

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Entwicklung von *Myxobolus pfeifferi* TH.

I. Teil.

Von

G. Keysselitz.

(Hierzu Tafel XIII u. XIV und 7 Textfiguren.)

Myxobolus pfeifferi ist der Erreger der Beulenkrankheit der Barben. NOCARD und RAILLIET haben ihn 1884 anscheinend zuerst gesehen. MÉONIN beobachtete ihn 1886, LUDWIG erklärte ihn 1889 als identisch mit *Myxobolus mülleri*. 1890 und 1893 befaßte sich PFEIFFER mit der Krankheit. THÉLOHAN erkannte, daß der fragliche *Myxobolus* nicht *Myxobolus mülleri* war, sondern einer neuen Species angehörte. Er nannte dieselbe *Myxobolus pfeifferi* TH. 1898 stellte HOFER Untersuchungen über die Barbensenche im Moselgebiet an. In demselben Jahre machte DOFLEIN Mitteilung über den Parasiten. LUDWIG, PFEIFFER, THÉLOHAN, HOFER und DOFLEIN glaubten, daß sämtliche Myxosporidien, die sie in der Barbe beobachteten, zum *Myxobolus pfeifferi* gehören. Das größte Verdienst um die Erforschung der Krankheit gebührt THÉLOHAN.

In den Barben der Mosel und des Neckar kann man fünf verschiedene Species der Gattung *Myxobolus* mit Sicherheit unterscheiden, von denen jede ein besonderes Organ heimsucht:

Myxobolus pfeifferi TH.,
Myxobolus muscoli nov. spec.,
Myxobolus squamae nov. spec.,
Myxobolus cordis nov. spec.,

ferner eine in den Kiemenblättchen und eine in der Haut schmarotzende Species, von deren Beschreibung ich absehe, da die erstere Form nichts Interessantes bietet und die letztere von mir nur flüchtig untersucht worden ist.

Ich beginne mit der Entwicklung der propagativen Generation von *Myxobolus pfeifferi*.

Untersuchungsmethoden.

Die Untersuchung der Parasiten wurde soweit wie irgend zugänglich an lebensfrischem Material vorgenommen. Als Fixierungsmittel, sowohl für Deckglasansstriche, wie für kleinere und größere Stücke dienten Sublimat-Alkohol und FLEMMING'sches Gemisch. Ersteres ist am besten für den Kern, letzteres gibt für das Plasma die besten Resultate. Von Farbstoffen kamen Eisenhämatoxylin, Boraxkarmin, GRENACHER's und EHRLICH'sches Hämatoxylin in Anwendung.

Die Entwicklung der propagativen Generation.

Die Propagationszellen.

Die Entstehung der Propagationszellen [Sphères primitives (THÉLOHAN), Sporoplast I. Ordnung, Pansporoplast (GURLEY)] habe ich nicht verfolgen können. Bei Beginn meiner Untersuchung Anfang April 1906 waren sie bereits vorhanden. Auch bei *Myxidium lieberkühni* habe ich bisher vergebens nach den betreffenden Stadien gesucht. Die Propagationszellen sind einkernige, rundliche Zellen von 4—9 μ Größe. Bewegungen habe ich an ihnen nicht wahrnehmen können. Ihr Plasma ist fein alveolär gebaut und besitzt eine dichtere Struktur als das umgebende Endoplasma. Dementsprechend zeigt es eine stärkere Avidität gegenüber den Farbstoffen. Anfangs ist der Kern nur von einer schmalen Plasmazone umgeben; im Laufe der Zeit wird dieselbe breiter. Eine Zellmembran ist nicht vorhanden. Die oberflächlichen Alveolenwände sind etwas verdichtet und funktionieren als Membran. Einschlüsse im Plasma fehlen meist; zuweilen trifft man kleine lichtbrechende Körnchen. Über das Mengen-

verhältnis von Plasma und Kern geben die Abbildungen (Fig. 1—39) Aufschluß.

Der Kern liegt häufig excentrisch in der Zelle. Er hat meist Kugelgestalt. Zuweilen ist er auch oval. Den Abschluß gegen das umgebende Plasma bildet eine distinkte Kernmembran, die aus einer oberflächlichen Verdichtung des Alveolarwerkes des Kernliningerüstes besteht und mit Chromatin imprägniert ist. Infolgedessen färbt sie sich ziemlich intensiv mit Chromatinfarbstoffen. An der lebenden Zelle imponiert sie als helle doppeltkonturierte Linie.

Das Kerngerüst besteht aus einem feinen gleichmäßigen Lininalveolarwerk, auf dem das Chromatin in den Teilungspausen fein verteilt liegt. Ein ründlich bis ovaler, häufig excentrisch gelegener Bezirk bleibt frei von Chromatin. In dieser achromatischen Kernsaftzone, die rings von der chromatischen Kernzone umgeben ist, liegt dem Rande häufig etwas genähert ein in der Regel runder Körper, der sich intensiv mit Kernfarbstoffen imprägniert und eine feinere Struktur nicht erkennen läßt. Er besteht, wie aus dem färberischen Verhalten hervorgeht, aus einer Platin- und Chromatinkomponente, die innig miteinander gemischt sind. Ich bezeichne diesen Körper als Caryosom. Seine Größe richtet sich nach den Dimensionen des Kernes.

Die Propagationszellen treten, bevor sie zur Dauerformenbildung schreiten, in ein Stadium der Vermehrung ein. Die Kernteilung ist eine echte Mitose. Es kommt zur Bildung von Centrosomen und Chromosomen.

Während der Teilungsruhe vergrößert sich das Caryosom und nimmt schließlich eine ovale Gestalt an. Danach kommt es zu einer Durchschnürung und es werden zwei annähernd gleich große Teilstücke gebildet (Fig. 4, 5). Häufiger kommt es nur zu Abschnürungen eines Kernes von geringerem Umfange als das restliche Caryosom (Fig. 2). Dieses vom Caryosom abstammende, in seinen Dimensionen in den einzelnen Fällen etwas schwankende Teilprodukt bezeichne ich als Sekundärcaryosom. Es bildet den Teilapparat des Kernes: die Centrosome und pflanzt das Caryosom von Zelle zu Zelle fort. Zu Anfang liegt es in der Kernsaftzone. Allmählich rückt es in die chromatische Kernzone hinein und kann sich daselbst mit einem hellen Hof umgeben (Fig. 6). Durch Abgabe chromatischer Substanz verliert es etwas an Umfang.

Die Teilung des Kernes wird eingeleitet durch Veränderungen am Sekundärcaryosom.

Dasselbe nimmt ovale Gestalt an und schnürt sich durch (Fig. 8). Die Teilprodukte rücken aneinander. Meist stellen sie sich in die Äquatorialebene des Nucleus ein (Fig. 9), können aber auch in eine andere Lage übergehen (Fig. 11). Der eine Teil tritt von neuem in Teilung (Fig. 12). Die auf diese Weise gebildeten zwei Körnchen sind die Centrosomen. Die Bildung derselben ist nicht fest an dieses Schema gebunden. Zuweilen bildet erst das vom Teilprodukt des Sekundärcaryosoms abstammende Körnchen die beiden Centrosomen (Fig. 15) oder jedes Teilstück des Sekundärcaryosoms bildet ein Centrosoma (Fig. 10). Das Sekundärcaryosom kann auch naheinander die beiden Centrosome entstehen lassen (Fig. 16).

Nach Differenzierung derselben zieht sich das Chromatin auf den Bahnen des Liningerüstes, das eine größere Struktur annimmt, zusammen und erscheint unter gleichzeitiger Aufhellung des Nucleus in Form von kleinen Kügelchen. Die Reste des Sekundärcaryosoms geben ihr Chromatin ab und verschwinden. Die Centrosomen erscheinen als dunkle Körnchen an der Innenfläche der Kernmembran (Fig. 17—20). Sie lassen sich häufig nur schwer differenzieren, da sich das Chromatin der Membran gleichfalls zusammenzieht und dann auch in Form kleiner Körnchen auftritt. Zuweilen kann man bei der Anwesenheit der Centrosomen an der Kernmembran die Reste des Sekundärcaryosoms noch differenzieren (Fig. 17, 18). Später rücken die Centrosomen auseinander und werden undeutlich. Man kann sie erst nach Bildung der Spindelfasern wieder beobachten.

Die einzelnen Chromatinkörnchen treten nunmehr auf den vorgezeichneten Linienbahnen miteinander in Verbindung und es entsteht ein lockeres Knäuelstadium. Anscheinend wird ein einseitlicher Chromatinfaden gebildet (Fig. 21). Zu dieser Zeit verschwindet die Kernmembran und es tritt eine Mischung zwischen Kernsaft und Plasma ein (cf. Fig. 32, 47, 54). Die Stelle des ursprünglichen Kernes imponiert als heller Fleck, der in seinem Innern das Chromatinknäuel birgt. In der Folgezeit verdichtet sich derselbe und zerfällt in mehrere Fäden, deren Zahl ich nicht feststellen kann. Sie zeigen die Neigung sich zu einer Platte, der Äquatorialplatte, anzuordnen. Die Färbbarkeit wird eine intensivere. Schließlich kann man bei der Ansicht von oben 4 bogenförmige Chromosome differenzieren (vgl. Fig. 48), die ihre Biegungsfläche einander zukehren. Bei seitlicher Ansicht ist eine Feststellung der Chromosomenzahl nicht möglich, man gewahrt lediglich eine dunkle stark gefärbte Platte, deren Zusammensetzung aus mehreren Elementen man gerade erkennen kann. Kurz vor diesem Zeitpunkte erscheinen ober- und

unterhalb der Äquatorialplatte die beiden Centrosomen, von denen Spindelfasern in nicht festzustellender Zahl divergierend nach der Platte ziehen. Die Centrosomen imponieren als kleine Körnchen (Fig. 22, 23 24). Sie scheinen kein Chromatin mehr zu besitzen, sondern nur aus Plastin zu bestehen.

