

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

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

Die Hämodoccidien der Eidechsen.

**Vorbemerkungen und I. Teil: Die Entwicklungsgeschichte
von *Karyolysus*.**

Von
Eduard Reichenow.

(Hierzu Tafel 6—13 und 17 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

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

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

Einleitung.

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

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

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

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

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

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

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

Im Gegensatz zu dem Artenreichtum der Hämoccidien steht die Einförmigkeit, die uns bei der Betrachtung ihrer Entwicklung entgegentritt. Die große Mehrzahl der Arten stimmt in dieser Hinsicht mit *Karyolysus lacertae* grundsätzlich überein und ist daher in der gleichen Gattung unterzubringen. Nur drei Arten (davon zwei bei der Mauereidechse vorkommend) machen eine Ausnahme. Ich fasse diese Arten — die ihrerseits entwicklungsgeschichtlich übereinstimmen — in der neuen Gattung *Schellackia* zusammen, einer Gattung, die nahe verwandtschaftliche Beziehung zu *Lankesterella* zeigt, deren einziger sicherer Vertreter *L. minima* des Wasserfrosches ist (REICHENOW 1919). In *Schellackia* treten uns zum erstenmal — wenn wir das stark vom Typus abweichende und noch nicht genügend bekannte *Leucocytozoon* beiseite lassen — typische Vertreter der Eimerideen als Blutparasiten entgegen¹⁾.

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

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

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

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

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

Der Überträger.

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

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

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

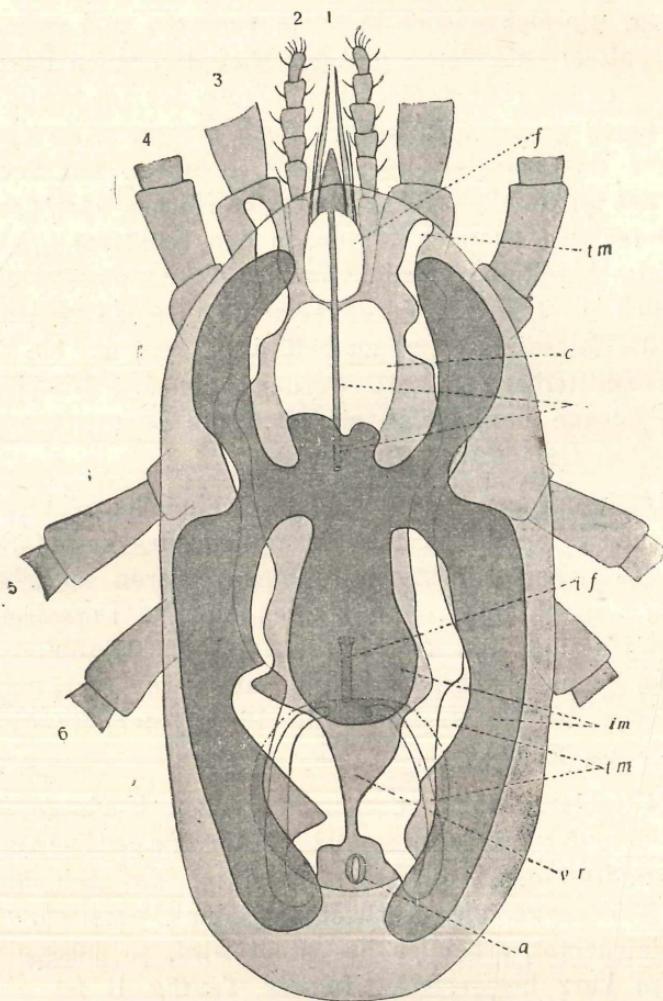
abfallen, sind sie meist schon gepaart: die größere weibliche trägt die kleinere männliche Nympe auf ihrem Rücken. Das Pärchen sucht einen geschützten Ort auf und bevorzugt hierbei trockenen Eidechsenkot, zwischen dessen Chitintrümmern es sich festsetzt. Die Verdauung geht sehr schnell vor sich, wenn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

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

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

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

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



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

des Verdauungsvorganges, sowie auf eine solche der weiblichen Geschlechtsorgane.

Die Textfig. A stellt die Verdauungs- und Excretionsorgane einer

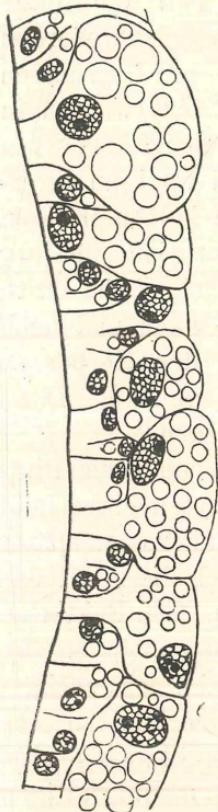
jungen noch nüchternen weiblichen Milbe nach der Rekonstruktion aus einer Schnittserie dar. Das von dem muskulösen Pharynx (*f*) angesaugte Blut ergießt sich durch den engen Ösophagus (*e*), der das Gehirn (*c*) durchbohrt, in den Mitteldarm (*im*). Der Mitteldarm ist, wie das allgemein bei den Arachnoiden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

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

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

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

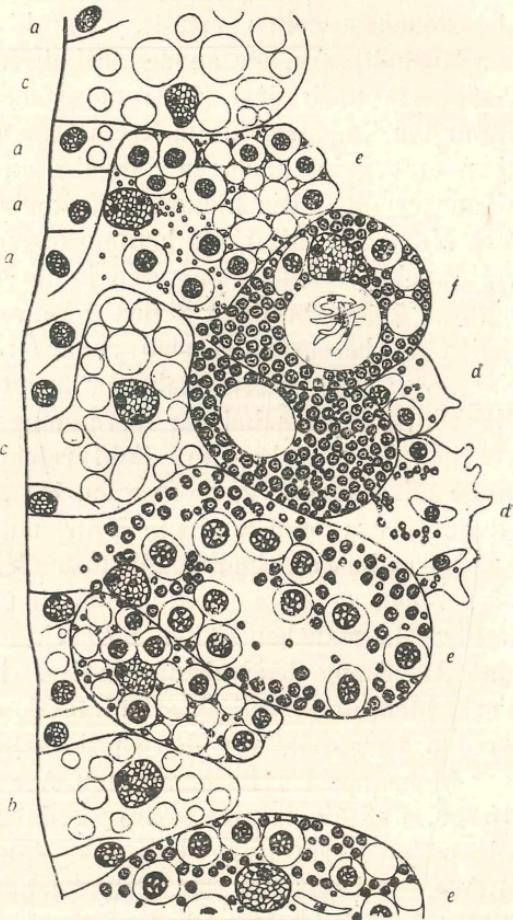
Wenn sich der Mitteldarm gefüllt hat, dann bilden die größten kolbenförmigen Zellen Pseudopodien aus, mit deren Hilfe sie sich die Eidechsenblutkörperchen einverleiben (Textfig. C d). Haben sie



Textfig. B.

Textfig. B. Schnitt durch ein Stück Darmwand von *Liponyssus* vor der Nahrungs-aufnahme. Vergr. 800.

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



Textfig. C.

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

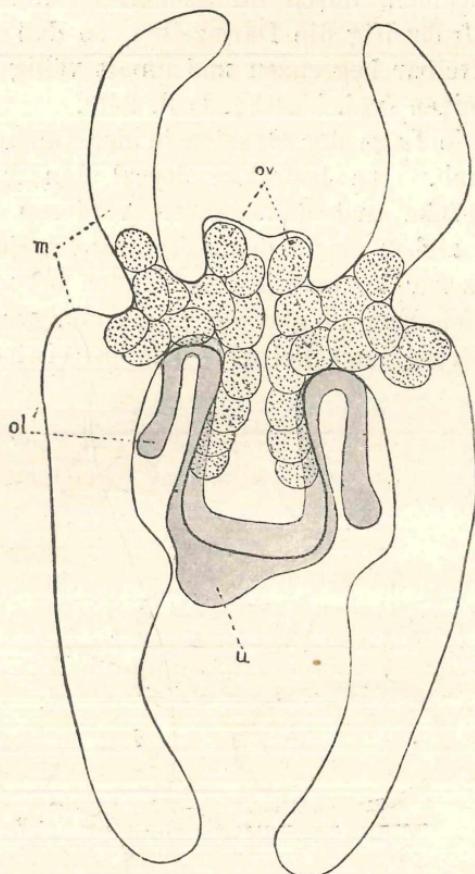
holt sich so oft, bis die Zelle mit Pigmentkörnern gänzlich vollgepfropft und damit zu weiterer Tätigkeit unfähig ist (*f* und die daneben liegende Zelle). Die verbrauchten Phagocyten lösen sich aus dem Epithelverbande los und schwimmen dann frei im Darmlumen, wo sie zum Teil zerfallen (vgl. Textfig.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

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

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

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

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

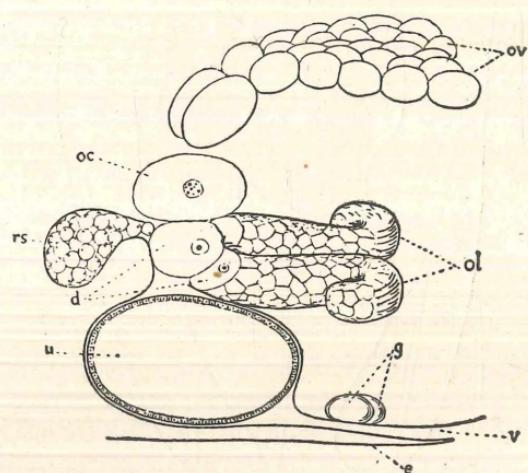


Textfig. D. Lage der Ovarien (ov) von *Liponyssus* unter dem Darm ist der Uterus (u) und der paarige Dotterstock (ol) sichtbar.

bar begrenzen und dann als Teile des Epithels erscheinen. Da die Symbionten regelmäßig auf die Nachkommenschaft übertragen werden, so findet man die Stäbchen oder Fäden auch innerhalb der Dotterschollen der Eier. Ich gehe auf diese Befunde in einer anderen Arbeit näher ein und habe hier nur kurz darauf hingedeutet, weil sie — besonders in den Eiern — zu Irrtümern Anlaß geben können. Schließlich finden wir — wie gesagt — zwischen den Zellen

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

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



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

Die Eier treten aus den Ovarien einzeln in Zeitabständen von mehreren Stunden heraus und liegen dann zunächst frei in der Leibeshöhle unter dem mittleren hinteren Blindsack (Textfigur E *oc*). Hier erfolgt die Befruchtung durch ein aus dem Receptaculum seminis (*rs*) austretendes amöboides Spermatozoon; gleichzeitig wächst das Ei stark heran, hauptsächlich durch Verschmelzung mit mehreren Dotterzellen (*d*), die in dem paarigen Dotter-

stock (organum lyriforme, MICHAEL) (Textfig. D u. E *ol*) gebildet werden und sich vor den Uteruseingang schieben. Hat das Ei seine endgültige Größe erreicht, dann tritt es in den Uterus (*u*) über. Hier beginnt sofort die Entwicklung, die in den wenigen Stunden bis zur Ablage soweit geht, daß wir ein ausgebildetes Blastoderm und

auch Entodermzellen finden (Taf. 6, Fig. 8). Die Chitinhülle des Eies scheint lediglich ein Erzeugnis des Blastoderms — ohne Beitrag seitens des Muttertieres — zu sein. Die Ablage erfolgt durch die nach vorn gerichtete, von der beweglichen Genitalplatte (Epigynum, *e*) überdeckte Legeröhre (*v*). In die Röhre mündet ein Drüsenspaar (*g*), das derartig mit Muskeln verbunden ist, daß es sich bei der Öffnung der Röhre beim Eiaustritt entleert. Vermutlich gibt das Sekret dieser Drüsen dem Ei die klebrige Beschaffenheit, vermöge deren es an der Unterlage, auf die es von der Mutter gesetzt wird, haften bleibt.

Technik.

Die gleichen Methoden, die ich in meinen früheren Hämococcidienarbeiten beschrieben habe, sind auch bei der vorliegenden Untersuchung zur Anwendung gelangt. Nicht genug kann betont werden, daß bei derartigen Arbeiten das Experiment im Vordergrunde stehen muß, wenn man zu gesicherten Ergebnissen gelangen will. Die Beschreibung und Deutung von Parasitenformen, wie sie sich zufällig in aufgesammelten Wirten und Zwischenwirten finden, führt zu mehr oder weniger kühnen Hypothesen, die sich fast stets als unrichtig erweisen werden, da die Phantasie auch des kühnsten Theoretikers der Mannigfaltigkeit der Natur nicht gewachsen ist.

Die experimentelle Infektion sowohl der Milben als der Eidechsen bildet daher die Grundlage der folgenden Darstellung. Freilich ist dieser Weg mühsam und zeitraubend, und das erstrebenswerte Ziel, alle Befunde experimentell zu stützen ist wohl kaum je erreichbar, denn auch dem scheinbar einfachsten Experiment stellen sich bekanntlich bei der Durchführung zahllose Hindernisse in den Weg. Auf die Schwierigkeiten bei den Infektionsversuchen werden wir später einzugehen haben.

Verhältnismäßig leicht gestaltet sich, wie ich das bereits in meiner Arbeit über *Karyolysus lacertae* ausgeführt habe, die Züchtung der Milben. Den dort angegebenen Weg habe ich noch vereinfacht, indem ich die Kristallisierschälchen mit den Milben nicht zudeckte, sondern nur den Rand mit Vaseline bestrich. Die Schälchen stellte ich in größerer Anzahl zusammen mit einem Wasser enthaltenden Gefäß unter eine gemeinsame Glasglocke. Man muß dickwandige Schälchen mit abgeschliffenem Rande verwenden, damit die auf-

getragene Vaseline nicht bei höherer Temperatur an den Innenwänden hinunterläuft.

Bei den Versuchen experimenteller Infektion der Milben empfiehlt es sich, keine Vaseline zu verwenden, sondern über den Rand des Gefäßes, in dem man Eidechse und Milben zusammengebracht hat, ein straff gespanntes Tuch zu binden. Man findet dann am nächsten Morgen die vollgesogenen Milben zum größten Teil an dem Tuche sitzend. Hat die Eidechse im Glase Kot abgelegt, so muß man auch diesen zerstückeln und untersuchen, da die Milben gern darin einen Schlupfwinkel suchen (vgl. S. 184).

Bei der Untersuchung der Milben auf Schnitten bin ich früher zu keinen befriedigenden Ergebnissen gelangt, da ich damals nur eine beschränkte Zahl von Versuchen in dieser Richtung ausführen konnte. Bei den vorliegenden Untersuchungen habe ich eine gute Konservierung der Milben, wenn diese entweder nüchtern oder im Stadium vorgeschrittener Verdauung waren, mit CARNOY's Gemisch erzielt, das im Reagenzrörchen bis zum Aufbrausen erhitzt und dann schnell über das Tier ausgegossen wurde. Auch die Fixierung der Parasiten ist hierbei in allen Teilen des Milbenkörpers zufriedenstellend, wenn auch nicht ganz so gut wie im Zupfpräparat. Nur bei Milben, die noch ganz mit unverdaultem Blute angefüllt sind — also etwa innerhalb der ersten 24 Stunden nach dem Saugen — läßt auch bei dieser Methode die Konservierung etwas zu wünschen übrig; auch brechen in diesen Fällen die Schnitte leicht, und vollständige Schnittreihen sind daher schwer zu erzielen.

Im übrigen verweise ich bezüglich der Konservierungsweise auf meine früheren Angaben. Auf die völlige Wertlosigkeit der Trockenfixierung, die auf dem Gebiete der Blutparasiten-Forschung soviel Unheil angerichtet hat, braucht wohl nicht mehr von neuem hingewiesen zu werden; sie ist bei den Hämococciden selbst für die Artunterscheidung unbrauchbar und ist für diagnostische Zwecke überflüssig, da über das Vorhandensein einer Infektion viel schneller und besser die Untersuchung eines frischen Blutpräparates belehrt. Erfreulicherweise sind Beschreibungen, die sich auf diese rohe Methode gründen, in den letzten Jahren selten geworden.

Die Beschreibung der einzelnen Entwicklungsformen der verschiedenen Arten stützt sich auch in dieser Arbeit auf Präparate, die mit DELAFIELD's Hämatoxylin gefärbt sind. In manchen Fällen geben andere Färbungen klarere Bilder und sind daher nebenbei zur Anwendung gelangt; mit keiner aber erzielt man so allgemein befriedigende Ergebnisse. Abgesehen davon besteht ein Hauptziel

der Beschreibung darin, die Formen der verschiedenen Arten vergleichen und unterscheiden zu können, und dies ist nur möglich, wenn man der Darstellung und vor allem den Abbildungen stets in gleicher Weise behandeltes Material zugrunde legt.

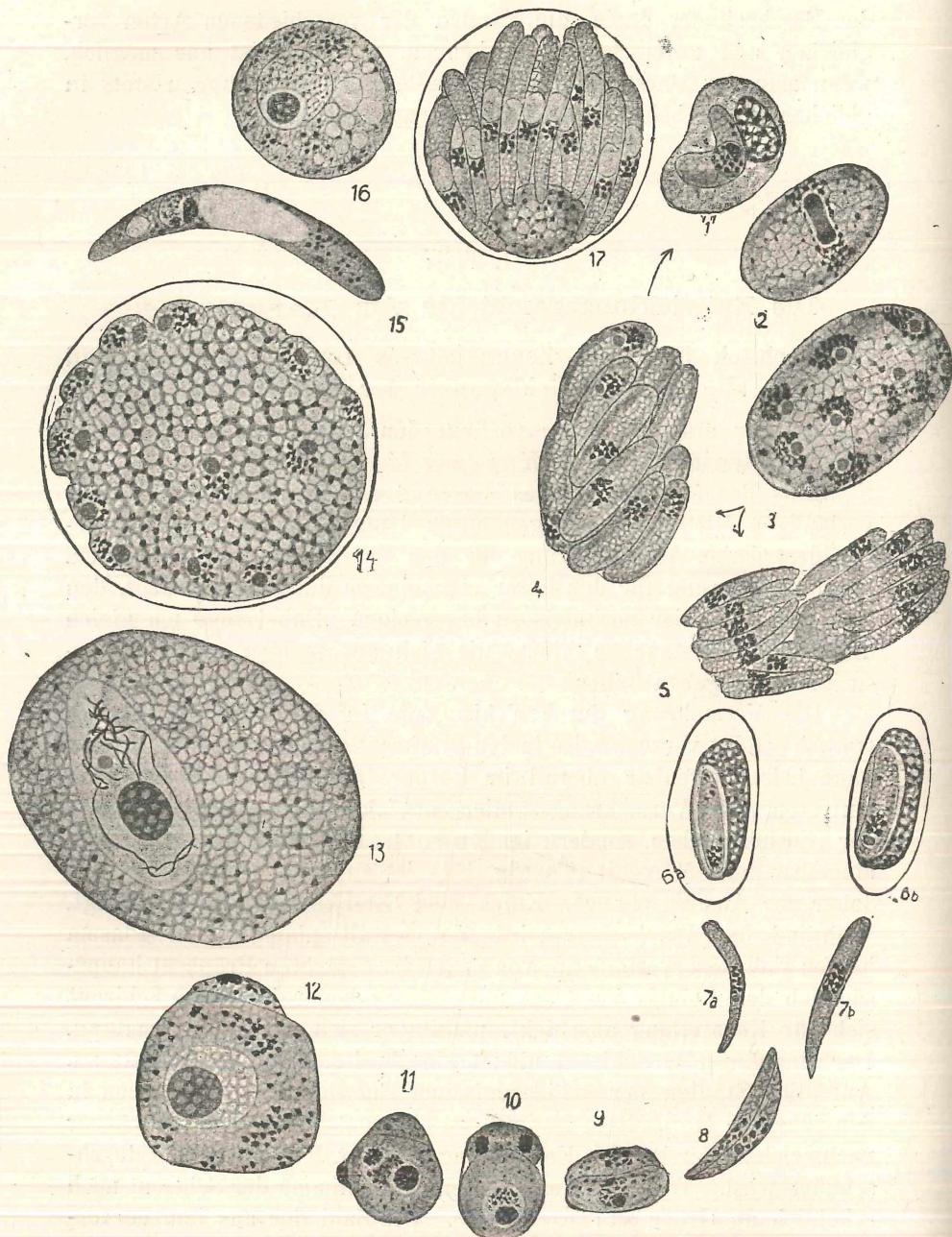
I. Teil:

Die Entwicklungsgeschichte von *Karyolysus*.

1. Überblick über den Zeugungskreis von *K. lacertae* und allgemeine Gesichtspunkte der Darstellung.

Da der erste Teil der vorliegenden Arbeit eine Fortsetzung meiner Untersuchungen an *Karyolysus lacertae* darstellt, so ist die Kenntnis des Zeugungskreises dieser Art, wie ich ihn in meiner vorläufigen Mitteilung der genannten Untersuchungen (1912 b) geschildert habe, Voraussetzung für das Verständnis des Folgenden. Zur Erleichterung für den Leser erscheint es daher angebracht, den Zeugungskreis hier nochmals zu besprechen. Dabei füge ich gleich diejenigen Ergänzungen hinzu, die sich aus meinen neuen Untersuchungen ergeben haben.

Die Vermehrung durch Schizogonie in der Eidechse *Lacerta muralis* erfolgt vorzugsweise in den Blutkapillaren der inneren Organe, kann jedoch offenbar überall im Körper in kapillaren Blutgefäßen auftreten. Die Vermehrungsstadien entwickeln sich nicht innerhalb der Blutkörperchen, sondern im Endothel der Gefäße. Der frisch eingedrungene Merozoit (Textfig. F 1) ist zunächst membranlos und daher zur Ausführung von Knick- und Streckbewegungen befähigt. Während des Wachstums wird die Gestalt plumper; im Plasma häufen sich Reservestoffe an, von denen im gefärbten Präparat hauptsächlich das Volutin ins Auge fällt. Kurz bevor der junge Schizont sich zur Kernteilung anschickt, umgibt er sich mit einer Membran. Der eingekapselte Schizont nimmt eine breite, eiförmige Gestalt an. Auf allen Stadien der schizogonischen Entwicklung, auch schon in den jüngsten Merozoiten, ist im Kern ein randständiger Binnenkörper nachweisbar, der bei der Kernteilung (Textfig. F 2) gleichfalls durchschnürt wird. Während der Kernteilungen nimmt der Schizont noch erheblich an Größe zu (Textfig. F 3). Die Zahl der aus ihm hervorgehenden Merozoiten beträgt zwischen 8 und 30; bei ihrer Abschnürung bleibt stets ein Restkörper übrig. Die Merozoiten bleiben



Textfig. F. Zeugungskreis von *Karyolysis lacertae* Vergr. 1000.
(Erklärung im Text.)

längere Zeit in der Cyste vereinigt und wachsen auf Kosten des Restkörpers heran, der daher in der reifen Cyste nicht mehr nachweisbar ist (Textfig. F 4). Schließlich öffnet sich die Cyste und die Merozoiten wandern in andere Endothelzellen ein, wo sie von neuem zu Schizonten heranwachsen.

Diejenigen Schizonten, aus denen bei vorgerückter Infektion die geschlechtlich differenzierten Formen hervorgehen, unterscheiden sich von den anderen dadurch, daß bei gleicher Zellgröße zahlreichere Merozoiten in ihnen gebildet werden. Diese Merozoiten bleiben klein, ein Binnenkörper ist in ihnen nicht nachzuweisen (Textfig. F 5). Geschlechtsunterschiede sind weder an den Schizonten noch an den jungen Gametocyten erkennbar. Die letzteren dringen in Erythrocyten ein und umgeben sich dort sehr bald mit einer kräftigen Membran. In den eingekapselten Parasiten rückt der Kern an das Ende der Zelle (Textfig. F 6 a u. b). Die weiblichen Formen wachsen etwas heran und in ihrem Kerne wird an dem dem Zellpole zugekehrten Rande ein Binnenkörper deutlich (Textfig. F 6 b). Doch bleiben die Geschlechter, solange die Parasiten in den Blutkörperchen enthalten sind, schwierig unterscheidbar, da zwischen den in Textfigur F 6 a u. b dargestellten Bildern alle Übergänge vorhanden sind.

Wenn im Darme eines Weibchens der Milbe *Liponyssus saurarum* die Geschlechtsformen frei werden und eine wurmförmige Gestalt annehmen, dann werden die Geschlechtsunterschiede deutlicher. Die weiblichen Formen, die *Macrogameten* (Textfig. F 7 b) sind durch einen mehr aufgelockerten Kern und großen Binnenkörper, sowie durch eine breitere Gestalt von den männlichen, den *Microgametocyten* (Textfig. F 7 a), in denen jetzt auch ein kleiner Binnenkörper nachweisbar wird, unterschieden. Je ein weiblicher und ein männlicher Parasit legen sich der Länge nach zu einem charakteristischen, an die Conjugationen der Infusorien erinnernden Gebilde aneinander (Textfig. F 8). Die so vereinigten Paare dringen in eine Darmepithelzelle ein, verkürzen sich dort (Textfig. F 9), umgeben sich mit einer gemeinsamen Membran und nehmen schließlich mehr oder weniger Kugelgestalt an (Textfig. F 10). Während der Macrogamet erheblich heranwächst, teilt sich der Kern des Microgametocyten einmal, und aus den beiden Tochterkernen (Textfig. F 10) gehen zwei Microgameten hervor, im Gegensatz zu allen anderen bisher bekannten Coccidien vom *Adelea*-Typus, bei denen eine zweimalige Kernteilung zur Bildung von vier Microgameten führt. Bei der Kernteilung im Microgametocyt bleibt der Binnenkörper unbe-

teiligt in der Mitte liegen (Textfig. F 10) und ist auch später in dem kernlosen Restkörper noch nachzuweisen (Textfig. F 11).

Wenn die beiden Microgameten sich von dem Restkörper losgelöst haben, dann ist auch der Macrogamet zur Befruchtung reif. Sein Kern erscheint jetzt deutlich gegen das umgebende Plasma abgegrenzt und bläschenförmig, er liegt an einer Stelle der Zelloberfläche unmittelbar an. An dieser Stelle dringt der eine der Microgameten in den Macrogameten und in seinen Kern hinein, der zweite Macrogamet bleibt an der Oberfläche der weiblichen Zelle liegen (Textfig. F 11). In meiner früheren Darstellung habe ich angenommen, daß der befruchtete Macrogamet sich unmittelbar in eine bewegliche Form, einen Ookineten, umwandelt. Diese Auffassung ist irrtümlich. Vielmehr wächst die Oocyste stark heran (Textfig. F 12), es kommt, wie bei allen Coccidien zur Bildung einer Befruchtungsspindel (Textfig. F 13), und dann beginnt der Kern sich zu teilen. Die erste Kernteilung der Sporogonie ist — wie wir später ausführen werden — eine Reduktionsteilung. Während der Kernteilungen bleibt der Binnenkörper, wie bei der Schizogonie, dauernd erhalten und wird jedesmal gleichfalls durchschnürt. Nach Beendung der Kernteilungen (Textfig. F 14) zerfällt die Oocyste in große wurmförmige, an Reservestoffen reiche Gebilde (Textfig. F 15). Diese Formen, die ich früher für Ookineten gehalten habe, sind auch keine Sporozoitiden, da die Sporogonie noch nicht zum Abschluß gekommen ist: ich bezeichne sie als Sporokineten.

Die Sporokineten, die eine erhebliche Länge — 40—50 μ — erreichen, dringen in die Eier der Milbe ein, in deren Dottermasse sie sich anhäufen. Hier kugeln sie sich während der Entwicklung des Embryos ab und umgeben sich mit einer Membran. Die einkernige Cyste, die wir als Sporocyste zu bezeichnen haben, da in ihr die Sporozoitiden entstehen, ist durch einen auffallend großen Binnenkörper ausgezeichnet (Textfig. F 16). Bei den nun folgenden Kernteilungen wird, wie früher, der Binnenkörper gleichfalls durchgeschnürt. Etwa zu der Zeit, da die Kernteilungen der Sporozoitidenbildung im Gange sind, schlüpfen die Milbenlarven aus dem Ei. Wenn sich die Larve zur Nymphe häutet, dann sind die Kernteilungen beendet und die Sporozoitiden schnüren sich unter Zurücklassung eines Restkörpers ab (Textfig. F 17). Die nüchterne Nymphe enthält bereits die reifen Cysten, deren Durchmesser etwa 20—25 μ beträgt und die 20—30 Sporozoitiden enthalten. Nur wenn die Nymphen von Eidechsen gefressen werden, öffnen sich in deren Darme die Cysten. Die Sporozoitiden sind im Darmsaft der Eidechse

lebhaft beweglich und gelangen durch das Darmepithel (wie in der vorliegenden Arbeit an einer verwandten Art gezeigt wird) in den Blutkreislauf. Die ersten Gametocyten findet man 6 Wochen nach der Infektion im Blute der Eidechsen.

An diesen kurzen Überblick über den Zeugungskreis von *Karyolysus lacertae* will ich noch ein paar Bemerkungen anknüpfen, die die allgemeinen Gesichtspunkte für die Form der Darstellung betreffen. Bei dem Entwurf des Zeugungskreises von *K. lacertae*, ebenso wie desjenigen von *Haemogregarina stepanowi* (1910), habe ich die klassische Anordnung beibehalten, die auf SCHAUDINN's Untersuchungen an *Eimeria schubergi* beruht. Diese Übereinstimmung erleichtert den Vergleich. Wenn bei denjenigen Coccidien, deren gesamte Entwicklung auf einen Wirt beschränkt ist, die schizogonische Entwicklung an den Anfang gestellt wird, so ist hierfür lediglich der Umstand maßgebend, daß mit diesen Stadien die Infektion des Wirtes beginnt. Eine solche Anordnung führt ganz naturgemäß zur Unterscheidung einer dem Geschlechtsakte voraufgehenden und einer ihm folgenden Vermehrungsweise, die von SCHAUDINN noch besonders als ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung unterschieden worden ist. Es empfiehlt sich, diese Betrachtungsweise, die in der Folgezeit vielfach angenommen worden ist, fallen zu lassen, da sie unseren gegenwärtigen Vorstellungen nicht mehr entspricht. Wir wissen heute, daß die geschlechtliche Vereinigung ein Vorgang ist, der mit der Fortpflanzung — sofern man sie gleich Vermehrung versteht — nicht das geringste zu tun hat: die Verschmelzung zweier Zellindividuen bedeutet im Gegenteil eine Verminderung der Individuenzahl, und außerdem kann diesem Akte ebensowohl eine Hemmung wie eine Anregung der Vermehrung folgen (vgl. HERTWIG 1902, HARTMANN 1914).

Ebensowenig wie die Unterscheidung einer geschlechtlichen und einer ungeschlechtlichen Fortpflanzung ist aber diejenige einer Vermehrung vor und nach der Befruchtung berechtigt. Der Befruchtungsakt ist ein Anfang: nur durch die Vereinigung zweier Organismen wird ein neuer Organismus gebildet; alle aus den späteren Teilungen hervorgehenden Individuen sind nur Teile dieses einen Organismus, deren Gesamtheit wir zutreffend mit HAECKER (1912) der Keimbahn der Metazoen vergleichen können. Hier wie dort stellen das Ende der Entwicklung die geschlechtlich differenzierten Zellen dar.

Aus dieser Einsicht ergibt sich, daß die Sporogonie der Coccidien ein Vorgang ist, der den Beginn und nicht das Ende der Ver-

mehrungstätigkeit darstellt. Wenn bei den Coccidien der durch den Copulationsakt neu entstandene Organismus schon vor seinem Eindringen in ein neues Wirtstier zur Vermehrung schreitet, so erklärt sich dieses Verhalten zur Genüge aus den günstigeren Aussichten, die ein Zerfall in zahlreiche Teile für die Neuinfektion bietet. Das Auftreten sog. Dauerformen am Ende der Sporogonie darf uns ebenso wenig verführen, hierin den Abschluß einer Entwicklung zu sehen. Bei den blutbewohnenden Coccidien sind z. B. die Gametocyten, die monatelang im Blute ihres Wirtes kreisen können, die eigentlichen „Dauerformen“, während diese Arten auf dem Sporozitenstadium nicht sehr lange verharren können, wie das besonders die vorliegende Arbeit zeigen wird.

