Gregarinen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24 p. 545—588 Taf. 25—27.
- GALEOTTI, G. (1895): Über die Granulation in den Zellen. Internat. Monatsschr. f. Anat. n. Physiol.
- (1897): Studio morfologico e cytologico della Volta del diencefalo in alcuni vertebrati. Rivista di Patolog. p. 483.
- GARNIER (1900): Structure et fonctionnement des cellules glandulaires séreuses. Role de l'ergastoplasme dans la sécrétion. Journ. d'anatomie Bd. 36 p. 22—98 Taf. 1—3.
- GODLEWSKI (1897): Über mehrfache bipolare Mitose bei der Spermatogenese von Helix pomatia. Anz. d. Akad. d. Wissensch. in Krakau.
- GOLDSCHMIDT, R. (1902): Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei Polystomum integerrimum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 71.
- (1904a): Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 5.
- (1904b): Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 21 p. 1—100 Taf. 1—6.
- (1905): Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus. Ibid. Bd. 21.
- (1907): Lebensgeschichte der Mastigamöben. Arch. f. Protistenk., Festband f. R. HERTWIG, Suppl. I p. 83—168 Taf. 5—9.
- GOLDSCHMIDT, R. u. POPOFF, M. (1906): Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen und Metazoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 8 p. 321—343.
- GROSS, J. (1906): Die Spermatogenese von Pyrrhocoris apterus. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 23 p. 269—337 Taf. 19—20.
- GÜNTHER, K. (1904): Über den Nucleolus des reifenden Echinodermeneies. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 19 p. 1—23 Taf. 1.
- HABERLAND, G. (1904): Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig.
- HAECKER, V. (1899): Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena.
- HAMBURGER, C. (1904): Die Conjugation von Paramaecium bursaria FOCKE. Arch. f. Protistenk. Bd. 4 p. 199—239.
- HARTMANN, M. (1902): Studien am tierischen Ei. I. Ovarialei und Eireifung von Asterias glacialis. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 15.
- (1906): Tod und Fortpflanzung. 37 Seiten. München.
- (1907): Untersuchungen über den Generationswechsel der Dicyemiden.
- HEIDENHAIN, MAX (1894): Neue Untersuchungen über die Centrialkörper und ihre Beziehung zum Kern- und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43 p. 423—758 Taf. 25—31.
- HERMANN, F. (1891): Beiträge zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37.
- HERTWIG, O. (1906): Allgemeine Biologie. Jena.
- HERTWIG, R. (1876): Zur Histologie der Radiolarien. 91 Seiten. 5 Taf. Leipzig 1876.
- (1879): Der Organismus der Radiolarien. 149 Seiten. 10 Taf. Jena 1879.

- HERTWIG, R. (1895): Über Centrosomen und Centralspindel. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. zu München p. 41—59.
- (1896): Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigelleies. Festschr. zum 70. Geburtstag C. GEGENBAUR's.
- (1898a): Über die Bedeutung der Nucleolen. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. zu München Heft 1.
- (1898b): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium eichhorni. Abh. d. k. bayr. Akad. d. Wiss. Bd. 19 p. 1—104 Taf. 1—8.
- (1899a): Encystierung und Kernvermehrung von Arcella vulgaris. Festschr. zum 70. Geburtstag von KUPFFER p. 366—382 Taf. 37—39.
- (1899b): Was veranlaßt die Befruchtung der Protozoen? Sitz.-Ber. d. Ges. f. Anat. u. Physiol. zu München.
- (1899c): Mit welchem Recht unterscheidet man geschlechtliche von ungeschlechtlicher Fortpflanzung? Ibid. Heft 2 p. 1—12.
- (1902): Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitz.-Ber. d. math.-physik. Klasse d. Akad. d. Wiss. zu München Bd. 32.
- (1903a): Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. zu München 1. Nov. 1902, 19. Mai 1903.
- (1903b): Eireifung und Befruchtung. Hertwig's Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere p. 477—568. Jena.
- (1903c): Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. 23.
- (1904): Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium eichhorni. Festschrift f. HAECKEL p. 302—354 Taf. 9—11. Jena.
- (1905): Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. d. deutsch. zool. Ges. in Breslau p. 186—214.
- HOFER, B. (1889): Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kernes auf das Protoplasma. Jen. Zeitschr. Bd. 24 N. F. 17 p. 1—72 Taf. 1.
- IKENO (1906): Zur Frage nach der Homologie der Blepharoplasten. Flora Bd. 45 p. 538—542.
- ISHIKAWA, C. (1891): Vorläufige Mitteilung über die Conjugationserscheinungen bei den Noctilucae. Zool. Anz. Bd. 14 p. 12—14.
- (1894): Studies of reproductive elements. II. Noctiluca miliaris SUR., its division and sporification. Journ. Coll. Sc. university Tokyo Bd. 6 p. 297—336 Taf. 9—14.
- ISAKOWITSCH, A. (1906): Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69 p. 223—244.
- JACQUEMYT, M. (1903): Sur la systématique des Coccidies des Céphalopodes. Arch. f. Protistenk. Bd. 2 p. 190—194.
- JOSEPH, H. (1903): Beiträge zur Flimmerzellen- und Centrosomenfrage. Arch. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien Bd. 14 p. 1—8 Taf. 1—3.
- KREUTEN, J. (1895): Die Kernteilung von Englena viridis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60 p. 215—235 Taf. 11.
- KLAATSCH, H. (1895): Über Kernveränderungen im Entoderm der Appendicularien bei der Gehäusebildung. Morph. Jahrb. Bd. 23 p. 142—144.
- KLOSS, H. (1855): Über Parasiten in der Niere von Helix. Abh. d. Senckenh. nat. Ges. Bd. 1 p. 189—213 Taf. 15—16.