Das Caryosom wird beim Knäuelstadium entweder mit verbraucht, indem es seine chromatische Substanz abgibt oder es wird, was häufiger der Fall ist, ausgestoßen, um das Chromatin an die Zelle abzugeben, so daß schließlich nur ein Plastinrest übrig bleibt, der sich mit Eisenhämatoxylin im Bleifederton färbt und zuweilen noch während der Bildung der Tochterkerne vorhanden ist (Fig. 26).

Weitere Veränderungen spielen sich an den Chromosomen ab. Die vier Schleifen wandeln sich zu kurzen Stäben um, die sich parallel der Längsachse der Spindel einstellen (Fig. 22). Erst zu diesem Zeitpunkt ist bei seitlicher Ansicht die Zahl der Chromosomen festzustellen. Dieselben sind zu zwei und zwei gruppiert. Jedes derselben schnürt sich in zwei hintereinander liegende Tochterstücke durch. Man unterscheidet zwei aus je vier Körnchen bestehende Gruppen (Fig. 23). Je zwei Körnchen der Tochterplatte verschmelzen, so daß dieselbe nunmehr aus zwei der Äquatorialebene parallel gelegenen Stäbchen besteht, von denen jedes die Wertigkeit von zwei Chromosomen besitzt (Fig. 24). Die weiteren Umwandlungen gleichen vermutlich denen, die SCHNITZLER bei *Clepsidrina orata* gesehen und in Fig. 7 f. abgebildet hat. Die zwei auf jeder Polseite gelegenen Stäbe richten sich mit ihren einander zugekehrten Enden auf, stellen sich zueinander parallel, um polwärts zu rücken. Das nächste von mir beobachtete Stadium ist in Fig. 25 wiedergegeben. Die Stäbe der Tochterplatten sind auseinander gewichen, die Centrosomen sind ebenso wie die Spindelfasern verschwunden. An den einander zugekehrten Enden stehen die noch aus zwei Chromatinstäben bestehenden Tochterkerne miteinander durch Plastiufäden, denen etwas Chromatin eingelagert ist, in Verbindung. Es sind entweder zwei die Gangspur der Teilstücke des Kernes anzeigende Fäden ausgezogen oder man beobachtet nur einen einzigen solchen Verbindungsstrang, der aus der Aneinanderlagerung zweier Fäden hervorgegangen ist. Die zwei Stäbe der Tochterkerne verschmelzen an ihren Polenden miteinander. Ihre Konturen werden undeutlich, das Chromatin lockert sich auf, nachdem häufig zuvor der Zerfall eines jeden Stäbchens in seine beiden Teilstücke eingetreten ist. Es bildet sich ein kleiner lockerer Kern, in dem man noch kein Caryosom bemerkt (Fig. 34). Später findet man bereits die typischen Kerne vor.

Beim Auseinanderweichen der Kerne streckt sich die Zelle in die Länge (Fig. 25—27), das Plasma färbt sich häufig ziemlich dunkel und zwar tritt diese Erscheinung etwa zur Zeit der Spindelbildung an. Mehrfach kann man kleine mit Chromatinfarbstoffen sich tingierende Körnchen in der Zelle nachweisen.

Bei der Plasmadurchschnürung können gleich große Teilstücke entstehen; häufig kann man jedoch die Bildung ungleicher Teilprodukte bemerken. Die Kerne der Zellen stellen sich entsprechend der Zellgröße ein.

Bei der Vermehrung der Propagationszellen werden typisch angeordnete Zellhaufen gebildet (Fig. 30—39).

Die aus der Teilung der Propagationszelle hervorgegangenen Tochterindividuen entfernen sich nicht voneinander, sondern bleiben zusammen und platten sich gegenseitig ab (Fig. 30). Die eine der Zellen tritt nun in Teilung ein (Fig. 33). Ihre Produkte ordnen sich derart an, daß sie sich der nicht der Teilung unterlegenen Zelle in charakteristischer Weise anfügen, indem sie dieselbe in ihrer Mitte nehmen (Fig. 32). Dabei gewinnt die betreffende Zelle Keilgestalt und fügt sich wie der Schlußstein eines Gewölbes zwischen die beiden anderen ein (Fig. 34—36). Eine derartige Anordnung der Propagationszellen findet man in der Regel verwirklicht. Zuweilen trifft man auch auf Haufen, wie sie in Fig. 39 wiedergegeben sind, selten begegnet man einer Ansammlung von 4 Zellen. Die Größe der aneinander gekuppelten Propagationszellen und ihrer Kerne innerhalb eines Haufens kann verschieden sein. Es kommt das daher, daß bei der Plasmateilung trotz der Übermittlung gleicher Chromatinmengen nicht immer gleich große Teilprodukte gebildet werden.

Nach Bildung der Propagationszellhaufen scheinen die Propagationszellen noch eine Zeitlang beieinander zu bleiben, um sich dann aus dem Verbands zu lösen. Sie treten entweder von neuem in der eben beschriebenen charakteristischen Weise in die Vermehrung ein oder werden zu Gametoplasten. Welche Bedingungen hierfür ausschlaggebend sind, vermag ich nicht zu sagen, jedenfalls spielt die Größe keine sehr bedeutende Rolle; man findet Gametoplasten wechselnder Größe.

Die Bildung der Gametoplasten (Fig. 40—43) vollzieht sich in folgender Weise:

Die Propagationszelle (Propagationszelle II. Ordnung) tritt in der typischen Weise in Kernteilung ein. Bei der anschließenden Plasmateilung wird nur eine kleine Zelle abgeschnürt (Fig. 40). Ob eine Verschiedenheit in der Größe der Centrosomen vorliegt, muß ich

dahingestellt sein lassen. Beide Zellen, deren Kerne sich entsprechend der Plasmamenge zu verschieden großen Gebilden differenzieren, bleiben beieinander. Die kleine Zelle, die späterhin die Sporocysten-hülle zu bilden hilft, setzt sich der Mutterzelle, indem sie sich abplattet, wie eine Kappe auf. Ihr Kern zeigt anfangs die typische Form.

Zwei Gametoplasten legen sich nun aneinander, ohne zu verschmelzen. Dagegen vereinigen sich die beiden kleinen Zellen und bilden eine dünne dicht-anliegende Hülle um ihre Mutterzellen.

Ihre Kerne bleiben gesondert und legen sich mit Vorliebe an den Rand der Berührungsfäche der Gametoplasten (Fig. 45, 46, 47, 48, 49). Sie blassen in der Folgezeit mehr ab. Ihr Caryosom wird kleiner; schließlich fast punktförmig und kann verschwinden. Die Gametoplasten besitzen annähernd gleiche Dimensionen, können jedoch in der Größe der Kerne zuweilen Differenzen aufweisen (Fig. 45).

Entsteht nun die Sporocyste stets in der angegebenen Weise? Ich möchte auf das in Fig. 44 abgebildete Stadium verweisen. Der Gametoplast teilt sich. Ob eine Weiterentwicklung erfolgt, kann ich trotz verschiedenfachen Nachsuchens nicht entscheiden. Mehrfach findet man Sporocysten von dem in Fig. 50 wiedergegebenen Charakter. Die Zellen sind in Degeneration begriffen. Vielleicht gehen sie aus dem Stadium Fig. 44 hervor.

Das auf die geschilderte Weise entstandene Gebilde kann man als Sporocyste bezeichnen. In der zweikernigen Sporocysten-hülle werden die Sporen des *Myxobolus* gebildet, deren 2-Zahl typisch für die Myxobolen ist. Die in der Sporocysten-hülle eingeschlossenen Zellen möchte ich deshalb nicht als Sporoplasten nennen, weil ihre vornehmliche Aufgabe die Bildung der Gameten ist. Die Differenzierung der die Spore bildenden Zellen zu Bausteinen der Spore erfolgt erst nach stattgehabter Verschmelzung der Gameten. Die Folgezeit ist charakterisiert durch die Vermehrung der Gametoplasten. Dieselben treten gleichzeitig (Fig. 48, 52) oder nacheinander in Teilung (Fig. 47, 49, 51, 53). Ihre Teilprodukte vermehren sich ihrerseits, bis ein Zwölfzellstadium entstanden ist (Fig. 53—67). Bis zum Sechszellstadium kann man mehrfach die von einem Gametoplasten abstammenden Zellen durch ihre Lage in der Sporocyste noch erkennen. Späterhin wird das unmöglich, da die Teilstücke einer Zelle sich weit voneinander entfernen und an jede Stelle der Sporocyste geraten können. Die Kerne der einzelnen Zellen bis zum Zwölfzellstadium weisen häufig annähernd gleiche

Größe auf. Öfters bemerkt man, hauptsächlich auf dem Stadium zwischen 3 und 10 Zellen Differenzen im Umfang der Zellen.

Nachdem ein Zwölfzellstadium gebildet ist, verschmelzen je 2 Zellen, die Gameten, miteinander und bilden die Copula, ohne daß eine Vereinigung der Kerne stattfindet. Die Gameten lassen sich zuweilen an ihrer zentralen Lage in der Sporocyste erkennen (Fig. 67). Sie sind Isogameten. Morphologische Unterschiede im Vergleich zu den übrigen Zellen kann ich nicht nachweisen. Es ist wahrscheinlich, daß jeder der zur Verschmelzung gelangenden Gameten von je einem der anfänglichen Gametoplasten herrührt. Der Nachweis läßt sich infolge der Vermengung der Zellen bei der Teilung nicht führen.

Bei den Myxobolen liegt ebenso wie bei *Actinosphaerium* (HERTWIG), *Bacterien* (SCHAUDINN), *Entamoeba coli* (SCHAUDINN), *Amoeba muris* (WENYON), *Basidiobolus* (LÖWENTHAL), *Plasmodiophora*, *Trichomastix* und *Bodo lacertae* (PROWAZEK) Inzucht vor.