Wenn wir bei der Darstellung der Lebensgeschichte von Coccidien diesen Zusammenhängen Rechnung tragen wollen, so müßten wir mit dem Stadium der erfolgten Befruchtung die Schilderung beginnen. Doch stellen die vor und nach der Befruchtung zur Beobachtung kommenden Bilder eine Kette von Vorgängen dar, die in der Beschreibung auseinanderzureißen nicht von Vorteil wäre. Für das Verständnis des jungen Organismus ist daher die Kenntnis der Eltern vonnöten, und so empfiehlt es sich, bei der Darstellung von den erwachsenen Geschlechtsformen auszugehen. In dieser Weise bin ich — allerdings aus praktischen Erwägungen — bereits bei meinen früheren Hämoccidienarbeiten verfahren. Der Beginn der Schilderung an dieser Stelle wird dadurch erleichtert, daß bei den wirtwechselnden Arten mit diesem Stadium die Entwicklung in dem einen der beiden Wirte ihren Anfang nimmt.

Bei den in der Umgebung Madrids untersuchten Eidechsenarten habe ich im ganzen acht Parasitenarten unterscheiden können, die auf Grund ihrer Entwicklungsgeschichte zu der Gattung *Karyolysus* zu stellen sind. Von der Mehrzahl dieser Arten habe ich die Entwicklung vollständig untersucht, von den übrigen wurde wenigstens eine Anzahl bezeichnender Entwicklungsstadien gewonnen. Wollte ich hier die bei den einzelnen Arten gewonnenen Ergebnisse nach der Reihe zur Darstellung bringen, so würde jede Entwicklungsgeschichte in den wesentlichen Punkten eine Wiederholung der vorhergehenden sein, da wir auf allen Entwicklungsstadien nur geringe Verschiedenheiten von grundsätzlich gleichartigen Vorgängen erblicken. Andererseits würde eine gemeinsame Besprechung der einzelnen Arten und eine Beschreibung der individuellen Verschiedenheiten auf jedem Entwicklungsstadium die Darstellung höchst unübersichtlich und verwirrend gestalten. Ich wähle daher in der

Hauptsache nur zwei Arten als Beispiele und erwähne andere Arten nur gelegentlich; was bei den verschiedenen Arten an charakteristischen Bildern besondere Erwähnung verdient, wird im zweiten Teil bei der systematischen Besprechung seinen Platz finden.

Trotz der grundsätzlichen Übereinstimmung auf allen Entwicklungsstadien können wir die *Karyolysus*-Arten doch in zwei Gruppen teilen, die dadurch gekennzeichnet sind, daß die erste ihre Entwicklung im D a r m e, die zweite in der L e i b e s h ö h l e der Milbe nimmt. Zu der ersten Gruppe gehört auch die von mir in Rovigno untersuchte Art. Da ich diese, wie ich schon in der Einleitung erwähnt habe, in der Umgegend Madrids nicht aufgefunden habe, so wähle ich als Vertreter der Gruppe eine andere Art aus *Lacerta muralis*: *Karyolysus bicapsulatus* (*Haemogregarina bicapsulata*, FRANÇA 1910).

Der Name dieser Art ist nicht ganz zutreffend gewählt, denn die reifen Gametocyten im Eidechsenblut, auf die er sich bezieht, sind, wie andere Arten auch, von einer Kapsel allseitig umgeben. Die Wand dieser Kapsel weist aber an beiden Polen eine kalottenförmige Verdickung auf, die durch eine starke Färbbarkeit mit basischen Farbstoffen ausgezeichnet ist. In halber Höhe der Kapsel springt von der Wand nach innen ein halbkugeliges, am lebenden Objekt stark lichtbrechendes Gebilde vor, das auch FRANÇA in seiner Beschreibung erwähnt. Es ist auch in konservierten Präparaten bei geeigneter Beleuchtung nachweisbar, färbbar ist es mit sauren Farbstoffen, z. B. Eosin. Die Eigentümlichkeiten des Baues sind am besten an leeren Kapseln zu erkennen (Textfig. G).

Textfig. G. Leere Kapsel eines Gametocyt von *Karyolysus bicapsulatus* nach Färbung mit DELAFIELD's Hämatoxylin.
Vergr. 2500.



Als Vertreter der zweiten Gruppe wähle ich die hauptsächlich bei *L. viridis* verbreitete Art *Karyolysus biretortus* (*Haemogregarina biretorta*, NICOLLE, 1904). Zu dieser Gruppe gehört auch die wiederholt aus *Lacerta muralis* beschriebene große zweischenklige Form *K. lacazei* (*Danilewskya lacazei*, LABBÉ, 1894), die wir hier gleichfalls mehrfach heranziehen müssen. Die zweischenkligen Parasiten sind keine Schizonten, wie Woodcock im Hinblick auf meine Befunde bei *Haemogregarina stepanowi* angenommen hat, sondern stellen die Gametocyten dieser Art dar.

2. Das Schicksal der Gametocyten in der Milbe.

Die Vorgänge, die sich im Darme der Milbe nach der Aufnahme *Karyolysus*-haltigen Eidechsenblutes abspielen, sind sehr viel zusammengesetzterer und eigenartigerer Natur, als dies nach den kurzen Angaben in meiner früheren *Karyolysus*-Arbeit erscheint. Dort habe ich geäußert, daß die Gametocyten durch die Auflösung der Erythrocyten bei der Verdauung frei werden. Eine Auflösung der Eidechsenblutkörper im Darmlumen ist aber, wie wir bereits festgestellt haben (S. 188), ein Ausnahmefall; in der Regel bleiben sie so lange erhalten, bis sie bei der phagocytären Tätigkeit der Darmepithelzellen an die Reihe kommen. Die Gametocyten von *Karyolysus* aber verlassen früher oder später ihre Behausung.

Der Zeitpunkt des Ausschlüpfens der Gametocyten ist bei den Arten verschieden. Am schnellsten erfolgt es bei denen, die zu ihrer Weiterentwicklung in die Leibeshöhle der Milbe überwandern müssen. So findet man bei *K. biretortus* und *lacazei* schon wenige Stunden¹⁾ nach Beendung des Saugaktes der Milbe keinen Gametocyt mehr intraglobulär. Bei *K. bicapsulatus* und anderen Vertretern der „Darmgruppe“ setzt das Ausschlüpfen später ein und erfolgt auch nicht bei allen Individuen ungefähr gleichzeitig. 24 Stunden nach der Aufnahme des Blutes hat die Mehrzahl ihre Hülle verlassen. Man findet dann im Darminhalt die sehr widerstandsfähigen leeren Kapseln in ihrer Form gut erhalten vor; der Kapselwand liegt gewöhnlich, wie Textfig. G zeigt, noch der Rest des Erythrocytenkernes auf. Auch nach 48 Stunden sind intraglobuläre *bicapsulatus* noch zahlreich, vereinzelt kann man sie auch noch nach drei und vier Tagen beobachten. Es sind wohl hauptsächlich die noch nicht ganz reifen Gametocyten, die längere Zeit zögern, ihre Behausung zu verlassen. Zum Teil können sie, sofern sie einer frühzeitigen Phagocytose entgehen, ihre Reifung noch beendigen. Damit erklärt sich, daß man später immer einige Formen findet, die in der Entwicklung mehr oder weniger zurück sind, während die große Mehrzahl ungefähr das gleiche Stadium zeigt.

Das verschiedene Verhalten der einzelnen Arten in bezug auf den Zeitpunkt des Ausschlüpfens ist aus den morphologischen Verhältnissen leicht erklärlich. *K. biretortus* und *lacazei* befinden sich schon innerhalb des Erythrocyten sozusagen in Marschbereitschaft.

¹⁾ Alle Zeitangaben beziehen sich, soweit nichts anderes bemerkt ist, auf Entwicklungsverhältnisse bei warmer Temperatur, die also etwa zwischen 25° und 35° C schwankt.

Sie haben dort bereits die gleiche Gestalt, die sie auch als frei bewegliche Würmchen zeigen (vgl. für *biretortus* Tafelfig. 107 u. 108 mit 16 u. 17, für *lacazei* Fig. 24 u. 25 mit 26—28). Auch sind sie nur von einer zarten Hülle umgeben. Dagegen liegt *bicapsulatus* in seiner kräftigen Kapsel als typische Ruheform, die besonders durch die endständige Lage des Kernes gekennzeichnet ist (Fig. 93—95). Vor Antritt der Wanderschaft muß der Kern in die Mitte rücken und die bei den meisten Macrogameten breite, kurze Körperform (Fig. 95) in eine schlankere, längere Würmchengestalt verwandelt werden (Fig. 9).

Unmittelbar nachdem sich die Milbe mit Eidechsenblut vollgesogen hat, setzt in stürmischer Weise die phagocytäre Tätigkeit der Darmepithelzellen ein (vgl. S. 187). Dadurch gelangen mit den Erythrocyten auch die von ihnen beherbergten Parasiten in das Innere der Zellen. Ebenso werden die bereits ausgeschlüpften Individuen von den Pseudopodien erfaßt und den Phagocyten einverleibt (Taf. 6, Fig. 2). Daß die Beförderung der Parasiten in das Darmepithel im wesentlichen ohne ihr Zutun erfolgt, beweisen die Massenansammlungen (Fig. 3), die sich häufig gerade in solchen Zellen finden, die eine sehr lebhafte Verdauungstätigkeit entfalten. Wenn ein aktives Eindringen der Gametocyten eine größere Rolle spielte, dann müßte man die Coccidien mehr oder weniger gleichmäßig in der Darmwand verteilt finden. Von den in das Innere der phagocytären Darmzellen geratenen Parasiten erliegen die nicht geschlechtlich differenzierten Formen und auch die noch unreifen Gametocyten, ebenso wie die cellulären Elemente des Eidechsenblutes, sehr schnell der verdaulenden Tätigkeit der Zelle. Auch die reifen Gametocyten entgehen nicht alle diesem Schicksal.

Eigentümlicherweise ist der Prozentsatz der Gametocyten, die der intracellulären Verdauung entrinnen, in den einzelnen Milben ein sehr verschieden hoher. In zahlreichen Fällen gehen sie sämtlich zugrunde, so daß es überhaupt nicht zu einer Fortentwicklung in der Milbe kommt. Von den Ursachen, die diese Verschiedenheiten bedingen, ist die dem Verständnis zugänglichste die Temperatur. Zunächst bedarf *Karyolysis* überhaupt der Wärme zu seiner Entwicklung. Bei Temperaturen, die sich dauernd unter etwa 15° C bewegen, scheint es niemals zu einer Weiterentwicklung in der Milbe zu kommen. Die Jahreszeit an sich ist hierbei ohne Einfluß; ich habe im Dezember und Januar genau so gute experimentelle Infektionen wie im Sommer erzielt, wenn ich mit Eidechsen und Milben gearbeitet habe, die in Thermostaten gehalten wurden.

Aber auch bei höherer Temperatur kommt noch ein anderer Umstand in Betracht: Der Einfluß der Temperatur auf die Verdauungsgeschwindigkeit der Milbe ist nämlich auffallend stark (vgl. REICHENOW 1918 a), Verschiedenheiten von wenigen Graden bedingen hier merkliche Unterschiede. Da nicht anzunehmen ist, daß das Optimum für die Lebenstätigkeit des Parasiten mit dem für die Verdauungsleistung der Milbenzelle genau zusammenfällt, so wird das Schicksal der Gametocyten wesentlich davon abhängen, ob die zufällige Luftwärme sich mehr dem einen oder dem anderen Optimum nähert. Diesen Temperaturfaktor können wir zur Erklärung dafür heranziehen, daß der Erfolg von Infektionsversuchen, die an verschiedenen Tagen ausgeführt sind, ein sehr wechselvoller zu sein pflegt.

Daß aber auch unabhängig von äußeren Einflüssen ein verschiedenes Verhalten der einzelnen Milben in Betracht kommt, beweist der Umstand, daß gleichfalls in einer Reihe von Milben, die gleichzeitig an derselben Eidechse gefüttert und darauf alle in demselben Behälter untergebracht worden sind, das Infektionsergebnis im Einzelfalle ganz verschieden ist. Und zwar ist die Verschiedenheit eine derartige, daß in einer Reihe von 10—20 Milben die spätere Untersuchung der Eier nur selten eine annähernd gleichstarke Infektion zweier Individuen ergibt; in einem Falle kann man über hundert, in einem anderen nur ein oder zwei Parasiten im Ei finden, während gewöhnlich ein größerer oder geringerer Prozentsatz sich gänzlich parasitenfrei erweist.

Ich habe früher die Frage offen lassen müssen, ob der Umstand, daß bei zahlreichen Milbenweibchen ein Infektionsversuch erfolglos bleibt, vielleicht auf dem Vorkommen zweier sehr ähnlicher *Liponyssus*-Arten als Eidechsenparasiten beruht; nach meinen neueren Untersuchungen kommt eine Artverschiedenheit als Erklärung nicht in Betracht. Dies ergibt sich bereits aus der Tatsache, daß zwischen einer starken, der Zahl der mit dem Eidechsenblute aufgenommenen Gametocyten einigermaßen entsprechenden Infektion und einer völligen Sterilität alle Übergänge vorhanden sind; vor allem aber zeigt sich, daß von Milben, die dem gleichen Muttertier entstammen, ein Teil der Infektion zugänglich sein kann, der Rest dagegen nicht.

In einigen Fällen erklärt sich die schwache oder gänzlich ausbleibende Infektion der Milbe auch aus der erwähnten, nicht selten auftretenden Auflösung des Darminhaltes (S. 188). In dem bei der Auflösung der Blutkörperchen entstehenden, mehr oder weniger homogenen Nahrungsbrei sterben die noch nicht den Epithelzellen einverleibten Gametocyten regelmäßig ab; es ist also klar, daß je

nachdem, ob dieser Auflösungsvorgang unmittelbar nach der Nahrungs- aufnahme oder früher oder später während der Verdauung eintritt, entweder alle oder ein größerer oder geringerer Teil der Gametocyten zugrunde gehen.

Auch in Fällen, in denen die Verdauung der Milbe bis auf das letzte Blutkörpchen in völlig typischer Weise erfolgt, kann man beobachten, daß am Schlusse sämtliche Gametocyten verschwunden sind, während in anderen Milben der gleichen Versuchsreihe eine Weiterentwicklung erfolgt. Hierbei spielt der Umstand eine Rolle, daß auch bei gleicher Temperatur die Verdauungsgeschwindigkeit der Milben individuell verschieden ist. Schon äußerlich kann man dies daran erkennen, daß manche Milben schon ganz schwarz geworden sind, während andere noch deutlich rote Färbung zeigen. Die Untersuchung mehrerer Milben zum gleichen Zeitpunkt bestätigt die Tatsache. Es zeigt sich, daß die Erhaltungsbedingungen für die Gametocyten um so günstiger sind, je langsamer die Verdauung des Blutes vor sich geht. Ferner ist die Blutmenge, die eine Milbe während des Saugaktes in sich aufnimmt, sehr verschieden. Es ist klar, daß bei geringer Blutmenge unter sonst gleichen Verhältnissen die Verdauung viel schneller beendet ist. Ich habe den Eindruck gewonnen, daß in gut gesättigten Milben die Entwicklungsaussichten — besonders für *K. bicapsulatus* — günstiger sind. Auf derartige Ursachen habe ich schon früher bei *K. lacertae* die Tatsache zurückgeführt, daß in den sehr schnell verdauenden Nymphen der Milbe niemals eine Weiterentwicklung erfolgt. Die gleiche Beobachtung machen wir auch bei *K. bicapsulatus*.

Naturgemäß kommen für diejenigen *Karyolysus*-Arten, die in die Leibeshöhle der Milbe überwandern, die letzterwähnten Gesichtspunkte weniger in Betracht. Es überrascht daher nicht, daß wir bei *K. biretortus* und *lacazei*, besonders häufig bei ersterer Art, Entwicklungsstadien auch in den Nymphen von *Liponyssus* beobachten können. Von diesen Arten findet man niemals Massenansammlungen in den Darmepithelzellen, woraus hervorgeht, daß sie schnell durch das Epithel in die Leibeshöhle überreten. Dieser Übertritt kann offenbar an beliebigen Stellen erfolgen.

Die Anzahl der Gametocyten, die man in der Leibeshöhle der Milbe vorfindet, stellt immer nur einen kleinen Prozentsatz der ursprünglich mit dem Eidechsenblut in den Darm gelangten Individuen dar. Offenbar gehen diese Coccidien stets zugrunde, wenn sie in eine der in phagocytärer Tätigkeit befindlichen Zellen geraten. Nur diejenigen, denen es gelingt, in eine jugendliche Epithelzelle oder

eine andere der das Darmlumen begrenzenden Zellen (Eier, Symbiontenzellen) einzudringen, gelangen wohl behalten in die Leibeshöhle. Mit dieser Sachlage hängt es wohl auch zusammen, daß die Gametocyten dieser Artengruppe darauf eingerichtet sind, die sie beherbergenden Erythrocyten sehr schnell nach deren Aufnahme durch die Milbe zu verlassen und dadurch den Aufenthalt im Darme abzukürzen.

In der Leibeshöhle erwartet die Gametocyten eine neue Gefahr in Gestalt der dort vorhandenen Phagocyten. Phagocytaire Organe, wie sie bei manchen Arachnoiden vorkommen, habe ich bei *Liponyssus* nicht beobachtet, sondern nur einzelne, überall im Cölon ziemlich spärlich verteilte Zellen. Ob es sich hier durchweg um bewegliche, oder auch um festsitzende Zellen handelt, läßt sich ohne eine besondere eingehende Untersuchung nicht entscheiden, da die Phagocyten häufig der Hypodermis oder den verschiedenen Organen aufsitzen.

Wenn in der Leibeshöhle Gametocyten vorhanden sind, dann findet man in zahlreichen phagocytären Zellen als schwer verdauliche Reste der Parasiten kleine Chromatinklumpen und besonders die leuchtend roten Volutinkörper (in mit DELAFIELD's Hämatoxylin gefärbten Präparaten) (Fig. 30). Daß es sich hierbei um verdauten Gametocyten handelt, kann man den Resten allerdings nicht ansehen; dies ergibt sich aus dem gelegentlichen Befund noch gut erkennbarer Parasiten (Fig. 29). Da der Erfolg der phagocytären Tätigkeit einerseits von der Arbeitsenergie der Zellen, andererseits von dem Zeitraum abhängig ist, den die Gametocyten in der Leibeshöhle brauchen, bis sie innerhalb einer Zelle zur Ruhe kommen, so wird auch hier das Ergebnis im Einzelfalle sehr verschieden sein.

Zweifellos ist mit den hier angeführten Punkten die Zahl der Umstände, die eine Entwicklung von *Karyolysis* im Überträger verhindern oder einschränken, keineswegs erschöpft; die Ausführungen dürften aber zur Genüge gezeigt haben, daß wir sehr wenig damit sagen, wenn wir uns in derartigen Fällen mit der Erklärung helfen, daß ein gewisser Prozentsatz der Überträger gegen den Parasiten „immun“ sei. Ein derartiges Verhalten ist ja wiederholt beobachtet worden; bei Malaria-parasiten (Tertiana) fand SCHAUDINN (1902) nur in der Hälfte der Mücken eine Entwicklung, bei *Trypanosoma gambiense* infiziert sich sogar nur ein ganz geringer Prozentsatz der Glossinen, die trypanosomenhaltiges Blut gesogen haben. Eine eingehende Untersuchung der hierfür maßgebenden Umstände könnte bei den Krankheitserregern auch praktisch wichtige Ergebnisse zeitigen.

Kehren wir nun zur Betrachtung der weiteren Schicksale von *K. bicapsulatus* zurück. Die ausgeschlüpften Gametocyten ähneln im Aussehen sehr denen von *K. lacertae* und sind nur um ein Geringes kleiner (Länge 10—14 μ). Weibliche und männliche Formen sind gut zu unterscheiden. Die letzteren sind schlanker und der Binnenkörper des Kernes ist bedeutend kleiner. Von *K. lacertae* weichen besonders die weiblichen (Macrogameten) dadurch ab, daß der Kern schon frühzeitig deutlich abgegrenzt ist. Er erscheint daher mehr bläschenförmig und die Chromatinmasse ist von einem hellen Hofe umgeben. Vielfach ist diese Kernform schon bei den noch eingekapselten Formen zu erkennen. Bei den männlichen Parasiten (Microgametocyten) ist die Abgrenzung des Kernes weniger deutlich.

Es fällt auf, daß die Individuen, die sich in größerer oder geringerer Zahl in den Epithelzellen ansammeln, fast ausschließlich Macrogameten sind (Fig. 3). Die Microgametocyten, wohl infolge ihrer größeren Beweglichkeit, leisten entweder den Angriffen der Pseudopodien erfolgreichen Widerstand oder sie brechen schnell wieder aus dem Gefängnis aus. Die intracellulären Anhäufungen der Coccidien findet man hauptsächlich vom 2. bis zum 4. oder 5. Tage nach der Aufnahme des Blutes. Die Protozoen liegen gewöhnlich alle in einer großen Vakuole vereinigt (Fig. 3), seltener und wenn sie weniger zahlreich sind, im Protoplasma der Zelle verteilt (Fig. 4). Während dieser Zeit beobachtet man keine Veränderungen, auch kein Wachstum, an den Gametocyten. Bei *K. lacertae* habe ich zwar ein starkes Heranwachsen der wurmförmigen Geschlechtstiere beschrieben, glaube aber, daß diese Annahme auch für die genannte Art nicht zutrifft. Die Formen, die ich in Fig. 8—10 meiner früheren Arbeit als solche herangewachsenen Stadien abgebildet habe, stimmen so genau mit den Gametocyten von *K. lacazei* überein, daß ich jetzt überzeugt bin, in Rovigno bei einigen Milbenexperimenten Mischinfektionen mit dieser Art erhalten zu haben. Zwar habe ich in den *Lacerta muralis*, die ich zur Feststellung der *Karyolysis*-Entwicklung in der Eidechse genauer untersucht habe, niemals *lacazei* gesehen, daß diese Art aber, wenn auch offenbar sehr selten, dort vorkommt, beweist der Umstand, daß Woodcock bei der einzigen von ihm in Rovigno untersuchten Eidechse gerade eine Mischinfektion von *lacertae* und *lacazei* vor sich gehabt hat.

Diejenigen Gametocyten, die in der Milbe zugrunde gehen, werden von den Epithelzellen schnell verdaut. Kommt es erst zu einer Anhäufung in den Zellen, so bleiben diese Parasiten auch gewöhnlich erhalten, und sie sind es, die später in die weitere Entwick-

lung eintreten. Aber auch von dieser Regel finden wir bei den verwickelten Verhältnissen in der Milbe Ausnahmen. In manchen Milben kann man beobachten, daß auch in derartigen Massenansammlungen die Gametocyten abzusterben beginnen (Fig. 5). Man findet dann in den oberflächlichen Teilen der großen Vakuole Individuen, die ein sichtlich pathologisches Bild bieten: verkürzte Körperform, grobvakuoiges Protoplasma und verklumptes Chromatin. Mehr oder weniger in der Mitte der Vakuole dagegen liegt ein zusammengedrängter Haufen völlig normaler Gametocyten. Ob diese letzteren erst später absterben, oder ob auch diesem Angriff ein Teil der Protozoen entgeht, ist schwer zu sagen. Die häufige Wiederkehr ganz gleichartiger Bilder könnte für die zweite Möglichkeit sprechen.

Solche Darmepithelzellen, die große Parasitenmassen in sich angehäuft haben, sind, wenn die Verdauungstätigkeit in der Milbe ihren Höhepunkt überschritten hat, gewöhnlich infolge der regen Verarbeitung von Eidechsen-Erythrocyten verbraucht; mit Pigmentkörnern vollgepfropft, treten sie in das Darmlumen über und zerfallen dort. Dadurch werden die eingeschlossenen Gametocyten wieder frei. In den Fällen, in denen die Zelle nicht zugrunde geht, treten vermutlich die in ihr enthaltenen Gametocyten durch Eigenbewegung heraus, sobald etwas ruhigere Verhältnisse im Darme eingetreten sind.

Jetzt erst ist für *Karyolysus bicapsulatus* der günstige Augenblick für den Beginn seiner Entwicklung in der Milbe gekommen.

3. Conjugation und Microgametenbildung.

Die Aneinanderlagerung je eines männlichen und eines weiblichen Individuums zu einem beweglichen Conjugationsstadium, die ich bei *K. lacertae* beschrieben habe, finden wir bei allen Arten der Gattung *Karyolysus* wieder. Am schnellsten tritt der Vorgang bei denjenigen Arten ein, die in die Leibeshöhle der Milbe übertreten, denn bei ihnen fällt der hemmende Einfluß weg, den im Darme die rege Tätigkeit der Epithelzellen auf die Entwicklung der Protozoen ausübt. Die einzelnen freien Gametocyten dieser Arten findet man daher nur kurze Zeit.

Die Gametocyten dieser Artengruppe sind von denen der Darmgruppe durch größere Länge unterschieden und fallen auch im allgemeinen durch eine schlankere Körperform auf. Der Größenunterschied ist weniger bedeutend bei *K. biretortus* (Länge 18—20 μ), sehr

auffällig bei *lacazei* (25—32 μ), dessen Gametocyten die größten unter den von mir beobachteten Arten sind und die man daher in Mischinfektionen leicht erkennt. Wie schon erwähnt, entspricht das Aussehen dieser freien Gametocyten ungefähr dem der intraglobulären, nur erscheinen sie noch etwas schlanker; bei *biretortus* (Fig. 16 u. 17) sind Vorder- und Hinterende spitzer ausgezogen, bei *lacazei* (Fig. 26 bis 28) erstreckt sich die Veränderung nur auf das Vorderende. Die scharfe Spitze, die wir hier auftreten sehen, läßt diese Art für ein schnelles Durchdringen des Darmepithels besonders gut ausgerüstet erscheinen. Die Kerne der Gametocyten sind bei beiden Arten durch das Fehlen einer scharfen Abgrenzung gegen das umgebende Protoplasma ausgezeichnet.

Bei *biretortus* ist weder intraglobulär noch im freien Zustande ein deutlicher Unterschied der Geschlechter wahrzunehmen, da zwischen offenbar männlichen (Fig. 17) und weiblichen (Fig. 16) Individuen Übergänge vorhanden sind. Erst nach erfolgter Conjugation ermöglicht der Vergleich der beiden Conjuganten stets eine sichere Geschlechtsbezeichnung. So ist in Fig. 18 der Macrogamet durch etwas lockereren Kern, größeren Binnenkörper und stärkeren Volutinreichtum von dem Microgametocyten unterschieden. Dagegen ist an den Gametocyten von *lacazei* der geschlechtliche Dimorphismus sehr deutlich ausgebildet (Fig. 26 u. 27 ♀, Fig. 28 ♂). Die viel schlankere Form der männlichen Individuen, die damit verbundene langgestreckte Kerngestalt, der bedeutend kleinere und blassere Binnenkörper, sind auch schon an den reifen intraglobulären Gametocyten im Eidechsenblut klar zu erkennen (Fig. 24 ♀, Fig. 25 ♂).

Bei *biretortus* kann die Conjugation schon im Darme der Milbe erfolgen, vielleicht ist dies sogar die Regel. Das schnelle Zusammentreffen der geeigneten Partner wird begünstigt durch die Neigung der ausschlüpfenden Gametocyten, sich an manchen Stellen im Blute in größerer Zahl anzusammeln. Diese Ansammlungen lassen sich nicht mit den intracellulären Anhäufungen von *bicapsulatus* vergleichen, denn sie erfolgen unbeeinflußt von der Verdauungstätigkeit des Darms und liegen stets frei und oft weit von der Darmwand entfernt. Aus dem Eintritt der Conjugation im Darme erklärt es sich wohl, daß man nicht selten Entwicklungsstadien von *biretortus* auch im Darmepithel findet; in diesen Fällen gelangt das Conjugationsstadium auf seiner Wanderschaft offenbar gar nicht erst in die Leibeshöhle, sondern kommt bereits am Grunde des Epithels in einer der jugendlichen Epithelzellen zur Ruhe. Die Entwicklung im Darme tritt aber stets hinter der in der Leibeshöhle zurück. —

Bei *lacazei* scheint die Conjugation stets erst nach dem Übertritt in die Leibeshöhle zu erfolgen.

Die ersten Conjugationsbilder von *biretortus* kann man schon etwa 12 Stunden nach der Blutaufnahme durch die Milbe, diejenigen von *lacazei* nach 24 oder 36 Stunden finden. Ebenso zeitig beobachtet man aber neben freien Conjugationen auch schon intracellulär gelagerte. Schnittpräparate zeigen, daß frei in der Leibeshöhle liegende Conjugationen verhältnismäßig spärlich sind, während man sie innerhalb der Zellen, in ihrer langgestreckten Gestalt noch unverändert, häufiger antrifft. Daraus geht hervor, daß das Pärchen sehr schnell nach seiner Vereinigung sich eine Behausung sucht. Ein länger andauernder beweglicher Zustand, zu dessen Annahme ich in meiner früheren Arbeit neigte, findet sich nicht; dagegen bleibt die w提醒rmögliche Gestalt der Conjuganten nach dem Eindringen in eine Zelle noch einige Zeit erhalten.

Als Wirtszellen für die Weiterentwicklung bevorzugt *biretortus* die Tracheenzellen und die Muskelzellen. Bei letzteren dringen die Parasiten nicht in die Muskelfaser, sondern nur in die oberflächliche Schicht nicht differenzierten Protoplasmas. Ferner finden sie sich in der Hypodermis, seltener in den Zellen der *MALPIGHI*'schen Gefäße und in den Speicheldrüsen. Einmal habe ich sie auch im Receptaculum seminis angetroffen. Dagegen habe ich die Befruchtung und die anschließende Sporogonie bei dieser Art niemals in den reifenden Eiern der Milbe gesehen. Ich betone das letztere deshalb, weil eine andere *Karyolysus*-Art, die wir im zweiten Teil besprechen werden, gerade die Ovarialeier mit Vorliebe befällt.

K. lacazei wählt als Sitz für seine Weiterentwicklung vorwiegend die Zellen der Hypodermis, seltener habe ich ihn in den Tracheen- und Muskelzellen gefunden.

Es dürfte am Platze sein, hier eine kurze Bemerkung über den Parasitismus der Coccidien in der Leibeshöhle bei den Arthropoden im allgemeinen einzuschalten. Bei den Insekten sind uns Fälle bei Orthopteren, Lepidopteren und Coleopteren bekannt (vgl. PÉREZ 1903, LÉGER 1904, MOROFF 1907). Zumeist sind diese Coccidien auf die Zellen des Fettkörpers beschränkt, bei *Adelea mesnili* aus der Motte *Tineola biselliella* hat aber PÉREZ Verhältnisse gefunden, die außerordentlich an die oben dargestellten der *Karyolysus*-Arten erinnern: Bei starker Infektion befallen die Coccidien auch die Pericardialzellen, Oenocyten, Zellen der *MALPIGHI*'schen Gefäße, der Muskeln und der Hypodermis. LÉGER hat besonders darauf hingewiesen, daß alle bisher als Parasiten der Leibeshöhle von Insekten bekannt ge-

wordenen Arten zu der Gattung *Adelea* (bzw. *Adelina*) gehören; für uns ist hier bemerkenswert, daß diese beiden Gattungen gerade zu denjenigen gehören, die der Gattung *Karyolysus* verwandschaftlich am nächsten stehen. Außer den erwähnten Leibeshöhlenparasiten enthalten die Gattungen *Adelea* und *Adelina* auch Arten, wie *Adelea ovata* und *Adelina dimidiata* aus Tausendfüßen, die ausschließlich Parasiten des Darmepithels sind; sie stimmen also auch in diesem Punkte mit *Karyolysus* überein.

Wenden wir uns nun nach dieser Zwischenbemerkung den Conjugationsvorgängen bei *K. bicapsulatus* zu. Man könnte vermuten, daß die intracellulären Ansammlungen, die wir bei dieser Art im Epithel des Milbendarms beobachtet haben, eine günstige Gelegenheit für das Zusammentreffen männlicher und weiblicher Individuen böten. Allein man beobachtet in diesen Gametocytenhaufen nur selten Conjugationsbilder, und auch bei diesen ist es zweifelhaft, ob die Parasiten nicht bereits in conjugiertem Zustande von der phagocytären Zelle aufgenommen worden sind. Vereinzelt kommen nämlich auch schon Conjugationen im Darminhalt noch während der regen Verdauungstätigkeit der Milbe zustande. So kann man diese Stadien bereits vom 2. Tage nach der Blutaufnahme an beobachten. In der Hauptsache setzt aber die Conjugation erst ein, wenn gleichzeitig mit dem Abklingen der phagocytären Tätigkeit im Darme die verbrauchten Epithelzellen abgestoßen werden, im Darmlumen zerfallen und die eingeschlossenen Gametocyten in Freiheit setzen. Dieser Zustand ist etwa am 4. oder 5. Tage nach dem Saugen erreicht.