- KOLZOFF, N. K. (1905): Studien über die Gestalt der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 67 p. 364—573 Taf. 25—29.
- KORSCHULT, E. (1895): Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei *Opbyotrocha puerilis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60 p. 543—688 Taf. 28—33.
- (1896): Über Zellmembranen in den Spinnrüsen der Raupen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47 p. 550—569 Taf. 29.
- (1896): Über die Struktur der Kerne in den Spinnrüsen der Raupen. Ibid. Bd. 47 p. 500—549 Taf. 26—28.
- (1897): Über den Bau der Kerne in den Spinnrüsen der Raupen. Ibid. Bd. 49 p. 798—803.
- KORSCHULT, E. u. HEIDER (1902): Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. Jena.
- KUSCHAKOWITSCH, S. (1907): Beobachtungen über vegetative, degenerative und generative Vorgänge bei den Gregarinen des Mehlwurmes. Arch. f. Protistenk., Festband f. R. HERTWIG, Suppl. I p. 202—249 Taf. 13—16.
- LABBÉ, A. (1896): Recherches sur les Coccidies. Arch. d. Zool. Ser. 3 Bd. 4 p. 517—654 Taf. 12—18.
- LAMS, M. et DOORME, J.: Nouvelles recherches sur la maturation et fécondation de l'œuf des Mammifères. Arch. de Biol. Bd. 23 p. 259—365 Taf. 9—11.
- LAUNOY, L. (1903): Contribution à l'étude des phénomènes nucléaires de la sécrétion. Ann. d. Sc. nat. Zool. et Paleont. Bd. 18 p. 1—224 Taf. 1—2.
- LECAILLON (1901): Recherches sur l'ovaire des Collembolés. Arch. d. Anat. micr. Bd. 4.
- LÉGER, L. (1898): Essai sur la classification des Coccidies et description de quelques espèces nouvelles. Bull. du Mus. d. Marseille Bd. 1 p. 1—52 Taf. 1—4.
- (1901): Sur une nouvelle Grégarine des Pinnothères des Monles. Compt. rend. Ac. d. Sc. d. Paris.
- (1904): La reproduction sexuée chez les Stylorhynchus. Arch. f. Protistenk. Bd. 3 p. 303—357 Taf. 13—14.
- LÉGER, L. et DUBOSCQ, O. (1902): Les Grégarines et l'épithélium intestinal chez les Trachéates. Arch. d. Parasit. Bd. 6 p. 377—473 Taf. 2—6.
- — (1903a): *Aggregata vagans* n. s. Grégarine gymnosporée Parasite des Pagures. Arch. d. Zool. Notes et revues Ser. 4 Bd. 1 p. CXXI—CLII.
- — (1903b): La reproduction sexuée chez *Pteroccephalus*. Ibid. p. CXXI—CLII.
- — (1904): Nouvelles recherches sur les Grégarines et l'épithélium intestinal des Trachéates. Arch. f. Protistenk. Bd. 4 p. 335—383 Taf. 13—14.
- — (1906a): Sur l'évolution des Grégarines gymnosporées des crustacées. C. R. Ac. d. Sc. d. Paris.
- — (1906b): L'évolution d'une *Aggregata* de la seiche chez le *Portunus depurator*. C. R. d. Sc. d. Soc. de Biol. Bd. 6.
- — (1907): L'évolution nucléaire du schizonte de l'*Aggregata eberthi*. C. R. d. Ac. d. Sc. Paris.
- LIEBKUHNS, N. (1854): Über die Psorospermien. Arch. f. Anat. u. Phys. Bd. 1—2 p. 1—24.
- LOEB, J. (1899): Warum ist die Regeneration kernloser Protoplastenstücke unmöglich oder erswert? Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 8 p. 689—693.
- LUBOSCH, W. (1901): Über die Nucleolussubstanz des reifenden Tritoneies nebst Betrachtungen über das Wesen der Eireifung. Jen. Zeitschr. N. F. Bd. 30.