PROWAZEK hat diese Erscheinung bei *Bodo lacertae*, *Trichomastix lacertae*, *Entamoeba coli* mit dem Namen Autogamie belegt.

Unter derselben würde ein geschlechtlicher Vorgang zu betrachten sein, der sich bei einem eine einzige Zelle darstellenden Individuum abspielt (Teilung des Kerns, Bildung zweier Reduktionskörper, Verschmelzung der reduzierten Kerne).

Bei den übrigen Fällen von Inzucht handelt es sich um Verschmelzung zweier geschlechtlich differenter Zellen, die aus einem Individuum ihren Ursprung nehmen.

Beide Verhältnisse lassen sich meines Erachtens nicht ohne weiteres vergleichen, da auf die Tatsache, daß zwei verschiedene, wenn auch von einem Tiere stammenden Zellen, Gewicht gelegt werden muß.

Bei *Basidiobolus*, *Bacterien*, *Actinosphaerium* sind es noch Tochterzellen, die miteinander copulieren; bei *Plasmodiophora* und den Myxobolen führen zwei verschiedene Zellen eines Individuums den geschlechtlichen Akt aus. Hier würden sich wohl die Verhältnisse bei *Polytoma* (vgl. PROWAZEK) anschließen.

Man findet nunmehr statt eines Zwölf- wieder ein Zehnzellstadium, von denen je 2 Zellen, die Copulae 2 Kerne besitzen. Der Nachweis, daß in der Sporocyste sich kein aus zahlreichen Kernen bestehendes Syncytium, sondern gesonderte Zellen befinden, läßt sich völlig klar nur am lebensfrischen Material, zumal nach Zusatz von Osmiumsänre, beobachten. In den Präparaten verwischen die Zellgrenzen etwas.

Die Vermehrung der Zellen kann sehr langsam vor sich gehen, so daß man nur selten Teilungen sieht. Dieselben sind dann häufig in der Einzahl vorhanden. Mitunter trifft man jedoch in einer Sporocyste mehrere in Teilung begriffene Zellen (Fig. 64, 65); im Höchstfalle habe ich deren 5 beobachtet. Die betreffenden Präparate stammten von benlenkranken Tieren, die bei ca. 24 Grad Celsius im Aquarium gehalten worden waren. Es erscheint daher die Temperatur einen Einfluß auf die Entwicklung auszuüben, indem sie dieselbe beschleunigt. Die Tatsache, daß 5 Zellen auf einmal in die Vermehrung eintreten können, weist darauf hin, daß die Gametoplasten nicht in direkter Linie durch fortgesetzte Teilung ihre somatischen Bestandteile abgeben und gegen Ende der Vermehrung, nachdem jeder Gametoplast 4 somatische Zellen gebildet hat, zum Gameten zu werden, sondern legt die Vermutung nahe, daß jede der 12 Zellen sich zum Gameten differenzieren kann. Die Größendifferenzen in den Kernen der einzelnen Zellen können mit der Bildung der Gameten in Beziehung stehen, doch kann man sich verschiedentlich überzeugen, daß gerade die großkernigen Zellen somatischer Natur sind. Bis zur Bildung des Zwölfzellstadiums findet eine mäßige Vergrößerung der Sporocyste statt. Später nimmt ihr Inhalt bis gegen Ende der Sporenbildung etwas an Größe zu.

Die Kernteilung erfolgt in gleicher Weise wie bei den Propagationszellen. Das Sekundärcaryosom zeigt im Verhältnis zu dem der Propagationszellen etwas größere Dimensionen. Seine Größe kommt häufig dem des Caryosoms gleich oder fast gleich. Es ist öfters von einem hellen Hof umgeben. Auch in den nicht mehr der Teilung fähigen Zellen (Gameten wie somatische Zellen) wird es gebildet und verschwindet später.

Betreffs der Reduktionsteilung der Gameten habe ich insofern nicht völlig ins klare kommen können, als ich keine Chromosomenreduktion gefunden habe. Als 1. Reduktionsteilung kann man eventuell die bei der Umwandlung der Propagationszellen in Gametoplasten erfolgende Abschnürung der Hüllzelle ansehen und dieselbe in Parallele mit der Äquationsteilung der Eizellen setzen. Auf dem Zwölfzellstadium sowie nach Vereinigung der Gameten findet man in der Sporocyste ein bis vier mit Kernfarbstoff intensiv sich imprägnierende runde Gebilde (Fig. 67—75). Sie bestehen aus chromatischer Substanz, die durch Plastin ziemlich stark verklumpt ist. Mehrfach lassen sie sich in vier durch hellere Substanz (Plastin) in Verbindung stehende Partikel auflösen (Fig. 70). Sie liegen öfters in unmittelbarer Nachbarschaft der Gameten (Fig. 67). Ich habe

ihnen im lebenden Präparat leider keine Bedeutung geschenkt, kann daher nicht sagen ob sie von Plasma umgeben sind, d. h. selbständige Zellen bilden, oder in das Plasma der Gameten eingebettet sind. Es handelt sich sehr wahrscheinlich um die Reduktionskerne. Jeder Gamet würde einen Reduktionskörper bilden. Sie verschwinden bei der Trennung des Zehnzellhaufens in zwei (Fig. 76).

Nachdem die Verschmelzung je zweier Gameten eingetreten ist und sich in der Sporocyste zwei Copulae befinden, tritt eine Sonderung des Zehnzellhaufens in zwei ein (Fig. 76). Aus jedem Haufen geht eine Spore hervor. Auf diesem Stadium beginnt sich die Sporocysten-hülle deutlich abzuheben. Erst hier ist sie von den verschiedenen Autoren bemerkt worden. Die Bildung der Sporen vollzieht sich in folgender Weise: Zwei Zellen flachen sich ab und nehmen die übrigen drei Zellen in ihre Mitte. Sie bilden eine Kapsel, indem sich ihre Ränder, ohne daß eine Verschmelzung eintritt, aufeinander legen (Schalenzellen). Zwei von den eingeschlossenen Zellen werden zu Polkapselzellen. Sie gruppieren sich derart, daß die dritte Zelle, die zweikernige Copula, unter sie zu liegen kommt. Letztere geht vorläufig keine weiteren Veränderungen ein. Die so entstandenen noch unentwickelten beiden Sporen können jede erdenkliche Lage zueinander annehmen. Sie zeigen anfangs eine unregelmäßige durch die gegenseitigen Druckverhältnisse bedingte Gestalt, bei weiterer Differenzierung gleicht sich dieselbe aus und es entsteht die typische abgeplattete Sporenform.

Der Kern der Schalenzellen vergrößert sich und nimmt eine längliche wurstförmige oder wetzsteinartige Gestalt an (Fig. 79, 80). Er hellt sich etwas an und zeigt eine gröbere Struktur. Das Caryosom in seinem Innern verkleinert sich und kann völlig oder bis auf einen kleinen dunklen Punkt verschwinden. Seine Membran behält er bei. Austritt von Kernsubstanz ist nicht zu bemerken. Das Plasma der Zelle verwandelt sich in die Schale. Der Kern dürfte hierbei eine wichtige Rolle spielen. Seine Veränderung deutet darauf hin. Er liegt meist am Rande der Schalenzellen an der Berührungsstelle der Schale oder dicht daneben. Nach Beendigung der Schalenbildung etwa zu dem Zeitpunkt, da die Spore ihre definitive Gestalt annimmt, verschwindet er allmählich, er wird immer blasser und schnürt sich schließlich in zwei und mehrere Stücke durch, die dann körnig zerfallen. Seine Reste lassen sich noch lange in Form kleiner Körnchen, die Kernfarbstoffe aufspeichern, verfolgen.

Die Bildung der Polkapseln setzt zu Beginn der Sporenbildung, nach Scheidung des Zehnzellhaufens in zwei Haufen ein. Dicht am Zellkerne, der an Volumen etwas zunimmt, blasser wird und eine Größenabnahme des Caryosoms aufweist, erscheint ein kleines Bläschen mit homogenem Inhalte und membranartiger Hülle. Es wächst heran, indem es den Kern einbuchtet, so daß er Bohnengestalt annimmt. Im Innern des Bläschens befindet sich eine Masse, die sich bei schlechter Konservierung als fein gerinnselige Substanz von der Wand zurückzieht. Anfangs ist die Polkapsel rund, bei zunehmender Größe wird sie oval, um schließlich in ihre typische Gestalt, die Birnform, überzugehen. Die Bildung der Polfäden habe ich in ihren Anfängen nicht verfolgt.

Zu dem Zeitpunkte, da die sich bildende Spore eine Abplattung erfährt, treten in ihrem Innern extracellulär fettartige Kügelchen auf (cf. später).

Sporen.

Die ausgebildeten Sporen von *Myxobolus pfeifferi* sind annähernd ovale flache Gebilde. Ihre Länge beträgt durchschnittlich $12-12\frac{1}{2} \mu$, ihre Breite durchschnittlich $10-10\frac{1}{2} \mu$. Sie bestehen aus 2 Schalen mit glatter Außen- und Innenfläche, die 2 Polkapseln und deren Kerne, die Copula und fettartige Granula einschließen. Der von den Polkapseln eingenommene Teil der Spore mag im Anschlusse an TÉLOHAN'S Ausführungen als Vorderteil bezeichnet werden.