Schnittpräparate zeigen jetzt die Gametocyten überall im Nahrungsbrei verteilt und zwischen ihnen conjugierte Paare. Auch hier fällt es auf — ebenso wie bei den vorher besprochenen Arten — daß freie Conjugationen weniger häufig sind, im Verhältnis zu den bereits zum intracellulären Leben übergegangenen. Letztere sieht man meist sehr tief im Epithel, dicht an der Basis, liegen, da sie sich gewöhnlich die ganz jungen und kleinen Epithelzellen, auf alle Fälle aber solche, die noch nicht phagocytär tätig sind, als Wirtszellen aussuchen. Den Vorgang des Eindringens habe ich im Leben nicht verfolgt; es scheint hierbei aber jeder der beiden Conjuganten für sich allein in der bekannten, zuerst von SCHAUDINN (1900) beschriebenen Weise tätig zu sein, denn man findet nicht selten Bilder, die zeigen, daß ein frisch eingedrungenes Paar vorübergehend auseinandergeraten kann (Fig. 1).

Die Auswahl jugendlicher Epithelzellen durch die Conjuganten

ist für die weitere Entwicklung von Wichtigkeit, da die Entwicklung in der Epithelzelle zum Abschluß kommen muß, ehe diese — durch phagocytäre Tätigkeit verbraucht — abgestoßen und beim nächsten Saugakt der Milbe, oder auch schon vorher, in die Rectalblase befördert wird. Geraten Oocysten von *Karyolysus* in die Rectalblase, so entwickeln sie sich dort nicht weiter, sondern sterben ab. Dagegen habe ich in einigen Fällen den Enddarm mit Stadien der Befruchtung und späteren Stadien vollgepfropft gefunden, die sich dort extracellulär offenbar normal entwickelten. Diese Verhältnisse erklären sich wohl in der Weise, daß manche abgestoßenen Epithelzellen nicht im Darmlumen, sondern erst in der Rectalblase zerfallen und daß die hierbei frei werdenden Gametocyten in den Enddarm zurückwandern. Innerhalb des Enddarmepithels findet man sie niemals, sie können dort offenbar nicht eindringen. Sammeln sie sich aber im Lumen so stark an, daß sie den Enddarm verstopfen und dadurch eine feste Lage gewinnen, so erfolgt Befruchtung und weitere Entwicklung auch extracellulär.

Bei *K. lacertae* habe ich bereits festgestellt, daß sich gelegentlich Conjugationsstadien finden, bei denen ein weiblicher Parasit mit zwei männlichen vereinigt ist (Fig. 5 der betr. Arbeit). Diese Formen habe ich bei *bicapsulatus* ziemlich häufig gefunden. Seltener kommen hier auch Conjugationen mit drei, vereinzelt sogar mit vier Microgametocyten zur Beobachtung. Daß es sich hierbei tatsächlich um Conjugationen und nicht um zufällige Anhäufungen handelt, beweist das in Fig. 10 wiedergegebene Bild, das in einem Schnittpräparat frei und isoliert im Darminhalt gefunden wurde. Entsprechend diesen Bildern findet man dann auch intracellulär einen Macrogameten häufig von mehreren Microgametocyten umgeben, die alle zur Reifung und Microgametenbildung gelangen. Für die Befruchtung wird hierdurch eine Auswahl zwischen zahlreichen Microgameten gegeben, wodurch in diesen Fällen gewissermaßen ein Ausgleich stattfindet zu der geringen Zahl von Microgameten, die der einzelne Microgametocyt hervorbringt.

Die eigenartige Tatsache, die ich bei *K. lacertae* beobachtet habe, daß sich der Kern des Microgametocyt nur einmal teilt und daß auf diese Weise nur zwei Microgameten entstehen, findet sich nämlich bei allen Vertretern der Gattung *Karyolysus*. Überhaupt sind die der Conjugation folgenden Veränderungen so gleichartig und stimmen so völlig mit den bei *K. lacertae* beschriebenen Verhältnissen überein, daß wir hier mit wenigen Worten darüber hinweg gehen können. Stets entsteht um die in eine Zelle ein-

gedrungenen Conjuganten eine zarte Hülle (Fig. 31 — *lacazei*), so daß man sie nunmehr wie in einer Vakuole liegen sieht. Dann beginnt das Paar kürzer und breiter zu werden, wobei der Macrogamet schon etwas heranwächst (Fig. 19 — *biretortus*). Bei der Verkürzung der Conjuganten eilt bald der männliche, bald der weibliche Partner voraus, eine besondere Regel oder Artunterschiede bestehen in diesem Punkte nicht. Der Kern der Macrogameten wird größer, kugelig oder bläschenförmig, er setzt sich jetzt auch bei denjenigen Arten, bei denen dies vorher nicht der Fall war, deutlich gegen das Plasma ab. Das Bild, das die abgekugelten Conjuganten von *lacazei* zeigen, stimmt völlig mit dem in Fig. 7 meiner früheren Arbeit wiedergegebenen überein; auch dieses ist also von mir damals irrtümlich zu *lacertae* gestellt worden.

Wenn der Macrogamet eine kugelige Gestalt angenommen hat, dann rückt sein Kern unmittelbar an die Oberfläche; das Individuum ist nunmehr reif zur Befruchtung. Ist die Abkugelung des Microgameten erfolgt, dann teilt sich sein Kern. Die hierbei von mir beobachteten Bilder entsprechen bei allen Arten denen von *lacertae* (vgl. dort Fig. 11—14 u. 25). Feststellungen über die Zahl der Chromatineinheiten lassen sich dabei nicht machen (vgl. aber die im Eidechsenblut vorkommenden Kernteilungen in Microgametocyten, S. 279). Wenn die beiden Tochterkerne an die Oberfläche rücken, bleibt der Binnenkörper des ursprünglichen Kernes, wie bei *lacertae*, in der Mitte liegen und ist später in dem Restkörper meist noch längere Zeit nachzuweisen.

Auf den Bau der reifen Microgameten müssen wir etwas näher eingehen. Während ich früher bei *K. lacertae* keine Begeißelung habe finden können, habe ich jetzt bei allen näher untersuchten *Karyolysus*-Arten das Vorhandensein von zwei Geißeln festgestellt. Die Körperform der Microgameten ist ziemlich gedrungen (Fig. 13 u. 22 a), wie dies bei den Coccidien vom *Adelea*-Typus die Regel ist, während sie bei den Eimerideen schlank zu sein pflegt. Der Unterschied erklärt sich dadurch, daß bei letzteren die Microgameten weitere Wege zurückzulegen und Hindernisse (Zellen des Wirtes) zu überwinden haben, um zu einem Macrogameten zu gelangen.

Am Vorderende sind die *Karyolysus*-Microgameten breit abgerundet, am Hinterende zugespitzt; eine Zuspitzung am Vorderende, wie sie bei anderen Arten als Rostrum beschrieben worden ist, habe ich nicht beobachtet. In der Seitenansicht (Fig. 22 a — *biretortus*) zeigt sich eine starke Wölbung des Gameten nur nach einer Richtung (Dorsalseite?), während die entgegengesetzte Seite

(Ventralseite?) abgeflacht ist und bei der meist gebogenen Lage des Gameten konkav erscheint. Von der Seite erkennt man auch in der homogenen Chromatinmasse, der ventralen Oberfläche genähert, ein helles, ovales, vakuolenartiges Gebilde. Ein derartiges Gebilde in ganz gleicher Lagerung wurde zuerst von LÉGER (1898) bei *Echinospora* beschrieben. SCHAUDINN (1900), der es bei *Eimeria schubergi* gleichfalls beobachtete, betrachtete es als einen Protoplasmarest.

Die Größe der Microgameten ist bei den einzelnen *Karyolysus*-Arten nur unbedeutend verschieden. Bei dem in Fig. 13 dargestellten Individuum von *bicapsulatus* beträgt die Länge des chromatischen Teiles $3\text{ }\mu$, die Breite $1,3\text{ }\mu$; die Geißeln sind etwa $4\text{ }\mu$ lang.

Die Begeißelung ist nur bei einem kleinen Teile der Gameten nachweisbar. Am häufigsten beobachtet man die hintere Geißel, die als eine Fortsetzung des spitzen hinteren Körperendes erscheint (Fig. 13 u. 22 a). An der Basis zeigt sich die Geißel deutlich verdickt. Dieser Teil ist vermutlich noch nicht als zur Geißel gehörig zu betrachten, sondern stellt wohl das chromatinfreie protoplasmatische Körperende dar. Die vordere Geißel habe ich nur selten gesehen, in diesen Fällen war sie stets nach vorn gerichtet (Fig. 13 u. 20). Es ist anzunehmen, daß diese Geißel sich normalerweise, wie bei anderen Coccidien, gleichfalls nach hinten erstreckt. Sie wird nur leichter nachweisbar, wenn sie durch Anheften an irgendeinem Hindernis nach vorn gezerrt wird; andernfalls verklebt sie bei der Konservierung wahrscheinlich mit dem Körper.

Bei manchen Coccidien entspringen beide Geißeln frei am Vorderende. Auch bei den beiden einzigen Arten vom *Adelea*-Typus, bei denen Geißeln bisher nachgewiesen worden sind, ist dies der Fall: bei *Orcheobius herpobellae* (KUNZE 1907) und *Klossia vitrina* (MOROFF 1911). Dagegen ist bei anderen Coccidienarten eine der beiden Geißeln des Microgameten mehr oder weniger weit mit der Körperoberfläche verwachsen; bei *E. schubergi* z. B. wird sie erst an der hinteren Körperspitze frei (vgl. SCHAUDINN's Arbeiten, p. 333). Diese Verhältnisse lassen den Schluß zu, daß auch bei den Microgameten von *Karyolysus* sich die hintere Geißel an der Körperoberfläche entlang bis zum Vorderende zieht, um dort gemeinsam mit der anderen Geißel zu entspringen.

Es ist höchst unwahrscheinlich, daß in der gleichen Gattung einige Arten begeißelte Microgameten besitzen, während bei anderen Arten den sonst in ihrer Gestalt ganz gleichartigen Microgameten

die Geißeln fehlen sollten. Bei *K. lacertae* ist mir die Begeißelung wohl entgangen. Wahrscheinlich wird sich auch bei den meisten anderen Adeleideen das Vorhandensein von Geißeln an den Microgameten erweisen. Solange nur von der sehr großen Art *Orcheobius herpobdellae* begeißelte Gameten bekannt waren, konnte man vermuten, daß der sehr kurze Weg, den die Microgameten bei den Adeleideen bis zum Befruchtungspol des Macrogameten zurückzulegen haben, hier im allgemeinen das Vorhandensein von Geißeln überflüssig macht. Die Macrogameten von *Karyolysus* im Befruchtungsstadium gehören aber zu den kleinsten, die von Adeleideen bisher bekannt geworden sind; die Begeißelung der Microgameten bei den Vertretern dieser Gattung macht daher die obige Vermutung hinfällig.

Nur bei *Haemogregarina stepanowi* (REICHENOW 1910), die gleichfalls für eine Adeleide sehr winzige Macrogameten besitzt, ist eine weitgehende Rückbildung der männlichen Elemente zu verzeichnen. Hier kommt es offenbar überhaupt nicht zur Ausbildung beweglicher Microgameten; niemals kommen die charakteristischen schlanken, homogen-chromatischen Gebilde der anderen Coccidien zur Beobachtung. Die Befruchtungsbilder (vgl. die angegebene Arbeit, Fig. 34 u. 35) sprechen dafür, daß bei dieser Art einfach eine Überwanderung eines der vier Kerne des Microgametocyten in den Macrogameten erfolgt. Auch bleiben die drei nicht zur Befruchtung gelangenden Kerne — im Gegensatz zu dem, was man bei anderen Adeleideen beobachtet — stets dauernd im Zusammenhange mit dem Restkörper des Microgametocyten.

Daß die Gametengeißeln bei den Adeleideen so schwer nachweisbar sind, erklärt sich leicht aus dem Umstande, daß diese Microgameten zweifellos eine sehr viel kürzere Lebensdauer haben als die der Eimerideen. Sie unternehmen ja keine Wanderungen, wie die letzteren, und wenn der Macrogamet, neben dem sie sich entwickelt haben, befruchtet ist, so haben sie weiter keinen Lebenszweck. Es ist mir auch nicht gelückt, in frischen Präparaten von *Karyolysus* bewegliche Microgameten zu sehen, während diese Beobachtung bei starken Infektionen von Eimerideen leicht zu machen ist.

4. Befruchtungsvorgänge und Reduktionsteilung.

Für die Untersuchung der geschlechtlichen Vorgänge habe ich in den verschiedenen *Karyolysus*-Arten ein ganz besonders günstiges Material gefunden. Die Vorzüge liegen einmal in der guten Konserverbarkeit der Oocysten, da deren Membran im Zusammenhang

damit, daß diese Stadien bei den vorliegenden Arten ja niemals in die Außenwelt befördert werden, äußerst zart ist. Sodann ermöglicht der Umstand, daß die große Mehrzahl der Parasitenindividuen in einer Milbe das gleiche Entwicklungsstadium zeigen, durch Kon servierung der Milben einer Versuchsreihe in gewissen Zeitabständen die Aufeinanderfolge der beobachteten Bilder sicherzustellen, was bei den nicht wirtwechselnden Coccidien bekanntlich nicht möglich ist. Schließlich sind auch die cytologischen Eigentümlichkeiten bei *Karyolysus* derart, daß sie gerade über die ersten Befruchtungsstadien gute Aufschlüsse geben.

Dadurch war es nicht nur möglich, die bisher vollständigste Darstellung der Befruchtungsvorgänge bei Coccidien, die SCHELLACK und ich (1915) für *Adelea ovata* gegeben haben, wesentlich zu ergänzen, sondern vor allem die befruchtungstheoretische Bedeutung der eigenartigen Vorgänge, die in der Bildung der rätselhaften „Befruchtungsspindel“ gipfeln, aufzuklären. Hierbei haben sich bis in die Einzelheiten gehende Übereinstimmungen mit den Erscheinungen an den reifenden Geschlechtszellen der Metazoen und Metaphyten, sowie Beziehungen zu den Verhältnissen bei anderen Protozoen ergeben. Infolgedessen wird eine so eingehende vergleichende Darstellung notwendig, daß diese völlig aus dem Rahmen der vorliegenden Arbeit herausfällt und ich sie in einem besonderen Aufsatze geben muß. Ich beschränke mich daher hier auf eine kurze Andeutung der theoretischen Gesichtspunkte und auf eine Beschreibung der Verhältnisse bei den *Karyolysus*-Arten, die nur soweit eingehend ist, als dies für die Vollständigkeit der Entwicklungsgeschichte dieser Arten notwendig erscheint. Aus dem gleichen Grunde ziehe ich in diesem Abschnitt auch die einschlägigen Befunde bei anderen Coccidien nur soweit unumgänglich heran.

Eine Chromatinreduktion bei der Bildung der Gametocyten, oder in diesen selbst vor der Befruchtung findet nicht statt, vielmehr stellt die erste Teilung der Sporogonie eine Reduktions teilung dar. Damit werden bei *Karyolysus* die Befunde DOBELL's und JAMESON's (1915) an *Aggregata* bestätigt. Der in den Macrogameten eingedrungene Microgamet wandelt sich in der Weise um, daß er einen dem weiblichen morphologisch völlig gleichartigen Kern aus bildet, genau so wie dies bei den Befruchtungerscheinungen der Vielzelligen zur Beobachtung kommt. Während nun bei den letzteren dieser diploide Kernzustand in der Regel dauernd bestehen bleibt und nur in der Keimbahn mehr oder weniger unmittelbar vor einer erneuten Kernvereinigung beseitigt wird, dauert die Doppelkernig

keit bei den Coccidien nur bis zu der ersten Kernteilung in dem durch die Befruchtung entstandenen neuen Organismus an. Vor Beginn dieser Teilung bilden der männliche und der weibliche Kern lange fadenförmige Chromosomen aus, die sich mehr oder weniger parallel anordnen und sich dabei zu Paaren vereinigen: Dieser Zustand der Chromosomenconjugation, der also den eigentlichen Befruchtungsakt bedeutet, stellt sich uns als die „Befruchtungsspindel“ der Coccidien dar. Die Chromosomenpaare häufen sich darauf in gewundener Form an einem Pole des spindelförmigen Doppelkernraumes an und bilden so ein Fadenknäuel, das völlig dem Synapsisstadium in den Geschlechtszellen der Metazoen und Metaphyten entspricht. Die Doppelchromosomen werden kürzer und dicker, und bei der unmittelbar anschließenden ersten Kernteilung wandern die einzelnen Paarlinge nach zwei Seiten auseinander.

Es ist klar, daß diese Verhältnisse bei den Coccidien eine starke Stütze bilden für die Auffassung, die in der Syndese in den Geschlechtszellen der Vielzelligen eine Conjugation väterlicher und mütterlicher Chromosomen erblickt, und hierin liegt die große befruchtungstheoretische Bedeutung der erwähnten Vorgänge. Den Zustand, in dem die Vererbungsträger zweifacher Herkunft gleich nach der Vereinigung der zwei Zellen zueinander in Beziehung treten, um sich darauf endgültig zu trennen, müssen wir als den ursprünglichen betrachten. Diesen Standpunkt vertreten auch manche Botaniker, während HARTMANN (1914) dazu neigt, die Reduktion in den Gameten als das ursprüngliche Verhalten anzusehen. Ein Weg zur Erhöhung der Organisation wird aber offenbar gerade dadurch gegeben, daß die beiden Komponenten mit ihren individuellen Verschiedenheiten nebeneinander bestehen bleiben, denn dadurch wird eine viel größere Mannigfaltigkeit in allen Lebensbetätigungen geschaffen. Sehr bemerkenswert ist, daß dieser Unterschied schon innerhalb der Protozoen zur Beobachtung kommt: Bei den höchstorganisierten Protozoen, den Infusorien, bleiben väterlicher Kern (Wanderkern) und mütterlicher Kern (stationärer Kern) dauernd gemeinsam erhalten (wenn auch morphologisch nicht trennbar); erst unmittelbar vor einem neuen Geschlechtsakt (Infusorienconjugation) findet die Conjugation väterlicher und mütterlicher Chromosomen (Sichelstadium des Kernes) und die Chromosomenreduktion statt. Auf alle diese Punkte werde ich, wie gesagt, an anderer Stelle näher eingehen.

Betrachten wir nun näher die Einzelheiten, die bei den Befruchtungsvorgängen an *Karyolysus* zur Beobachtung kommen. An

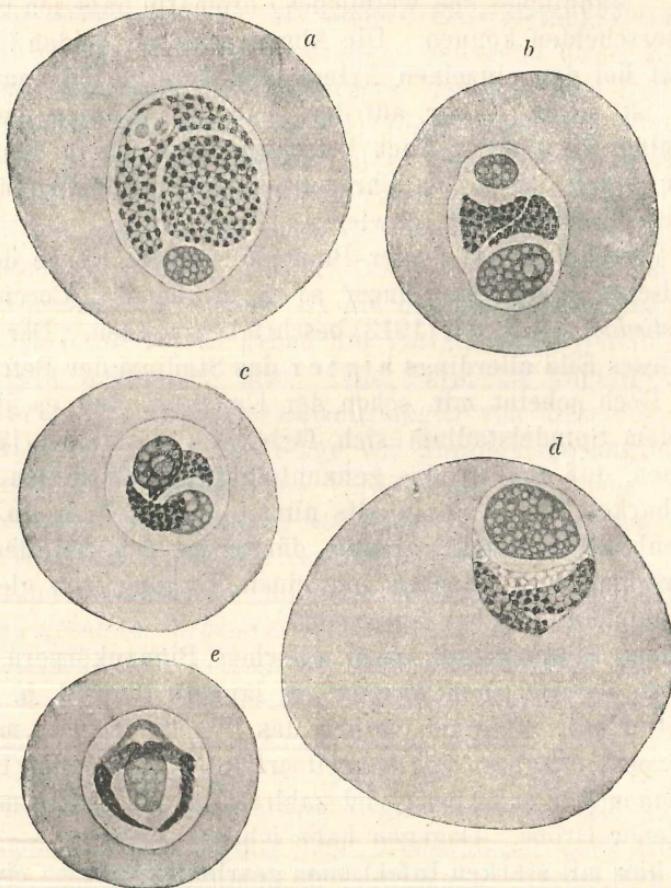
der Stelle, an der der Macrogametenkern der Zelloberfläche anliegt dringt ein Microgamet in den von der Kernmembran umgrenzten bläschenförmigen Raum hinein. Bei *bicapsulatus* habe ich ein Bild gefunden, das einen halb eingedrungenen Microgameten zeigt (Fig. 11). Der Microgamet erscheint wie durchschnitten von der Kernmembran und deutlich in einen intranucleären und einen extranucleären Teil geschieden. Das Bild läßt darauf schließen, daß das Chromatin Körnchen für Körnchen die Membran durchdringt. Der intranucleäre Teil ist bereits aufgelockert und erscheint als eine Anhäufung dichtgedrängter Chromatinbröckchen. Das Stadium mit einem völlig eingedrungenen Microgameten habe ich bereits in meiner früheren Arbeit abgebildet (s. dort Fig. 15). Da in der Figur die Abgrenzung des Macrogametenkernes nicht deutlich ist, so läßt sich die intranucleäre Lage des Microgameten dort nicht erkennen. Ein klareres Bild gibt das gleiche Stadium von *bicapsulatus*, das ich in Fig. 12 wiedergegeben habe. Hier liegt das männliche Chromatin kappenförmig der Kernmembran an, deutlich von dem weiblichen Kerninhalt unterschieden. Der Microgamet, bzw. der Microgameten kern, dringt also nicht in die Kernsubstanz, sondern nur in den Kernraum des Macrogameten ein. Hier schiebt er den Inhalt beiseite, so daß nunmehr weiblicher und männlicher Kern nebeneinander innerhalb der gleichen Kernmembran liegen.

Unmittelbar nach dem Eindringen des Microgameten beginnt die Copula schnell und erheblich heranzuwachsen. Entsprechend dem Wachstum des Zellkörpers nimmt auch das Kernbläschen an Größe zu. Diese Größenzunahme erfolgt hauptsächlich zugunsten des männlichen Kernes, dessen Chromatingerüst sich auflockert, bis es an Umfang und Struktur dem weiblichen völlig gleicht (Textfig. H a—c). Gleichzeitig wird in dem männlichen Kern ein neuer Binnenkörper gebildet. Das Frühstadium dieser Bildung zeigt am besten eine Figur von *lacazei* wegen der größeren Verhältnisse bei dieser Art (Textfig. H a).¹⁾ Man sieht hier, daß sich kleine „Nucleolentröpfchen“ in einer Vacuole sammeln, um dann offenbar zu einem einheitlichen Binnenkörper zu verschmelzen.

Der neue männliche Binnenkörper ist zunächst bedeutend kleiner als der weibliche (Textfig. H b), er nimmt aber schnell an Größe zu, bis er dem weiblichen, der seit dem Augenblicke der Befruchtung

¹⁾ Diese und alle folgenden auf die Befruchtungsvorgänge bezüglichen Textfiguren (mit Ausnahme von Textfig. M) sind nicht schematisch, doch ist in ihnen nur der Kern ausgeführt; von dem Protoplasmaleib sind nur die Größenverhältnisse angedeutet. Die Vergrößerung ist die gleiche wie in den Tafelfiguren.

auch seinerseits erheblich herangewachsen ist, völlig gleich geworden ist. Da man bei *bicapsulatus* auch die beiden Chromatingerüste meist noch deutlich unterscheiden kann, so haben wir jetzt das Bild zweier völlig gleichartig organisierter Kerne innerhalb ein und derselben Kernmembran (Textfig. H c). Welches der männliche und welches der weibliche Kern ist, läßt sich jetzt nicht mehr feststellen.



Textfig. H. Stadien nach der Befruchtung: a von *Karyolysus lacazei*,
b—e von *Karyolysus bicapsulatus*. Vergr. 1800.

Die beiden gleichen Binnenkörper verschmelzen schließlich miteinander, so daß der Kern der Oocyste nunmehr einen sehr großen Binnenkörper besitzt, dem die beiden Kerngerüste zunächst in Gestalt zweier Kappen anliegen (Textfig. H d). Ein Bild, das gerade den Vorgang des Zusammenfließens der beiden Binnenkörper darstellt, ist in Fig. 14 wiedergegeben. Solche Stadien sind auch in

einem reichen Material äußerst selten; es ist einleuchtend, daß dieser Vorgang in sehr kurzer Zeit vonstatten geht.

Die Bildung eines männlichen Binnenkörpers und dessen Wachstum bis zur Größe des weiblichen habe ich bereits bei *K. lacertae* beschrieben (vgl. dort Fig. 16 u. 17). Auch das Stadium mit einem großen Binnenkörper habe ich dort gesehen (Textfig. 1 der betreffenden Arbeit) und daher die Verschmelzung der beiden Binnenkörper vermutet. Männliches und weibliches Chromatin habe ich bei *lacertae* nicht unterscheiden können. Die Abgrenzung der beiden Chromatinhaufen ist bei den einzelnen Arten sehr verschieden deutlich; bei *biretortus* ist sie z. B. nur auf den frühesten Stadien nachweisbar (vgl. Tafelfig. 20 u. 21). Auch bei *bicapsulatus* ist in den häufigen Fällen, in denen die beiden Chromatingerüste gegeneinandergepreßt liegen, ihre Trennung oft schwierig (Textfig. H b).

Die Verschmelzung zweier Binnenkörper im Kerne der Copula ist inzwischen auch bei einem so fernstehenden Coccidium wie *Eimeria stiedae* von REICH (1913) beschrieben worden. Der Verfasser verlegt dieses Bild allerdings hinter das Stadium der Befruchtungsspindel. Doch scheint mir schon der Umstand, daß es im Gegensatz zu dem Spindelstadium sich färberisch darstellen läßt, dafür zu sprechen, daß es vor das genannte Stadium zu stellen ist; denn die Färbbarkeit des Cysteninhalts nimmt in dem Maße ab, wie sich die Cystenhülle verstärkt. Damit dürfte es sich bei der Binnenkörperverschmelzung offenbar um einen Vorgang von gleicher Bedeutung handeln, wie bei *Karyolysus*.

In dem Stadium mit zwei gleichen Binnenkörpern verharrt *bicapsulatus* — wie auch *lacertae* — längere Zeit (d. h. vielleicht 12—24 Stunden), während vorher das Wachstum des männlichen Binnenkörpers offenbar sehr schnell erfolgt. Man findet Bilder mit zwei gleichen Binnenkörpern viel zahlreicher, als solche mit zweien verschiedener Größe. Dagegen habe ich bei *biretortus* — trotzdem ich auch hier mit starken Infektionen gearbeitet habe — ein Stadium mit zwei gleichen Binnenkörpern überhaupt nicht gefunden, und auch solche mit verschieden großen nur äußerst selten (Fig. 20). In den gleichen Präparaten, welche Formen unmittelbar vor und während des Befruchtungsaktes enthalten, finden sich immer schon solche mit einem großen Binnenkörper (Fig. 21). Bei dieser Art, deren ganze Entwicklung in der Milbe sich überhaupt durch auffallende Geschwindigkeit auszeichnet — worauf ich noch zurückkomme —, geht auch die Organisation des männlichen Kernes außerordentlich schnell vor sich. Vielleicht verschmilzt auch der männ-

liche Binnenkörper mit dem weiblichen schon, ehe er noch dessen Größe völlig erreicht hat.

Auf dem Entwicklungsstadium, das mit dem Verschmelzen der beiden Binnenkörper erreicht ist, kann *Karyolysis* viele Tage verharren. Dies ist vor allem bei niederen Temperaturen der Fall, d. h. bei solchen, die sich nur wenig und nur für kurze Tageszeit über 20° C erheben. Die später folgenden Vorgänge der Chromosomenconjugation scheinen mehr als andere Entwicklungsvorgänge hohe Temperaturen (25—30°) zu benötigen. Während dieser Zeit kommt das starke Wachstum des Zellkörpers, das mit dem Befruchtungsakte eingesetzt hat, zu einem vorläufigen Abschluß; erst mit dem Beginn der Sporogonie beginnt eine neue Größenzunahme. Die Oocysten haben jetzt einen Durchmesser von 18—25 μ erreicht; die Größe ist bei allen Arten trotz der verschiedenen Ausgangsgröße der Gametocyten ziemlich gleich. Die Oocyten von *bicapsulatus* sind zwar im Durchschnitt kleiner als die des häufig mit ihm zusammen auftretenden *lacazei*, doch gehen die Variationsgrenzen in der Größe beider Arten ineinander über. Die Form ist kugelig oder ganz schwach oval, die häufigen Abweichungen von dieser Gestalt (vgl. Textfig. L b) sind stets die Folge von Zwangslagerungen, die entweder durch die histologischen Verhältnisse der Milbe oder durch die gegenseitige Beeinflussung mehrerer in der gleichen Wirtszelle sich entwickelnder Parasiten verursacht sind.

Während bei *biretortus* auf dem Stadium mit einem Binnenkörper das gesamte Chromatin schon frühzeitig ziemlich gleichmäßig in dem ganzen Kern verteilt zu sein scheint (Fig. 21, 22), kann man bei *bicapsulatus* die beiden kappenförmigen Chromatingebilde noch längere Zeit nebeneinander liegen sehen. Dann gehen sehr merkwürdige Veränderungen mit ihnen vor. Während sie an einem Ende miteinander in Berührung treten, strecken sie sich in die Länge, umfassen kranzförmig den Binnenkörper und treten auch am anderen Ende miteinander in Verbindung. Da in diesem Kranze noch Knickungen, Verdickungen einzelner Teile und Spaltungen auftreten, so entsteht ein ziemlich zusammengesetztes Gebilde. Seine symmetrische Form, die das noch getrennte Vorhandensein des männlichen und des weiblichen Chromatins beweist, ist daher nur bei einer günstigen Lage der Oocyste erkennbar.

Ein Bild, das sehr häufig wiederkehrt und daher nicht als zufällig betrachtet werden kann, ist folgendes (Textfig. H e): Zwei Schenkel gehen, sich verbreiternd, im Bogen auseinander und umfassen von zwei Seiten den Binnenkörper, zusammen etwa einen

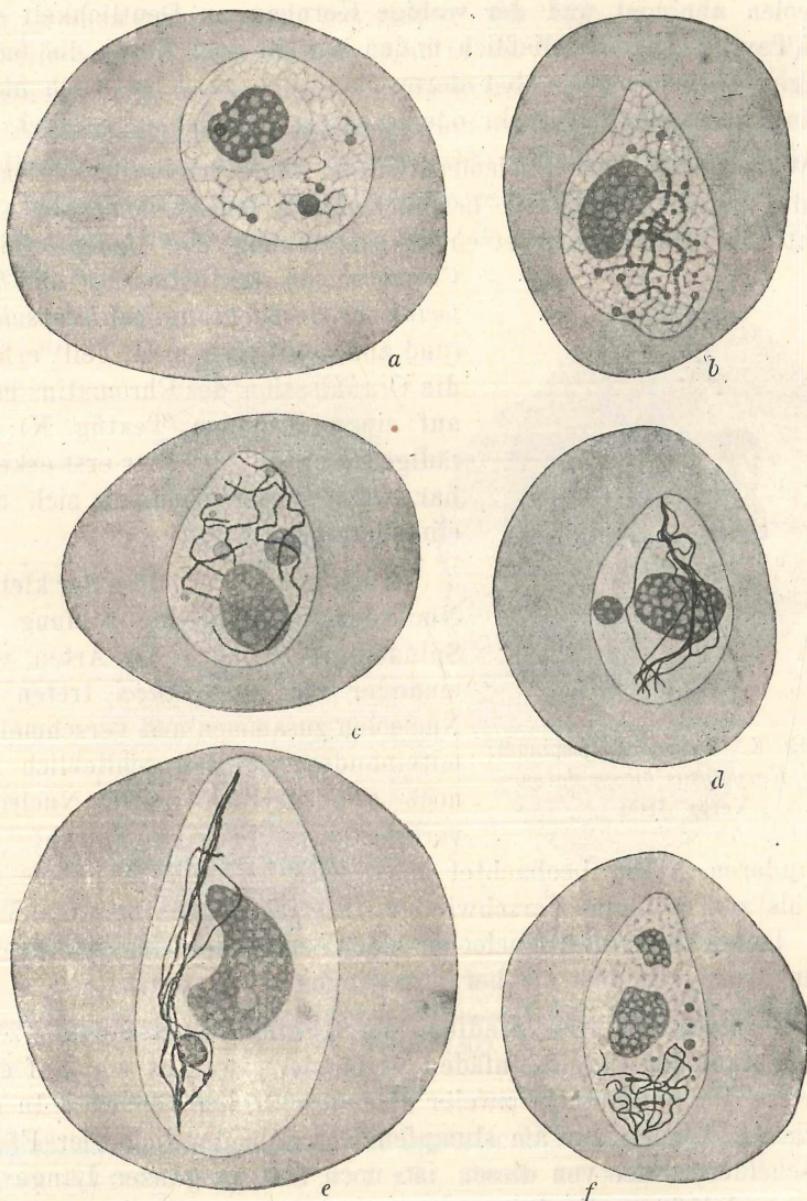
Halbkreis bildend. An den Enden dieser Schenkel entspringen zwei andere, die zunächst etwa senkrecht auf den vorigen stehen und sich dann unterhalb des Binnenkörpers zueinander hinbiegen bis zur Berührung. Neben diesen letzteren entspringen zwei weitere, an der Basis kaum von ihnen trennbar, die einen ähnlichen Weg beschreiben und sich in größerem Bogen vor ihnen gleichfalls vereinigen. Offenbar sind in diesen Gebilden die chromatischen Einheiten beider Kerne in aufgelockertem Zustande bereits getrennt vorhanden. Die eigentümlichen Figuren dienen wohl dazu, daß die einander entsprechenden Elemente männlicher und weiblicher Herkunft einigermaßen parallel zu liegen kommen, wodurch später nach Ausbildung der fadenförmigen Chromosomen die Vereinigung der zusammengehörigen Paare erleichtert wird.