- LEBOSCH, W. (1902): Über die Eireifung der Metazoen, insbesondere über die Rolle der Nucleolen und die Erscheinungen der Dotterbildung. MERKEL's und BONNET's Ergebnisse Bd. 9 p. 709—783.
- LÜBE, M. (1900): Ergebnisse der neueren Sporozoenforschung. 100 Seiten. Jena.
- (1903): Die Coccidienliteratur der letzten vier Jahre. Zool. Centralbl. Bd. 10 p. 617—661.
- (1904): Bau und Entwicklung der Gregarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. 4 p. 88—198.
- (1906): Die im Blute schmarotzenden Protozoen und ihre nächsten Verwandten. Handbuch d. Tropenkrankh. Bd. 3 p. 69—268.
- MCGILL, K. (1906): The behavior of the Nucleoli during Oogenesis of the Dragon-fly with especial Reference to synapsis. Zool. Jahrb. Aht. f. Anat. Bd. 23 p. 207—230 Taf. 13—17.
- MALSEN, H. Freiberr von (1906): Geschlechtsbestimmende Einflüsse und Eibildung des *Dinophilus apatris*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69 p. 62—100 Taf. 2.
- MARSHALL, WM. S. and VORHIES, C. T. (1906): Cytological studies on the spinning glands of *Platyphylax designatus* WALKER (Phryganid). Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 23 p. 397—420 Taf. 20—21.
- MEAD, A. D. (1897): The origin of eggcentrosomes. Journ. of Morph. Bd. 12.
- MENCL, E. (1906): Einige Beobachtungen über die Ronceonischen Fibrillen der Nervenzellkerne. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 68 p. 527—539 Taf. 35.
- MERCIER, L. (1906): Contribution à l'étude du développement des spores chez *Myxobolus pfeifferi*. Compt. Rend. Soc. Biol. d. Paris Bd. 60 p. 763—764.
- MEYER, FR. (1897): Zur Struktur der Kerne in den Spinnrüden der Ranpen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48 p. 573—578 Taf. 26.
- (1901): Struktur und Histogenese der Spermien. MERKEL und BONNET's Ergebnisse Bd. 11 p. 437—516.
- MINGAZZINI, P. (1892a): Contributivo a la conoscenza dei Coccidi. Atti R. Accad. Lincei ser. V Bd. 1 p. 175—181.
- (1892b): Ciclo evoluto della *Benedenia octopiana*. Ibid. p. 218—222.
- (1892c): Nove specie di sporozoi. Ibid. p. 376—462.
- (1894): Contributo alla conoscenza degli sporozoi. Mem. Labor. Anat. norm. Roma Bd. 3 p. 31—85 Taf. 1—3.
- MONTGOMERY (1899): Comparative cytological studies, with especial reference to the morphology of the nucleolus. Journ. of Morphol. Bd. 15.
- MOROFF, TH. (1906a): Sur les prétendus coccidies des Cephalopodes. C. R. Ac. d. Sc. d. Paris.
- (1906b): Untersuchungen über Coccidien. I. *Adelea zonula*. Arch. f. Protistenk. Bd. 8 p. 17—51 Taf. 2.
- (1906c): Bemerkungen über den Kern der Aggregata. Zool. Anz. Bd. 31 p. 72—78.
- (1907): Nucleolen, Caryosom und ihre Funktion. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 21 Nr. 6.
- MOROFF, TH. u. FIEBIGER, J. (1905): Über *Eimeria subepithelialis*. Arch. f. Protistenk. Bd. 6 p. 166—174 Taf. 8.
- NERESHIMER, E. (1907): Die Fortpflanzung der Opalinen. Arch. f. Protistenk., Festschr. f. R. HERTWIG, Suppl. I p. 1—42 Taf. 1—3.
- ORST, P. (1899): Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 66 p. 161—213 Taf. 12—13.
- OGATA (1883): Die Veränderungen der Pankreaszellen bei der Sekretion. Arch. Physiol. p. 405.

- PASCHEN (1904): Zur Frage der Vaccinenkörperchen bei der Revaccination. Biok. Abt. d. ärztl. Vereins Hamburg 5. März 1904. Münch. med. Wochenschr. 1904.
- PAULCKE (1900): Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 14.
- PETER, K. (1898): Die Bedeutung der Nährzellen im Hoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 53 p. 180—211 Taf. 10.
- POPOFF, M. (1907a): Eibildung bei *Paludina vivipara* und Chromidien bei *Paludina* und *Helix* etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70 p. 43—129 Taf. 4—8.
- (1907b): Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenk., Festband f. R. HERTWIG, Suppl. I p. 43—82 Taf. 4.
- FRANDTL, H. (1906): Die Conjugation von *Didinium nasutum*. Arch. f. Protistenk. Bd. 7 p. 229—259 Taf. 9—10.
- (1907): Die Entwicklung von *Allogromia* sp. Ibid. Bd. 9 p. 1—22 Taf. 1.
- PROWAZEK, S. (1902): Zur Entwicklung der Gregarinen. Ibid. Bd. 1 p. 297—305.
- (1904a): Die Entwicklung von *Herpetomonas*. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. 20 p. 540—552.
- PROWAZEK, S. (1904b): Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Ibid. Bd. 21 p. 1—41 4 Taf.
- (1907a): Die Sexualität bei den Protisten. Arch. f. Protistenk. Bd. 9 p. 23—33.
- (1907b): Ein Beitrag zur Genese des Pigments. Zool. Anz. Bd. 31 p. 863.
- RAABES, O. (1900): Zur Kenntnis der Eibildung bei *Rhizotrogus solstitialis* L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 67 p. 340—348 Taf. 19.
- REINKER, FR. (1894): Zellenstudien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43 p. 377—422 Taf. 22—24.
- RÜCKERT, J. (1892): Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei *Selachiern*. Anat. Anz. Bd. 7 1892.
- SCHAUDINN, F. (1895): Untersuchungen an Foraminiferen. I. *Calcituba polymorpha*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 59 p. 191—233 Taf. 14—15.
- (1895a): Über den Dimorphismus der Foraminiferen. Sitz.-Ber. d. Ges. nat. Freunde Berlin Nr. 5 p. 87—97.
- (1895b): Die Teilung von *Amoeba hinucleata* GRUBER. Ibid. p. 130—141.
- (1896): Über das Centrakorn der Heliozoen. Ein Beitrag zur Centrosomefrage. Verh. d. deutsch. Zool. Ges. zu Bonn p. 113—136.
- (1896a): Über den Zengungskreis von *Paramoeba eilhardi*. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Berlin p. 31—41.
- (1896b): Über die Copulation von *Actinophrys sol.* Ibid. p. 83—89.
- (1899): Untersuchungen über den Generationswechsel von *Trichosphaerium siboldi*. Anb. z. d. Abh. d. k. preuss. Akad. d. Wiss. Berlin.
- (1900): Untersuchungen über den Generationswechsel der Coccidien. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 13 p. 197—292 Taf. 13—16.
- (1902): Studien über krankheitserregende Protozoen. I. *Cyclospora caryolitica*. Arb. a. d. k. Gesundheitsamte Bd. 18 p. 378—416 Taf. 13—14.
- (1903): Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Ibid. Bd. 19 p. 547—576.
- (1904): Generations- und Wirtwechsel bei *Trypanosoma* und *Spirochaeta*. Ibid. Bd. 20 p. 387—439.
- (1905): Die Befruchtung der Protozoen. Verh. deutsch. zool. Ges.
- SCHNELLACK, C. (1907): Entwicklung und Fortpflanzung von *Echinomera hispida*. Zool. Anz. Bd. 31 p. 283—290.