Die beiden vollkommen durchsichtigen annähernd gleich tief ausgebuchteten Schalen haben die Form einer flachen Mulde. Ihre Wandungsstärke ist in der Tiefe der Mulde am geringsten und nimmt nach dem Rande hin gleichmäßig zu. Derselbe ist abgeflacht, so daß die Ränder aneinander passen. Am vorderen Ende jeder Schale befindet sich eine kleine nach innen gerichtete Spitze. Am hinteren Ende bemerkt man öfters an der Innenseite des Randes kleine flache Einbuchtungen. Ihre Zahl und Größe ist nicht konstant. Sie korrespondieren mit denen der anderen Schale. Dieselben lagern wie die beiden Hälften einer Nuß aufeinander. Sie werden durch geringe Mengen gerinnseligen Plasmas fest aneinander gekittet. Zu Seiten des Sporns am Innenrande der Schale münden 2 schmale Kanäle, die in konvergierender Richtung nach außen ziehen. Sie sind nicht in allen Fällen deutlich zu sehen. Sie dienen zum Durchtritt der Polfäden. TÉLOHAN hat gleiche Bildungen bei *Myxobolus mülleri*, *ellipsoides* gesehen. In der vorderen Hälfte liegen die beiden durchsichtigen, birnförmigen, rings ge-

schlossenen, gleich oder annähernd gleich großen Polkapseln. Sie besitzen eine durchschnittliche Länge von $5\frac{1}{2}$ – $6\ \mu$. Ihre schwach zugespitzt anlaufenden, vorderen Enden konvergieren und liegen zu Seiten des in die Spore hineinragenden Dornes. Sie werden durch gerinnseliges Plasma in ihrer Lage fixiert. Im Inneren einer jeden Kapsel befindet sich der gleichmäßig starke doppelt konturierte Polfaden. Er ist spiralig aufgewunden und besitzt eine Länge von 28 – $34\ \mu$. Die Zahl der Windungen schwankt zwischen 7 – 8 . Sie beginnen am Fußpol. Das abgestumpfte Ende des Fadens liegt an dem vorderen Ende, dem Entladungspol. Die Anordnung des Fadens, die Richtung, in der er aufgerollt ist, seine Neigung zur Längsachse der Kapsel erbellt aus den beigegeführten Zeichnungen, die bei einer bestimmten Einstellung wiedergegeben sind. Der Faden scheint in keiner festen Verbindung mit der Kapsel zu stehen, wenigstens kann ich einen solchen nicht nachweisen. Innerhalb des von dem aufgerollten Faden gebildeten tonnenförmigen Bezirkes liegt eine homogene Masse, die bei Behandlung mit Arg. nitricum 1% , Goldchlorid 1% deutlich als dunkle Substanz hervortritt. Ihre Umgebung bleibt hell und ist vermutlich mit Flüssigkeit angefüllt. In der Umgebung der Polkapseln findet man Reste gerinnseligen Plasmas sowie die 2 Kerne der beiden Zellen, aus denen die Polkapseln hervorgegangen sind. Die Kerne sind, wenn es sich um ausgebildete Sporen handelt, verklumpt, teilweise in Zerfall begriffen.

Im hinteren Ende der Spore hat die Copula ihren Platz. Sie schmiegt sich der Sporenwand ziemlich dicht an. Zwischen die von den Polkapseln gebildeten Räume entsendet sie 3 etwas zugespitzt auslaufende Fortsätze, von denen der mittlere am längsten ist. Die seitlichen zwischen Sporenwand und äußere Polkapselseite sich erstreckenden Ausläufer sind gewöhnlich nur kurz. Häufig zeigt die Copula nur seitliche scharfe Übergänge zwischen der oberen und äußeren Wand.

Sie besteht aus einem Plasmaklumpchen von feinwabiger Struktur. Eine Ectoplasmaschicht fehlt. Die oberflächlichen etwas verdichteten Waben bilden die Abgrenzung. In seinem Innern beherbergt sie zwei (oder einen) Kerne und eine Vacnole. Einschlüsse irgendwelcher Art fehlen.

Die beiden Kerne stellen typische Bläschen von rundlicher, selten ovaler Form dar.

Sie sind nach dem Schema des Propagationszellkerns gebaut. Das Auftreten eines Sekundärcaryosoms habe ich nicht beobachtet. Die Trennung zwischen chromatischer und achromatischer Kern-

zone ist weniger deutlich. An der lebensfrischen Spore sind die Kerne in vielen Fällen nicht zu sehen. Bei Behandlung mit Osmiumsäure treten sie deutlicher hervor. Sie können an jeder Stelle der Copula liegen, befinden sich aber niemals innerhalb der Jodophilen Vacuole. Häufig sind sie räumlich eine Strecke voneinander getrennt und liegen in einer zur Längsachse der Spore senkrecht stehenden Ebene. Mitunter decken sie sich ganz oder teilweise. Mehrfach drängen sie sich dichtaneinander, so daß sie sich berühren.

Die Vacuole hat eine rundliche Form; ihre Größe ist nicht ganz konstant. An der lebensfrischen Spore kann man sie nicht oder kaum bemerken. Nach Behandlung mit *Argentum nitricum*, Alkohol, Osmiumsäure (vgl. THÉLOHAN), Aqua destillata, gewöhnlichem Wasser (bei einzelnen Sporen) beim Erhitzen sowie beim Antrocknen tritt sie deutlicher als heller Bezirk hervor. Sie ist gegen das umgebende Plasma nicht durch eine deutliche Membran abgesetzt. Beim Zusatz von wässriger oder alkoholischer Jodlösung färbt sich ihr Inhalt mahagonibraun, eine Reaktion, die für die Sporen der *Myxobolus* spezifisch zu sein scheint (Ausnahme *Myxobolus cerebrealis* HOFER). Er erscheint dann zuweilen fast homogen, häufiger bemerkt man verschwommene dunklere und hellere Flecke verschiedener Größe und Form. Der Inhalt scheint mir eine zähflüssige Substanz zu sein, die in der Zelle gleichsam suspendiert ist. In konservierten, mit Farbstoffen behandelten Sporen tingiert sich die Vacuole nicht. Sie imponiert als heller Fleck in der Copula. Durch das Jod wird in der Regel auch in dem zwischen den Polkapseln befindlichen Raume ein kleiner nicht scharf umgrenzter Bezirk mahagonibraun gefärbt. Die granulartige Einschlüsse der Spore haben eine rundliche Gestalt. Ihre Größe und Zahl ist verschieden; sie liegen oberhalb der Copula an allen beliebigen Stellen. Im Leben glänzen sie stark; sie bräunen sich mit Osmiumsäure. In Alkohol (THÉLOHAN) und Äther lösen sie sich. Es handelt sich, wie schon THÉLOHAN angibt, um fettartige Substanzen. Sie rühren jedoch nicht von dem degenerierten Plasma der Polkapselzellen her, denn sie treten schon auf, wenn dieselben noch nicht in Zerfall begriffen ist.

Viel Interesse ist dem Ausschleudern der Polfäden entgegengebracht worden.

Man kann dieselben auf verschiedene Weise zum Austritt veranlassen: durch chemische Reagentien, wie Glycerin, Salzsäure, Äther, durch Einwirkung von Alkohol, Pottasche auf eingetrocknetes Material, durch Eintrocknung, durch Einwirkung von Fäulnisprodukten, durch den Magen- und Darmsaft, sowie die Galle des Wirtstiers und anderer

Tiere (Hecht, Forelle, Krähe) durch Aqua destillata, durch gewöhnliches Wasser, durch Druck. In letzterem Falle werden die Fäden oft nur zum Teil aus den Kapseln ausgetrieben. Auch gelangen sie häufig nicht nach außen, sondern in das Innere der Spore; niemals gelingt es an sämtlichen Sporen die Fäden zum Ausschleudern zu bringen, sondern stets nur bei einer beschränkten Menge.

Während Glycerin, Äther, Salzsäure innerhalb kurzer Zeit, Eintrocknung und Druck augenblicklich wirken, verstreicht bei Anwendung der übrigen Mittel eine geraume Zeit. Bei Anwendung des Mittels, in dem die Sporen wohl normalerweise die Fäden ausschleudern, im Magen- und Darmsaft des Wirtstieres (auch bei anderen im Laufe der Zeit einwirkenden Mitteln), geht der Vorgang

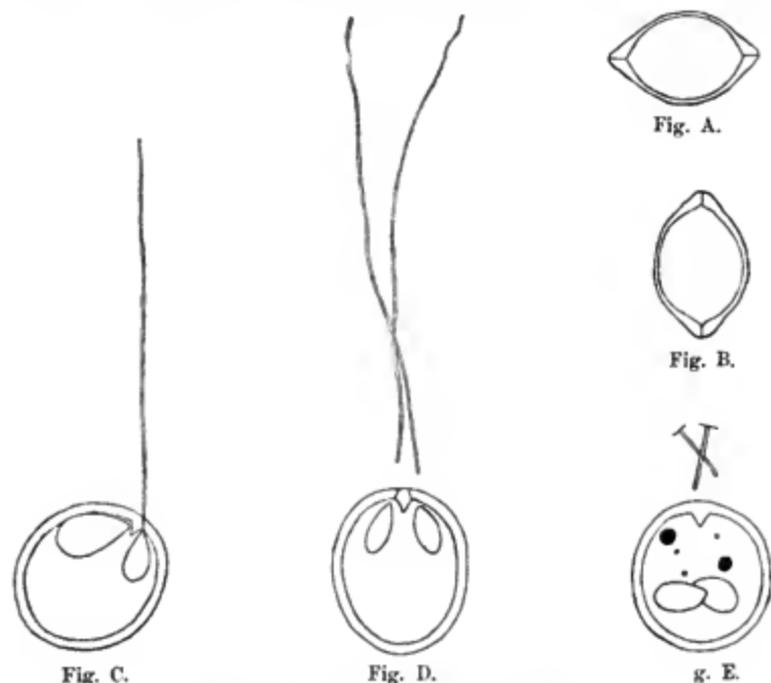


Fig. A—E. Sporen von *Myxobolus pfeifferi*.