Ehe die Oocyste zur Bildung der sog. Befruchtungsspindel schreitet, wird die chromatische Figur des Kernes unregelmäßig und löst sich auf. Die Chromatinkörper verteilen sich, immer feiner werdend, durch den ganzen Kernraum. Es entsteht so ein scheinbar fast ganz chromatinleerer Kern, in dem dafür aber der wabige Bau besonders deutlich hervortritt. Nur bei starker Färbung erkennt man in den Wabenwinkel schwach gefärbte Körnchen verschiedener Größe (Tafelfig. 15); offenbar ist das Chromatin jetzt in feinster Form durch die ganzen Wabenwände verteilt. Ob die Chromatinarmut des Kernes lediglich auf dieser feinen Verteilung beruht, oder ob auch eine Abnahme der Färbbarkeit hinzukommt, mag dahingestellt bleiben.

Nach der prozentualen Häufigkeit dieser Bilder zu schließen, verharrt der Kern in diesem Zustande einige Stunden lang. Dann beginnen zahlreiche winzige, aber unter sich verschiedenen großen Nucleolen sich in dem Kernraume zu verteilen. Diese Nucleolen bilden sich, wie die zur Beobachtung kommenden Kernbilder zweifelsfrei lehren, durch Austritt aus dem großen Binnenkörper. Im Anfangsstadium, d. h. wenn noch keine oder erst eine geringe Zahl von Nucleolen in dem Kernraume verteilt sind, sieht man häufig ein, zwei oder drei Nucleolen knospenartig dem großen Binnenkörper aufsitzten (Textfig. I a).¹⁾ Nachdem die Nucleolen ausgebildet sind, wird auch die chromatische Kernsubstanz wieder deutlicher. Man

¹⁾ Diese Figur bezieht sich auf eine *Karyolysus*-Art, die cytologisch mit *bicapsulatus* fast völlig übereinstimmt, die aber auf verschiedenen Stadien der Sporogonie größere und deutlichere Verhältnisse zeigt, weshalb wir sie hier mehrfach heranziehen müssen. Ich werde sie unter dem Namen *K. zuluetai* im II. Teil beschreiben.

sieht Chromatinkörnchen zunächst in kurzen Reihen angeordnet in den Wabenwänden auftreten. Die Enden dieser Reihen stehen oft mit den kleinen Nucleolen in deutlichem Zusammenhang (Textfig. I b) Der Kern nimmt während dieser Vorgänge eine spindelförmige Gestalt an, mit einem etwas spitzeren und einem etwas stumpferen



Textfig. 1. Der Reduktionsteilung vorausgehende Stadien:
 a von *Karyolysus zuluetai*, b-f von *Karyolysus lacazei*. Vergr. 1800.

Pole und mit einer Aussackung an einer Seite, die dem beiseite geschobenen Binnenkörper zum Aufenthalte dient. Wo diese Aussackung nicht erkennbar ist, liegt das daran, daß sie von der Bildebene nach oben oder unten gerichtet ist. Die Chromatinreihen werden länger und homogener, fadenartig, während die Zahl der Nucleolen abnimmt und der wabige Kernbau an Deutlichkeit verliert (Textfig. Ic). Schließlich finden wir in dem Kerne die fadenförmigen Chromosomen, über deren Zahl sich zunächst noch nichts Sichereres aussagen läßt, mehr oder weniger parallel angeordnet.

Während in dem Nucleolenstadium keine wesentlichen Unterschiede zwischen den hier besprochenen Arten zu bemerken sind, kommt die deutliche, getrennte Entstehung der fadenförmigen

Chromosomen nur bei *lacazei* und *biretortus* zur Beobachtung, bei *bicapsulatus* (und anderen Arten, s. II. Teil) erfolgt die Organisation des Chromatins mehr auf einem Klumpen (Textfig. K); die fädige Struktur wird hier erst erkennbar, wenn dieser Klumpen sich auseinanderzieht.

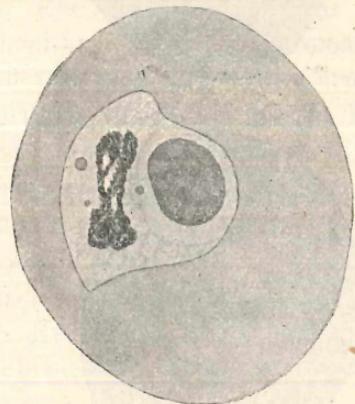
Auch in dem Verhalten der kleinen Nucleolen während der Bildung der Spindelfigur weichen die Arten voneinander ab. Bei *lacazei* treten die Nucleolen zusammen und verschmelzen miteinander, so daß schließlich nur noch ein ziemlich großer Nucleolus vorhanden ist (Textfig. I d u. e). Bei

Textfig. K. Befruchtungsspindel von *Karyolysus bicapsulatus*.

Vergr. 1800.

den anderen Arten beobachtet man lediglich eine Abnahme der Zahl bis zum völligen Verschwinden (Fig. 23 u. Textfig. K). Vielleicht treten hier die Nucleolen nach und nach in den großen Binnenkörper, aus dem sie hervorgegangen sind, zurück.

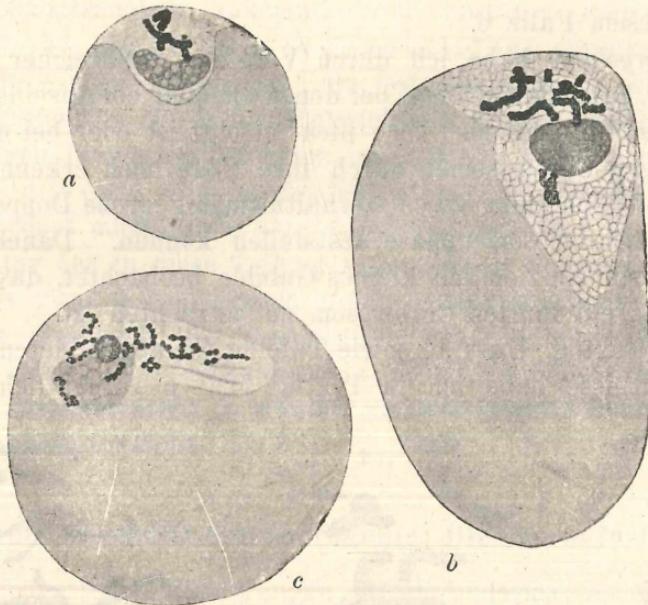
Auf einem späteren Stadium der „Befruchtungsspindel“ zeigt sich die Zahl der Chromatinfäden vermindert, woraus wir auf eine paarweise Vereinigung je zweier Fäden schließen können. In der Textfig. I e können wir am stumpfen Kernpole deutlich vier Fäden unterscheiden, einer von diesen ist noch fast in ganzer Länge gespalten und läßt so die Doppelnatür der Fäden gut erkennen. Die Vierzahl der Chromosomen wird uns im Laufe der Darstellung noch öfter begegnen; eine zusammenfassende Besprechung der



Chromosomenfrage bei den Coccidien kann ich erst am Schluß dieses Teiles geben.

So deutliche Bilder, wie das in Textfig. I e wiedergegebene, sind selten; gewöhnlich legen sich die einzelnen Fäden ganz eng aneinander, so daß ein stabförmiges Gebilde entsteht. Am gedrungensten ist dies bei *biretortus* entwickelt (Fig. 23).

Die weitere Entwicklung geht in der Weise vor sich, daß sich die Fäden nach dem stumpfen Kernpole hinziehen, wobei sie ihre gestreckte Form in eine vielfach gewundene umwandeln. So entsteht an diesem Pole ein dichtes, unentwirrbares Fadenknäuel (Textfig. If). Die enge Vereinigung der Chromosomenpaare scheint sich hierbei zu lockern; wenigstens kann man oft parallellaufende Fäden eine Strecke weit verfolgen.



Textfig. L.

Reduktionsteilung: a von *Karyolysis bicapsulatus*, b u. c von *Karyolysis lacazei*. Vergr. 1800.

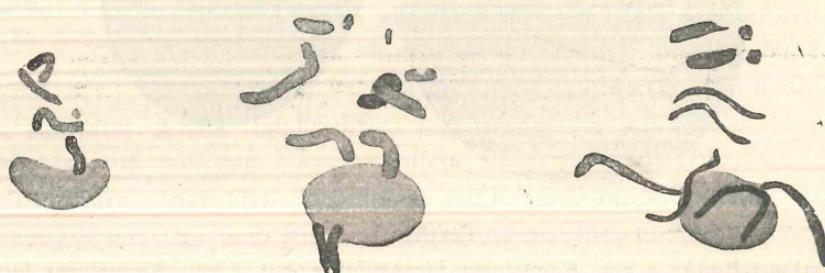
Die Fäden werden nunmehr dicker und kürzer, bis sie sich schließlich zu kurzen, plumpen, typischen Chromosomen umgewandelt haben (Textfig. La), die ich, wie gleich zu erörtern, als Doppelchromosomen anspreche. Diese Doppelchromosomen bleiben nicht lange unverändert erhalten, sehr bald beginnen die beiden Komponenten auseinander zu treten (Textfig. Lb). Dieser Umstand, sowie

der, daß alle Doppelchromosomen von verschiedener Größe sind, ferner ihre häufige Berührung und Überkreuzung bereiten der Feststellung ihrer Zahl große Schwierigkeiten. Dazu kommt noch, daß sie nicht scharf umgrenzt, sondern sichtlich aus dicht gelagerten Chromatinbröckchen zusammengesetzt sind.

Diese Chromosomen, die ich auch bei *K. lacertae* festgestellt hatte (vgl. dort Textfig. 3 u. 4), sind bereits mehrfach beschrieben worden, zuerst von SCHUBERG und KUNZE (1906) bei *Orcheobius herpobdellae*, später von MOROFF (1911) bei *Klossia vitrina*, von SCHELLACK und mir (1915) bei *Adelea ovata* und von DOBELL und JAMESON (1915) bei *Aggregata eberthi*, deren Zugehörigkeit zu den Coccidien jetzt durch DOBELL (1914) und PIXELL-GOODRICH (1914) endgültig erwiesen ist. Nur bei der letztgenannten Form konnte bisher die Zahl der Chromosomen sicher ermittelt werden: sie beträgt in diesem Falle 6.

Bei *Karyolysus* habe ich durch Vergleich zahlreicher Chromosomenbilder, besonders solcher, bei denen offenbar ein Auseinandertritt der einzelnen Chromosomen noch nicht erfolgt ist oder bei denen die gleichwertigen Chromosomen durch ihre Lage noch erkennbar sind (Fig. 36), mit Sicherheit *viel* verhältnismäßig große Doppelchromosomen bzw. Chromosomenpaare feststellen können. Daneben habe ich meist noch ein ziemlich kleines Gebilde beobachtet, das vermutlich noch als ein fünftes Chromosom zu betrachten ist.

Die in Textfig. La u. b, sowie Tafelfig. 36 abgebildeten Chromosomenverhältnisse habe ich in Textfig. Ma—c verdeutlicht, indem



Textfig. M. Schematische Wiedergabe der Chromosomen aus den Figuren La (*K. bicapsulatus*), Lb (*K. lacazei*) und Fig. 36 auf Taf. 8 (*K. biretortus*). Vergr. 2500.

ich die einzelnen Elemente, soweit sie sich im Bilde decken, nebeneinander gezeichnet habe. Stellen diese letzteren Figuren somit lediglich subjektive Deutungen dar, so muß doch betont werden, daß die mikroskopischen Bilder wesentlich bessere Aufschlüsse geben, als dies aus den Textfig. La u. b hervorgeht, da die einander

kreuzenden Chromosomen sich in ihrem Verlauf mit Hilfe der Mikrometerschraube vielfach ziemlich sicher verfolgen lassen.

Es soll nicht behauptet werden, daß die Gesamtzahl der Chromosomen bei *Karyolysus* sicher fünf beträgt. Es ist nicht ausgeschlossen, daß hier ganz die gleichen Chromosomenverhältnisse vorliegen, die DOBELL bei *Aggregata* festgestellt hat, wo die Chromosomen sehr viel größer sind als bei *Karyolysus*. Das sechste Chromosom bei *Aggregata* ist im Verhältnis zu dem größten so winzig, daß es bei *Karyolysus* — ein gleiches Größenverhältnis vorausgesetzt — kaum noch der Beobachtung zugänglich sein dürfte. Auch das fünfte Chromosom bei *Aggregata* ist bereits so klein, daß es sehr gut dem kleinen von mir beobachteten und als Chromosom angesprochenen Gebilde entsprechen kann.

Diese Zweifel sind für die theoretischen Gesichtspunkte, auf die es hier hauptsächlich ankommt, von geringer Bedeutung; das Wichtigste ist, daß die Vierzahl deutlicher chromatischer Einheiten, die wir auf diesem Stadium festgestellt haben, uns, wie wir sehen werden, im Laufe der Entwicklung immer wieder begegnet. Auch in den jungen Gametocyten ist dies der Fall. Daraus ergibt sich, daß die erste Teilung der Sporogonie eine Reduktionsteilung ist, denn sonst müßten wir hier acht Chromosomen antreffen. Die Doppelnatür der in diese Teilung eintretenden Chromosomen ist bei *Karyolysus* zwar morphologisch nicht erkennbar, doch können wir hier zum Vergleich die Verhältnisse von *Aggregata* heranziehen. Dort hat DOBELL das Vorhandensein der doppelten Chromosomenzahl und den Zusammentritt je zweier gleichwertiger Chromosomen vor der Teilung festgestellt.

5. Der erste Abschnitt der Sporogonie: Die Sporokinetenbildung.

Die frühesten Veränderungen im Protoplasma der Oocyste, die auf die Sporogonie Bezug haben, machen sich schon vor der Chromosomen-Conjugation — während des Auftretens der kleinen Nucleolen oder schon auf dem Stadium mit „homogenem“ Kern — bemerkbar. Sie bestehen in dem Auftreten eines homogenen Reservestoffes, der zunächst in Form einiger großer Tropfen erscheint (Fig. 15) und später in großen Mengen das ganze Protoplasma durchsetzt, so daß es an Stelle der wabigen jetzt eine grobvakuolige Struktur aufweist.

Ein derartiger Reservestoff ist in den Sporonten der Coccidien ganz allgemein verbreitet; er zeichnet sich durch seine Neigung zu sauren Farbstoffen aus, verhält sich färberisch aber nicht in allen

Fällen gleich. Seine Bedeutung tritt erst am Ende der Sporogonie in die Erscheinung, da stets eine gewisse Menge davon in die Sporoziten eintritt. Dieser dotterartige Stoff ist es wohl hauptsächlich, der die Sporoziten für längere Zeit von der Nahrungs-zufuhr unabhängig macht.

Neben diesem Reservestoff fällt besonders das Volutin in die Augen. In geringer Menge ist es ja schon in den Macrogameten vor der Befruchtung vorhanden. Während des ganzen Wachstums vor und nach der Befruchtung kann man eine Zunahme dieses Stoffes beobachten; kurz vor Beginn der Sporogonie wird die Volutin-vermehrung besonders lebhaft. Die Hauptmasse des Volutins bildet jetzt meist im ganzen Zellkörper verteilte Häufchen (Fig. 15 u. 36; vgl. auch Textfig. 3 u. 4 in meiner Arbeit über *K. lacertae*). Diese Anhäufungen scheinen dafür zu sprechen, daß im Protoplasma bestimmte Zentren für die Organisation des Volutins bestehen.

Da das Volutin mit basischen Farbstoffen sich viel leichter und stärker färbt, als die chromatische Substanz, so können die beschriebenen Volutinhäufchen sehr leicht mit Kernen verwechselt werden; besonders wenn die angewandte Technik keine färberische Unterscheidung von Volutin und Chromatin ermöglicht. In der Coccidienliteratur lassen sich zahlreiche Beispiele der Verwechslung beider Substanzen finden; ich beschränke mich auf den Hinweis, daß zahlreiche Angaben über multiple Kernteilung, sowie Befunde über einen verschiedenartigen Verlauf der Kernteilung in dem gleichen Stadium (z. B. bald mitotisch, bald amitotisch) auf diese Weise ihre Erklärung finden.

Auf vorgerückten Stadien der Sporogonie nimmt bei *Karyolysus* die Volutinmenge wieder ab, in dem Maße wie dieser Reservestoff bei der Chromatinvermehrung verbraucht wird; die einzelnen Körner finden sich dann auch wieder mehr gleichmäßig im ganzen Protoplasma verteilt (Fig. 32—35, 38—40).

Wenn wir uns nun der ersten Kernteilung der Sporogonie zuwenden, so haben wir die Bildung der Doppelchromosomen und die Trennung der einzelnen Paarlinge bereits im vorigen Abschnitt vorausgenommen. Wenn die Doppelchromosomen die kurze gedrungene Gestalt angenommen haben, zieht sich der Kern längs der Zelloberfläche in zwei Spitzen aus. Die so entstehende neue Spindelfigur liegt der Oberfläche stets dicht an und steht zu der „Befruchtungsspindel“ senkrecht. Sie bildet sich gewöhnlich schon, ehe noch die frühere Spindelfigur ganz zurückgebildet ist (Textfigur Lc).

Bei *Adelea ovata* haben SCHELLACK und ich darauf hingewiesen, daß die erste Kernteilung an demjenigen Zellpole erfolgt, der dem Befruchtungspole entgegengesetzt ist. Bei *Karyolysus* sprechen zahlreiche Bilder für ein gleiches Verhalten. In Fig. 36 ist z. B. der Befruchtungspol noch durch den ansitzenden, beim Befruchtungsakt zu spät ans Ziel gelangten Microgameten kenntlich.

Der Kernraum bleibt bei der ersten Teilung, wie auch auf den späteren (mehrkernigen) Stadien, gegen das Protoplasma deutlich abgegrenzt; die Kernmembran bleibt also offenbar erhalten. Das Innere des Kernraums läßt gewöhnlich einen zarten wabigen Bau erkennen. Gelegentlich beobachtet man, daß die Waben mehr oder weniger deutlich in Reihen liegen, die nach den Spindelpolen hin gerichtet sind (Fig. 36 u. Textfig. Lb). Auch einzelne Faserzüge kommen hier und da zur Beobachtung (Textfig. Lc), niemals aber habe ich einen typischen Spindelfaserapparat gesehen, wie er bei dieser Teilung von einigen Coccidien (*Orcheobius*, *Klossia vitrina*, *Aggregata eberthi*) beschrieben worden ist.

Wenn die Chromosomen nach den Spindelpolen auseinanderrücken, dann lockern sie sich sehr bald auf und zerfallen in eine stets wachsende Zahl immer kleiner werdender Körnchen (Textfig. Lc — *lacazei*). Gegen Ende der Teilung findet man nur noch zahllose kleine, mehr oder weniger deutlich in Reihen liegende Chromatinkörnchen (Fig. 37 — *biretortus*). Der Verlauf der Teilung entspricht in dieser Hinsicht also völlig dem, wie er bei verwandten Formen (*Orcheobius*, KUNZE 1907; *Adelea ovata*, SCHELLACK u. REICHENOW 1915) beschrieben worden ist.

Außer dem Chromatin findet sich in dem Kerne des *Karyolysus*-Sporonten, der sich zur ersten Teilung anschickt, noch der große Binnenkörper. Die kleinen Nucleolen, die früher im Kerne vorhanden waren, sind vor Beginn der Teilung verschwunden; auch bei *lacazei* ist der große Nucleolus, der bei dieser Art aus dem Zusammentritt der kleinen entsteht, im Chromosomenstadium meist nicht mehr nachzuweisen; nur ausnahmsweise kann man ihn sogar noch während der Teilung finden, wie in Textfig. Lc. In dieser Figur liegt er dem großen Binnenkörper dicht an, was vielleicht dafür spricht, daß er im Begriff ist, mit diesem wieder zu verschmelzen.

Der große Binnenkörper des Kernes wird bei der Teilung gleichfalls geteilt. Seine Durchschnürung erfolgt ziemlich spät, wenn die chromatische Substanz sich schon nach den Polen zu gesondert hat. Auffallend ist, daß die beiden Teilstücke selten etwa gleich groß,

oft aber sehr stark an Größe verschieden sind (Fig. 37). Diese Ungleichheit der Teilstücke macht sich auch während der späteren Teilungen bemerkbar. Eine weitere Eigentümlichkeit ist, daß die Teilstücke des Binnenkörpers in der Zwischenzeit zwischen den Teilungen nicht heranwachsen. So kommt es, daß mit der Zunahme der Kernzahl im Sporonten die in den Kernen enthaltenen Binnenkörper immer winziger werden. Aus diesen Verhältnissen geht klar hervor, daß dem Binnenkörper während der Kernvermehrung keinerlei aktive Rolle zufällt, daß er vielmehr rein passiv unter die entstehenden Kerne aufgeteilt wird.

Im Zusammenhang hiermit ist es sehr bemerkenswert, daß während der Sporogonie in den Kernen ein zweites ziemlich kleines, meist sehr blaß gefärbtes nucleolenartiges Gebilde auftritt. Am deutlichsten ausgeprägt habe ich es bei *K. zuluetai* (vgl. Anmerkung auf S. 220) gefunden (Fig. 33 n). Das früheste Stadium, auf dem ich dies Gebilde feststellen konnte, ist gegen Ende der ersten Teilung während der Organisierung der Tochterkerne (Fig. 37 n — *biretortus*). Daß es sich hierbei offenbar nicht um erhalten gebliebene Nucleolen aus früheren Stadien handelt, geht bereits aus den weiter oben hierüber gemachten Bemerkungen hervor. Allerdings kann man bei *bicapsulatus* und *biretortus* manchmal im Zweifel sein, ob in den Teilungsstadien ein kleines rundliches Gebilde als fünftes Chromosom oder etwa als Nucleolus anzusprechen ist (vgl. Textfig. La, b); die Gründe, weshalb ich die Nucleolen in den Tochterkernen für Neubildungen halte, stützen sich hauptsächlich auf die Verhältnisse bei *lacazei*. Bei dieser Art ist der eine Nucleolus, der auf dem Stadium der „Befruchtungsspindel“ noch erhalten ist, so groß und deutlich, daß sein dauernder Fortbestand während der ersten Teilung der Beobachtung nicht entgehen könnte.

Ich nehme daher an, daß nach der Reduktionsteilung die nunmehr wieder einfachen Kerne einen Nucleolus neu ausbilden. Diesem fällt die Rolle zu, während der Kernvermehrungen die chromatische Substanz zu organisieren. Er wird bei jedem Teilungsakt gleichmäßig auf die Tochterkerne verteilt und wächst bis zur nächsten Teilung wieder zu seiner Ausgangsgröße heran. Seine Durchschnürung geht der des großen Binnenkörpers gewöhnlich vorauf (vgl. Fig. 32 n). Daß diesem Nucleolus etwa eine Rolle als Teilungszentrum zufiele, dafür haben sich keine Anhaltspunkte ergeben (vgl. in meiner Arbeit über *K. lacertae* den Abschnitt: Der Binnenkörper der Coccidien). Warum nebenher der ursprüngliche Binnenkörper als eine Art Fremdkörper durch die Kerngenerationen mit-

geführt wird, das wird uns bei der Betrachtung späterer Stadien verständlich werden.

Über den Verlauf der zweiten und der folgenden Kernteilungen ist im übrigen nicht viel Besonderes mitzuteilen. Es ist eine allgemeine Regel bei den Coccidien, daß die Kernteilungen dicht an der Oberfläche des Zellkörpers erfolgen und daß die Kerne parallel zur Oberfläche mehr oder weniger abgeplattet, gewissermaßen gegen die Oberfläche gepreßt sind. Von dieser Regel finden wir auch bei den *Karyolysis*-Arten keine Ausnahmen. Während der Teilungen sehen wir die Chromatinkörnchen — wie oft von anderen Coccidienarten beschrieben — zu Fäden aneinander gereiht (Fig. 32 — *lacazei*), ohne daß die Chromosomen als deutlich abgegrenzte,zählbare Einheiten in die Erscheinung treten. Auch in den ruhenden Kernen ist vielfach, am deutlichsten bei *biretortus*, eine fädige Anordnung des Chromatins wahrnehmbar (Fig. 38).

Bei *K. biretortus* ist die Zahl der Kernteilungen gering und die Kerne behalten bis zuletzt ihren bläschenförmigen Bau. Die Zahl der Keime (Sporokineten) beträgt meist vier oder acht, seltener sechs, manchmal kommt auch die Bildung von nur zweien zur Beobachtung (Fig. 41), so daß in diesem Falle der ganze erste Abschnitt der Sporogonie lediglich durch die Reduktionsteilung dargestellt wird. Solche Fälle lehren uns übrigens, daß hier für die Chromosomenreduktion eine einzige Kernteilung genügt, was ja auch theoretisch verständlich, bisher aber wohl nur bei Myxomyceten nachgewiesen worden ist (vgl. JAHN 1911).

Ist die endgültige Kernzahl im Sporonten erreicht, dann verkürzen sich im Kern die Chromatinfäden, in denen wir zweifellos die Chromosomen zu erblicken haben, während der Kern selbst nunmehr seine platte in eine mehr kugelige Gestalt verwandelt. Dadurch daß die verkürzten, gedrungenen Chromatineinheiten sich im Kerne radiär anordnen, kommen die für die Coccidien so charakteristischen sternförmigen Chromatinfiguren zustande (Fig. 38). Die Zahl der Radien läßt keine Schlüsse auf die Chromosomenzahl zu; wenn auch die Chromosomen sich nicht durchweg deutlich trennen und daher nicht mit Sicherheit zählen lassen, so beobachtet man doch, daß sie keineswegs alle gerade bis zum Mittelpunkte verlaufen, sondern sich verschiedentlich überkreuzen. Die Lagerung der Chromosomen ist wohl so zu deuten, daß jedes einzelne einen bestimmten Kernsektor in Besitz nimmt; denn während jetzt durch Vorwölbung der Zelloberfläche die Sprossung der Keime beginnt, lockern sich die Chromosomen auf und ihre Chromatinkörnchen ver-

teilen sich, so daß sie schließlich gleichmäßig den ganzen Kern durchsetzen (Fig. 39).

Die breiten, knospenartigen Vorwölbungen der entstehenden Keime liegen zunächst über die Zelloberfläche ziemlich gleichmäßig verteilt (Fig. 39). In dem Maße aber, wie sie heranwachsen, verschieben sie sich alle nach einem Zellpole hin, so daß die sich herausbildenden wurmförmigen Keime zunächst alle parallel gelagert sind (Fig. 40). In die Keime treten als Reservestoffe Volutinkörper und zahlreiche Vakuolen des homogenen Reservestoffes ein. Letztere fließen sehr bald zu größeren Räumen zusammen (Fig. 41).

Daß die Keime, die in dieser Vermehrungsperiode entstehen, wurmförmige, bewegliche Parasiten darstellen, habe ich bereits in der Übersicht über den Zeugungskreis von *Karyolysus* kurz ange deutet (S. 196). Da aus diesen Parasiten später erst die Sporocysten hervorgehen, die dann in Sporoziten zerfallen, so entsprechen sie genau den Sporoblasten anderer Coccidienarten. Es ist ein ganz neuartiger und überraschender Befund, daß dieses Stadium bei *Karyolysus* durch eine bewegliche Form dargestellt wird. Da diese Form an einen anderen Ort wandert, um dort die Sporogonie zu vollenden, so wähle ich für sie, in Analogie zu SCHAUDINN's Bezeichnung „Ookinet“ für die bewegliche Copula, den Namen „Sporokinet“.

Die Bildung der Sporokineten zeigt bei *K. bicapsulatus* einige erhebliche Abweichungen gegenüber *biretortus*; wir müssen daher auf diese Verhältnisse hier noch eingehen. Bei *bicapsulatus* wird eine erheblich größere Zahl von Kernen gebildet; ich habe bis zu 64 gezählt, was einer sechsmaligen Kernteilung entspricht. Im Zusammenhang damit wächst der Sporont während der Kernteilungen noch erheblich heran (Fig. 34), während bei *biretortus* die Größen zunahme unbedeutend ist oder — bei Bildung von nur zwei oder vier Sporokineten — ganz unterbleibt. Es wurde bereits gesagt, daß auch bei *bicapsulatus* in frühen Stadien die Kerne bläschen förmig sind. Wenn zahlreiche Kerne vorhanden sind, ist aber eine Abgrenzung der Kerne gegen das Protoplasma nicht mehr wahrnehmbar; die chromatische Substanz scheint frei im Plasma zu liegen. Der kleine Nucleolus ist in diesen Kernen nicht mehr mit Sicherheit nachzuweisen, dagegen sind die Teilstücke des alten Binnenkörpers wegen ihrer guten Färbbarkeit stets deutlich erkennbar (Fig. 34 b).

Bei der Bildung der Sporokinetenknospen beobachtet man eine ähnliche Wanderung nach einem Pole hin, wie bei *biretortus* (Fig. 110,

35, 111). Im Zusammenhang mit der viel größeren Zahl der Keime sind — trotz des stärkeren Wachstums der Mutterzelle — die jungen Sporokineten wesentlich kleiner als bei *biretortus*. Sie bleiben daher noch einige Zeit in der Hülle vereinigt und wachsen auf Kosten des Restkörpers etwas heran (Fig. 112, 113). Da sie von Anfang ihrer Entstehung an beweglich sind, so findet man sie in der Cyste wirr durcheinander liegend. Die Fig. 115, die annähernd reife Sporokineten noch vereinigt zeigt, gibt ein Bild wieder, wie man es im wesentlichen bei allen *Karyolysus*-Arten findet. In allen Fällen ist die Cyste bei freier Lagerung kugelig; infolge der Zartheit ihrer Membran nimmt sie aber durch Zwangslagerung meist unregelmäßige Formen an.

In Milben, die längere Zeit nach beendeter Verdauung hungrern, kann man bei *bicapsulatus* eine sehr bemerkenswerte Abweichung in der Sporokinetenbildung beobachten. Während bei dieser Art auch schon unter gewöhnlichen Verhältnissen die Kerne der knospenden Sporokineten durch das Vorhandensein einer sehr geringen Zahl von Chromatinkörnchen ausgezeichnet sind, verklumpt in dem erwähnten Falle häufig das Chromatin jedes Chromosoms vollständig. Wir können jetzt mit großer Deutlichkeit wieder das Vorhandensein von vier Chromatineinheiten feststellen. Die Fig. 35, 110 u. 111 zeigen diese Verhältnisse. In Fig. 110 sehen wir, daß die Verklumpung nicht in allen Kernen vollständig zu sein braucht. Auch die jüngsten Sporokineten, kurz nach ihrer Abschnürung vom Restkörper, besitzen noch diesen Kernbau (Fig. 47, 112 u. 113).