- SCHNEIDER, A. (1875a): Note sur la psorospermie oviforme du Poulpe. Arch. Zool. Bd. 4 p. XI—XIV.
- (1875b): Notes sur les rapports des psorospermies oviformes aux véritables Grégarines. Arch. Zool. Bd. 4 p. XLV—XLVII.
- (1883): Nouvelles Observations sur la sporulation de *Klossia octopiana*. Ibid. Bd. 1 Ser. 2 p. 78—104 Taf. 8—9.
- (1886): Coccidies nouvelles ou peu connues. Tabl. zool. Bd. 1.
- (1892): Le cycle évolutif des Coccidies et M. le docteur PFRIFFER; Coccidies nouvelles ou peu connues etc. Ibid. Bd. 2.
- SCHNEIDER, K. C. (1902): Vergleichende Histologie der Tiere. Jena 1902.
- SCHNITZLER, H. (1905): Über die Fortpflanzung von *Clepsidrina ovata*. Arch. f. Protistenk. Bd. 6 p. 309—334 Taf. 16—17.
- SCHOCKART, R. (1901/02): L'ovogénèse chez *Thysanozoon brochi*. Cellule Bd. 18, 20.
- SCHUBERG, A. u. KUNZE, W. (1906): Über eine Coccidienart aus dem Hoden von *Nephelis vulgaris* (*Herpobdella atomaria*). *Orcheobius herpobdellae* n. g. u. sp. Verh. deutsch. zool. Ges. p. 233—250.
- SEELIGER, O. (1900): Einige Bemerkungen über den Bau des Runderschwanzes der Appendicularien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 67 p. 361—400 Taf. 21—23.
- SIEDLECKI, M. (1898): Etude cytologique et cycle évolutif de la coccidie de la seiche. Ann. de l'Inst. Pasteur Bd. 12 p. 799—836.
- (1899a): Etude cytologique et cycle évolutif de l'*Adelina ovata*. Ibid. Bd. 13 p. 167—192.
- (1899b): Über die geschlechtliche Vermehrung der *Monocystis ascidia*. Bull. d. l'Acad. sc. de Cracovie.
- (1901): Contribution à l'étude des changements cellulaires provoqués par les grégarines. Arch. d'Anat. micr. Bd. 4 p. 87—100.
- (1902): Cycle évolutif de la *Caryotropha mesnili*. Anz. d. Akad. d. Wiss. in Krakau p. 561—568.
- (1903): Quelques observations sur le rôle des amibocytes dans le Coelom d'un annélide. Ann. d. l'Inst. Pasteur Bd. 17.
- (1905): Über die Bedeutung des Caryosoms. Bull. d. l'Ac. des Sc. Cracovie.
- SMITH, G. (1906): Note on a Gregarine (*Aggregata inachi* n. sp.) etc. Mitt. a. d. Zool. Station Neapel Bd. 17 p. 406—410 Taf. 26.
- STEUR, A. (1903): Über eine Euglenoide (*Entreptia*) aus dem Kanal Grande von Triest. Arch. f. Protistenk. Bd. 3 p. 126—137.
- STATKEWITSCH, P. (1905): Zur Methodik der biologischen Untersuchung über die Protisten. Ibid. Bd. 5 p. 17—40.
- TÖNNIGES, C. (1901): Beiträge zur Spermatogenese und Oogenese der Myriopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 71 p. 328—358 Taf. 19—20.
- VAHLKAMPF, E. (1904): Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von *Amoeba limax* etc. Arch. f. Protistenk. Bd. 5 p. 167—221 Taf. 7—8.
- VAN DER STRICHT (1904): La structure de l'œuf des Mammifères. Première Partie L'œocyte au stade de l'accroissement. Arch. d. Biol. Bd. 21.
- VAN MOLLÉ, J. (1906): La spermiogénèse dans l'écureuil. La Cellule Bd. 23 p. 1—52 Taf. 1—2.
- VEJDOVSKÝ, F. u. MRÁZEK, A. (1903): Umbildung des Cytoplasmas während der Befruchtung und Zellteilung. Nach Untersuchungen am Rhynchelmisei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 62 p. 431—579 Taf. 19—24.
- VERWORN, M. (1905): Allgemeine Physiologie. Jena.

- VIGIER, P. (1900): Le Nucléole. Morphologie-Physiologie p. 1—114 Taf. 1. Paris 1900.
- (1900a): Notes sur le rôle du nucléole dans la sécrétion. Société de Biologie 1900.
- VON KOSTANECKI, K. B. SIEDLICKI, M. (1896): Über das Verhalten der Centrosomen zum Protoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48 p. 181—273 Taf. 9—10.
- WASSILIEFF, A. (1902): Über künstliche Parthenogenesis des Seeigeleies. Biol. Centralbl. Bd. 22 p. 752—772.
- (1907): Die Spermatogenese bei *Blatta germanica*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70 p. 1—42 Taf. 1—3.
- WENTON, C. M. (1907): Observations on the Protozoa in the Intestine of Nise. Arch. f. Protistenk., Festband f. R. HERTWIG, Snpl. I p. 169—201 Taf. 10—12.
- WEISMANN, A. (1892): Das Keimplasma.
- (1904): Vorlesungen über Descendenztheorie. Jena.
- WILSON (1900): The cell in development and inheritance. New York.
- WINIWARTER, H. VON (1901): Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des mammifères (LAPIN et HOMME). Arch. d. Biol. Bd. 17 p. 33—200 Taf. 3—7.
- YATSU, NAOHIDE: The formation of centrosomes enucleated egg-fragments. Journ. of exper. Zool. V. 2 1905 p. 287—312.
- ZARNIK, B. (1907): Über eine neue Ordnung der Protozoen. Sitz.-Ber. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg Jahrg. 1907.
- ZUHLER, M. (1904): Beiträge zur Kenntnis von *Diffugia urceolata* CAR. Arch. f. Protistenk. Bd. 4 p. 239—295 Taf. 10—12.