Fig. A und Fig. B. Sporen im Querschnitt. — Fig. C. Spore mit einem angeschleuderten Polfaden und entsprechend collabierter Polkapsel. — Fig. D. Spore, deren Polfäden sich von den Polkapseln losgelöst haben. — Fig. E. Spore, deren Polkapseln nach Ausschleudern der Polfäden ins Innere der Dauerform gefallen sind.

folgendermaßen vonstatten: Die Polkapseln schwellen durch Imbition von Flüssigkeit (und wahrscheinlich der dadurch zur Quellung gebrachten Inhaltsmasse) auf, während der aufgerollte Faden an Ort und Stelle verbleibt. Sie können auf diese Weise nicht nnerheblich an Volumen zunehmen. Schließlich springt unter dem Einfluß des inneren Turgors die Kapsel am zugespitzten Pol (Entladungspol) auf und der Polfaden tritt mit ziemlicher Geschwindigkeit in ganzer Länge hervor, indem er den vorgezeichneten Weg, den oben beschriebenen Kanal benutzt. Während der Faden ganz zu Beginn weite Spiraltouren beschreibt, streckt er sich dann. Beide Phasen folgen schnell aufeinander; man kann sie eben noch beobachten.

Die Spore springt beim Anschleudern mit einem Ruck nach hinten (vgl. THÉLOHAN). Die Richtung, in der die ausgeschleuderten Fäden liegen, bildet die Fortsetzung der Längsachse der Kapsel. Beide Fäden kreuzen sich auf diese Weise. Nach dem Austritt der Fäden fällt die Kapsel zusammen. Vorläufig bleibt sie an Ort und Stelle liegen. Die Fäden scheinen nicht fest in der Kapsel fixiert. Schon bei geringen Insulten lösen sie sich von den Sporen los und liegen neben denselben. Man gewahrt dann, daß das Hinterende des Fadens ähnlich wie das Vorderende abgestumpft ist.

Über die Bedeutung der Polfäden sind verschiedene Meinungen geäußert worden. Als Haftorgane, die die Spore an die Epithelzellen befestigen, möchte ich sie nicht direkt ansehen. Sie lösen sich, wie bemerkt, leicht von den Polkapseln los. Vielleicht ist ihre Bedeutung darin zu suchen, daß sie die in die Vertiefungen der Schleimhaut eingesenkten Sporen durch den beim Anschleudern zustande kommenden Ruck fester in das Epithel einkeilen, indem sie sich gleichzeitig gegen die umgebenden Zellen anstemmen. Den Polkapseln ähnliche Gebilde treten, abgesehen von Mesozoen, auch bei anderen Protozoen auf (Gattung *Polykrikos* und *Epistylis umbellaria*).

In der ausgebildeten Spore vollzieht sich der zweite Akt der Copulation, die Verschmelzung der von den beiden Gameten herührenden Kerne. Die beiden Akte sind hier im Gegensatz zu der als Telosporidia bezeichneten Gruppe zeitlich ziemlich weit voneinander getrennt. Die Vereinigung vollzieht sich in der Weise, daß die Membran der dicht aneinander liegenden Kerne verschmilzt und der Kerninhalt, in dem das Caryosom sich auflöst, ineinander übergeht (Fig. 82—87). Es wird ein grobes Gerüstwerk gebildet, ans dem sich schließlich ein neues Caryosom differenziert. Derartige Copulae beobachtet man nicht häufig. Man findet sie seltener im Myxosporid zur Zeit, da die Bildung der Dauerformen noch im Gange ist, häufiger

nach Überführung der Sporen ins Wasser oder in den Verdauungstractus des Wirtstieres (auch Hecht, Forelle). Das fremde Medium scheint einen Reiz auszuüben, der die beiden Kerne zur Verschmelzung veranlaßt. Bei den übrigen Sporen zeigen die Kerne vielfach die Tendenz, sich aneinander zu legen und gegenseitig etwas abzufachen. Das Caryosom ist dann öfters nicht mehr nachweisbar. Hierunter befinden sich anscheinend auch viele Degenerationsstadien. Die Menge der Sporen, in denen die Kerne der Copula wirklich zur Verschmelzung kommen, ist nicht groß. Bei gutem Gebrauch der Mikrometerschraube kann man sich oft überzeugen, daß die Kerne zwar dicht aneinander liegen, eine Vereinigung aber doch nicht eingetreten ist.

Die späte Verschmelzung der Kerne der Gameten in den Copulae der ausgebildeten Spore scheint bei den Myxobolen mehr oder weniger die Regel zu sein. In den im Wirtstier befindlichen Dauerformen von *Myxobolus cordis*, *musculi*, *squamae* habe ich nnr selten zweikernige Copulae gefunden. Die Sporen von *Myxobolus musculi* und *squamae* mögen in vielen Fällen mehrere Jahre alt gewesen sein. Es scheint, daß häufig für die Kernvereinigung ein äußerer Reiz nötig oder wenigstens vorteilhaft ist, wie er durch Wasser und die Verdauungssäfte des Wirtstieres gesetzt wird. SCHUBERG und SCHRÖDER fanden in *Myxobolus neurobius* und *Henneguya nüsslini* stets nur einen Kern, dessen Bau namentlich bei *Henneguya nüsslini* dem Syncaryon des *Myxobolus pfeifferi* gleicht. Dieser Befund gehört jedenfalls zu den Seltenheiten, im Vergleich zu zahlreichen anderen Myxoboliden.

Die Lebensfähigkeit der Copulae der Sporen innerhalb des Myxosporids bzw. der Gewebe des Wirtstieres scheint keine ganz unbegrenzte zu sein. In einem ausgeheilten Herd des *Myxobolus pfeifferi*, dessen Alter ich nicht feststellen kann, waren die Sporen größtenteils der Copulae beraubt. Desgleichen findet man in Herden des *Myxobolus musculi* öfters einige, seltener zahlreiche, oder alle Dauerformen mit zerstörter Copula. Auch unter den in sogenannter diffuser Infiltration befindlichen Dauerformen bei vielen Myxolusarten stößt man verschiedentlich auf leere Sporen. Schon zur Zeit, da noch die Dauerformenbildung im Gange ist, verlieren einzelne angebildete Sporen den Plasmahalt.

Die dem Wirtstier entnommenen und in ein anderes Medium Wasser, Darm-, Magensaft, Galle der Fische überführten Dauerformen gehen im Verlaufe etwa der nächsten Stunde Veränderungen ein. Dieselben äußern sich dahin, daß die Copula sich abrundet und von den Wandungen der Spore zurücktritt. Die Polkapseln schwellen

etwas an (intakte Sporen). Die Spore ist nicht völlig dicht geschlossen.

Die Lebensfähigkeit der Copula in Sporen, die ins Wasser überführt werden, kann ich nicht abgrenzen. *Myxobolus Pfeifferi* zeigte nach 4 monatlichem Anfehalten im Wasser noch intakte Sporen in großer Menge.

Im Verlauf der ersten 48 Stunden schlendern einige der in gewöhnliches Wasser überführten Sporen die Polfäden an (BÜTSCHLI, COHN, SCHUBERG, SCHRÖDER). Die Copula geht im Anschluß daran zugrunde. In einzelnen anderen zerfällt sie im Laufe der Zeit. Gegen Fäulnis sind die Sporen sehr empfindlich. Eintrocknung ist ihnen gleichfalls schädlich. Die Sporen verlieren dann nach Überbringung ins Wasser zum größten Teil die Copula, bei wenigen bleibt sie erhalten (Infektionsfähigkeit derselben?).

Auf die häufig zu beobachtenden Anomalien in der Entwicklung der propagativen Generation soll hier nicht näher eingegangen werden. Ich kann die Angaben THÉLOHAN's, soweit sie sich auf Myxobolen beziehen, bestätigen [Degeneration der Kerne der Propagationszellen, der Gametoblasten, Entwicklung nur einer Spore in der Sporocyste, abweichende Gestalten der Sporen (vgl. THÉLOHAN, Fig. 78 a u. b), Fehlen der Polkapseln, der Copula, Verminderung der Polkapseln (nur 1 Kapsel), Vermehrung derselben (3—4), mehrere Kerne der Copula (3—4) usw.].

Der Kern der Zellen der propagativen Generation der Myxobolen besteht nach den vorangehenden Ausführungen aus zwei Komponenten, einer chromatischen, locker gebanten Kernzone und einem dicht strukturierten Innenkörper, dem Caryosom. Beide Komponenten bewahren eine gewisse Selbständigkeit zueinander und lassen sich als Vertreter zweier verschiedener Prinzipien ansehen.

Die chromatische Kernzone ist das regulatorische Zentrum der Wechselbeziehungen zwischen der Zelle und ihrer Umgebung. Sie spielt beim Wachstum der Zelle, der Bildung bestimmter Zellorganoide (Polkapseln) und der Umwandlung des Plasmas (Sporenschalen) eine Rolle.

Das Caryosom dagegen hat die Aufgabe, den Teilungsapparat des Kernes zu liefern. Es ist ein cyclisches und zugleich kontinuierliches Gebilde. Es enthält eine gewisse Menge disponibler chroma-

tischer Substanz, die sich bei der Bildung des Sekundärcaryosoms scheidet und während der Entstehung des Knäuelstadiums aufgebraucht wird oder als Chromidium ins Plasma übertritt.

Zwischen beiden Kernkomponenten existieren Wechselbeziehungen. Bei den der Teilung fähigen Zellen kann man ein korrespondierendes Verhalten in dem Wachstum der chromatischen Kernzone und dem Umfang des Caryosoms beobachten. Dasselbe nimmt an Größe zu, indem es Chromatin absorbiert. Es reguliert gleichsam die Chromatinverhältnisse der funktionell tätigen Kernzone und wirkt daher seinerseits wie ein Kern. In bestimmt differenzierten, der Teilung nicht mehr fähigen Zellen (den Hüllzellen, Schälzellen, Polkapselzellen) dagegen ist eine kontinuierliche Abnahme des Caryosoms und selbst ein Zugrundegehen desselben zu verzeichnen. Das Caryosom gibt das disponible Chromatin an die chromatische Kernzone, die jetzt nur mehr eine bestimmte Funktion hat ab und schwindet dann. Zuvor kommt es meist zur Bildung des Sekundärcaryosoms, das ja auch Chromatin enthält.

