

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

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

### **II.**

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

Von

**Heinrich Prell** (Tübingen).

---

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

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

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

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

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

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

Eine dritte Richtung der Erklärungsversuche für die Gleit-

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Über das feinere reizphysiologische Verhalten der Gregarinen

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

### Literaturverzeichnis.

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

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

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [42 1921](#)

Autor(en)/Author(s): Prell Heinrich

Artikel/Article: [Zur Theorie der sekretischen Ortsbewegung. II. 157-175](#)