Tafelerklärung.

Fig. 1—3. Junge Parasiten von *Aggregata Ugeri*, bei welchen außer dem neugebildeten Caryosom noch das vom Merozoitenkern übrig gebliebene Chromatin zu sehen ist. 1500:1.

Fig. 4. Ein etwas älteres Stadium, in welchem der Kern beträchtlich herangewachsen ist; primäre Chromatinkörnchen nicht mehr zu sehen. 1500:1.

Fig. 5. Halberwachsener Parasit derselben Art. 1000:1.

Fig. 6. Der Kern allein von einem etwas älteren Stadium; das Caryosom in starker Tätigkeit. 1200:1.

Fig. 7. Der Kern allein von einem jüngeren Stadium, aus welchem die Tätigkeit des Caryosoms ersehen werden kann. 1000:1.

Fig. 8. Der Kern von einem erwachsenen Parasiten. Kombiniert nach drei hintereinanderfolgenden Schnitten; der größte Teil des Caryosoms gezeichnet. 750:1.

Fig. 9. Ein Stück des Caryosoms stärker vergrößert. 1500:1.

Fig. 10. Kern eines erwachsenen Parasiten, bei dem die Differenzierung der Geschlechtssubstanz begonnen hat. 800:1.

Fig. 11. Ein Teil vom Kern mit einem Teil des Caryosoms, bei dem die Ausströmung der chromatischen Substanz aus dem Caryosom in Form schlierender Fäden gesehen werden kann. 1000:1.

Fig. 12. Kernanschnitt, das Geschlechtschromatin gerade im Begriff sich zu einem Zopf zu verdichten. 1000:1.

Fig. 13. Oberflächenanschnitt des Kernes; zwei Schnitte hintereinander kombiniert. Die Konzentrierung des Chromatins in Form eines Bündels noch weiter vorgeschritten. 1000:1.

Fig. 14. Ein Schnitt durch das ganze Tier. 400:1.

Fig. 14a. Kern mit getrenntem Geschlechts- und Trophochromatin. 1000:1.

Fig. 15. Kern; das Geschlechtschromatin ein festeres Bündel bildend. 900:1.

Fig. 16. Kern; das Geschlechtschromatin fängt an, sich an einer Stelle zusammenzuziehen. 1300:1.

Fig. 17. Kernanschnitt. Zwei Caryosomstücke und das Geschlechtschromatin in Form eines unregelmäßigen Netzwerkes. 900:1.

Fig. 18. Die erste Spindel mit dem stark in Zerfall begriffenen Überrest des Kernes. 1000:1.

Fig. 19. Ein Teil des Parasiten mit der ersten Spindel, der Kern aufgelöst. 1000:1.

Fig. 20. Parasit mit vorgeschrittener Kernteilung. 600:1.

Fig. 21. Schnitt durch einen männlichen Parasiten. Der Kern gerade in Teilung begriffen. 800:1.

Fig. 22. Ein Stück vom Parasiten. ♂ Zwei Tochterkerne gerade in Teilung begriffen. 1200:1.

Fig. 23. Merozoit von *Aggregata spinosa*. 2000:1.

Fig. 23a. Kern von derselben Art mit Caryosom; lebend gezeichnet. 750:0.

Fig. 24. Ein Teil des Parasiten mit dem Kern. Geschlechtschromatin in Form eines Bündels; das Trophochromatin wandert in Form einer Chromatinwolke aus. 750:0.

Fig. 25. Ein Stück vom Parasiten in dem Perlenstadium; die Sporoblasten ragen marmellenförmig hervor; lebend gezeichnet. 1800:1.

Fig. 26. Ein Schnitt durch den männlichen Parasiten. Der Kern in Teilung begriffen. 550:1.

Fig. 27. Ein Teil der Tochterkerne in Teilung. (♂) Tier weit vorgeschrittenes Stadium. 2000:1.

Fig. 28—29. Die vorletzte und die letzte Teilung, nach welchen die definitiven Spermatidenkerne gebildet werden. 2000:1.

Fig. 30. Der soeben gebildete Spermatidenkern. 1800:1.

Fig. 31. Spermatidenkern, dessen Chromatinkörnchen sich etwas verlängert haben und zur Bildung eines Spiremfadens miteinander in Verbindung treten. 1800:1.

Fig. 32. Der Chromatinfaden des Kernes hat sich verkürzt und ist dicker geworden. 1800:1.

Fig. 33. Der männliche Kern auf dem Wege der Umwandlung zur Bildung des Spermatiden. 2250:1.

Fig. 33a. Jüngerer Spermatid mit den beiden Geißeln. 2250:1.

Fig. 34. Jüngerer Spermatid. 2000:1.

Fig. 35. Halberwachsene Spermatiden auf dem Restkörper ansitzend; lebend gezeichnet. 2000:1.

Fig. 36—37. Entwicklungsstadien der Spermatiden. 3000:1.

Fig. 38. Vollkommen entwickelter Spermatid gerade im Begriff sich vom Restkörper abzulösen. 3000:1.

Fig. 39a—c. Querschnitte vom Spermatiden. a vordere Hälfte, b in der Mitte und c hintere Hälfte. 2500:1.

Fig. 40. Junges Stadium des Spermatiden von *Aggregata légeri*. 2250:1.

Fig. 41a n. h. Etwas weiter vorgeschrittene Stadien. 2250:1.

Fig. 42a n. h. Ein Stadium von der Entwicklung desselben Spermatiden. a der Kern bei höherer, b der Kern bei tieferer Einstellung gezeichnet. 2250:1.

Fig. 43. Ein Entwicklungsstadium des Spermatiden. 2250:1.

Fig. 44. Kern von *Aggregata reticulosa*. 750:1.

Fig. 45. Der ganze Parasit derselben Art. Das Trophochromatin in Form von Fäden aus dem Kern austretend. 750:1.