Über die Aufgabe des Caryosoms bzw. des Sekundärcaryosoms bei den geschlechtlichen Vorgängen kann ich, da mir die Einzelheiten der Reduktionsteilungen unbekannt sind, keine Auskunft geben. Das Caryosom ist allen mit dem gleichen Namen belegten Bildungen der übrigen Protozoen, soweit dieselben direkt (Flagellaten, Amöben) (*Amöba crystalligera*, *polypodia*) Coccidien (*Coccidium schubergi*) oder indirekt den Teilapparat der Kerne liefern, gleichzusetzen. Speziell läßt es sich mit dem Caryosom von *Plasmodiophora* vergleichen, das die Centrosomen liefert. Das Entosom von *Polytoma* scheint ebenfalls hierher zu gehören.

Dem äußeren Anschein nach ähnliche Gebilde wie das Sekundärcaryosom sind mehrfach beobachtet worden.

MOROFF fand in den Merozoiten und Schizonten von *Adelea zonula* außer dem Caryosom in der Chromatinzone des Kernes ein kleines Kügelchen, das sich vor der Teilung durchschnürt. Er nannte es Nucleocentrosoma und vergleicht es infolge der Fähigkeit seiner Teilprodukte als Attraktionscentren der chromatischen Substanz bei der Teilung zu dienen mit den echten Centrosomen und sieht deren niederste Anfänge in ihnen. Er erkennt es als ständiges, während der ganzen Entwicklung von Zelle zu Zelle sich fortsetzendes Gebilde. Das Caryosom wird im Gegensatz dazu aus dem Kern bei der Teilung ausgestoßen. Eine Abstammung des Nucleocentrosoma vom Caryosom konnte MOROFF nicht beobachten. Infolgedessen ist ein direkter Vergleich mit dem Sekundärcaryosom nicht angängig.

Doch ähneln sich beide Gebilde bezüglich ihrer Funktionen und ihrer kontinuierlichen Fortsetzung von Zelle zu Zelle.

Mit dem grain caryosomien der *Gregarinen* (LÉGER) läßt sich das Secundärcaryosom insofern nicht vergleichen, als dasselbe nicht den Centrosomen ihre Entstehung gibt und auch nicht caryosomialer Herkunft ist. Ähnlich wie das Sekundärcaryosom spaltet es sich häufig vor der Kernteilung. Das Centrosoma findet sich auf der Kernmembran. SCHNITZLER konnte jedoch seine nucleäre Herkunft bei *Clepsidrina ovata* beobachten. Bei *Aggregata frenzeli* (vgl. MOROFF) und *eberthi* (vgl. LÉGER und DUBOSCQ) ist es kernendogenen Ursprunges. Eine Ähnlichkeit zwischen dem Caryosom der Gregarinen und dem Caryosom der Myxobolen besteht insofern, als dasselbe bei der Teilung auch zugrunde gehen kann, um im Tochterkern neu zu entstehen. „Le Karyosome reste parfois comme emprisonné dans le fuseau, mais le plus souvent il tombe dans le suc nucléaire.“

Die Vorgänge bei der Teilung ähneln denen bei *Clepsidrina ovata*. Diese Gregarine besitzt ebenso wie auch *Stylorhynchus* 4 Chromosomen. Das Gleiche gilt für *Urospora lagidis* und *Echinomera hispida*, sowie für die Gregarine aus *Rhynchelmis* (vgl. SCHELLACK).

Die Verschmelzung zweier Chromosomen in der Tochterplatte zu einem Chromatinstab kann man, wenn man sich auf den Standpunkt der Individualität der Chromosomen stellt, dahin auffassen, daß durch diese Einrichtung eine fortgesetzte Mischung der Anlagen gewährleistet wird.

Für eine Vergleichung der Myxosporidienentwicklung mit der anderer Protozoen wäre es wesentlich, Genaueres über die Entstehung der Propagationszellen zu erfahren.

Nach den bisherigen Untersuchungen umgibt sich der Kern mit Plasma und wird auf diese Weise zur Propagationszelle. Die übrigen Kerne bleiben als vegetative Kerne im Entoplasma liegen. Die Bildung der generativen Zellen habe ich, wie oben angegeben, nicht im einzelnen verfolgen können. Irgendwelche Anzeichen, daß ihre Entstehung in anderer als der bisher angenommenen Weise sich vollzieht, etwa durch Übertritt von Geschlechtschromatin aus sämtlichen Kernen ins Plasma habe ich nicht bemerkt. Die Entwicklung scheint sich demnach in der Weise zu vollziehen, daß der Kern der Copula eine Anzahl vegetativer Kerne bildet. Dieselben besitzen als indifferente Nuclei gleiche prospektive Potenz. Bei der Propagationszellbildung werden nun nicht sämtliche Kerne direkt aufgebracht, sondern nur eine Anzahl derselben differenziert sich

durch Anreicherung des Chromatins und Sonderung des umgebenden Plasmas zu generativen Zellen. Der vegetativen Periode des Parasiten ist jedoch mit der Bildung der Propagationszellen ebenso wie bei den übrigen Protozoen ein Ziel gesetzt. Was nach Abrechnung derselben übrig bleibt, ist nicht mehr die vegetative Generation in ihrem alten Sinne, sondern ein vielkerniger Körper, dem auszeichnende Merkmale des vegetativen Stadiums fehlen. Er ist nicht mehr fähig neue vegetative Zellen ans sich hervorgehen zu lassen oder weitere Propagationszellen zu bilden. Auch Kernvermehrung scheint zu fehlen. Er besitzt im wesentlichen nur noch Assimilationsfähigkeit und vermag die damit im unmittelbaren Zusammenhang stehenden Funktionen auszuüben. Insofern führt er seine selbständige Existenz weiter. Seine Aufgabe scheint im wesentlichen in der Ernährung der Propagationszellen zu liegen. Er gibt gleichsam das Substrat und die Hülle ab, in der dieselben sich entwickeln. Ihre weitere Ausbildung dürfte an die Übermittlung bestimmt verarbeiteter Nährstoffe gebunden sein; sie gehen zugrunde nach Überführung in die Bauchhöhle oder Muskulatur des Fisches. Sie sind an den Parasitismus im Muttertier gebunden. Im Laufe ihrer weiteren Entwicklung richten sie denselben allmählich zugrunde, die somatischen Kerne agglutinieren und verschwinden, das Plasma kommt teilweise zur Einschmelzung, der Rest degeneriert. Die Erscheinung, daß nach Bildung der Propagationszellen ein Teil der Parasiten als Restkörper übrig bleibt und in seinem Innern die generativen Zellen zur weiteren Entwicklung bringt (vgl. auch STEPELL), weist den Myxosporidien eine gewisse Sonderstellung im System zu. Prinzipielle Unterschiede liegen jedoch nicht vor.¹⁾

Der in seinem Innern Propagationszellen beherbergende Leib des Myxosporids läßt sich mit den bei der Entwicklung der Geschlechtszellen entstehenden Restkörpern bei Foraminiferen, Radiolarien, Hämosporidien, Coccidien, Gregarinen und *Plasmodiophora* vergleichen. Während dieselben bei den genannten Formen keine selbständige Existenz besitzen und mehr oder weniger rasch zugrunde gehen, gewinnen sie bei den Myxosporidien größere Freiheit

¹⁾ Eine andere Betrachtungsweise wäre die, daß man das Myxosporid vor der Propagationszellbildung nicht in seiner Gesamtheit als vegetatives Stadium auffaßt, sondern als eine Vereinigung soviel indifferenter Zellen, als Kerne vorhanden sind, ansieht. Eine Anzahl derselben differenziert sich zu Propagationszellen. Vegetatives und generatives Stadium bestehen nebeneinander (vgl. Volvox). Diese Betrachtungsweise scheint mir durch die Tatsachen nicht gerechtfertigt.

und führen ein eigenes Leben. Dementsprechend sind sie auch im Gegensatz zu obigen Protozoen mit somatischen Kernen ausgestattet. Anklänge an die vorliegenden Verhältnisse finden sich speziell bei den Gregarinen. LÉGER beobachtete bei *Stylorhynchus*, daß aus dem Kern der encystierten männlichen und weiblichen Gregarine somatische und propagatorische Kerne hervorgehen. Letztere rücken an die Oberfläche und werden, indem sie sich mit geringen Mengen von Plasma umgeben, zu Gameten. Der größere Teil des Plasmas bleibt als Restkörper zurück und enthält in seinem Innern wenige somatische Kerne. Die Verhältnisse bei den Myxosporidien kann man als eine Fortführung dieses Zustandes betrachten. Ob die Propagationszellen an der Oberfläche oder im Innern der Zelle abgeschnürt werden, ist nicht von grundlegender Bedeutung, sondern stellt lediglich zwei im Prinzip gleiche Entstehungsmöglichkeiten dar.