Daß es sich hierbei nicht etwa um pathologische Verhältnisse handelt, geht daraus hervor, daß wir später in den Sporozoiten normalerweise der gleichen Zusammensetzung des Kernes aus vier klumpigen Chromosomen begegnen (vgl. Fig. 65). Wir haben lediglich eine Anähnlichkeit der Sporokinetenbildung an den späteren Vorgang der Sporozoitenbildung vor uns, die mit einer Verzögerung der Entwicklung zusammenhängt. Wie dies bei den Sporozoiten normalerweise durch den Entwicklungsgang bedingt ist, bleiben in diesen Fällen auch die Sporokineten lange in ihrer Hülle vereinigt und warten die für ihre weitere Entwicklung günstigen Bedingungen ab. Sie wachsen offenbar ohne beweglich zu werden zu ihrer endgültigen Größe heran, denn man findet in den hungernden Milben die reifen Sporokineten — im Gegensatz zu den oben dargestellten Verhältnissen — in regelmäßigen Bündeln vereinigt liegen (Fig. 114), was eine weitere Übereinstimmung mit den Sporozoiten ist. Durch diese parallele Anordnung der

langgestreckten Keime erhält dann die Cyste naturgemäß eine lang-ovale Gestalt.

Während des Heranwachsens der Sporokineten lockern sich die Chromosomen auf und zerfallen in eine größere Anzahl Chromatin-körper; den Beginn dieses Vorganges kann man schon in einigen Sporokineten der in Fig. 113 abgebildeten Cyste erkennen. Es ist leicht, in den Präparaten alle Übergänge dieser Kernumwandlung aufzufinden. In den Fig. 48—50 sind einige solche Bilder dargestellt; Fig. 48 läßt die Vierzahl der Chromatineinheiten noch deutlich erkennen.

Die in den hungernden Milben ausgebildeten Sporokineten sind viel schlanker und dementsprechend auch bedeutend länger als die unter gewöhnlichen Verhältnissen entstehenden. Wir werden uns auch mit ihnen im folgenden Abschnitt noch zu beschäftigen haben.

6. Die Sporokineten und die Ei-Infektion der Milbe.

Ehe wir in der Beschreibung der Entwicklungsvorgänge fortfahren, müssen wir die bisherigen Ergebnisse bei der Sporogonie mit der Darstellung vergleichen, die ich in meiner Arbeit über *K. lacertae* von diesen Verhältnissen gegeben habe. Obgleich ich schon damals alle wesentlichen Stadien des ersten Abschnittes der Sporogonie zutreffend beobachtet habe (vgl. in der betr. Arbeit Textfig. 1—5 u. Tafelfig. 33), bin ich doch hinsichtlich der Deutung der Sporokineten zu einer völlig irrtümlichen Auffassung gelangt, indem ich sie als Ookineten angesprochen habe.

Ist an diesem Irrtum auch teilweise der durch die Verhältnisse bedingte eilige Abschluß der betreffenden Untersuchungen Schuld, so ist es doch sehr lehrreich, wie leicht ein voreiliger Analogieschluß auf Irrwege führen kann, selbst wenn man mit den besten Absichten, vorgefaßte Meinungen beiseite zu lassen, an die Arbeit herantritt. Als ich die großen wurmförmigen Gebilde bei *K. lacertae* entdeckte, lag nichts näher, als sie für Ookineten anzusprechen, besonders da ein gleiches Stadium bei anderen „Hämosporidien“ ja allgemein verbreitet ist (*Plasmodium*, *Halteridium*, *Leucocytozoon*). Dazu kam noch, daß bei dem *Hepatozoon perniciosum* der Ratte, einer Art, die so zahlreiche Berührungspunkte mit *Karyolysus* bietet, von MILLER (1908) gleichfalls das Vorkommen von Ookineten angegeben worden war.

In den Präparaten fanden sich zwischen der kugeligen Copula und den jungen „Ookineten“ scheinbar die schönsten Übergänge.

Diese Bilder, die in den Fig. 18—21 der Arbeit dargestellt sind, geben aber in Wirklichkeit ledige, mehr oder weniger herangewachsene Macrogameten wieder. Derartige Macrogameten, die keinen Partner gefunden haben, habe ich jetzt auch bei anderen *Karyolysus*-Arten häufig und zahlreich feststellen können. Sie dringen häufig in Epithelzellen ein (vgl. Fig. 6) und nehmen dort eine kurze ovale Form an. Bei *K. lacertae* wird die Verwechslung mit bereits befruchteten Macrogameten dadurch erleichtert, daß der Kern, der bei dieser Art zunächst keine scharfe Abgrenzung besitzt und der erst während der Vorbereitung zur Befruchtung bläschenförmig wird, das gleiche Aussehen auch bei den herangewachsenen ledigen Macrogameten gewinnt.

Daß ich die beobachteten Sporogoniestadien auf eine abnorme Entwicklung zurückführen konnte, hängt damit zusammen, daß sie nicht regelmäßig festzustellen waren. Bei *K. lacertae* setzt die Sporokinetenbildung gerade in dem Augenblick ein, wenn die Milbe sich neu mit Blut gefüllt hat; gerade dann ist infolge der großen Mengen unverdauten Blutes die Untersuchung besonders erschwert. Außerdem verläuft der Vorgang — wie auch bei manchen anderen *Karyolysus*-Arten — sehr rasch; so konnte er wiederholt unbeobachtet bleiben.

Nur wenn die infizierten Milben nach beendeter Verdauung längere Zeit hungrig, beginnt die Sporogonie schon vor erneuter Nahrungsaufnahme und nimmt dann einen langsameren Verlauf (vgl. die Angaben über *K. bicapsulatus* im vorigen Abschnitt). Der Umstand, daß ich die Stadien gerade in hungernden Milben — also unter abnormen Verhältnissen — fand, bestärkte natürlich die Vermutung, daß es sich hierbei um eine von der normalen Entwicklung abweichende Sporozoitentwicklung in der Muttermilbe, statt im Ei, handelte.

Auch noch, als ich bei meinen neu aufgenommenen Untersuchungen diese Sporogoniestadien mit großer Regelmäßigkeit in den Muttermilben feststellte, blieb ich mir über deren Bedeutung lange im Unklaren. Ich glaubte immer noch, daß es sich um eine Sporozoitentwicklung handeln müsse und kam zu der Ansicht, daß diese bei manchen Arten in den Eiern, bei anderen in der Muttermilbe erfolge. Erst die Untersuchung der Entwicklung von *K. biretortus* brachte Klarheit. Diese Art erwies sich als bei weitem die günstigste zur Feststellung des Entwicklungsganges in der Milbe, da erstens alle *Lacerta viridis* nur mit einer und derselben Art infiziert waren und zweitens der Entwicklungsverlauf bei dieser Art

so schnell ist, daß er völlig zum Abschluß kommt, lange bevor die Milbe ihre Verdauung beendet hat. Nachdem bei dieser Art einmal das Rätsel gelöst war, bot es keine Schwierigkeit mehr, festzustellen, daß bei allen anderen *Karyolysus*-Arten der Vorgang der gleiche war.

Wenden wir uns nun wieder den Sporokineten zu und beginnen wir mit denen von *biretortus*. Während der Ausbildung dieser Sporokineten erfolgen im Kerne sehr eigenartige Umwandlungen. Schon ehe die Keime vom Restkörper völlig abgeschnürt sind, beobachtet man meist, daß die Chromatinkörper sich von der Kernoberfläche nach dem Mittelpunkt hin zurückziehen (Fig. 41). In den jungen Sporokineten findet man deutlich mindestens eine Wabenschicht zwischen Kernoberfläche und Chromatin ausgebildet (Fig. 52). Auf einem späteren Stadium hat sich das Chromatin weiter zusammengeballt und ist jetzt durch mehrere Wabenschichten von der Oberfläche getrennt. Besonders bemerkenswert ist, daß nunmehr in diesem oberflächlichen Wabenwerk gleichfalls kleine Chromatin-körnchen auftreten (Fig. 53). So entsteht das sehr charakteristische Bild der reifen Sporokineten dieser Art, deren Kern stets im Mittelpunkt einen deutlich abgegrenzten Klumpen von Chromatin-körnern aufweist (Fig. 54).

Der kleine blasse Nucleolus, der während der Sprossung der Keime meist in der Nähe des Binnenkörpers nachzuweisen ist (Fig. 40 u. 41), macht die Verlagerung des Chromatins nach Innen mit und bestätigt damit klar seine Zugehörigkeit zu diesem (Fig. 52 u. 53 n). Er läßt sich in der stark zusammengeklumpten Chromatin-masse nicht immer feststellen, sondern nur, wenn er im Bilde zufällig eine günstige Lage an einem Seitenrande hat. Der stets lebhaft gefärbte Binnenkörper dagegen bleibt an der Oberfläche des Kernes liegen und läßt dadurch seine Beziehungen zu der äußeren Kernschicht erkennen. Es ergibt sich so ein sehr eigenartiges Bild, das den Eindruck zweier ineinander geschachtelter Kerne erweckt.

Diese Verhältnisse lassen meiner Meinung nach nur eine Erklärung zu, die, wenn sie zutrifft, ein besonders augenfälliges Beispiel für die von SCHAUDINN und anderen vertretene Hypothese des Kerndualismus darstellt (vgl. SCHAUDINN 1905). Nach dieser Hypothese sind bekanntlich im Kern zwei verschiedene Chromatinarten vereinigt: vegetatives und generatives Chromatin. In den Sporokineten von *K. biretortus* erhält sich offenbar das die Chromosomen zusammensetzende Chromatin, also das „generative“, unverändert, während in der oberflächlichen Kernschicht „vegetatives“ Chromatin.

neu organisiert wird, dem die Funktionen des Kernes während des beweglichen Stadiums zufallen. Die Organisation dieses vegetativen Chromatins geht vielleicht von dem Binnenkörper aus. Auf diese Weise erhalten wir das außergewöhnliche Kernbild, in dem generatives und vegetatives Chromatin deutlich morphologisch gesondert sind.

Eine Erklärung dieser Besonderheit scheint mir in der sehr schnellen Entwicklung von *K. biretortus* in der Milbe zu liegen. Es wird hier im Kern des Sporokineten gewissermaßen ein „Provisorium“ eingerichtet, durch das eine zweimalige völlige Änderung der Organisation des Kernes im Zusammenhang mit der Einschaltung eines beweglichen Stadiums umgangen wird. Hierdurch wird offenbar eine schnellere Ausbildung der Sporokineten, sowie auch eine schnellere Wiederaufnahme der Kernteilungen, sobald der Sporokinet zur Ruhe gekommen ist, erreicht. Die Dauer des Sporokinetenstadiums ist auch bei *biretortus*, wie wir gleich sehen werden, besonders kurz.

Derartige Kernbilder, wie bei *biretortus*, habe ich in den Sporokineten anderer *Karyolysus*-Arten nicht gesehen. Bei der Reifung der Sporokineten von *bicapsulatus* beobachtet man außer einer Auflockerung des Kernes keine wesentlichen Veränderungen in diesem (Fig. 42—45). Der Kern bleibt bei dieser Art überhaupt verhältnismäßig kleiner. Die spärlichen Chromatinkörper, bei denen ein bestimmtes Zahlenverhältnis nicht nachzuweisen ist, liegen ziemlich gleichmäßig verteilt. Manchmal beobachtet man zwar einen gewissen Abstand von der Kernoberfläche (Fig. 44), doch lassen sich daraus keine weiteren Schlüsse ziehen.

Der kleine Nucleolus (Fig. 44 u. 45 n) ist zwischen den Chromatinkörpern meist schwierig und oftmals gar nicht herauszufinden. Dagegen zeichnet er sich bei *K. zuluetai* (vgl. S. 220 Anmerkung), von dem ich einen Sporokineten in Fig. 46 abgebildet habe, stets durch große Deutlichkeit aus.

Der Binnenkörper des Kernes ist bei allen Arten, besonders in jungen Sporokineten, von sehr verschiedener Größe, was mit seiner früher dargestellten ungleichhälftigen Verteilung bei den Kernteilungen zusammenhängt. In den jungen Sporokineten von *bicapsulatus* ist er durchschnittlich kleiner als in denen von *biretortus*; das wird aus der größeren Anzahl der bei ersterer Art aus einem Sporonten entstehenden Individuen verständlich. Später gleichen sich die Größenunterschiede aus, da die Binnenkörper während des Sporokinetenstadiums heranwachsen. Dieses Heranwachsen entgegen

ihrem früheren passiven Verhalten ist ein weiterer Beweis, daß sie nunmehr in Funktion getreten sind.

Das Wachstum der Sporokineten bis zu ihrer endgültigen Größe geschieht größtenteils, während sie noch in der Cystenhülle vereinigt sind. Die Größenzunahme beruht hauptsächlich auf einer starken Vermehrung des homogenen Reservestoffes, der im Protoplasma zu immer größeren Vakuolen zusammenfließt. Wenn die freiwerdenden Sporokineten sogleich Milbeneier vorfinden, in die sie eindringen können, dann erfolgt die Überwanderung sehr rasch. In diesem Falle behalten sie bei allen Arten eine ziemlich plumpe, gedrungene Gestalt und sind dadurch ausgezeichnet, daß der homogene Reservestoff sich in wenigen sehr großen Räumen, manchmal sogar nur in einem, vereinigt findet (vgl. Fig. 43—46 u. 54). In dieser typischen Form haben die Sporokineten von *biretortus* eine Länge von etwa $40\text{ }\mu$ und eine größte Breite von $5\text{—}6\text{ }\mu$; diejenigen von *bicapsulatus* messen etwa 27 zu $4\text{ }\mu$.

Sind die Sporokineten zum längeren Verweilen in der Muttermilbe gezwungen, dann verändert sich ihr Aussehen sehr bedeutend. Wir haben im vorigen Abschnitt bereits einen abweichenden Vorgang der Sporokinetenbildung bei *bicapsulatus* in hungernden Milben besprochen, der zur Bildung sehr schlanker in Bündeln zusammenliegender Formen führt. Auch die freien Sporokineten nehmen eine schlanke, sehr langgestreckte Gestalt an (Fig. 48—51). Ihre Länge beträgt dann meist zwischen 40 und $60\text{ }\mu$, das in Fig. 51 wiedergegebene Individuum mißt $65\text{ }\mu$. Die größte von mir gemessene Länge eines Sporokineten war $85\text{ }\mu$. Im allgemeinen sind diese Sporokineten um so schlanker, je länger sie sind, doch beruht die große Länge offenbar nicht lediglich auf der schlankeren Gestalt, vielmehr erfolgt bei ihnen auch während des Aufenthaltes in der Leibeshöhle der Muttermilbe bereits eine Größenzunahme, welche die schnell in die Eier überwandernden Sporokineten erst nach dem Eindringen ins Ei erfahren. Diese langen Sporokineten sind dadurch ausgezeichnet, daß in ihnen der homogene Reservestoff auf zahlreiche Vakuolen verteilt ist.

Das geschilderte Verhalten der Sporokineten habe ich besonders häufig bei denen von *bicapsulatus* beobachtet, die oft eine Milbe in ungeheuren Massen durchsetzen; doch kommen ähnliche Bilder auch bei anderen *Karyolysus*-Arten vor. Das Aussehen dieser Sporokineten erscheint auf den ersten Blick so fremdartig, daß ich lange geglaubt habe, es müsse sich um eine andere Art handeln.

Die Infektion der Milbeneier erfolgt, wenn diese aus dem Ovar

ausgetreten sind und nun zunächst fre i in der Leibeshöhle liegen, ehe sie in den Uterus übertreten (vgl. S. 190). Während dieser Zeit verschmelzen die Eier mit den Dotterzellen, die sich vor den Uteruseingang schieben, und wachsen bis zu ihrer endgültigen Größe heran. In dieser freien Lage übt das Ei offenbar eine chemotaktische Wirkung auf alle zurzeit reifen Sporokineten aus. Schnittpräparate zeigen, daß die Hauptmasse der Sporokineten rings um das Ei in dessen Nähe in der Leibeshöhle liegt. Bei starken Infektionen findet man auch hier und da an der Eioberfläche einen halbeingedrungenen Parasiten. Offenbar kann das Eindringen in das Ei an beliebigen Stellen erfolgen. Ausnahmsweise beobachtet man, daß ein Sporokinet in eine neben dem Ei liegende, in Verschmelzung mit ihm begriffene Dotterzelle eingedrungen ist.

Wir haben früher erwähnt, daß bei manchen *Karyolysus*-Arten die conjugierten Gametocyten neben anderen Zellen der Milbe auch die Eierstockeier infizieren. Man könnte nun vermuten, daß die auf diese Weise bereits in Eiern entstehenden Sporokineten dort gleich verbleiben; das ist jedoch nicht der Fall. Auch die in den Eierstockeichern sich entwickelnden Sporokineten treten von dort in die Leibeshöhle über, um in das gerade heranreifende Ei einzudringen. Niemals beobachtet man die Infektion eines Eies mit reifen Sporokineten, ehe es aus dem Ovar ausgetreten ist. Da während der Zeit, da das Ei in der Leibeshöhle liegt, auch seine Befruchtung erfolgt, so ist es nicht ausgeschlossen, daß erst das befruchtete Ei die Anziehung auf die Sporokineten ausübt.

Bei den meisten *Karyolysus*-Arten (vgl. auch *K. lacertae* in meiner früheren Arbeit) erfordert die Entwicklung in der Muttermilbe soviel Zeit, daß die ersten Sporokineten erst nach einem erneuten Saugakt der Milbe ausgebildet werden. Sie pflegen in den Eiern frühestens 2—3 Tage nach der neuen Nahrungsaufnahme seitens ihres Wirtes aufzutreten. Selten findet man bereits während der neuen Verdauungsperiode abgelegten Eier infiziert. Wie mehrfach erwähnt, hat die Temperatur auf die Entwicklung einen großen Einfluß; durch niedere Temperaturen kann sie so verzögert werden, daß man die Sporokineten erst nach dem dritten Saugakt der Milbe in den Eiern findet.

Bei *K. biretortus* erfolgt dagegen die Entwicklung so schnell daß sie während einer Verdauungsperiode des Wirtes völlig zum Abschluß kommt. Bei dieser Art tritt die Sporokinetenbildung bereits 4 Tage nach der Aufnahme des infizierten Blutes durch die Milbe ein, und man findet dementsprechend die Sporokineten vom

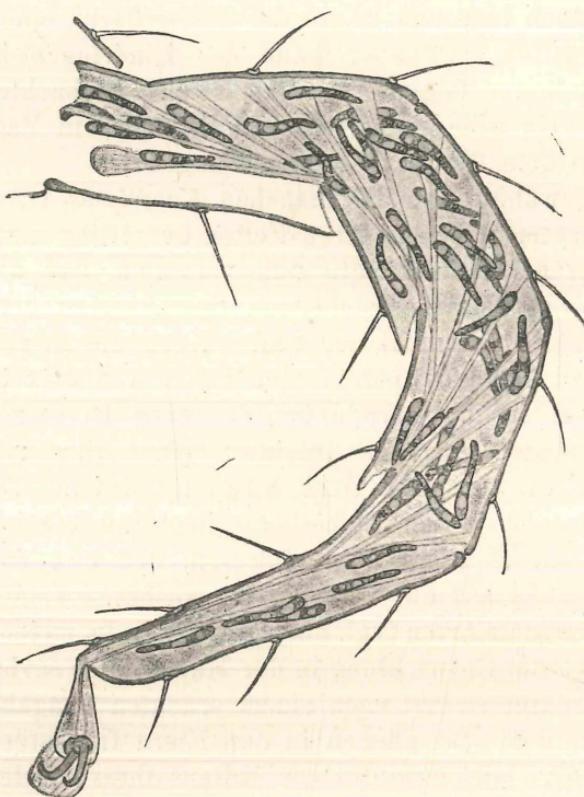
5. Tage an in den Eiern. Wenn die Milbe zu neuer Blutaufnahme schreitet, hat sie sich gewöhnlich völlig von ihrer Infektion gereinigt.

Da *biretortus* dadurch ausgezeichnet ist, daß er auch in den Nymphen zur Entwicklung kommt, so sind weibliche Milben, die als Nymphen infiziert wurden, bereits im Besitze reifer Sporokineten, wenn sie ihre ersten Eier ablegen. In diesem Falle können also schon die ersten von der Milbe abgelegten Eier Sporokineten enthalten. Entwicklungsstadien von *biretortus* in männlichen Nymphen

gehen natürlich für die Art verloren, da die entstehenden Sporokineten sich nur in Eiern weiterentwickeln können.

Es liegt sowohl im Vorteil des Parasiten wie des Wirtes, daß

die Sporokineten schnell in die Eier überreten. Die in der Leibeshöhle freien Sporokineten fallen in großer Zahl der Tätigkeit der Phagocyten zum Opfer. In diesen Zellen kann man sie in mehr oder weniger verdautem Zustande beobachten (Fig. 116). Bei starken Infektionen erreichen die Phagocyten infolge ihrer lebhaften Tätigkeit eine riesige Größe.



Textfig. N. Bein eines weiblichen *Liponyssus*; die Räume zwischen den Muskelfasern sind mit Sporokineten von *K. bicapsulatus* angefüllt. Vergr. 300.

Eine Zunahme ihrer Zahl erfolgt dagegen nicht, wie überhaupt in erwachsenen Milben keine Zellvermehrungen zur Beobachtung kommen.

Befindet sich in der Leibeshöhle kein heranreifendes Ei — also am Ende einer Verdauungsperiode — dann irren die Sporokineten ziellos im Milbenkörper umher. Besonders reichlich sammeln sie sich dabei in den Beinen an, aus denen sie offenbar nicht leicht

wieder den Ausweg finden. Bei starken Infektionen können sie diese derartig anfüllen, daß die Milbe zu jeder Bewegung unfähig wird (Textfig. N). Auch sonst bewirken die sich massenhaft in der Milbe anhäufenden Sporokineten Funktionsstörungen des Wirtes. Man kann beobachten, daß Milben, wenn sie sich neu mit Blut gefüllt haben, dieses nicht zu verdauen vermögen und schließlich langsam zugrunde gehen.

Abgesehen von diesem Falle offenbar rein mechanischer Wirkung verursacht *Karyolysis*, auch in starken Infektionen, keine Schädigung der befallenen Milben.

7. Der zweite Abschnitt der Sporogonie: Die Sporozoitengeneration in der Tochtergeneration der Milbe.

Die in das Milbenei eingewanderten Sporokineten dringen bis in den mittleren Teil vor und bleiben dort zwischen den Dotterschollen liegen. Die große Mehrzahl von ihnen findet man dort zu einem oder zu mehreren Klumpen angehäuft. Fig. 8 stellt einen Schnitt durch ein noch im Uterus befindliches Ei dar, das mit Sporokineten von *bicapsulatus* infiziert ist. Die Lage der Parasiten, sowie ihr Größenverhältnis zum Ei wird durch das Bild anschaulich gemacht. Ein längeres Herumwandern im Ei findet nicht statt, vielmehr wird von den Sporokineten sehr bald und noch ehe sie ihre Gestalt verändert haben, eine zunächst zarte Membran abgeschieden (Fig. 45 u. 54). In den frisch abgelegten Eiern sind bereits alle Sporokineten mit dieser Membran versehen. Man beobachtet in frischen Präparaten daher keine Ortsbewegung mehr, sondern nur Knickbewegungen innerhalb der nachgiebigen Hülle. In Zupfpräparaten von weiblichen Milben trifft man häufig Formen, die bereits von einer Membran umgeben sind; dies sind Individuen, die schon in ein Ei eingewandert waren und durch dessen Zerstörung bei Herstellung des Präparates wieder frei geworden sind.

Es ist eine allgemeine Erscheinung bei den wirtwechselnden Parasiten, daß jedesmal beim Übertritt in eine neue Umgebung ein Teil der Individuen zugrunde geht. Bei *Karyolysis* haben wir gesehen, daß beim Übergang der Parasiten aus dem Eidechsenblut in den Milbendarm diese Erscheinung in sehr bedeutendem Umfange eintritt. Das Eindringen der Sporokineten in die Milbeneier stellt nun offenbar gleichfalls einen Wechsel des Mediums, wenn auch nicht so einschneidender Art wie der eben erwähnte, dar. Von diesem Gesichtspunkte aus wird uns erklärlich, daß wir unter den

Sporokineten im Milbenei nicht selten degenerierende Individuen beobachteten. Unter diesen sind besonders häufig kernlose Formen. Meist läßt sich über das Schicksal des Kernes nichts aussagen; in einigen Fällen habe ich aber gefunden, daß der Kern als Ganzes aus dem Zellkörper ausgetreten war und neben ihm innerhalb der Cystenmembran lag.

Ebenso wie ich bei *K. lacertae* festgestellt habe, finden wir auch bei den anderen *Karyolysus*-Arten, daß die in dem Milbenei befindlichen Parasiten die Entwicklung des Embryos in keiner Weise stören, selbst wenn ihre Zahl mehrere Hunderte beträgt. In seltenen Fällen kommt es aber vor, daß die Sporokineten im Ei nach Tausenden zählen. Dann ist das Ei von ihnen derartig vollgestopft, daß tatsächlich rein mechanisch kein Platz mehr für die Entwicklung des Embryos verbleibt, und in diesen Fällen muß das Ei zugrunde gehen.

Betrachten wir nun die weitere Entwicklung der Sporokineten im Ei. Nach Abscheidung der Hülle verkürzen sie sich allmählich und nehmen schließlich eine Form an, die derjenigen annähernd entspricht, welche später die reife Cyste zeigt. Bei *biretortus* ist diese Form beispielsweise langoval, bei *bicapsulatus* kreisrund (vgl. Fig. 70 u. 59). Die Veränderungen im Protoplasma bestehen in einem Zerfall der großen Reservestoffräume in zahlreiche Vakuolen und in einer starken Zunahme des Volutins. Ich habe diese Umwandlungen bereits bei *K. lacertae* eingehend dargestellt (vgl. dort Fig. 26—30). Die Vorgänge, die sich am Kerne vor der ersten Teilung abspielen, habe ich bei *K. lacertae* nur unvollkommen beobachtet; wir wollen sie daher bei *K. biretortus* näher betrachten.

In den etwas verkürzten Sporokineten finden wir das „generative“ Chromatin nicht mehr in der Mitte des Kernes zusammengehäuft, sondern gleichmäßig durch den ganzen Kernraum verteilt (Fig. 57). Manche Kernbilder sprechen dafür, daß diese Änderung in der Weise vor sich geht, daß sich das „generative“ Chromatin zunächst nach der der Lage des Binnenkörpers entgegengesetzten Kernseite zurückzieht, während umgekehrt das „vegetative“ Chromatin sich dicht neben dem Binnenkörper ansammelt (Fig. 55 u. 56). Später ist von dem „vegetativen“ Chromatin dann nichts mehr nachzuweisen. Vielleicht wird es von dem Binnenkörper aufgenommen; dafür würde der Umstand sprechen, daß der Binnenkörper gerade zu dieser Zeit sehr erheblich heranwächst (vgl. Fig. 54 mit 57 u. 70).

Während das „generative“ Chromatin von dem Binnenkörper abrückt, lockert es sich bereits auf und läßt nun eine fädige An-

ordnung deutlich erkennen (Fig. 55, 56). Bei der späteren feineren Verteilung der Chromatinkörnchen geht dieser fädige Bau aber — wenigstens für den Beobachter — wieder verloren (Fig. 57). Im Kerne ist der kleine Nucleolus jetzt gewöhnlich gut erkennbar, häufig findet man bereits einen zweiten Nucleolus vor (Fig. 57 n).

Wenn die Verkürzung des Sporokineten beendet ist, liegt in der nunmehr als Sporocyste zu bezeichnenden Zelle der Kern in der Nähe eines Poles. Die Nucleolen sind vermehrt und zum Teil herangewachsen; man kann gewöhnlich drei oder vier unterscheiden. Der Kern wird jetzt schnell chromatinreicher, das Chromatin zeigt wieder deutlich eine fädige Anordnung (Fig. 70). Dieses Bild bietet viel Übereinstimmung mit denen, die wir früher vor der Reduktionsteilung kennen gelernt haben (vgl. Textfig. I a, b), nur ist die Zahl der Nucleolen geringer. Es ist möglich, daß die Zahl der Nucleolen derjenigen der Chromosomen entspräche, und daß sie demzufolge jetzt halb so groß wäre, als vor der Reduktionsteilung. Entscheiden kann ich diese Frage nicht, da sich nicht in jedem Falle sicherstellen läßt, ob ein gefärbtes Körnchen im Kerne ein Chromatinkorn oder einen kleinen Nucleolus darstellt. Die Entstehung der Nucleolen erfolgt genau wie vor der Reduktionsteilung durch Austritt aus dem Binnenkörper (Fig. 58). Ob unter ihnen der bereits früher vorhandene Nucleolus erhalten bleibt, läßt sich natürlich nicht sagen.

Mit dem zunehmenden Chromatinreichtum werden die Chromosomen als sehr lange, vielfach gewundene Fäden deutlich. Die Abgrenzung des Kernes gegen das Protoplasma geht verloren und die Chromosomen verbreiten sich dicht unter der Zelloberfläche über einen ziemlich erheblichen Raum (Fig. 71). Die Anzahl der Chromosomen läßt sich nicht bestimmen, da diese sich vielfach überkreuzen und da auch offenbar ihre Spaltung schon frühzeitig beginnt. Während dieser Vorgänge verschiebt sich der ganze Kernapparat wieder mehr nach dem „Äquator“ zu. Hier wandern die Chromosomen in querer Richtung auseinander. Von einem Spindelapparat ist nichts wahrzunehmen. Wenn das Auseinanderrücken der Chromosomen bereits deutlich erkennbar ist, schnürt sich auch der Binnenkörper durch (Fig. 72). In den beiden Kernen, die aus dieser Teilung hervorgehen, behält das Chromatin seine fädige Anordnung; eine Abgrenzung der Kernsubstanz gegen das Protoplasma erfolgt nicht (Fig. 73). Einen Nucleolus neben dem großen Binnenkörper, wie derjenige, der im ersten Abschnitt der Sporogonie eine Rolle spielt, habe ich weder bei der ersten Teilung noch auf späteren Stadien — ebensowenig bei den anderen *Karyolysus*-Arten — nachweisen können.

Wie wir sehen, fehlt bei der Sporozoitenbildung, im Gegensatz zu dem Verhalten im ersten Abschnitt der Sporogonie, von Anfang an eine Kernmembran. Daß auch in dieser Beziehung Abweichungen zwischen den einzelnen Arten vorkommen, beweist der Umstand, daß ich bei *K. lacertae* während der ersten Teilung noch eine deutliche Abgrenzung des Kernes gesehen habe, während eine solche bei der zweiten Teilung bereits fehlt (vgl. dort Fig. 31 u. 32).

Wenn wir mit den bei *biretortus* zur Beobachtung kommenden Kernbildern diejenigen bei *bicapsulatus* und dem mehrfach erwähnten *zuluetai* vergleichen, so treten uns hier grundsätzlich gleichartige Vorgänge entgegen. Die beiden letztgenannten Arten verhalten sich fast völlig übereinstimmend; nur die ganz jungen Sporocysten sind dadurch leicht zu unterscheiden, daß bei *zuluetai* im Kerne der Nucleolus verhältnismäßig groß und deutlich ist (Fig. 59 n), ein Verhalten, durch das ja, wie erwähnt, auch der Sporokinet dieser Art ausgezeichnet ist (Fig. 46). Von den Figuren 59—64 beziehen sich 59 u. 60 auf *zuluetai*, die übrigen auf *bicapsulatus*.

Wenn sich der Sporokinet in die Sporocyste umgewandelt hat, beginnen die Chromatinkörnchen des Kernes zu mehreren voneinander getrennten Häufchen zusammenzutreten (Fig. 59). Bei dem sich anschließenden Austritt der Nucleolen aus dem Binnenkörper ergeben sich sehr charakteristische Bilder (Fig. 60). Die entstehenden Nucleolen sind ziemlich groß; sie scheinen alle ziemlich gleichzeitig als ein Bündel von Knospen an einer Stelle hervorzusprossen. Die Nucleolen treten in Verbindung mit den Chromatinhäufchen, doch läßt sich nicht entscheiden, ob jedem Häufchen nur ein Nucleolus entspricht, da Nucleolen und Chromatin einen dichten Klumpen bilden, in dem sich Einzelheiten nicht unterscheiden lassen. Sehr häufig kann man deutlich vier große Chromatinklumpen und daneben noch eine kleine Chromatinansammlung erkennen.