Fig. 46. Ganzer Parasit. Der Kern in Teilung begriffen; die Auswanderung des Trophochromatins setzt weiter fort. 700:1.

Fig. 47. Kern von *Aggregata jacquemeti*. 1200:1.

Fig. 48. Querschnitt durch den weiblichen Parasit. Der Kern in Teilung begriffen. 750:1.

Fig. 49. Der über die Oberfläche hervorspringende Spindelkegel, stärker vergrößert. 2500:1.

Fig. 50. Männlicher Parasit. Der Kern in Teilung begriffen. Centriolen mit bis zum Kern verlaufenden Strahlungen. 750:1.

Fig. 51. Kerne aus späteren Stadien der Kernvermehrung. 1200:1.

Fig. 52. Kernteilungen der männlichen Parasiten. 1200:1.

Fig. 53. Kernteilungen von *Aggregata* sp.? 1800:1.

Fig. 54. Sporoblasten von *Aggregata* sp.?, welche sich noch nicht losgelöst haben (Perlenstadium). 1800:1.

Fig. 55. Kernteilungen von *Aggregata* sp.? 1800:1.

Fig. 56. Spindelbildung bei dem weiblichen Parasiten von *Aggregata labbei* n. sp. 800:1.

Fig. 57. Die erste Kernteilung von *Aggregata labbei* (♂?). 800:1.

Fig. 58. Kernanschnitt von *Aggregata schneideri*; einige Teile vom Caryosom: das Geschlechtsschromatin haarwickelförmig zusammengezogen; außerdem ist eine zarte Plasmastrahlung zu sehen. 900:1.

Fig. 59. Die erste Spindel (Kernteilung) von *Aggregata schneideri*. 1000:1.

Fig. 60—61. Soeben in den Darm von *Sepia* eingedrungene Merozoiten. 60 in frischem Zustande gezeichnet, 61 in gefärbtem Zustande gezeichnet.

Fig. 62—63. Junge Parasiten von *Aggregata eberthi*. Die Bildung des Caryosoms.

Fig. 64. Junger Merozoit derselben Art in die Wirtszelle eingedrungen; der Kern der letzteren bereits in Hypertrophie.

Fig. 65. Junger Parasit von *Aggregata eberthi*.

Fig. 66 a n. b. Dasselbe Stadium im Leben gezeichnet.

Fig. 67. Der Kern eines mittelstark erwachsenen Parasiten von *Aggregata arcuata* (?).

Fig. 68. Caryosom von *Aggregata arcuata* (?), seine innere Partie in Auflösung begriffen.

Fig. 69. Ein Teil von *Aggregata arcuata*. Der Kern zur Oberfläche gerückt; stark acidophil.

Fig. 70. Ein Teil von *Aggregata arcuata* (?). Der Kern in Teilung begriffen, stark zerdehnt. Kern acidophil.

Fig. 71. Ein Teil von *Aggregata arcuata*. Der Kern bereits in einige Stücke zerfallen, welche ihrerseits in Teilung begriffen sind. Kern acidophil.

Fig. 72. Ein Schnitt durch *Aggregata arcuata* mit vielen Kernen an der Peripherie, von welchen einige in Teilung begriffen sind; ausschließlich acidophil.

Fig. 73. Kern von *Aggregata eberthi*.

Fig. 74. Ein Teil von *Aggregata eberthi* mit dem Kern; etwas weiter fortgeschrittenes Stadium.

Fig. 75. Der Kern von *Aggregata eberthi*.

Fig. 76. Schnitt durch *Aggregata minima* mit zur Oberfläche hingelücktem Kern.

Fig. 77. Teil von *Aggregata eberthi* (?) mit dem Kern; im letzteren ist die Bildung der ersten Spindel zu sehen.

Fig. 78. Ein Teil von *Aggregata eberthi* mit dem Kern, worin die erste Spindel bereits vollkommen ausgebildet ist.

Fig. 79. Schnitt von *Aggregata* sp. (?) mit dem ersten Spindelkern. Soeben aufgelöst.

Fig. 80. Oberflächenanschnitt von *Aggregata frenzeli*, in welchem die erste Spindel getroffen ist.

Fig. 81—82. Fortgeschrittene Kernteilungen von *Aggregata eberthi*.

Fig. 83. Kernteilung von *Aggregata eberthi*.

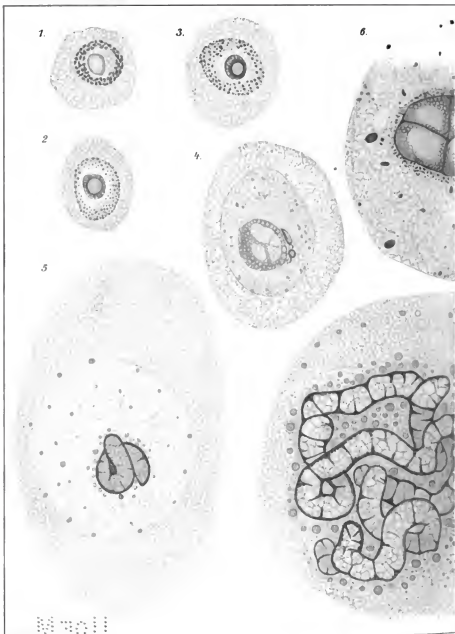
Fig. 84. Schnitt von *Aggregata arcuata*. Kern zur Oberfläche verjüngt, eine starke Strahlung im Plasma hervorrufend.