Die Propagationszellen der Myxosporidien lassen einen Vergleich mit den Geschlechtszellen der übrigen Protozoen nicht zu. Mit der Bildung der Propagationszellen beginnt wohl die geschlechtliche Generation des Parasiten, das Geschlechtschromatin der indifferenten Zellen gewinnt die Oberhand und veranlaßt die Differenzierung der generativen Zellen. Aus denselben nimmt jedoch noch eine vegetative Generation ihren Ursprung. Aus diesem Grunde läßt sich auch die Vermehrung der Propagationszellen nicht vergleichen mit der Vermehrung der Flagellosporen von *Polystomella*, der Vermehrung der Geschlechtsstadien von *Pandorina*, *Stephanosphaera* etc. Die Erscheinung läßt sich vielleicht mit den bei *Ophriocystis* vorliegenden Verhältnissen in Parallele setzen. Es scheint mir, daß man die Schizontes paucinuclées den sich vermehrenden Propagationszellen der Myxosporidien, die Gamonten den aus der Vermehrung hervorgegangenen Propagationszellen gleichsetzen kann. Sie haben dann eine andere Wertigkeit als die geschlechtlich differenzierten Körper der sich encystierenden Gregarinen.

Über die systematische Stellung der Myxosporidien vermag ich keine hinreichende Auskunft zu geben. Es lassen sich jedenfalls gegen ihre Anreihung an Gregarinen, Myxomyceten oder Rhizopoden überwiegende Einwände geltend machen. Die Anreihung an die Gregarinen (vgl. BÜTSCHLI und COHN) scheint mir noch die natürlichste zu sein.

Die Einordnung der Myxosporidien in eine Gruppe von Neosporidia, im Gegensatz zu der der Telosporidien besteht zu Unrecht. Ich möchte überhaupt stark in Zweifel ziehen, daß es Neosporidia unter den Protozoen gibt.

Auf die Beziehungen zwischen Myxosporidien, Microsporidien, Actinomyxidien ist mehrfach, zuletzt wohl von CAULLERY u. MESNIL, hingewiesen worden. Ich kenne aus eigener Anschauung keinen Vertreter dieser Gruppen genauer. Nach dem Literaturstudium würden sich viele Vergleichspunkte ergeben.

SCHRÖDER ist kürzlich bei seinen Untersuchungen an *Sphaeromyxa labralesi* LAV. u. MESNIL zu wesentlich anderen Resultaten gelangt, als sie im vorhergehenden geschildert worden sind.

MERCIER hat in zwei aufeinanderfolgenden Arbeiten Angaben über die Entwicklung von *Myxobolus pfeifferi*, speziell über sexuelle Vorgänge gemacht. Es ist die angekündigte ausführliche Mitteilung abzuwarten.

AWERINZEW teilt in einer Arbeit: „Über Myxosporidien aus der Gallenblase der Fische“ einiges über die Entwicklung einer *Ceratomyxa*-Art mit. Eine Besprechung wird erst nach Erscheinen der ausführlichen Arbeit möglich sein.

Myxobolus squamae (Fig. 94—96).

Myxobolus squamae findet sich auf den Schuppen der Barbe bei fast sämtlichen Tieren, bald in größerer, bald in geringerer



Fig. F.

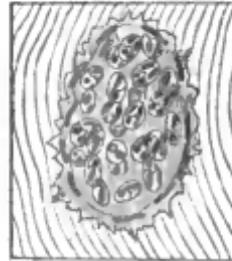


Fig. G.

Fig. F und Fig. G. *Myxobolus squamae*.

Fig. F. Schuppe, die vom *Myxobolus squamae* befallen ist.

Fig. G. Teil einer vom *Myxobolus squamae* befallenen Schuppe.

Menge. Er liegt meist an der Innenfläche der Schuppen, auf der er sich ein flaches Bett aushöhlt. Dasselbe füllt er bis auf eine

schmale Randzone aus. Der Rand der Aushöhlung verläuft nicht glatt, sondern es ragen von ihm kleine Zacken und unregelmäßige Ausbuchtungen in die umgebende Substanz. Man gewinnt stellenweise den Eindruck, als ob mit einem scharfen Instrument am Rande Schnuppenmasse abgesplittert worden wäre. Die Aushöhlung selbst besitzt eine mehr oder weniger glatte Fläche. Der Parasit muß die Fähigkeit besitzen, die Substanz der Schnuppen aufzulösen. Seine Form ist bald mehr rundlich, bald oval bis langgestreckt, seltener etwas verästelt. Seine Länge schwankt zwischen etwa 50 und 800 μ . Er nimmt entweder den Platz innerhalb einer Lamelle zwischen den konzentrischen Linien ein oder erstreckt sich über mehrere Lamellen. Auf einer Schuppe können ein und mehrere bis etwa 8 Myxosporidienkörper vorhanden sein. Ich habe sie stets nur in weit vorgeschrittener Sporenproduktion oder im Endstadium ihrer Entwicklung als Sporencysten gefunden. Sie sind umgeben von einer verschieden stark entwickelten Bindegewebshülle.

Die Sporen haben eine längliche, ovale Gestalt. Ihre Länge schwankt zwischen 10 und 10 $\frac{1}{2}$ μ , ihre Breite zwischen 8 und 8 $\frac{1}{2}$ μ . Die Länge der Polkapseln erreicht 4 $\frac{1}{2}$ μ . Die Zahl der Windungen der Polfäden beträgt 7—8. Die Sporen besitzen wie bei *Myxobolus pfeifferi* einen am Vorderende in das Innere ragenden Sporn; eine jodophile Vacuole ist vorhanden. Über das Weitere orientieren die Figuren.

In den Vertiefungen der Schlundknochen der Fische trifft man öfters auf ein *Myxobolus*, den ich mit Sicherheit von dem eben beschriebenen nicht unterscheiden kann.

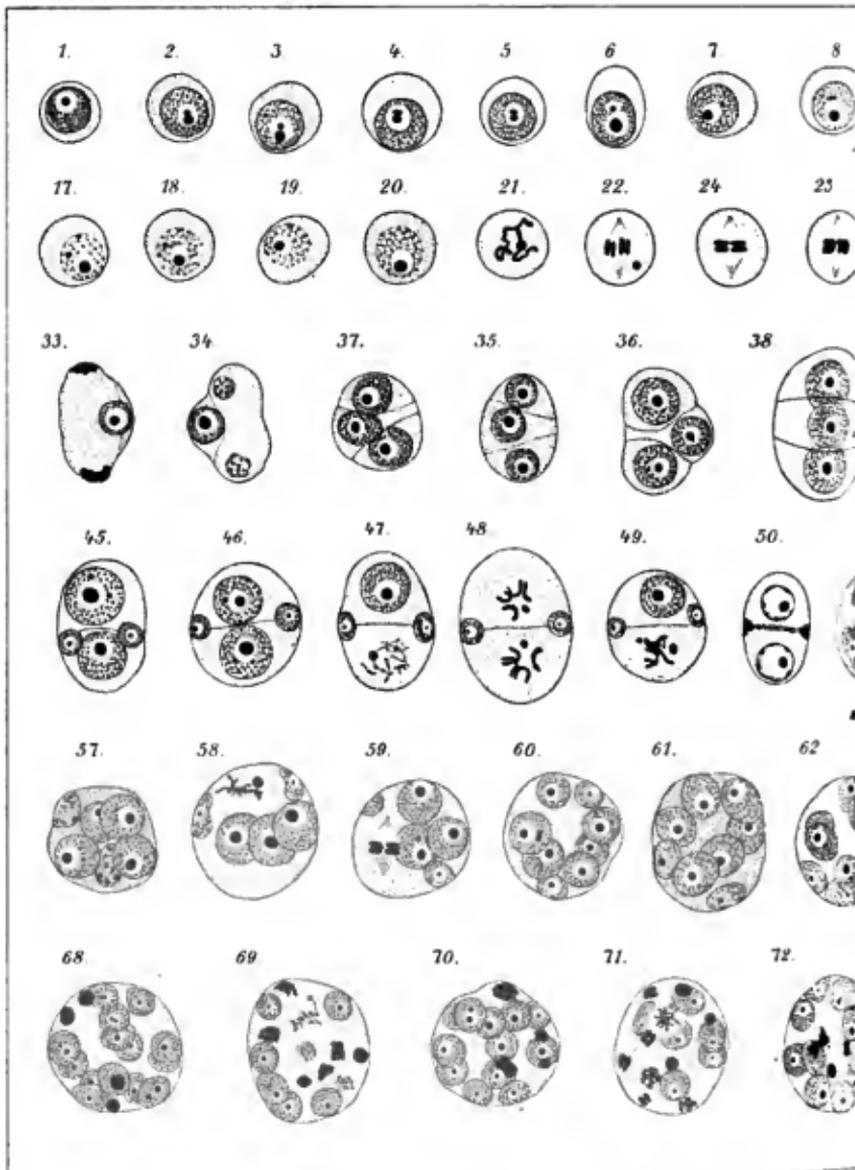
Tafelerklärung.

Tafel XIII.

- Fig. 1—93, 97—99. *Myxobolus pfeifferi*.
 Fig. 1—27. Propagationszellen.
 Fig. 2—20. Bildung des Sekundär Caryosoms und der Centriolen.
 Fig. 21—27. Kernteilung.
 Fig. 28—29. Zellteilung der Propagationszellen.
 Fig. 30—39. Propagationszellhaufen.
 Fig. 40—43. Bildung der Gametoplasten.
 Fig. 44. Kernteilung eines Gametoplasten.
 Fig. 45—75. Sporencysten.
 Fig. 76. Ausbildung der Sporen.

Tafel XIV.