Wenn die fadenförmigen Chromosomen ausgebildet sind, geht auch hier die Abgrenzung des Kernes gegen das Protoplasma verloren; die Bilder der ersten Teilung zeigen große Ähnlichkeit mit denen bei *biretortus* (vgl. Fig. 61 u. 72). Die Vierzahl der Chromosomen ist häufig mit ziemlicher Sicherheit nachzuweisen, da die Fäden bedeutend kürzer sind, als bei *biretortus*. Bei der Durchschnürung des Binnenkörpers beobachtet man vielfach ziemlich unregelmäßige Figuren, was mit der ungleichhälftigen Teilung dieses Gebildes zusammenhängt (Fig. 62).

Die zweite Kernteilung erfolgt in genau derselben Weise wie

die erste. Die Chromosomen spalten sich (Fig. 63 cc) und rücken auseinander, die Binnenkörper teilen sich gleichfalls.

Übereinstimmend findet man bei allen *Karyolysus*-Arten — auch bei *K. lacertae* habe ich darauf hingewiesen — daß man von den Sporocysten höchstens bis zum vierkernigen Stadium (Fig. 64) eine einwandfrei gute Konservierung und Färbung erhält. Dann wird die Cystenmembran so kräftig, daß beim Fixieren meist Schrumpfungen entstehen. Eine Färbung läßt sich zwar auch dann noch durch mehrjährige Einwirkung des Farbstoffes erzielen, doch sind die so gewonnenen Bilder zur Feststellung feinerer cytologischer Verhältnisse nicht brauchbar. Beobachten läßt sich, daß der Binnenkörper auch die weiteren Teilungen mitmacht und so bis zum Schluß erhalten bleibt.

Während der Abschnürung der Sporoziten vom Restkörper wandern in den kreisförmigen Sporocysten alle Knospen nach einer Seite hin, in den ovalen verteilen sie sich auf die beiden Pole. Dementsprechend liegen in den reifen Cysten von *bicapsulatus* alle Sporoziten in einem Bündel angeordnet, in denen von *biretortus* in zweien (Fig. 65 u. 74). Diese Anordnung beobachtet man mit Regelmäßigkeit allerdings nur kurz nach der Ausbildung der Sporoziten; besonders bei den ovalen Formen findet man in älteren Cysten die Sporoziten infolge zeitweilig von ihnen ausgeführter Bewegungen wirr durcheinander gelagert.

Ich habe von „kreisförmigen“ und „ovalen“ und nicht von „kugeligen“ und „ellipsoiden“ Sporocysten gesprochen; denn übereinstimmend bei allen Arten habe ich gefunden, daß die Sporocysten mehr oder weniger abgeflacht sind. In Zupfpräparaten liegen sie naturgemäß gewöhnlich auf einer flachen Seite; um sich über ihre Gestalt klar zu werden, muß man die Sporocysten im frischen Präparat rollen lassen oder Schnittpräparate des Wirtes untersuchen (Textfig. 0). Am stärksten von allen Arten habe ich die Abflachung bei *bicapsulatus* gefunden. Bei einem größten Durchmesser der Sporocyste von etwa $20\text{ }\mu$ beträgt die Achse zwischen den abgeflachten Seiten nur $13-14\text{ }\mu$. Bei den Sporocysten von *biretortus* schwankt die Länge meist zwischen 30 und $35\text{ }\mu$, die größte Breite zwischen 20 und $23\text{ }\mu$, während die Abflachung hier $2-3\text{ }\mu$ ausmacht.

Die Zahl der Sporoziten beläuft sich bei *bicapsulatus* meist auf 14, bei *zuluetai* beträgt sie mit großer Regelmäßigkeit 16, sehr selten weniger; bei *biretortus* finden wir etwa 30, ausnahmsweise 40 und mehr.

Wie schon aus den Kernverhältnissen in den reifenden Sporo-

cysten gefolgt werden kann, enthalten die Kerne der Sporozoiten offenbar stets einen Binnenkörper. Dieser ist bei *biretortus* zwar nicht immer, aber in gut differenzierten Präparaten doch in zahlreichen Fällen nachzuweisen (Fig. 74 b). Bei *bicapsulatus* habe ich ihn nicht in den Cysten, sondern nur bei den im Eidechsendarm frei gewordenen Sporozoiten feststellen können (Fig. 66 b); bei dieser Art zeigt der Kern der Sporozoiten stets deutlich vier große runde Chromatinbrocken (Fig. 65), hier bleiben also die Chromosomen scharf gesondert in einer kompakten Form erhalten. Die Sporozitenkerne von *biretortus* setzen sich dagegen aus einer größeren nicht näher bestimmbarer Zahl von Chromatinkörnern zusammen. Es bleibt unbestimmt, ob hier die Chromosomen lediglich in einer lockeren Form vorhanden und daher nicht voneinander zu trennen sind, oder ob sie völlig aufgelöst werden. Neben dem Kerne enthalten die Sporozoiten eine mit dem wiederholt erwähnten homogenen Reservestoff angefüllte Vakuole. Bei *bicapsulatus* ist diese Vakuole ziemlich beträchtlich und von ovaler Gestalt, bei *biretortus* ist sie klein und rund, manchmal ist sie überhaupt nicht nachzuweisen.

Ich beschränke mich hier auf diese kurzen Angaben, da ich eine genaue vergleichende Beschreibung von den reifen Sporocysten der verschiedenen *Karyolysus*-Arten, sowie Abbildungen lebender Sporocysten, im zweiten Teil der Arbeit geben werde.

Wir wenden uns nun den Beziehungen zwischen den vererbten Parasiten und ihren neuen Wirten zu. Die Angaben, die ich bei *K. lacertae* über das Verhältnis der Sporozoiten-Entwicklung zu der Entwicklung der jungen Milben gemacht habe, sind in gleicher Weise auch für die anderen *Karyolysus*-Arten zutreffend. Wenn die Larve das Ei verläßt, haben sich in ihr alle Sporokineten in Sporocysten verwandelt und die Kernteilungen haben zum Teil bereits begonnen. Zur Zeit der Verwandlung der Larve in die Nymphe sind die Kernteilungen in den Sporocysten beendet; und wenn die Nymphe einige Tage später zur ersten Blutaufnahme eine Eidechse aufsucht, enthält sie völlig reife *Karyolysus*-Cysten.

Irrtümlich habe ich früher angegeben, daß die Sporocysten in der Leibeshöhle der jungen Milben liegen. Da sie aber bis zum Schluß in der Dottersubstanz verbleiben und da diese in den älteren Embryonen und auch noch in den Larven und jungen Nymphen den Darm erfüllt, so ist es klar, daß die Sporocysten im Darme liegen müssen. Und zwar findet man sie hier in reifen Nymphen nicht frei im Lumen, sondern intracellulär in den Darmepithelzellen. Es scheint, als wenn das Darmepithel unmittelbar aus den Dotterzellen

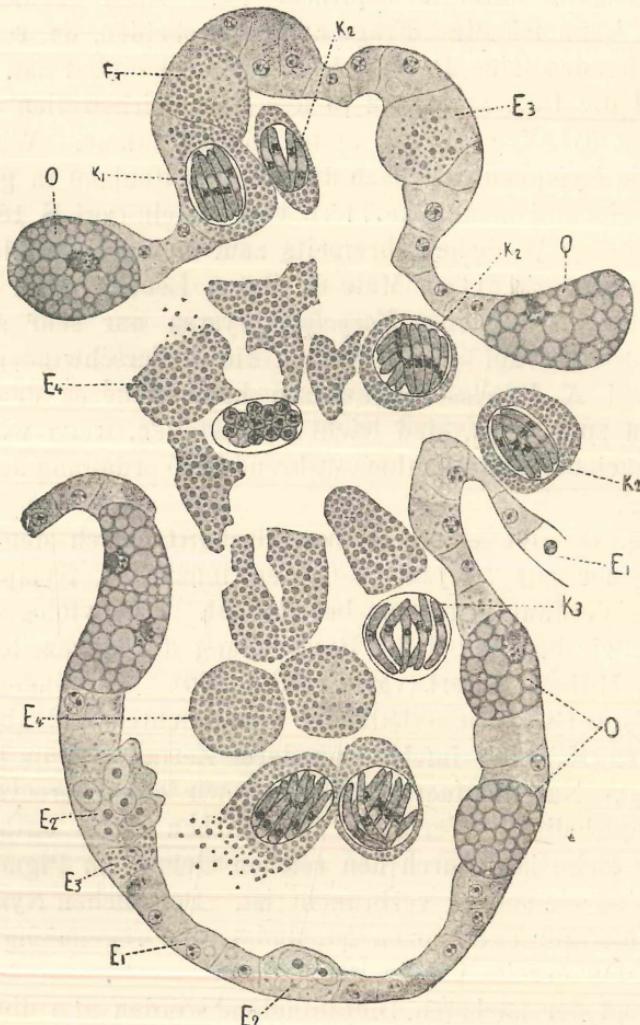
hervorgeht. Wahrscheinlich werden die im Dotter liegenden *Karyolysus*-Cysten hierbei gleich von vornherein auf die Epithelzellen verteilt. Möglich wäre allerdings, daß die Cysten zunächst zurückbleiben und daß ihre intracelluläre Lage die Folge der ersten phagocytären Tätigkeit des Darmepithels ist. Nach meinen Schnittpräparaten kann ich diese Frage nicht entscheiden, da, solange noch Dotter vorhanden, eine Darmhöhle nicht erkennbar ist.

Sobald die Dottersubstanz in den Darmepithelzellen verbraucht ist, schreitet die Nympe zur ersten Blutaufnahme. Wir erinnern uns, daß die Nymphen sich nach dieser Blutaufnahme in geschlechtsreife weibliche und männliche Tiere verwandeln (vgl. S. 183). Wenn die befruchteten Weibchen ihrerseits zum ersten Male Blut gesogen haben (also zum zweiten Male in ihrem Leben), dann trifft man in ihnen von den ererbten *Karyolysus*-Cysten nur sehr selten noch einzelne Vertreter an. Die Ursachen dieses Verschwindens, auf das ich auch bei *K. lacertae* hingewiesen habe, ohne es damals näher untersuchen zu können, sind leicht festzustellen, wenn wir infizierte Nymphen nach der Blutaufnahme während der Verdauung auf Schnitten untersuchen.

Textfig. O gibt einen Horizontalschnitt durch den mittleren Darmteil einer mit *bicapsulatus*-Cysten infizierten Nympe wieder, bei der die Verdauung nahezu beendet ist. Das cytologische Darmbild haben wir bereits bei der Besprechung der intrazellulären Verdauung der Milbe erläutert (vgl. S. 188 u. 190). Wir finden hier fast alle *Karyolysus*-Cysten innerhalb der verbrauchten und abgestoßenen Epithelzellen (K_2) oder infolge von deren Zerfall frei im Darmlumen liegend (K_3). Nur an einer Stelle sehen wir eine Sporocyste in einer noch im epithelialen Verbande befindlichen Zelle enthalten (K_1). Auch diese Zelle läßt durch den reichen Gehalt an Pigmentkörnern erkennen, daß sie nahezu verbraucht ist. Bei solchen Nymphen, wie die, der die Figur entnommen ist, findet man regelmäßig auch eine Anzahl Cysten bereits in der Rectalblase.

Während der nächsten Blutaufnahme werden alle die im Darmlumen befindlichen Sporocysten mitsamt den abgestoßenen Zellen zunächst in die Rectalblase gepreßt und dann mit dem Kot entleert. Daß die auf diese Weise in die Außenwelt gelangenden Sporocysten für die Infektion der Eidechse eine Rolle spielen können, ist höchst unwahrscheinlich, da sie keine Austrocknung vertragen. Es käme höchstens in Betracht, daß ein während des Saugens etwa auf die Eidechsenhaut abgelegter Kotballen von der Eidechse unmittelbar aufgeleckt würde, in ähnlicher Weise wie dies NÖLLER (1912) für

die Übertragung der Rattentrypanosomen nachgewiesen hat. Dafür wäre aber Voraussetzung, daß die Eidechsen durch den Saugakt der Milben sich belästigt fühlten; man beobachtet aber nie, daß sie sich um die an ihnen festsitzenden Milben bekümmern.



Textfig. O. Schnitt durch den mittleren Darmteil einer Nymphe von *Liponyssus* mit Sporocysten von *Karyolysus bicapsulatus*. E1 noch nicht phagocytierende Epithelzellen, E2 Zellen mit aufgenommenen Eidechsen-Erythrocyten, E3 Zellen mit Pigmentkörnern, E4 verbrauchte Zellen, O Eizellen der Milbe, K 1—3 Sporocysten von *K. bicapsulatus*. Vergr. 600.

Die Tatsache, daß wir die *Karyolysus*-Cysten ausschließlich in solchen Epithelzellen finden, die bereits bei der ersten Blutaufnahme in phagocytäre Tätigkeit getreten sind, während die noch in einem

jugendlichen Zustande verharrenden Zellen frei von Cysten sind, könnte zugunsten der Annahme sprechen, daß die Cysten erst infolge der Phagocytose dem Epithel einverleibt worden sind. Mir scheint aber dieses Verhalten auch umgekehrt in der Weise erklärliech, daß gerade diejenigen Zellen, welche Sporocysten enthalten, durch diese Einschlüsse einen Anreiz zu schnellerem Wachstum erhalten und infolgedessen zu denen gehören, die als erste reif für die phagocytäre Tätigkeit sind.

Wie dem auch sei, dadurch daß die Sporocysten in denjenigen Epithelzellen liegen, die am frühesten verbraucht werden, wird die schnelle Reinigung der weiblichen Milben von der ererbten Infektion erklärt, und es wird verständlich, warum wir später nur noch ausnahmsweise in ihnen *Karyolysus*-Cysten antreffen. Die männlichen Milben nehmen ja nach dem erstmaligen Saugakt als Nymphe höchstens noch ganz geringe Nahrungsmengen auf (vgl. S. 184). Bei ihnen erfolgt daher keine so gründliche Säuberung des Darmes, und die *Karyolysus*-Cysten verschwinden bei ihnen nicht.

8. Die Infektion der Eidechse.

Bei *Karyolysus lacertae* habe ich den Nachweis erbracht, daß die Infektion der Eidechsen durch den Darmkanal erfolgt. Es wurde festgestellt, daß sich die Sporocysten unter dem Einflusse des Darmsaftes öffnen und daß die Sporoziten in dem Darmsaft lebhaft beweglich sind. Auch die experimentelle Infektion einer Eidechse auf diesem Wege wurde mit Erfolg ausgeführt. Was damals nicht untersucht wurde, ist der Weg, auf dem die Sporoziten aus dem Darminhalt in das Blutgefäßsystem gelangen, und die Art und Weise, wie sie sich dort durch den ganzen Körper der Eidechse ausbreiten.

Schon LABBÉ (1894) hat in seiner eingehenden Besprechung aller Möglichkeiten für die Übertragung der Blutparasiten von Wirbeltier zu Wirbeltier darauf hingewiesen, daß für eine Infektion vom Darmkanal aus zwei Wege in Betracht kommen: die Durchwanderung des Darmepithels und die Wanderung die Gallengänge aufwärts in die Leber. Auf unseren besonderen Fall angewandt, könnte für den letzteren Weg die Tatsache sprechen, daß man bei infizierten Eidechsen besonders zahlreiche Vermehrungsstadien in der Leber findet. Doch können wir auch noch einen dritten Weg in Frage ziehen: den aus der Kloake durch die Ureteren in die Nieren; denn auch die Niere ist, wie schon zahlreiche Untersucher festgestellt haben, ein bevorzugter Ort für die Vermehrungsstadien der

Blutcoccidien. Setzen wir aber voraus, daß die Infektion einfach auf dem kürzesten Wege mittels Durchwanderung des Epithels erfolgt, so bleibt noch zu entscheiden, in welchem Teile des Verdauungssystems (Magen, Mitteldarm, Blinddarm, Enddarm, Kloake) sich dieser Vorgang abspielt, denn der weitere Weg im Blute wäre je nachdem ein sehr verschiedener.

Ohne Frage ist die Untersuchung der Frühstadien einer Infektion der mühsamste Teil einer Entwicklungsgeschichtlichen Arbeit über parasitische Protozoen. Es kann daher nicht überraschen, wenn wir in der Literatur nicht nur der Coccidien (vgl. hierzu die Bemerkungen SCHELLACK's 1913, p. 284), sondern der parasitischen Protozoen überhaupt diese Frage etwas stiefmütterlich behandelt finden. Von besonderer Wichtigkeit ist die Kenntnis der Verhältnisse beim Infektionsbeginn gerade bei den blutbewohnenden Coccidien, weil uns hierdurch erst die Entwicklung des Blutparasitismus verständlich werden kann. Da es sich somit um die Ausfüllung einer empfindlichen Lücke handelte, erschien mir die Aufklärung dieser Verhältnisse wichtig genug, um ihr eine recht erhebliche Arbeitszeit zu widmen.

Um die Stadien eines Parasiten, noch ehe eine Vermehrung eingetreten ist, in dem großen Organismus eines Wirbeltieres aufzufinden, ist es nötig, einerseits mit möglichst kleinen Versuchstieren zu arbeiten, andererseits eine sehr starke Infektion zu erzielen. Ich wählte für die Versuche ganz junge *Lacerta muralis*, die ich sammelte, sobald die ersten frisch ausgeschlüpften Individuen zu finden waren. Die Verwendung ganz junger Tiere hat auch den Vorteil, daß man mit großer Wahrscheinlichkeit eine bereits in der Natur erfolgte Infektion ausschließen kann. Für die Untersuchung der allerersten Stadien, d. h. der Sporoziten und ihrer Wanderung, ist dieser Punkt übrigens ohne Bedeutung.

Bei der früher von mir ausgeführten Fütterung einer ausgewachsenen *muralis* mit 28 Nymphen, die reife Sporocysten von *K. lacertae* enthielten, hatte ich nur eine ziemlich schwache Infektion erzielt (vgl. die frühere Arbeit p. 345). Ich nahm an, daß die Verwendung junger Tiere und einer noch größeren Nymphenzahl das Ergebnis verbessern würde; der Erfolg entsprach den Erwartungen nicht. Die zahlreichen Fütterungsversuche verliefen völlig negativ, mit Ausnahme eines — auch noch zweifelhaften — Falles bei einer *L. viridis*, auf den ich später zu sprechen komme. Ich verzichte auf eine Anführung all der negativ verlaufenen Experimente und gebe hier nur den entscheidenden Versuch wieder, durch den bewiesen wurde, daß der

bisher eingeschlagene Weg den natürlichen Infektionsbedingungen nicht entsprechen konnte:

L. muralis iuv. Nr. 9 wurde mit 331 Nymphen gefüttert¹⁾, die von 40 eine Versuchsgruppe bildenden weiblichen Milben stammten und von deren Zahl mindestens drei Viertel stark mit Sporocysten von *K. bicapsulatus* infiziert waren. Die Fütterungen verteilten sich in folgender Weise über acht Tage:

4. Dez. 1917	12 h	mittags:	14	Nymphen				
5. "	12 h	"	22	"	4 h	nachm.	:	20 Nymphen
6. "	12 h	"	25	"	4 h	"	25	"
7. "	12 h	"	30	"	4 h	"	30	"
8. "	12 h	"	30	"	4 h	"	30	"
9. "	12 h	"	34	"				
10. "	12 h	"	24	"	4 h	"	27	"
11. "	12 h	"	20	"				

Am 11. Dez. nachmittags 5 Uhr wurde die Eidechse getötet. Der Verdauungstractus wurde in seiner ganzen Länge auf Schnittpräparaten untersucht. Es fanden sich in Magen, Mitteldarm, Enddarm und Kloake zahlreiche Nymphen vor. Alle Nymphen waren völlig unversehrt und auch histologisch gut erhalten. Die *Karyolysus*-Cysten in ihrem Darme waren sämtlich geschlossen; kein Sporozoit hatte seine Cyste verlassen. Auch der Darminhalt wies weder freie Cysten noch Sporoziten auf, ebensowenig beobachtete man Sporoziten in den Geweben. Es braucht kaum noch hinzugefügt zu werden, daß auch im Blut, in Leber, Niere und Lunge das Suchen nach Sporoziten vergeblich war.

Aus diesen Befunden geht klar hervor, daß die Eidechse in keinem Teile ihres Verdauungssystems fähig ist, die Nymphen zu zerstören und damit die Cysten in Freiheit zu setzen oder doch die Verdauungssekrete bis zu ihnen gelangen zu lassen, wodurch — wie wir wissen — das Ausschlüpfen der Sporoziten herbeigeführt würde. Eine Infektion kann daher nur ausnahmsweise zustande kommen, wenn etwa zufällig eine verschluckte Nympe schon durch die Kiefer zerquetscht oder durch die Wirkung großer und spröder Chitintrümmer im Darminhalt beschädigt wird, welcher letztere Fall gerade bei erwachsenen Eidechsen größere Wahrscheinlichkeit besitzt.

Die Mißerfolge der Fütterungsversuche mit infizierten Nymphen ließen vorübergehend die Vermutung aufkommen, daß vielleicht erst

¹⁾ Die Methode der Fütterung habe ich in meiner früheren Arbeit beschrieben. Da in Madrid keine Mehlwürmer erhältlich sind, wurden die Nymphen an den Inhalt von Fliegenpuppen oder auch an Stücke zerzupfter Fliegen angeklebt.

die mit dem Milbenkot abgelegten Cysten die Infektion der Eidechse vermittelten. Die Gründe, die gegen diese Annahme sprechen, haben wir bereits am Schlusse des vorigen Abschnittes kennen gelernt.

Ich ging dann dazu über, zu versuchen, ob nicht die Nymphen leichter im Eidechsendarme zerstört werden, wenn man sie vorher Blut saugen läßt, ehe man sie verfüttert. Hiermit war in der Tat auf die denkbar einfachste Weise das Rätsel gelöst. Haben sich die Milben — gleichgültig ob Nymphen oder Weibchen — mit Blut vollgesogen, dann befindet sich die Chitinhülle in einem Zustande so starker Spannung, daß schon ein geringer Druck genügt, sie zum Platzen zu bringen. Verfüttert man derartige Nymphen und sorgt man noch dafür, daß mit ihnen nicht nur weiche Teile, sondern auch größere Chitinstücke in den Darm gelangen, wie es ja den natürlichen Verhältnissen entspricht, so findet man im Kot der Eidechse nur äußerst selten ein Individuum, das unbeschädigt den Weg durch den Verdauungskanal vollendet hat. Bei diesem Vorgehen bietet auch die experimentelle Infektion der Eidechsen keine Schwierigkeiten mehr; ich habe auf diese Weise stets Infektionsstarken erhalten, die der Menge der verfütterten Cysten durchaus entsprachen.

Offenbar werden auch unter natürlichen Verhältnissen die bluterfüllten Nymphen viel häufiger von Eidechsen verschluckt, als die nüchternen, da sie viel mehr in die Augen fallen: sie haben sich durch die Blutaufnahme stark vergrößert und sind zudem meist schon gepaart, d. h. die weibliche Nympe trägt eine, manchmal auch zwei männliche auf ihrem Rücken; ferner sind sie von leuchtend roter Farbe; auch ihre Bewegung ist langsam und schwerfällig.

Das Material für die Beobachtung des Beginns und der ersten Ausbreitung der Infektion in der Eidechse lieferten drei Fütterungsversuche, deren Anordnung ich nachstehend wiedergebe:

L. muralis iuv. Nr. 17, gefangen 30. Juli 1918 bei Madrid, gefüttert mit 109 Nymphen, die fast alle stark mit *K. bicapsulatus* infiziert waren. Die Nymphen entstammten Muttertieren, die teils in der Nacht 15./16. Juli, teils in der Nacht 17./18. Juli an einer infizierten Eidechse, dann in der Nacht 25./26. Juli an einer nicht infizierten Eidechse gesogen und darauf die infizierten Eier abgelegt hatten. Am 5. August wurden die reifen Nymphen alle gleichzeitig mit einer nicht infizierten Eidechse zusammengebracht und an den folgenden Tagen diejenigen, die bluterfüllt vorgefunden wurden, verfüttert. Die Fütterungen verteilten sich folgendermaßen:

6. August 7 h nachm.: 50 Nymphen
 7. " 12 h mittags: 34 " "
 8. " 5 h nachm.: 25 "

Am 9. August 11 Uhr vorm. wurde die Eidechse getötet. In diesem Tiere waren also 1, 2 und 3 Tage alte Stadien der Infektion zu erwarten.

L. muralis iuv. Nr. 18, gefangen in Madrid am 3. August 1918, gefüttert mit 249 Nymphen, die zwei Versuchsgruppen von Muttertieren entstammten. Das Fütterungsmaterial wurde in ähnlicher Weise gewonnen, wie im vorigen Versuche angegeben. Fast alle Nymphen enthielten zahlreiche Sporocysten von *K. bicapsulatus*, ein Teil daneben in geringerer Zahl Sporocysten von *lacazei*. Die Fütterungen verteilten sich über 6 Tage wie folgt:

18. August 10 h 30' vorm.: 77 Nymphen
 19. " 10 h " 46 "
 20. " 4 h 30' nachm.: 15 "
 21. " 11 h vorm.: 32 "
 22. " 11 h " 45 "
 23. " 11 h " 34 "

Am 27. August 6 h nachm. wurde die Eidechse getötet. In diesem Tiere waren somit 4—9 Tage alte Stadien zu erwarten.

L. muralis iuv. Nr. 20, gefangen Anfang August in Madrid, gefüttert am 9. September 10 h 30' vorm. mit 40 bluterfüllten Nymphen, die fast sämtlich stark mit *bicapsulatus*-Cysten infiziert waren. Diese Eidechse wurde am 15. September 10 h 30' vorm. getötet, sie konnte also lediglich 6 Tage alte Stadien enthalten.

Aus den obigen Fütterungsversuchen ergab sich, daß der Mitteldarm der Eidechse in seiner ganzen Länge für den Übertritt der Sporoziten in die Blutbahn in Betracht kommt; alle übrigen Teile des Verdauungssystems spielen dabei keine Rolle. Untersuchen wir die histologischen Verhältnisse des Mitteldarms, so finden wir, daß die Schleimhaut zahlreiche Längsfalten bildet, die im vorderen Teile sehr hoch sind und nach hinten niedriger werden. Unter dem Cylinderepithel erstreckt sich eine Bindegewebsschicht, in die ein weitmaschiges Netz von Muskelfasern eingelagert ist. Das Bindegewebe ist von zahlreichen Blutkapillaren und Lymphspalten durchzogen. In der Tiefe sind die beiden Wände der Falte meist durch größere Lymphräume voneinander getrennt. Einen wichtigen Punkt bilden die Lymphocyten. Ihre Menge ist je nach dem Ernährungszustande der Eidechse sehr verschieden. Sie finden sich vereinzelt

überall in der Bindegewebsschicht der Mucosa und in den Spalträumen. Stellenweise beobachtet man größere Ansammlungen, die man als Lymphknötchen bezeichnen kann. Diese Knötchen liegen meist am Grunde der Falten (teilweise in der Submucosa), doch findet man sie auch höher in den Falten selbst eingelagert.

In den Mitteldarm münden dicht hinter dem Magen nebeneinander die Gallen- und Pancreasgänge. In diesen Gängen habe ich keine *Karyolysus*-Sporoziten gefunden. Dagegen habe ich bei *L. m. i.* 17 eine Anzahl innerhalb des Cylinderepithels des Mitteldarms angetroffen. Diese Sporoziten waren sämtlich senkrecht zum Epithel, mit dem die Reservestoffvakuole tragenden Vorderende nach der Basis gerichtet; ein Beweis, daß sie innerhalb des Epithels nicht verweilen, sondern es auf dem kürzesten Wege durchwandern. Ob diese Wanderung durch das Innere der Cylinderzellen oder zwischen ihnen erfolgt, ist schwer zu entscheiden. Die von mir gesehenen Bilder sprechen teils für die eine, teils für die andere Möglichkeit, weshalb ich glaube, daß beide Wege eingeschlagen, beziehungsweise miteinander verbunden werden können.

Der einzige Befund, der meines Wissens hier zum Vergleich herangezogen werden kann, ist der von MOROFF (1907) bei *Adelea zonula*, einer Art, die im Fettkörper der Larven des Käfers *Blaps mortisaga* schmarotzt, deren Sporoziten also bei neuen Infektionen das Darmepithel durchwandern müssen. Wie MOROFF nach experimenteller Infektion beobachtete, finden sich auch in diesem Falle die Sporoziten teils innerhalb der Epithelzellen, teils zwischen ihnen. Bei *Haemogregarina stepanowi*, deren Sporoziten gleichfalls die Darmwand des Egels *Placobdella catenigera* durchwandern (REICHENOW 1910, p. 285), habe ich in den seltenen Fällen, in denen ich sie innerhalb des Epithels angetroffen habe, über ihren Sitz nichts Sichereres feststellen können.

Wenn die Sporoziten von *Karyolysus* die Epithelschicht des Eidechsendarms durchdrungen haben, gelangen sie zum Teil unmittelbar in eine Blutkapillare und werden von dem Blutstrom fortgetragen. Die übrigen durchwandern das Bindegewebe der Schleimhautfalten, bis der Zufall sie gleichfalls in ein Blutgefäß führt oder bis sie von einem Lymphocyten aufgenommen werden. Solche frei in dem Bindegewebe verstreuten Sporoziten habe ich bei *L. m. i.* 17 sehr zahlreich gefunden. Am häufigsten aber beobachtet man die Sporoziten im Innern von Lymphocyten. Insbesondere die Lymphknötchen wirken gleichsam als Fallen; in ihnen habe ich oft mehrere Parasiten dicht nebeneinander getroffen (Fig. 67). Die Einverleibung

durch die Lymphocyten hat zur Folge, daß man die Sporoziten noch mehrere Tage nach der Verfütterung der Cysten in der Schleimhaut nachweisen kann. Auch bei *L. m. i.* 18, also vier Tage nach der letzten Cystenfütterung, habe ich zahlreiche Sporoziten in den Mitteldarmfalten gesehen; dagegen habe ich bei *L. m. i.* 20 — 6 Tage nach der Fütterung — dort keine mehr finden können. Es ist besonders bemerkenswert, daß die Lymphocyten die von ihnen aufgenommenen Parasiten in keiner Weise schädigen. In allen Fällen, auch bei *L. m. i.* 18, bei der also die Sporoziten sicher schon mehrere Tage innerhalb der Lymphocyten lagen, waren sie von völlig normalem Aussehen (vgl. Fig. 67). Wenn also die Parasiten später aus den Darmwänden verschwinden, so folgt daraus, daß die infizierten Lymphocyten allmählich abwandern.

Es wurde schon gesagt, daß die Sporoziten an beliebigen Stellen des ganzen Mitteldarmes das Epithel durchwandern können. Immerhin sind sie an bestimmten Punkten besonders zahlreich anzutreffen, nämlich am Anfang des Mitteldarms, ferner dort, wo er am Ende des Pancreas eine scharfe Biegung macht und dort, wo er in den Enddarm übergeht. Diese Befunde sind leicht zu erklären. Die am Anfang des Mitteldarmes das Epithel durchdringenden Sporoziten stammen offenbar aus Sporocysten, die sich bereits im Magen geöffnet haben, die anderen beiden Stellen aber sind solche, an denen der Darminhalt eine besonders starke Stauung erfährt.

Wenn auch bei jeder Fütterung der Eidechsen viele Tausende von Sporoziten in die Verdauungsorgane gelangt sind, so ist doch der Mitteldarm von über 1 cm Länge mit seinen Falten ein gewaltiges Gebiet, über das sie sich verteilen. Man muß daher in den Schnittpräparaten gewöhnlich mehrere Minuten suchen, bis man auf Sporoziten stößt. Dabei fällt es dann auf, daß man regelmäßig mehrere Parasiten nahe beieinander, teils auf dem gleichen Schnitte, teils an derselben Stelle der Nachbarschnitte findet. Diese Tatsache ist wohl nur so zu erklären, daß die aus einer Cyste freiwerdenden Sporoziten nicht im Darminhalt verweilen, sondern schnell in die Mucosa eindringen. Infolgedessen bleiben sie einander ziemlich nahe. Im Gegensatz zu dieser Annahme hat MOROFF bei *Adelea zonula* festgestellt, daß die aus der Cyste ausgeschlüpften Sporoziten 12—15 Stunden frei im Darme verweilen.