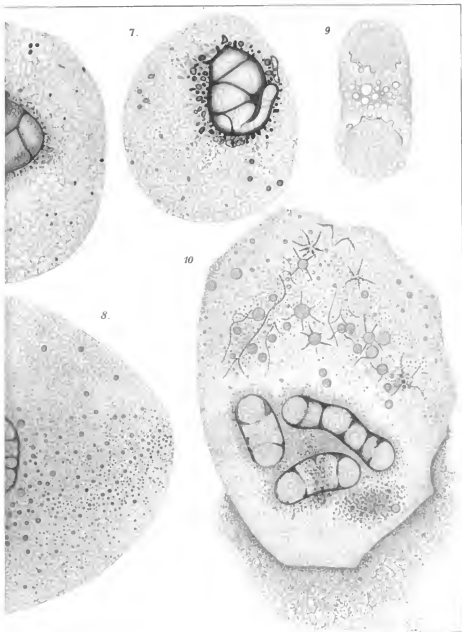
Fig. 85. Vorgeschrittene Kernteilungen von *Aggregata mamillana* mit sehr schön ausgebildeten Centriolen und deutlichen Strahlungen.

Fig. 86. Ausgebildete Sporoblasten von *Aggregata mamillana*, welche sich bald ablösen werden.

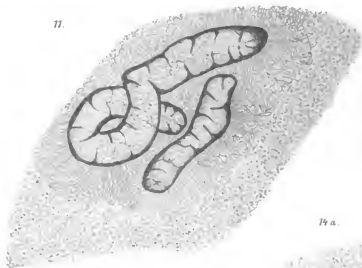
Fig. 87. Teil von *Aggregata* sp. (?) mit dem sich zur Teilung anschickenden Kern.

- Fig. 88. Schnitt durch *Aggregata* sp. (?).
 Fig. 89. *Aggregata eberthi* (?). Kernteilungen.
 Fig. 90. *Aggregata eberthi*, nach dem Leben gezeichnet.
 Fig. 91. *Aggregata arcuata*.
 Fig. 92. Sporoblast von *Aggregata légeri*.
 Fig. 93—94. Kernteilung in der Sporocyste von *Aggregata légeri*.
 Fig. 95. Sporoblast von *Aggregata spinosa*.
 Fig. 96. Sporocyte von *Aggregata spinosa*.
 Fig. 97—98. Sporen von *Aggregata spinosa*, lebend und gefärbt gezeichnet.
 Fig. 99. Sporocyste von *Aggregata octopiana*.
 Fig. 100. *Aggregata jacquemeti*; Befruchtung (?), Kernteilung (?).
 Fig. 101. Sporoblast von *Aggregata jacquemeti*; erste Kernteilung (Spindel).
 Fig. 102 a—c. Sich soeben losgelöste Sporoblasten von *Aggregata arcuata*.
 Fig. 103 a—c. Sporozoiten von *Aggregata spinosa*, nach dem Leben gezeichnet.
 Fig. 103 d—e. Sporozoiten von *Aggregata spinosa*, nach Präparaten gezeichnet.





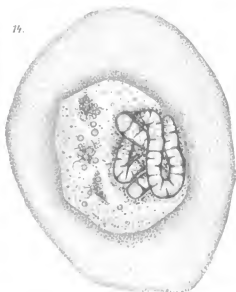
11.



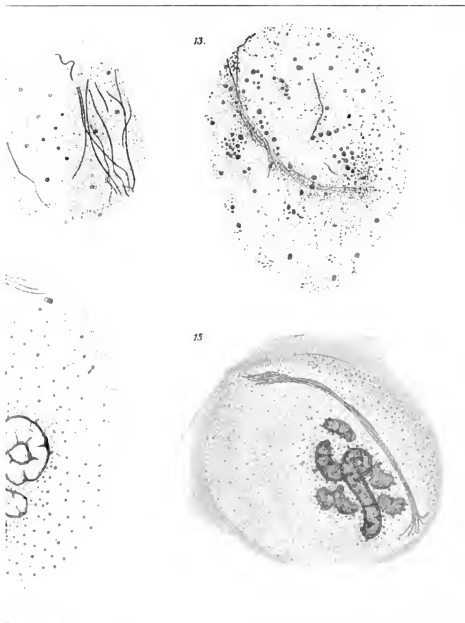
12.

14 a.

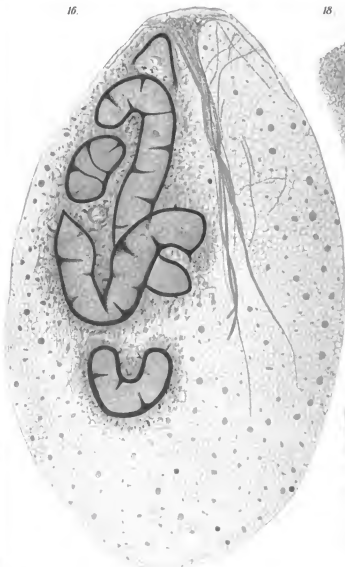
14.



6-2514



16.

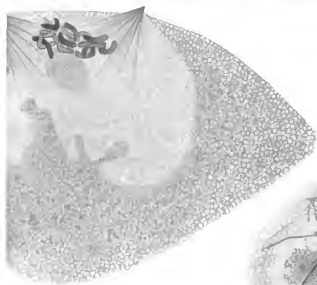


18.

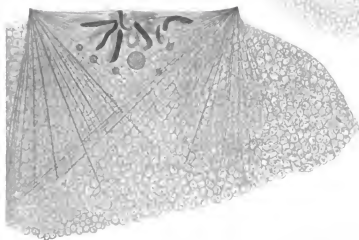


19.

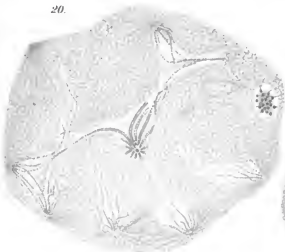




17



20.