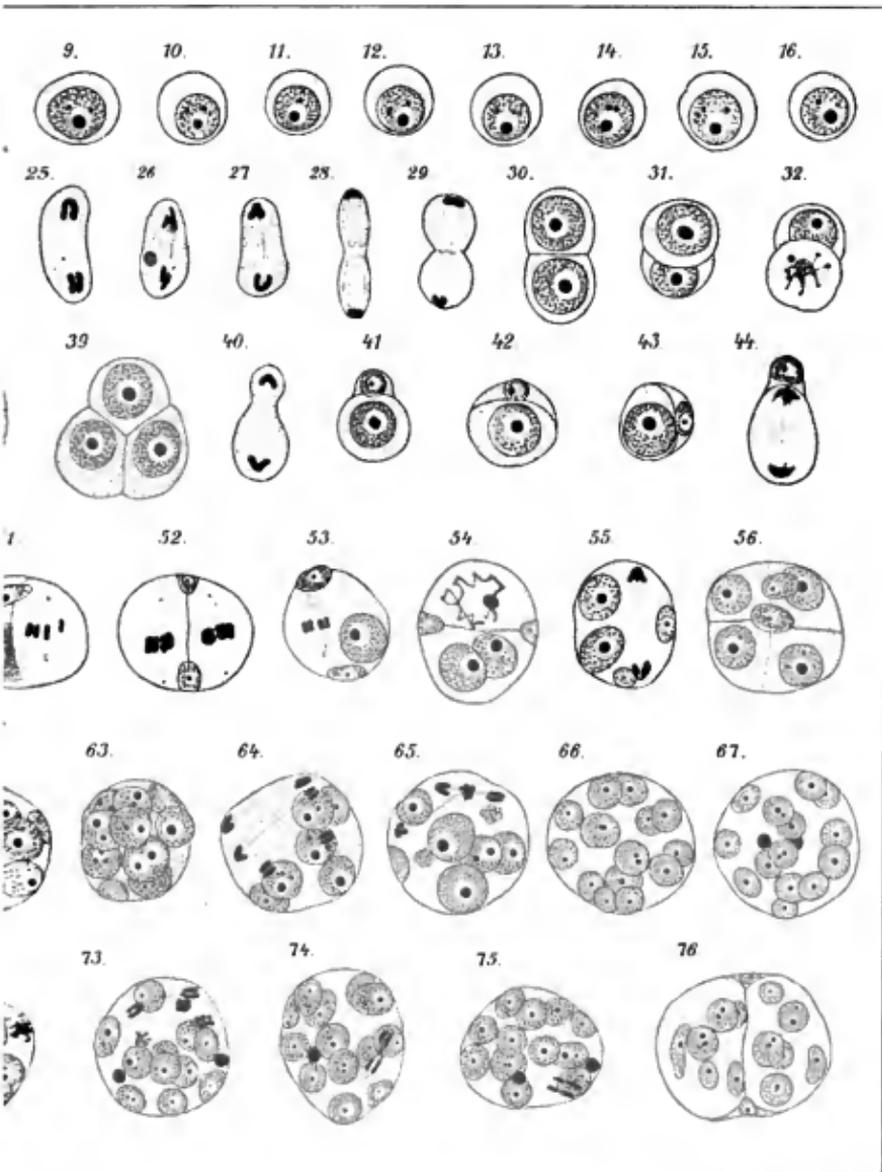
- Fig. 77—78. Ausbildung der Sporen.
Fig. 79—93. Sporen.
Fig. 79—81. Jugendliche Sporen.
Fig. 82—87. Copulation der Kerne; ein Plasmakeim (Copula) der Spore.
Fig. 88—93. Sporen nach dem Leben.
Fig. 92—93. Nach Behandlung mit LYOOL'scher Lösung.
Fig. 94—96. Sporen von *Myxobolus squamae*.
Fig. 97. Somatischer Kern von *Myxobolus pfeifferi*; Caryosom mit Binnenkörper.
Fig. 98—99. Parasitenherd von *Myxobolus pfeifferi* nach dem Leben. Fig. 98 vom 24. 7., Fig. 99 vom 30. 6.

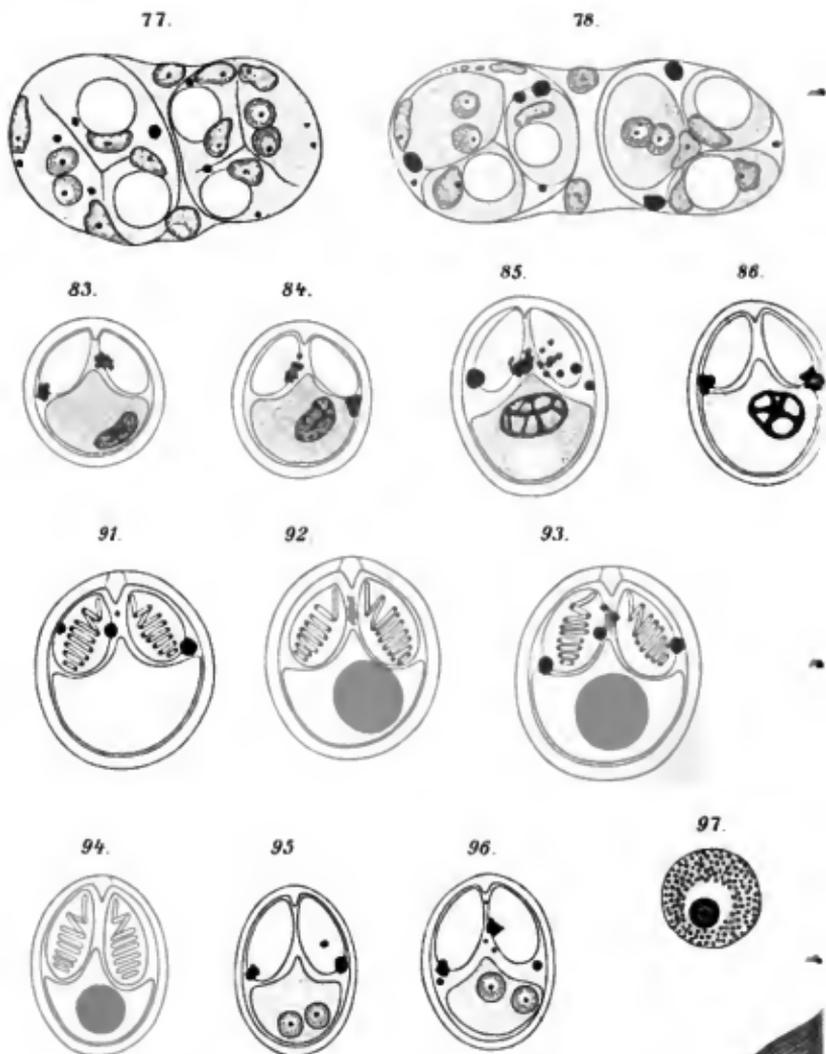


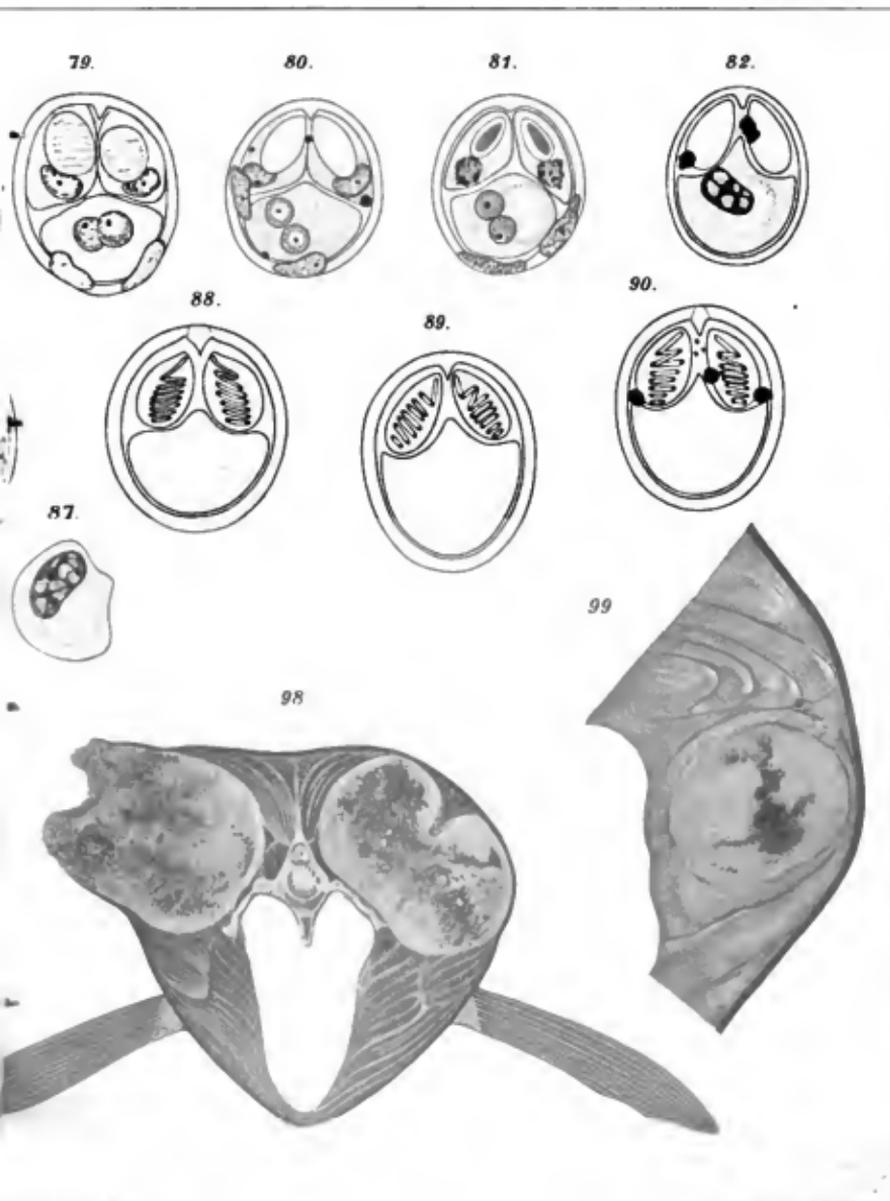
Keysschitz.

Verlag von Gustav

1909







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [11 1908](#)

Autor(en)/Author(s): Keysselitz G.

Artikel/Article: [Die Entwicklung von Myxobolus pfeifferi Th. I. Teil](#)

[251-275](#)