Die Sporoziten im Epithel (Fig. 66) und im Bindegewebe, sowie diejenigen in den Lymphocyten (Fig. 67) sind an Größe alle noch denen in den Sporocysten gleich. Auch im Aussehen beobachtet man keine wesentlichen Abweichungen. In vielen Fällen findet man

neben der großen Reservestoffvakuole eine oder zwei kleinere, die sich vielleicht von ersterer abgetrennt haben. Der Kern zeigt stets deutlich die 4 runden Chromatinkörper; bemerkenswert ist, daß jetzt fast bei allen der Binnenkörper (Fig. 66 b) deutlich nachzuweisen ist.

9. Die Ausbreitung der *Karyolysus*-Infektion in der Eidechse.

Die nach der Durchwanderung des Darmepithels in die Blutkapillaren übergetretenen Sporoziten gelangen mit dem Pfortaderkreislauf in die Leber. Denselben Weg nehmen wohl — wenigstens zum großen Teil — auch die in Lymphocyten eingeschlossenen Keime, indem ihre Wirtszellen in die Blutbahn überwandern. Andere gelangen vielleicht durch die Lymphbahnen dorthin. In den Lymphbahnen, die vom Darme ausgehend das Pancreas durchziehen, habe ich häufig in Lymphocyten eingeschlossene Sporoziten beobachtet. Bei den engen Beziehungen des Pankreas zur Leber vermute ich, daß diese Lymphbahnen sich in die Leber fortsetzen. Auch in Lymphknötchen der Leber habe ich stellenweise Sporozitenansammlungen gesehen. Im übrigen kamen bei *L. m. i.* 17 — dem Versuchstier mit 1 bis 3 tägiger Infektion — in den Blutkapillaren der Leber ziemlich zahlreiche Sporoziten, keine dagegen in anderen Organen zur Beobachtung. Besonders die Niere habe ich auf Schnittpräparaten eingehend, aber erfolglos untersucht.

Die Sporoziten in der Leber von *L. m. i.* 17 waren nur ausnahmsweise frei in den Blutkapillaren zu finden; manche befanden sich in Lymphocyten, die große Mehrzahl aber war in gewissen pigmentierten Zellen eingeschlossen, den sog. KUPFFER'schen Sternzellen.

Über diese Zellen, die bei Amphibien, Sauropsiden und Säugetieren in Leber und Milz beobachtet worden sind, gibt es ein ziemlich umfangreiches Schrifttum, das man bei OPPEL (1900, S. 987) zusammengestellt findet. Die wichtigste Arbeit ist die von KUPFFER (1899), dessen Ausführungen neuerdings von KYES (1915) im wesentlichen bestätigt und in einigen Punkten ergänzt worden sind. Während in den größeren Gefäßen der Leber die Wände lediglich aus den typischen platten Endothelzellen bestehen, findet sich in den Kapillaren neben diesen in geringerer Zahl eine zweite Zellform, die weit in das Lumen vorgewölbt ist und einen runden, bläschenförmigen Kern besitzt (Fig. 75). Diese Zellen hat KUPFFER unter dem Namen Sternzellen beschrieben. In ihnen findet man

meist braune Pigmentkörner in sehr verschiedener Menge und häufig aufgenommene Erythrocyten (Fig. 76 E). Die Pigmente entstehen durch die Verdauung der Erythrocyten, eine Tatsache, auf die wohl zuerst LABBÉ (1894) hingewiesen hat. Die Analogie dieser Zellen mit den Darmepithelzellen der Milben springt in die Augen; und wir können uns vorstellen, daß Parasiten, die in einem Wirte eine Widerstandskraft gegen derartige Zellen erworben haben, bereits günstige Vorbedingungen für die Anpassung an den zweiten Wirt mitbringen. Die Phagocytose der Blutkörper ist offenbar die wichtigste, aber nicht die einzige Aufgabe der Sternzellen. Sie wirken als eine Art Reusenapparat, der den Blutstrom von allerlei mitgeführten Fremdkörpern reinigt. Beispielsweise findet man Karmin oder Zinnober, das man in die Blutbahn eingespritzt hat, in diesen Zellen gespeichert.

Die obigen kurzen Hinweise genügen, um uns verständlich zu machen, warum wir die in den Pfortaderkreislauf geratenen Sporoziten gerade in den Sternzellen wiederfinden und wie es kommt, daß sie alle — oder fast alle — bereits in der Leber festgehalten werden. Die Parasiten gelangen offenbar rein passiv in die Zellen; um so bemerkenswerter ist es, daß sie auch durch diese — ebenso wie durch die Lymphocyten — keinerlei Schädigung erfahren. Wir werden weiter unten sehen, daß spätere Entwicklungsstadien von *Karyolysus* nicht die gleiche Widerstandskraft gegen die Verdauungstätigkeit der Sternzellen besitzen.

Die in den KUPFFER'schen Zellen eingeschlossenen Sporoziten gleichen an Größe und Aussehen denen, die wir in der Mucosa des Mitteldarms beobachtet haben (Fig. 75). Sie verharren in den Zellen mehrere Tage, nehmen aber während dieser Zeit nicht an Größe zu. Bei *L. m. i.* 17 habe ich nur diese unveränderten Sporoziten gefunden. Auch in der Leber von *L. m. i.* 20 — also 6 Tage nach der Fütterung — zeigte ein großer Teil der Sporoziten noch das gleiche Bild; andere dagegen hatten die Sternzellen verlassen und sie mit einer der typischen flachen Endothelzellen vertauscht. Hier hatten sie sich in eine kürzere und breitere Ruheform verwandelt und zu wachsen begonnen. In Fig. 68 habe ich eines der am weitesten vorgesetzten Stadien dargestellt, die ich in der genannten Eidechse gefunden habe. Die Wirtszelle zeigt nicht ihre typische Gestalt, da das Bild einem Zupfpräparat entstammt. Im Protoplasma des Parasiten finden wir den Reservestoffkörper in eine Anzahl Vakuolen zerteilt. Der Kern ist jetzt deutlich bläschenförmig, der Binnenkörper stark herangewachsen, die Vierzahl der Chromatin-

einheiten ist nach wie vor erhalten. Die Chromatingebilde lassen jetzt bereits ihre Zusammensetzung aus zahlreichen dichtgedrängten Körnchen erkennen und zeigen im Zusammenhang damit statt der rundlichen eine etwa würfelförmige Gestalt.

Das Eindringen des Sporozoiten in eine Endothelzelle ist der springende Punkt bei der Entwicklung der *Karyolysus*-Arten in der Eidechse. In der Endothelzelle erfolgt Wachstum und Schizogonie, und die freiwerdenden Merozoiten wandern wieder in neue Endothelzellen ein. Abgesehen von einigen Ausnahmen, auf die wir später eingehen werden, spielt sich die ganze Entwicklung von *Karyolysus* im Endothel der Blutgefäße ab und erst die geschlechtlich differenzierten Merozoiten wählen zu ihrer Wirtszelle einen Erythrocyten. Wir sehen, ebenso wie in der Milbe bewahrt *Karyolysus* auch in der Eidechse den allgemeinen Coccidienscharakter des Parasitismus in epithelialen Geweben. Auf die phylogenetischen und anderen Gesichtspunkte, die sich aus dieser Erkenntnis ergeben, werde ich im zweiten und dritten Teile der Arbeit näher einzugehen haben.

Die weitere Entwicklung der Sporozoiten können wir in *L. m. i.* 18 verfolgen, in der wir bis zu 9 Tagen alte Stadien antreffen. Nachdem die Sporozoiten 5 bis 6 Tage gezögert haben, ehe sie mit dem ersten Schritt zur weiteren Entwicklung beginnen, überrascht es, daß nunmehr Wachstum und Schizogonie mit großer Geschwindigkeit erfolgt. Wir finden in der Leber von *L. m. i.* 18 neben den aus *L. m. i.* 17 und 20 beschriebenen Sporozoiten alle Stadien des Wachstums und der Schizogonie bis zur fertigen Ausbildung der Merozoiten. Entsprechend der großen Zahl an diese Eidechse verfütterter Milben ist die *Karyolysus*-Infektion sehr stark. In der nebenstehenden Tabelle habe ich 100 Entwicklungsstadien zusammengestellt, so wie ich sie bei der Durchsicht von Leberschnitten nacheinander gefunden habe.

Als „einkernige Cysten“ habe ich dort alle die Parasiten bezeichnet, die — wie Fig. 68 zeigt — bereits die breite Ruheform angenommen haben, wenngleich bei diesen jüngsten Stadien noch keine Membran nachzuweisen ist. Während des weiteren Wachstums dieser Formen nimmt der Binnenkörper sehr erheblich an Größe zu, während in den Chromatinverhältnissen keine Veränderung eintritt (Fig. 69). Bereits nach einer mäßigen Größenzunahme der Parasiten setzt die erste Kernteilung ein, bei der — wie bei der Sporogonie — auch der Binnenkörper durchschnürt wird (Fig. 79). Vergleichen wir dieses Bild mit den reifen Schizonten (Fig. 81), so finden wir daß das Wachstum vor Beginn der Kernteilungen verschwindet

im Verhältnis zu der riesigen Vergrößerung, die der Schizont während der Kernvermehrung erfährt.

Leber von *Lacerta muralis iuv.* Nr. 18.

Cysten	Im Ganzen	Von diesen stehen am Ende der Kernvermehrung	Von diesen haben Merozoiten ausgebildet
Einkernig	11	—	—
I. Teilungsperiode (2 Kerne)	3	—	—
II. Teilungsperiode (4 Kerne)	8	—	—
III. Teilungsperiode (5—8 Kerne)	7	2	1
IV. Teilungsperiode (9—16 Kerne)	20	3	2
V. Teilungsperiode (17—32 Kerne)	20	3	—
VI. Teilungsperiode (33—64 Kerne)	13	4	2
VII. Teilungsperiode (65—128 Kerne)	18	10	1
	100	22	6

Leber von *Lacerta muralis iuv.* Nr. 2.

Cysten	Im Ganzen	Von diesen stehen am Ende der Kernvermehrung	Von diesen haben Merozoiten ausgebildet
Einkernig	12	—	—
I. Teilungsperiode (2 Kerne)	3	—	—
II. Teilungsperiode (4 Kerne)	2	—	—
III. Teilungsperiode (5—8 Kerne)	3	—	—
IV. Teilungsperiode (9—16 Kerne)	11	8	8
V. Teilungsperiode (17—32 Kerne)	22	19	17
VI. Teilungsperiode (33—64 Kerne)	32	28	23
VII. Teilungsperiode (65—128 Kerne)	14	14	12
VIII. Teilungsperiode (über 128 Kerne)	1	1	1
	100	70	61

Schon vor Beginn der Kernteilungen hat sich der Schizont mit einer Membran umgeben, die sehr bald so kräftig wird, daß eine Färbung der Cysten in Zupfpräparaten auch nach langer Einwirkung des Farbstoffes nur unvollkommen gelingt. Auf Schnittpräparaten erhält man zwar gute Färbungen, die Konservierung ist dort aber nicht so gut, wie dies auf den oben geschilderten Stadien der Sporogonie zu erzielen war. Was man bei den Kernteilungen der Schizogonie beobachten kann, entspricht dem bereits bei *K. lacertae* dargestellten. Offenbar stimmen die Chromatinverhältnisse mit denen bei den Sporogonieteilungen völlig überein. Ich verzichte daher auf eine nähere Beschreibung und erwähne lediglich, daß die Beständigkeit des Binnenkörpers auch während der Schizogonie dauernd gewahrt bleibt.

Die Zahl der zur Ausbildung kommenden Merozoiten und im Zusammenhang damit die Größe der reifen Schizonten ist ganz außerordentlich verschieden. Die geringste von mir beobachtete Merozoitenzahl betrug 8 (vgl. Fig. 80), die größte 188; von der Cyste, die diese Anzahl beherbergt, stellt Fig. 81 einen Durchschnitt dar. Aus der Tabelle von *L. m. i.* 18 entnehmen wir die bemerkenswerte Tatsache, daß diese große Verschiedenheit bereits zwischen den aus den Sporozoiten hervorgehenden Schizonten auftritt, daß sie also in keinem Zusammenhange mit dem Alter der Infektion steht. Wenn ich behaupte, daß alle in dieser Eidechse vorhandenen Schizogoniestadien noch von den Sporozoiten herzuleiten sind, so schließe ich dies aus dem völligen Fehlen freier Merozoiten, die von den zahlreich in den Präparaten vorhandenen Sporozoiten leicht durch das Fehlen des Reservestoffkörpers zu unterscheiden wären.

Hier wird man einwerfen, wie es zu erklären sei, daß die in geringer Zahl — etwa 8—16 — zur Ausbildung gelangten Merozoiten sich nicht längst voneinander getrennt haben, während in gleichaltrigen Schizonten ein erheblich stärkeres Wachstum und die Entstehung von über 100 Merozoiten vor sich geht. Die Erklärung liegt in der Tatsache, daß die Merozoiten nach ihrer Ausbildung noch lange Zeit in der Cystenhülle vereinigt bleiben. Sie leben hier offenbar hauptsächlich auf Kosten des Restkörpers, der anfangs von erheblicher Größe ist und der allmählich aufgebraucht wird. Dabei können sie bis zu einem gewissen Grade heranwachsen. Auf die Größenunterschiede zwischen den Merozoiten werden wir im nächsten Abschnitt zurückzukommen haben.

Diese Neigung der Merozoiten zu längerem Aufenthalt in der Muttercyste, auf die ich auch bei *K. lacertae* hingewiesen habe, ist nicht etwa eine Besonderheit von *Karyolysus*, sie ist vielmehr bei den Coccidien ziemlich allgemein verbreitet. Bei *Barrouxia schneideri* sind SCHELLACK und ich besonders darauf eingegangen. Betrachten wir die Verhältnisse bei *K. bicapsulatus*, so finden wir in *L. m. i.* 18 in der Tabelle allerdings nur 6 Proz. reifer Cysten; hier sind eben erst wenige Schizonten am Ende ihrer Entwicklung angelangt. Ein ganz anderes Bild tritt uns entgegen, wenn wir die darunter stehende Tabelle von einer Eidechse mit weit vorgeschrittener Infektion zum Vergleich heranziehen. *L. m. i.* 2 wurde etwa 14 Tage nach dem ersten Auftreten intraglobulärer Formen im Schwanzblute konserviert; die Infektion in diesem Tiere ist daher ungefähr 2 Monate alt. Hier betragen die Cysten mit ausgebildeten Merozoiten nicht weniger als 61 Proz. aller Wachstumsstadien. Daraus geht hervor, daß die

Merozoiten einen längeren Zeitraum in der Muttercyste vereinigt bleiben, als wie die gesamte Entwicklung vom Merozoiten bis zur reifen Cyste erfordert.

Ich habe weiter oben besonderen Nachdruck auf den Umstand gelegt, daß das hauptsächliche Wachstum des Schizonten erst nach Beginn der Kernvermehrung erfolgt. Im Gegensatz hierzu äußert sich SCHAUDINN in seiner Übersicht des Zeugungskreises von *Eimeria schubergi* (Arbeiten, p. 218) folgendermaßen: Der Sporozoit „wächst, nachdem er in eine Darmepithelzelle sich eingenistet hat, zu einer kugeligen Zelle, dem ausgebildeten Coccidium, heran. Am Ende ihres vegetativen Lebens zerfällt die erwachsene Coccidie, nachdem sich ihr Kern durch wiederholte Zweiteilung vermehrt hat, in eine verschieden große Anzahl von Teilstücken . . .“ Mit dem Zeugungskreis dieser Art ist auch die Vorstellung von dem „erwachsenen Coccidium“ in alle Lehr- und Handbücher übergegangen. Spätere Untersucher der Entwicklung von Coccidien haben dann wiederholt darauf aufmerksam gemacht, daß bei den ihnen vorliegenden Arten noch während der Kernvermehrung ein mehr oder weniger erhebliches Wachstum erfolgt (vgl. hierüber die Bemerkungen bei SCHELLACK u. REICHENOW (1913, p. 47) und bei LÉGER u. DUBOSCQ (1917 a). Tatsächlich findet sich wohl bei keinem einzigen Coccidium als Regel ein Wachstum des Schizonten vor Beginn der Kernteilungen bis zu seiner endgültigen Größe. Auch bei *Eimeria schubergi* hat SCHAUDINN selbst Kernvermehrungen bei noch wenig herangewachsenen Keimen beobachtet (vgl. seine Fig. 17—19) und er hat wohl lediglich vergessen, diese Stadien auch in der Übersicht des Zeugungskreises zu erwähnen.

Die Bedeutung des hier behandelten Punktes leuchtet uns sofort ein, wenn wir nach dem Vorgange DOLFLEIN's (Lehrbuch, 1916, p. 244) ein bestimmtes Entwicklungsstadium als „das Coccidium“ bezeichnen wollen, damit nicht, wie der genannte Forscher sich treffend ausdrückt, „vor lauter Stadien das Tier selbst verschwindet“. DOLFLEIN sieht nun im Anschluß an die erwähnte SCHAUDINN'sche Darstellung „das Coccidium“ in der unbeweglichen ovalen oder kugeligen Zelle, als die uns die verschiedenen Arten unmittelbar vor Beginn der Kernvermehrung entgegentreten. Ich glaube, die Befunde bei *Karyolysus* weisen besonders deutlich darauf hin, daß diejenigen Formen, die gegenüber den anderen ständig ineinander übergehenden Entwicklungsstadien eine gewisse Beharrlichkeit bekunden und die deshalb als die Vertreter der Art zu betrachten sind, die kleinen beweglichen Würmchen, die Sporozoiten und Merozoiten, sind.

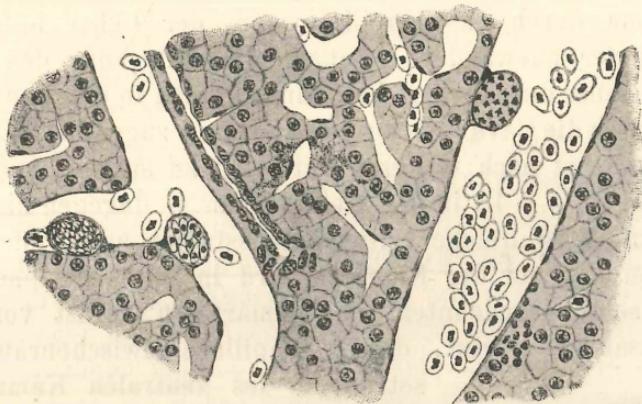
Daß die Sporoziten in ihrer Cyste lange unverändert verharren können, ist altbekannt; die Fütterungsversuche mit *Karyolysus* haben uns aber gezeigt, daß sie auch nach dem Ausschwärmen und nach dem Eintreffen an ihrem Bestimmungsorte noch tagelang ihre Größe und Gestalt bewahren. Ein ähnliches Verhalten haben wir bei den Merozoiten innerhalb der Cystenhülle festgestellt; ob auch sie nach dem Verlassen der Hülle noch längere Zeit unverändert bleiben, ist schwer zu entscheiden; gegen ein längeres freies Leben spricht ihre geringere Widerstandskraft gegenüber den Phagocyten der Eidechse, worauf wir später eingehen werden. Am ausgesprochensten zeigt sich die Fähigkeit der Merozoiten, lange Zeit unverändert zu verharren, dann, wenn sie uns als geschlechtlich differenzierte Formen entgegentreten. Die Macrogameten und Microgametocyten, die innerhalb der Erythrocyten mindestens monatelang erhalten bleiben, bewahren dauernd den würmchenförmigen Charakter der Merozoiten; in dieser Form begegnen sie uns ja auch noch im Darme der Milbe.

Im Gegensatz zu der Beständigkeit der würmchenförmigen Parasiten gehen die Veränderungen, sobald jene sich in das unbewegliche Schizontenstadium umgewandelt haben, mit großer Geschwindigkeit vor sich. Die beiden Tabellen auf S. 257 zeigen übereinstimmend, daß die einkernigen Schizonten nur einen geringen Prozentsatz aller Entwicklungsstadien darstellen, daß sich hier also kein Dauerzustand findet und daß das Wachstum dieser Formen lediglich als Einleitung der Kernvermehrung zu betrachten ist. Der Vergleich der Verhältnisse in *L. m. i.* 18 und 20 lehrt uns, daß der ganze Schizogonievorgang sich in dem kurzen Zeitraum von 3—4 Tagen abspielen kann und bei der Sporogonie haben wir (bei *K. biretortus*) einen noch schnelleren Verlauf kennen gelernt.

Im Zusammenhang mit der Entwicklungsgeschwindigkeit sei noch auf den besonders geringen Prozentsatz der 2—8kernigen Schizonten in beiden Tabellen aufmerksam gemacht. Es geht daraus hervor, daß die ersten Kernteilungen schneller aufeinanderfolgen, als die späteren.

Der endotheliale Sitz der Schizonten kommt nur dort mit voller Klarheit zum Ausdruck, wo wir Entwicklungsstadien in größeren Gefäßen finden. Das Stück eines Leberschnittes von *L. m. i.* 2, das ich in Textfigur P wiedergegeben habe, zeigt zwei solcher Gefäße längsgetroffen. In dem linken sehen wir zwei reife Cysten mit Merozoiten, in dem rechten einen vielkernigen Schizonten in der Gefäßwand sitzen. Die Parasiten wölben sich mit samt ihrer Wirtszelle, die sie wie eine dünne Haut umspannt, weit in das Gefäßlumen vor.

Je größer die Gefäße sind, um so seltener findet man in ihrer Wand *Karyolysis*-Schizonten, und es herrschen dann auch die jüngeren Stadien vor. In der Pfortader habe ich überhaupt keine Entwicklungsstadien beobachtet. Dagegen findet man die Stadien der Schizogonie besonders häufig in den Kapillaren. Da sie hier meist das ganze Lumen ausfüllen, so ist es im einzelnen Falle oft schwer zu entscheiden, ob sie in der Kapillarwand stecken oder mit samt ihrer Wirtszelle — die in Schnittpräparaten stets nachzuweisen ist — frei im Lumen liegen.



Textfig. P. Leberschnitt von einer Mauereidechse mit zwei Blutgefäßen, deren Endothel Schizogoniestadien von *Karyolysis* enthält. Vergr. 300.

Es ist zweifellos, daß ein großer Teil der in den Blutkapillaren befindlichen Stadien durch den Blutstrom dorthingetragen und infolge der Enge des Gefäßes dort festgehalten ist. Es läßt sich nämlich nachweisen, daß manche der infizierten Endothelzellen sich von der Gefäßwand loslösen. Man findet gelegentlich solche Endothelzellen, nicht nur mit ganz oder fast reifen Cysten, sondern auch mit noch einkernigen Schizonten in den Gefäßen frei zwischen den Blutkörperchen. Wenn wir in der Figur betrachten, wie die Parasiten als ein Hindernis für die Blutzirkulation weit in das Gefäßlumen hineinragen, so können wir uns leicht vorstellen, daß bei dieser Ablösung der Blutdruck eine wesentliche Rolle spielen wird. Diese Kraft wird um so wirksamer sein, je größer das Gefäß und je stärker dementsprechend der Blutdruck ist.

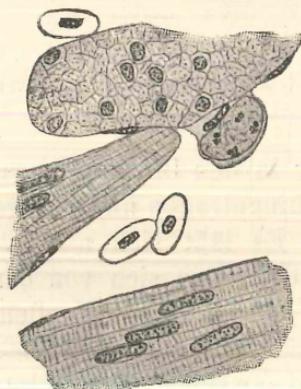
In diesen Vorgängen erkennen wir den wichtigsten Weg, der zur Ausbreitung des *Karyolysis* durch den ganzen Eidechsenkörper führt. Die aus den Cysten ausschwärmenden Merozoiten spielen hierbei zweifellos eine wesentlich geringere Rolle, da sie, wie

schon oben bemerkt, wegen der ihnen von den Phagocyten drohenden Gefahr offenbar nicht auf ein langes extrazelluläres Leben eingerichtet sind. Man findet sie auch, selbst bei starken Infektionen, nur sehr selten frei im strömenden Blute.

Es erhebt sich hier die Frage, ob nicht die Sporozoiten, für die ja die betreffs der Merozoiten geltendgemachten Einschränkungen nicht bestehen, die Infektion bereits über die Leber hinaustragen können. Wir können vermuten, daß die Sporozoiten nicht alle schon in der Leber zur Ruhe kommen, besonders da sie ja offenbar ohne Schwierigkeiten aus den Sternzellen, von denen sie bei ihrer Fahrt im Blutstrom durch das Kapillarsystem der Leber aufgenommen werden, wieder auswandern können. Das Blut, das das Kapillarsystem der Leber durchflossen hat, sammelt sich in der Vena hepatica und wird durch die Cava inferior dem Herzen zugeführt. Dort haben wir also zunächst nach weiteren Parasiten zu suchen; und wirklich habe ich bei *L. m. i.* 18 in der Herzkammer — dagegen nicht in den Vorkammern — zahlreiche Entwicklungsstadien angetroffen.

Die Herzkammer der Eidechse wird in ihrem peripheren Teile von einem sehr ausgedehnten schwammartigen Gerüst von Muskelbündeln zusammengesetzt, dessen kapillare Zwischenräume Fort-

setzungen des zentralen Kammerraumes darstellen. In dem Endothel, das diese Spalträume zwischen den Muskelbündeln auskleidet, habe ich die Schizogoniestadien gefunden. In der Textfig. Q sehen wir zwei Muskelbündel annähernd längs und ein drittes quer durchschnitten; in dem



Textfig. Q.

Textfig. Q. Schnitt durch ein Stück Herzkammerwand einer Mauereidechse. Das die Kapillarräume zwischen den Muskelbündeln auskleidende Endothel enthält einen vierkernigen *Karyolysis*-Schizonten.

Vergr. 625.

Endothel, das letzteres umhüllt, enthält eine Zelle einen vierkernigen Schizonten. Es ist sehr bemerkenswert, daß hier durchweg jugendliche Stadien zur Beobachtung kommen. Die meisten sind einkernig, nicht selten finden sich zwei- und vierkernige, spärlicher achtkernige. Es ist klar, daß hier durch die lebhafte Blutbewegung die Schizonten verhältnismäßig frühzeitig losgerissen werden. Stellen, an denen solche freien Schizonten festgehalten werden — wie in den Kapillaren der Organe — finden sich in der

Herz камер aber nicht, denn die Spalträume verändern im Zusammenhang mit den rhythmischen Muskelkontraktionen ihr Volumen ständig in erheblichem Maße. Ich habe daher bei der Durchsicht etwa der halben Herz камер auf Schnitten nur einmal einen älteren Schizonten angetroffen. Dieser, der etwa 100 Kerne enthielt, saß ganz in der Tiefe des Muskelgerüstes, dicht unter dem Epicard, also an einer Stelle, an der die Blutbewegung den geringsten Einfluß auf die infizierte Endothelzelle ausüben kann.

Der Umstand, daß wir in den Vorkammern keine Entwicklungsstadien finden, erklärt sich aus der schwachen Entwicklung des Muskelgerüstes in diesen dünnwandigen Organen, sowie daraus, daß dort der Blutwechsel viel lebhafter erfolgt; denn bei jeder Kontraktion der Vorkammer wird annähernd die ganze Blutmenge herausgepreßt.

Natürlich werden auch im Herzen noch nicht alle Sporozoiten zur Ruhe kommen. Diejenigen die mit dem Blutstrom weiterwandern, verteilen sich nun aber derart durch den ganzen Körper, daß wir trotz der starken Infektion nicht mehr damit rechnen können, sie irgendwo anzutreffen. Anders steht es mit den Schizonten, die sich im Herzen oder an sonstigen Stellen von der Gefäßwand losgelöst haben. Von ihnen müssen wir erwarten, daß sie sich an Orten im Eidechsenkörper, an denen ausgedehnte Kapillarsysteme vorhanden sind, ansammeln. Ich habe bei *L. m. i.* 18 von weiteren Organen noch Niere und Lunge untersucht.

Sehr lehrreich sind die Verhältnisse, die wir bei diesem Versuchstier in der Niere beobachten. Mit Ausnahme eines einkernigen Schizonten, den ich mit seiner Endothelzelle frei in einem größeren Nierengefäß angetroffen habe, sitzen dort alle Entwicklungsstadien in den Kapillaren. In keinem Falle ist ein Festsitzen in der Endothelwand nachzuweisen. Es handelt sich offenbar durchweg um Stadien, die erst als Schizonten in das Kapillarsystem der Niere hineingeschwemmt worden sind. Demgemäß finden wir fast ausschließlich ältere Schizonten; einkernige sind selten, und unveränderte Sporozoiten fehlen völlig. Im Anschluß hieran sei erwähnt, daß ich auch bei der sehr gründlichen Untersuchung des Darms einmal in einer Kapillare der Submucosa eine etwa dreißigkernige Cyste gefunden habe. Da — wie gesagt — sonst keinerlei Weiterentwicklung der Sporozoiten im Darme zur Beobachtung kommt, so handelt es sich hierbei zweifellos gleichfalls um einen nachträglich dort hingetragenen Schizonten.

Die an eine bestimmte Körperstelle geratenen Parasiten ver-

mehren sich dort später natürlich weiter. So zeigt uns beispielsweise die Niere von *L. m. i.* 2 ein ganz anderes Bild, als das oben besprochene. Hier finden wir zahlreiche verstreute Merozoiten, sowie Schizonten jeden Alters, die deutlich in den Wänden der Gefäße liegen.

Sehr auffällig ist, daß ich sowohl bei *L. m. i.* 18 als bei *L. m. i.* 2 nur ganz vereinzelte Entwicklungsstadien in der Lunge angetroffen habe. Man könnte dies mit dem viel stärkeren Blutdruck im kleinen Kreislauf erklären, wenn nicht bei anderen *Karyolysus*-Arten — z. B. bei *K. biretortus*, auf den wir gleich noch zu sprechen kommen — gerade in der Lunge die Formen der Schizogonie besonders häufig wären. Es müssen hierbei also noch andere Umstände mitsprechen.

Wenn die *Karyolysus*-Infektion ihren Höhepunkt erreicht hat, können wir Vermehrungsstadien in mäßiger Zahl fast in jedem beliebigen Teile des Eidechsenkörpers antreffen. Bei *L. m. i.* 2 z. B. habe ich spärliche Schizonten auch in Milz und Pankreas gefunden. Doch gibt es bemerkenswerte Ausnahmen. Im Gehirn, das doch durch ein besonders feines Blutkapillarsystem ausgezeichnet ist, habe ich keinen einzigen Schizonten entdecken können. Wie dieses Fehlen zu erklären ist, kann ich nicht sagen; sicher ist, daß es für den Wirt eine große Bedeutung hat, denn bei starker Infektion müßten die großen *Karyolysus*-Cysten in den Gehirnkapillaren von verhängnisvoller Wirkung sein. Auch im Knochenmark von *L. m. i.* 2 habe ich keine Vermehrungsstadien beobachtet, was um so bemerkenswerter ist, als für andere Coccidiarten, wie z. B. *Haemogregarina stepanowi*, gerade dort der Sitz der Vermehrungsstadien ist.

Je älter die Infektion ist, um so zahlreicher finden sich naturgemäß die Formen der Schizogonie auch in den peripheren Teilen des Blutgefäßsystems. Man trifft sie dann nicht selten in den Präparaten, die man durch Auspressen des Blutes aus der Schwanzspitze gewonnen hat. Es leuchtet ein, daß in den die Schwanzmuskulatur durchziehenden Gefäßen die Bedingungen für die Schizogonie besonders günstige sind, denn in ihnen ist die Blutbewegung schwächer als an irgendeiner anderen Stelle im Eidechsenkörper.

Bei der bisherigen Darstellung der *Karyolysus*-Entwicklung in der Eidechse habe ich mich auf *K. bicapsulatus* beschränkt, da ich die Verhältnisse bei dieser Art am eingehendsten untersucht habe und da in den oben erörterten Punkten alle Arten große Übereinstimmungen zeigen. Um noch ein weiteres Beispiel nicht nur von einer anderen Parasiten-, sondern auch von einer anderen Wirtsart zu geben und um auch die Entwicklungsgeschichte von *K. biretortus* vollständig darzustellen, sei auch diese Art noch kurz besprochen.