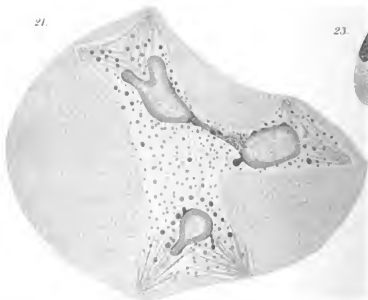
23.



23a



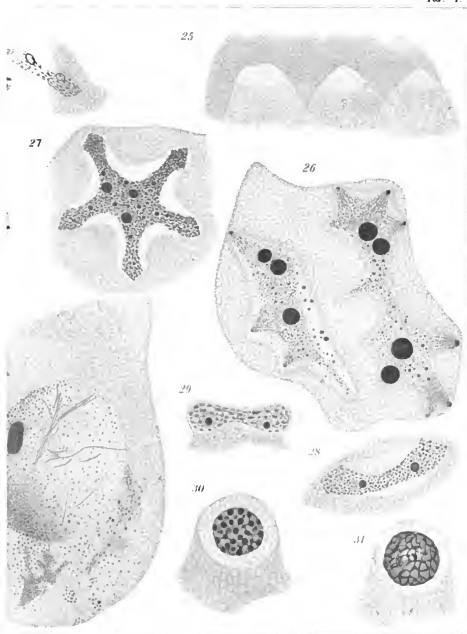
21.



23



24



Fischer in Jena

Lith. Jena & Phoenix-Druckerei

32.



33.

33 a



34.

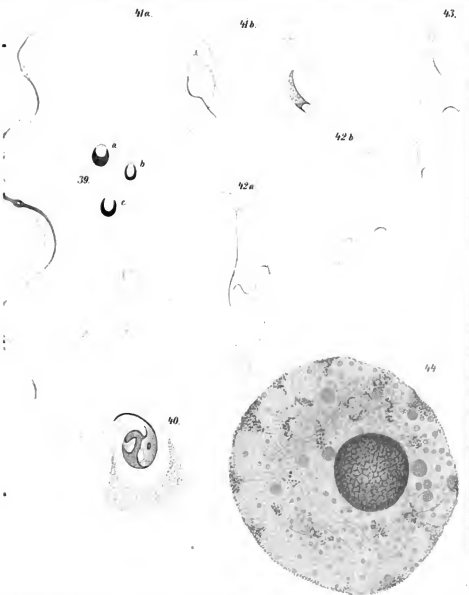


38.

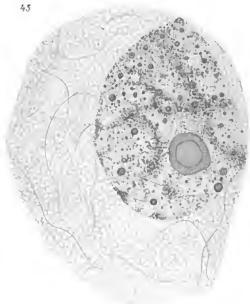
35.

36.

37.



45



46



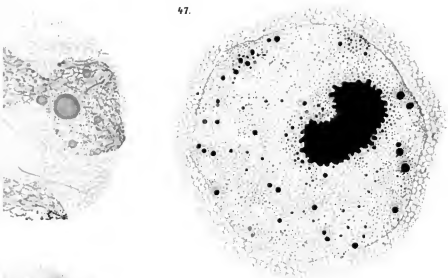
48



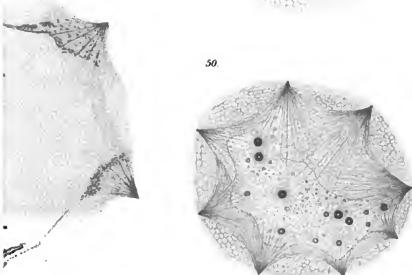
49

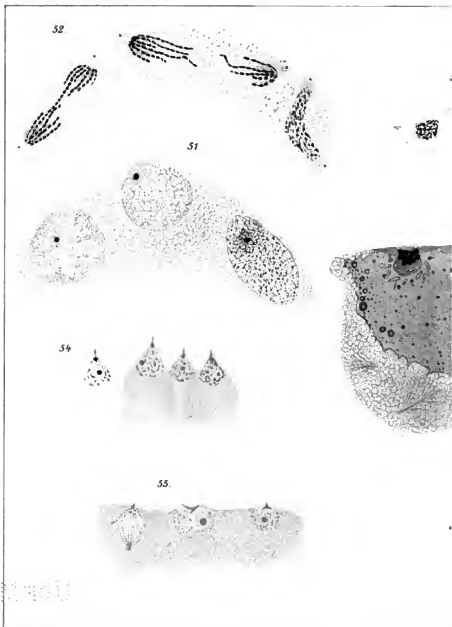


47.



50.





57



58



59



60

61

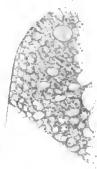
62

63

64



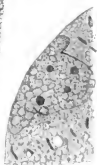
69



70



71



65



66a.



67



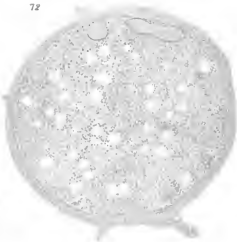
68



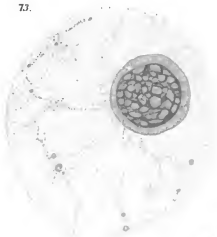
66b



72



73.



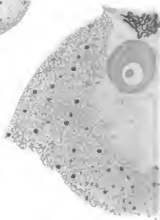
74.



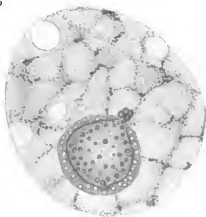
76.



77.



75



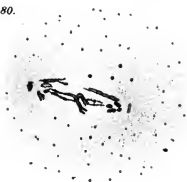
79



78



80.



81.



82.



86



87



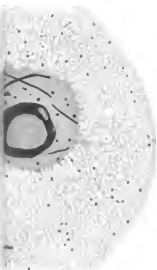
83.



84.



88.



85.



89.



1883

90



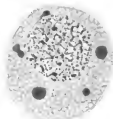
92.



93



96



97



91



100