K. biretortus tritt uns in *Lacerta viridis* gleichfalls als ein Endothelparasit des ganzen Blutgefäßsystems entgegen. Ich habe die Infektionsverhältnisse bei einer erwachsenen Eidechse mit starker Infektion von unbestimmtem Alter mit denen bei einer jungen Eidechse verglichen, welche letztere 2 Wochen nach dem ersten Erscheinen von Parasiten in den Erythrocyten des Schwanzblutes konserviert wurde. Diese junge *viridis* war 40 Tage vor dem Parasitennachweis mit 46 infizierten — aber nüchternen! — Nymphen gefüttert worden. Ob die sehr schwache Infektion dieser Eidechse auf die Fütterung zurückgeht, ist zweifelhaft (vgl. S. 248); dafür könnte sprechen, daß vier andere junge *viridis*, die am gleichen Orte und zu gleicher Zeit — 4 Tage vor der erwähnten Fütterung — gefangen wurden, dauernd parasitenfrei blieben. Die Frage ist hier von geringer Bedeutung; denn da die junge Eidechse am Tage des Fanges erst wenige Tage alt war — eine Woche vorher gab es an dem Fundorte noch keine — so müßte die Infektion unmittelbar vorher erfolgt sein.

Bei den beiden eingehend untersuchten Eidechsen stimmten die Befunde überein. Als einen Unterschied zu *bicapsulatus* habe ich schon erwähnt, daß die Stadien der Schizogonie sich am häufigsten in der Lunge finden. Des weiteren ist hervorzuheben, daß sie auch im Knochenmark vorkommen, wo ich sie besonders bei der erwachsenen *viridis* sehr zahlreich angetroffen habe. Im übrigen habe ich die Schizonten weder in Niere, Leber, Milz, Pankreas, noch im Herzen vermißt. Fügen wir hier an, daß LAVERAN u. PETTIT (1908), die in den von ihnen untersuchten *L. viridis* zweifellos *K. biretortus* vor sich gehabt haben, wenngleich sie die Selbständigkeit der Art nicht erkannten (näheres hierüber im II. Teil), betreffs des Vorkommens von Vermehrungsstadien folgendes angeben: Bei drei *L. viridis* wurde Schizogonie dreimal in der Leber, zweimal in Niere und Lunge, keinmal in Milz und Knochenmark gefunden.

Im Kerne der Merozoiten und einkernigen Schizonten von *K. biretortus* (Fig. 82—84) ist ebensowenig wie bei den Sporozoiten die Zahl der Chromosomen erkennbar — im Gegensatz zu *bicapsulatus* — stets finden wir zahlreiche deutliche Chromatinbrocken. Dagegen habe ich während der Kernteilungen auch bei der Schizogonie die fädige Anordnung des Chromatins mehrfach deutlich gesehen, weil bei dieser Art manche Schizonten sich auch in Zupfpräparaten gut färben (Fig. 85). Die Zahl der Chromosomen läßt sich jedoch auch hier nicht mit Sicherheit ermitteln. Die Fig. 85 zeigt uns außerdem — ebenso wie Fig. 47 in meiner Arbeit über *K. lacertae* — daß

die Teilung des Binnenkörpers immer erst erfolgt, wenn die Chromosomen schon auseinander gerückt sind.

Die Zahl der Merozoiten, in die ein Schizont zerfallen kann, ist bedeutend geringer als bei *bicapsulatus*, nur ausnahmsweise beträgt sie mehr als 64. Dagegen habe ich recht häufig weniger als 8, einmal sogar nur 2 Merozoiten mit Restkörper in einer Cyste gefunden (Fig. 99). Unter den ausgebildeten, und schon unter den in Abschnürung begriffenen Merozoiten kann man zwei sehr verschiedene Formen unterscheiden. Auf die Bedeutung dieses Dimorphismus gehen wir im nächsten Abschnitte ein.

10. Agamogonie und Gamogonie.

Je nachdem aus einer Schizogonie Coccidien hervorgehen, die sich wieder zu Schizonten entwickeln, oder solche, die zu geschlechtlich differenzierten Formen werden, haben wir zwei verschiedene Vorgänge zu unterscheiden, für die HARTMANN die Bezeichnungen Agamogonie und Gamogonie geprägt hat. Diese Unterscheidung ist um so notwendiger, als es Coccidien gibt, bei denen bereits die entsprechenden Schizonten Verschiedenheiten aufweisen. Bei *Haemogregarina stepanowi* habe ich gezeigt, daß diejenigen Schizonten, aus denen die jungen Gametocyten hervorgehen, sich während ihrer ganzen Entwicklung deutlich von denen unterscheiden, die in ungeschlechtliche Merozoiten zerfallen. Die gleiche Beobachtung hat ROBERTSON (1910) bei *H. nicoriae* gemacht.

Ähnliche Befunde haben LÉGER u. DUBOSCQ (1910) bei *Selenococcidium intermedium* erhoben, und dies ist wohl bisher der einzige Fall dieser Art bei einem nicht blutbewohnenden Coccidium. Nicht verwechseln darf man mit der ebenerwähnten Tatsache eine andere Verschiedenheit zwischen den Schizonten oder auch den Merozoiten, die zahlreiche Coccidienuntersucher festzustellen glaubten. Dabei handelt es sich um eine geschlechtliche Differenzierung, d. h. eine Unterscheidbarkeit männlicher und weiblicher Individuen entweder schon von Anfang der Schizogonie an (*Cyclospora caryolytica*, SCHAUDINN 1902), oder aber doch mehrere Generationen vor Eintritt der Befruchtungsvorgänge (*Adelea ovata*, SIEDLECKI 1899; *Chagasella hartmanni*, CHAGAS 1910; zahlreiche „Hämogregarinen“). Diese geschlechtliche Differenzierung ist in keinem der Fälle wirklich erwiesen. Auch wo es sich nicht um die Vermengung zweier Arten handelt, wie bei *A. ovata* (vgl. SCHELLACK u. REICHENOW 1912, 1915), ist niemals der oben (S. 258) besprochene Umstand in Rechnung ge-

zogen, daß die Merozoiten lange miteinander vereinigt bleiben und dabei Größe und Gestalt verändern können. In allen Fällen, wo nach Angabe der Untersucher die Differenzierung nicht von Anfang an besteht, sondern erst im Laufe der Entwicklung auftritt, erhebt sich natürlich auch die Frage, ob nicht anstatt eines Unterschiedes zwischen männlichen und weiblichen Formen ein solcher von Agamogonie und Gamogonie vorliegt. Diese beiden kritischen Erwägungen kommen besonders in Betracht in den zahlreichen Fällen, in denen wir in der Literatur der Blutcoccidien (Hämogregarinen im alten Sinne) der Unterscheidung von Macro- und Microcysten mit entsprechenden Keimen begegnen.

Im Gegensatz zu *H. stepanowi* habe ich bei *K. lacertae* gefunden, daß sich die Unterschiede zwischen ungeschlechtlichen Merozoiten und Gametocyten erst nach der Abschnürung der Keime herausbilden. Ein Unterschied zwischen den Schizonten läßt sich nur insofern feststellen, als nach Beendigung der Kernteilungen in gleichgroßen Schizonten die Zahl der Kerne bei der Gamogonie größer ist als bei der Agamogonie. Wenden wir uns nun den Verhältnissen bei den beiden Arten zu, die uns bei der gegenwärtigen Untersuchung als Beispiele dienen.

Wenn in einem Schizonten von *K. bicapsulatus* die endgültige Zahl von Kernen gebildet ist, dann nimmt in diesen das Chromatin die charakteristische Form an, die uns schon mehrfach begegnet ist; es klumpt sich zu vier kugeligen, deutlich voneinander trennbaren Gebilden zusammen, neben denen der kleine blasse Binnenkörper nicht immer deutlich nachzuweisen ist. Die gleiche Kerngestalt behalten auch die ausgebildeten Merozoiten bei (Fig. 80, 81). Zwar findet man auch Kerne mit mehr als vier Chromatinkörnern, von denen sich dann ein Teil durch geringere Größe auszeichnet (vgl. die Figuren); eine vergleichende Betrachtung lehrt jedoch, daß diese Abweichungen nur darauf beruhen, daß die eine oder andere der Chromatineinheiten eine weniger kompakte Form angenommen hat. Derartige Kerne zeichnen nicht besondere Schizonten aus; vielmehr zeigen in allen Schizonten, bzw. Merozoitenbündeln die große Mehrzahl der Kerne den typischen Bau. Es folgt daraus, daß eine Verschiedenheit in den Chromatinverhältnissen zwischen ungeschlechtlichen Merozoiten und jungen Gametocyten nicht besteht.

Da durch die von SCHELLACK und mir teils getrennt, teils gemeinsam ausgeführten Untersuchungen zahlreicher Coccidienarten (*Adelea ovata*, *Adelina dimidiata*, *Haemogregarina stepanowi*, *Karyolysus lacertae*, *Barrouxia schneideri*, *Eimeria lacazei* und *schubergi*) zur Ge-

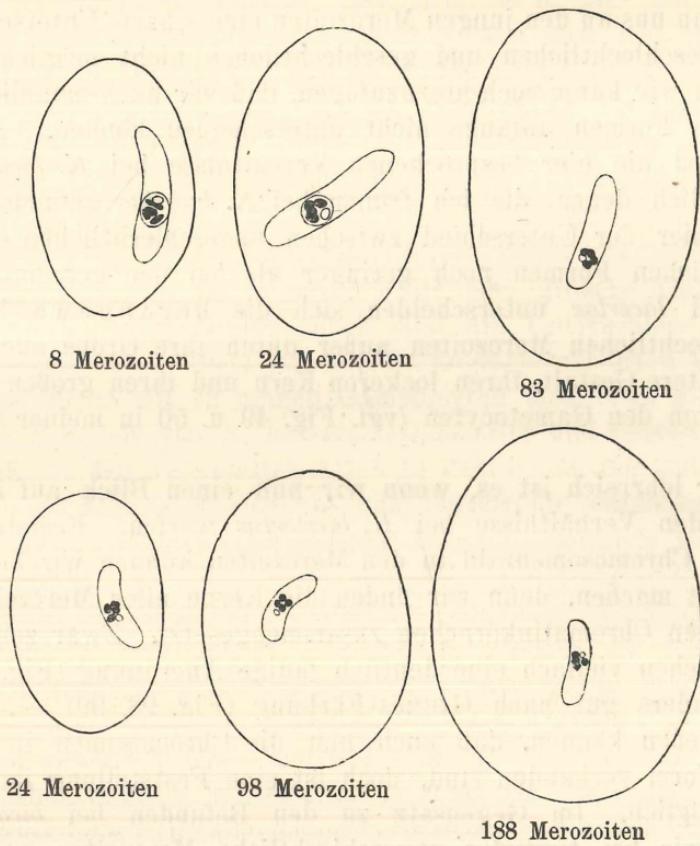
nüge nachgewiesen worden ist, daß eine Chromatinreduktion in den Macrogameten vor der Befruchtung in keinem Falle erfolgt¹⁾, so haben wir wiederholt die Meinung vertreten, die Reduktion müsse bereits während derjenigen Kernteilungen vor sich gehen, die zur Bildung der jungen Gametocyten führen. Die sehr klaren Chromosomenverhältnisse bei *bicapsulatus* haben mich überzeugen müssen, daß diese Ansicht unhaltbar ist, und haben mich notwendigerweise dazu geführt — noch ehe mir die Untersuchung von DOBELL und JAMESON an *Aggregata* bekannt wurde — die Kernreduktion auf einem Stadium nach der Befruchtung zu suchen.

Prüfen wir nun weiter die Verschiedenheiten, die sich an den Schizonten entdecken lassen. Wenn die Zahl der Kerne in einem reifen Schizonten gering ist, dann liegen sie alle dicht unter der Oberfläche des Zellkörpers, bei sehr großer Zahl finden wir dagegen Kerne in jeder Tiefe der Zelle. Dieser Befund erklärt sich in der Weise, daß an großen Schizonten eine Zerklüftung eintritt und daß sich infolgedessen die Oberfläche spaltförmig in das Innere senkt. Bei mäßig großer Kernzahl (etwa 64) ist die Zerklüftung gering; sind 100 und mehr Kerne vorhanden, dann durchsetzt sie den ganzen Körper. Solche Bilder, die bei Coccidien selten sind (sie finden sich hauptsächlich bei *Aggregata* und verwandten Formen), erinnern sehr an die Teilungsvorgänge bei Gregarinen. Es ist klar, daß dieser Verschiedenheit zwischen kleinen und großen Schizonten keine besondere Bedeutung zukommt und daß sie eben nichts weiter als die Folge des Größenunterschiedes ist: die entstehende Kernzahl ist proportional dem Volumen; und da der größere Körper eine verhältnismäßig kleinere Oberfläche hat, so bietet diese nicht mehr genügend Platz für alle vorhandenen Kerne und muß daher durch Zerklüftung der Zelle vergrößert werden.

Die Merozoiten zeigen ebensowenig wie im Kernbau in ihrer sonstigen Gestaltung bezeichnende Unterschiede, dagegen beobachteten wir eine starke Verschiedenheit in der Größe. Schon wenn sich die Keime vom Restkörper abschnüren, sind sie in verschiedenen Schizonten etwas verschieden groß. Die Unterschiede vergrößern sich aber dadurch, daß die Merozoiten zum Teil innerhalb der Cyste erheblich heranwachsen. Hierbei wird der Restkörper, der anfangs stets vorhanden ist, mehr oder weniger vollständig aufgebraucht. Diejenigen Keime, die merklich herangewachsen sind, können wir

¹⁾ Lediglich die von SCHAUDINN bei *Cyclospora caryolytica* beschriebenen Reduktionsteilungen sind noch unaufgeklärt und bedürfen dringend der Nachprüfung.

nun mit Bestimmtheit als ungeschlechtliche Merozoiten ansprechen, denn die geringe Größe der frisch in ein Blutkörperchen eingedrungenen jungen Gametocyten (Fig. 90) zeigt uns, daß diese, solange sie noch innerhalb der Cyste vereinigt sind, wenig oder gar nicht wachsen. Wie die in Textfig. R wiedergegebenen Merozoiten lehren, beobachten wir aber in den Cysten alle Größenübergänge, so daß eine scharfe Scheidung zwischen geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Formen auch durch die Größe nicht möglich ist.



Textfig. R. 6 Schizogoniecysten von *K. bicapsulatus*. In jeder Cyste ist einer der Merozoiten als Beispiel ihrer Größe wiedergegeben. Vergr. 1800.

Aus dem Vergleich der sechs in Textfig. R dargestellten Cysten entnehmen wir jedoch einen anderen Unterschied zwischen Agamogonie und Gamogonie, der darin besteht, daß in etwa gleich großen Cysten die Zahl der Merozoiten bedeutend größer ist, wenn es sich um junge Gametocyten handelt. Diese Beobachtung wird dadurch bestätigt, daß solche Cysten wie die in der unteren Reihe angeordneten, die also im Verhältnis zu ihrer Größe sehr zahlreiche Merozoiten

enthalten, in der Versuchseidechse *L. m. i.* 18 — also bei einer jungen Infektion — überhaupt nicht vorkommen. Wir entnehmen daraus, daß in einem Schizonten ein oder zwei Kernteilungsperioden mehr erfolgen, wenn die Schizogonie zur Bildung von Gametocyten führt, als bei gleicher Größe auftreten, wenn ungeschlechtliche Merozoiten daraus hervorgehen. Gut stimmt hiermit überein, daß wir in den Tabellen auf S. 257 bei *L. m. i.* 18 nur sieben, bei *L. m. i.* 2 dagegen acht Teilungsperioden finden.

Wenn uns an den jungen Merozoiten eine scharfe Unterscheidung von ungeschlechtlichen und geschlechtlichen nicht möglich ist, so brauchen wir kaum noch hinzuzufügen, daß wir auch männliche und weibliche Formen anfangs nicht unterscheiden können. Alles in allem sind die hier besprochenen Verhältnisse bei *K. bicapsulatus* sehr ähnlich denen, die ich früher bei *K. lacertae* gefunden habe, nur ist hier der Unterschied zwischen ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Formen noch geringer als bei der genannten Art; denn bei *lacertae* unterscheiden sich die herangewachsenen ungeschlechtlichen Merozoiten außer durch ihre Größe auch durch ihre breitere Gestalt, ihren lockeren Kern und ihren großen Binnenkörper von den Gametocyten (vgl. Fig. 49 u. 50 in meiner früheren Arbeit).

Sehr lehrreich ist es, wenn wir nun einen Blick auf die entsprechenden Verhältnisse bei *K. biretortus* werfen. Feststellungen über die Chromosomenzahl in den Merozoiten können wir bei dieser Art nicht machen, denn wir finden die Kerne aller Merozoiten aus zahlreichen Chromatinkörnchen zusammengesetzt. Zwar zeigen uns die Körnchen vielfach eine deutlich fädige Anordnung (Fig. 82, 87) — besonders gut nach GIEMSA-Färbung (Fig. 98, 99) —, woraus wir schließen können, daß auch hier die Chromosomen in organisierter Form vorhanden sind, doch ist eine Feststellung ihrer Zahl nicht möglich. Im Gegensatz zu den Befunden bei *bicapsulatus* können wir bei *biretortus* ungeschlechtliche Merozoiten und junge Gametocyten stets deutlich an der Körperform unterscheiden (Fig. 87 u. 89). Bei etwa gleicher Länge sind die letzteren nur etwa halb so breit wie die ersteren. Infolge dieser schlanken Gestalt ist bei den Gametocyten der Kern langgestreckt und der Binnenkörper ist derart zwischen den dichtgedrängten Chromatinkörnern verborgen, daß er bei den noch in der Cyste vereinigten Keimen meist nicht sicher nachzuweisen ist. Dagegen haben die breiten ungeschlechtlichen Merozoiten einen kreisrunden Kern, der noch nicht einmal die ganze Breite der Zelle einnimmt und an dessen Rande wir den

Binnenkörper stets leicht entdecken. Die Ähnlichkeit der jungen Gametocyten mit den Sporozoiten (Fig. 74) springt in die Augen.

Die hier angegebenen Unterschiede zwischen ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Formen sind schon erkennbar, während die Keime sich noch in Abschnürung befinden. Die Abschnürung erfolgt, wie bei der Sporogonie, in der Richtung nach den beiden Polen der ovalen Cyste; bei sehr großer Keimzahl geht diese bipolare Anordnung in eine fächerförmige über (Fig. 86 u. 88). Bei der Entstehung ungeschlechtlicher Merozoiten bilden sich von vornherein ziemlich breite Knospen, in welche die Kerne in unveränderter Form hineintreten (Fig. 86); bei der Entstehung der Gametocyten dagegen sind die Knospen schlank und dementsprechend müssen die Kerne von Anfang an eine längliche Gestalt annehmen (Fig. 88).

Bei der Agamogonie ist die Zahl der Keime durchschnittlich geringer (2—24) als bei der Gamogonie (6—64, selten mehr). Wir finden auch bei dieser Art im letzteren Falle eine größere Keimzahl im Verhältnis zur Cystengröße, doch sind die Unterschiede geringer als bei *bicapsulatus*; eine Cyste mit 24 ungeschlechtlichen Merozoiten und eine solche mit 32 jungen Gametocyten sind etwa gleich groß.

Die Beispiele von *K. lacertae*, *bicapsulatus* und *biretortus* lehren uns, daß bei den verwandten Arten in dem Grade der Unterschiede, die sich zwischen Agamogonie und Gamogonie entdecken lassen, eine große Mannigfaltigkeit besteht. Weitere Beispiele werden wir im zweiten Teil bei der Besprechung der einzelnen *Karyolysus*-Arten kennen lernen. In welchem Umfange derartige Unterschiede bei den nicht blutbewohnenden Coccidien vorkommen, ist, wie eingangs des Abschnittes ausgeführt wurde, noch eine offene Frage. Sicher ist, daß bei verschiedenen genau untersuchten Coccidien Unterschiede zwischen geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Merozoiten nicht nachweisbar sind, z. B. bei *Eimeria schubergi*, *Barrouxia schneideri* und *Adelea ovata*. Die allgemeine Verbreitung derartiger Verschiedenheiten bei den Blutcoccidien dürfen wir daher als eine besondere Anpassung betrachten, insofern hier die jungen Gametocyten in freie Zellen von verhältnismäßig geringer Größe einzudringen und in diesen ihren dauernden Wohnsitz zu nehmen haben.

Wenn wir uns nunmehr dem letzten Abschnitt der *Karyolysus*-Entwicklung in der Eidechse, der Infektion der Blutkörper durch die jungen Gametocyten zuwenden, so müssen wir einen wichtigen Punkt von vornherein betonen: sowohl *bicapsulatus* als *biretortus* wandern nur ausnahmsweise in einen reifen Erythrocyten ein; in der Regel befallen sie Erythroblasten oder jugendliche

Erythrocyten. Diese Zellformen sind natürlich je nach dem Grade ihrer Ausbildung von sehr mannigfaltigem Aussehen. Die jungen Erythrocyten unterscheiden sich von den reifen durch einen größeren Kern von mehr lockerem Bau; ihr Protoplasma zeigt entweder wabige Struktur (Fig. 90) oder ist je nach der Hämoglobinentwicklung mehr oder weniger homogen (Fig. 104); aber auch wenn es ganz homogen ist, nimmt es etwas Hämatoxylinfärbung an und erscheint daher etwas grau, während der Körper der reifen Erythrocyten bei reiner Hämatoxylinfärbung die gelbe Farbe wie im Leben beibehält (Fig. 82). Die jüngeren Stadien — Erythroblasten — sind meist von runder flacher, seltener von spindelförmiger Gestalt (Fig. 98, 102, 103). Sie sind vielfach von losgelösten Endothelzellen, die gleichfalls in diesen beiden Gestalten auftreten können, nicht zu unterscheiden. Bei infizierten Zellen könnte man schließen, daß diejenigen, welche junge Schizonten beherbergen (Fig. 83, 98), Endothelzellen und die mit jungen Gametocyten (Fig. 101—103) Erythroblasten sind; in den meisten Fällen wird dieser Schluß zutreffen, aber nicht in allen: Schnittpräparate zeigen, daß man gelegentlich Gametocyten sogar in festsitzenden Endothelzellen findet, und andererseits kann ausnahmsweise auch ein junger Schizont in einen zweifellosen Erythrocyten eindringen (Fig. 82).¹⁾

Infolge dieses Verhaltens kommt es bei starken Infektionen vor, daß wir in der gleichen Wirtszelle einen jungen Schizonten und einen jungen Gametocyten miteinander vereinigt finden (Doppel- oder auch Dreifachinfektionen einer Zelle mit gleichartigen Parasiten sind natürlich viel häufiger). Solche Bilder, wie das in Fig. 100 wiedergegebene, habe ich bei *biretortus* nicht selten angetroffen. Offenbar sind derartige Befunde höchst verführerisch, darin die Einleitung zu einem Geschlechtsakte zu erblicken (vgl. MARCEAU (1901)); man muß die echten Conjugationsbilder der Art kennen (Fig. 18, 19), um hier eine Mißdeutung vermeiden zu können.

Da man bei starken Infektionen zahlreiche losgelöste Endothelzellen mit ein- und mehrkernigen Schizonten im kreisenden Blute findet, da ferner diese Endothelzellen von Blutkörperchen schwer zu unterscheiden sind und da schließlich gelegentlich ein Schizont in einer sicher als Erythrocyt anzusprechenden Zelle sich findet, so ist hinreichend erklärt, warum bisher alle Untersucher von *Karyolysis*

¹⁾ Die Kerndegeneration in diesem Erythrocyten hat mit der Infektion nichts zu tun; es handelt sich hier, wie auch bei dem Erythrocyten, den die KUPFFER'sche Zelle (Fig. 76 E) enthält, um die Bildung sog. „TODD'scher Körper“, auf die wir im II. Teile eingehen werden.

— soweit sie überhaupt diese Frage erörtern — angenommen haben, daß sich die ganze Entwicklung dieses Parasiten in den Erythrocyten abspielt. Abweichungen in Form und Struktur der Zelle und des Kernes, Fehlen des Hämoglobins usw. hat man auf Einwirkungen des Parasiten auf seine Wirtszelle zurückgeführt. So habe ich bei *K. lacertae* angegeben, daß die jungen Schizonten in anderer Weise auf die Erythrocyten einwirken, als die Gametocyten, insofern als in den von jenen befallenen Blutkörperchen eine grobwabige Struktur auftritt (vgl. Fig. 37—40 der betreffenden Arbeit); tatsächlich handelt es sich bei diesen Beobachtungen um freie Endothelzellen, denen eine grobwabige Plasmastruktur eigentümlich ist.

Einen besonderen Hinweis verdienen noch diejenigen Fälle, in denen wir Parasiten in spindelförmigen Endothelzellen oder Erythroblasten finden (Fig. 98, 101, 102). Solche Bilder erinnern uns lebhaft an diejenigen, welche uns von den Leukocytozoen der Vögel bekannt sind. Ich muß mich hier auf den bloßen Hinweis beschränken; auf das, was diese Übereinstimmung uns lehrt, werden wir im dritten Teil bei der Besprechung der Entwicklung des Blutparasitismus zurückkommen.

Die in ein Blutkörperchen eingedrungenen Gametocyten erfahren noch einige Veränderungen, ehe sie dort endgültig zur Ruhe kommen: Sie wachsen etwas heran und umgeben sich mit einer Cystenhülle. Bei *K. bicapsulatus* ist die Cyste von langovalem Umriß; betrachtet man ein infiziertes Blutkörperchen von der Kante, so sieht man, daß die Cyste stark abgeplattet ist (Fig. 96). Die Wandung zeichnet sich durch starke Widerstandsfähigkeit aus, die eine gute Konservierung der intracellulären Gametocyten sehr erschwert. Erst nach der Ausbildung der Cystenhülle entstehen die beiden bereits früher (S. 199) erwähnten Kalotten an den Polen, und zwar eine nach der anderen. Fig. 91 zeigt einen jungen Gametocyt, der erst ein solches chromatisches Gebilde besitzt, Fig. 92 einen etwas weiter entwickelten Parasiten, an dessen Kapsel eben die erste Spur eines zweiten derartigen Gebildes auftritt. Noch später erscheint das gleichfalls bereits erwähnte stark lichtbrechende halbkugelige Gebilde, das in halber Höhe der Kapsel von der Wand nach innen vorspringt (vgl. Fig. 93—95 u. Textfig. G). Während des Wachstums kann man bei einem Teil der Gametocyten beobachten, daß sich die Vierzahl der Chromosomen in eine größere Zahl von Chromatinkörnern auflöst (Fig. 91, 95); es sind dies die Macrogameten, während die Microgametocyten auch im ausgebildeten Zustande noch die Vierzahl der Chromatineinheiten erkennen lassen (Fig. 93, 94, 96), sofern

nicht infolge einer stärkeren Zusammenklumpung nur zwei oder drei Chromatinhaufen unterscheidbar sind. Bei den Microgametocyten erfolgt die Auflösung der Chromosomen erst, wenn sie in der Milbe aus ihrer Kapsel auswandern. Außer durch den Kernbau unterscheiden sich die Microgametocyten auch durch schlankere Körperform von den Macrogameten, man findet sie selten gestreckt (Fig. 93), meist ist das Hinterende zu einem zweiten Schenkel umgebogen (Fig. 94). Unter den Macrogameten kommen gleichfalls zweischenklige Formen vor, aber seltener; gewöhnlich sind sie von breiter gedrungener Gestalt (Fig. 95). Übereinstimmend bei beiden Geschlechtern liegt in den ausgebildeten Gametocyten der Kern nahe dem einen Pole, der das Vorderende des Parasiten darstellt (vgl. im übrigen das S. 205 über die Gametocyten Gesagte).

Im Gegensatz zu *bicapsulatus* ist die Cystenhülle der Gametocyten von *biretortus* zart und bietet der Konservierung keine Schwierigkeit. Die Hülle steht auch bei den ausgebildeten Formen weit vom Körper des Parasiten ab (Fig. 105—108) und ist sichelförmig gebogen, indem sie um die beiden Enden des langgestreckten Kernes der Wirtszelle herumgreift. Entsprechend dieser Kapselform zeigt auch der Gametocyt gewöhnlich beide Körperenden mehr oder weniger stark umgebogen; seltener beschränkt sich diese Umbiegung auf eines der Körperenden, und dann handelt es sich zumeist wohl um noch nicht ganz ausgebildete Individuen (Fig. 105, 106). Nach dieser äußerst charakteristischen Lagerung der Gametocyten hat NICOLLE (1904) den Namen der Art gewählt. Nicht minder kennzeichnend ist eine andere Eigentümlichkeit der Körperform bei den ausgebildeten Gametocyten, die in einer bauchigen Aufreibung der Körpermitte besteht. Diese Aufreibung röhrt daher, daß der Kern sich auflockert und eine kuglige Gestalt anzunehmen strebt. Die Individuen, bei denen die Aufreibung sehr stark entwickelt ist (Fig. 108), haben wir wohl als Macrogameten zu betrachten, während diejenigen mit schwächerem „Bauch“ offenbar Microgametocyten sind (Fig. 107). Doch haben wir bereits ausgeführt (S. 207), daß bei dieser Art eine sichere Geschlechtsunterscheidung erst nach erfolgter Conjugation möglich ist.

11. Pathologie und Phagocytose.

Bei *Karyolysus lacertae* habe ich festgestellt, daß die von diesem Parasiten befallenen Eidechsen auch in Fällen sehr starker Infektion keinerlei Krankheiterscheinungen erkennen lassen. Dieselbe Feststellung können wir auf alle anderen *Karyolysus*-Arten ausdehnen.

Die infizierten Eidechsen sind weder magerer als uninfizierte, noch wenig munter, noch weniger freßlustig, noch zeigen sie in der Gefangenschaft geringere Widerstandsfähigkeit und kürzere Lebensdauer. In Hinblick auf Leben und Entwicklung des Wirtstieres sind die *Karyolysus*-Arten also als völlig harmlose Parasiten zu bezeichnen.

Etwas mehr ist über diese Frage zu sagen, sobald wir sie vom rein pathologisch-anatomischen Standpunkte betrachten. Im Vordergrunde steht hier natürlich das Blutbild. Da in der Art und Weise, wie die Parasiten auf die von ihnen befallenen Blutkörperchen einwirken, bezeichnende Abweichungen zwischen den einzelnen Arten bestehen, so müssen wir die Erörterung der Frage, inwieweit die befallene Zelle geschädigt oder in ihrer Funktion beeinträchtigt wird, auf den zweiten Teil der Arbeit verschieben.

Die Entwicklung der von mir beobachteten *Karyolysus*-Arten ist auf die Endothelien des Blutgefäßsystems beschränkt. Niemals dringen die Merozoiten in die Zellen der einzelnen Organe ein, wie bei manchen Blutcoccidien der Säugetiere oder wie bei dem von WENYON (1908) als *Haemogregarina gracilis* beschriebenen Parasiten der Eidechse *Mabuia quinquetaeniata*, den ich (1912 a) gleichfalls zur Gattung *Karyolysus* gestellt habe und bei dem nach WENYON die Schizogonie in den Zellen der Leber erfolgt. In der Regel ist daher bei den uns hier beschäftigenden Parasiten von einer Schädigung der Organe nichts zu bemerken. Auf Ausnahmen, die man unter gewissen Bedingungen in der Leber beobachtet, werden wir gleich zu sprechen kommen.

Wenn wir von den Befunden an den zellulären Elementen des Blutes absehen, so stehen alle pathologisch-anatomischen Bilder, die wir in der Eidechse finden, in Zusammenhang mit der Phagocytose. Die Phagocytose ist die einzige Art von Reaktion, die man seitens des Wirtstieres gegenüber der Ausbreitung der Parasiten beobachtet. In wirksamer Weise scheint sie nur von den KUPFFER'schen Sternzellen ausgeübt zu werden. Gelegentlich findet man wohl auch Merozoiten in Lymphocyten oder Polymorphonucleären (Fig. 78), doch muß es dahingestellt bleiben ob sie aktiv oder passiv dort hineingeraten sind, sowie, ob sie in diesen Zellen zugrunde gehen. Bei Gametocyten, die unter dem Deckglas aus ihrer Kapsel ausgewandert sind, habe ich wiederholt beobachtet, daß sie von Lymphocyten aufgenommen werden und in diesen schnell absterben, was aus Veränderungen der Form und der Struktur hervorgeht. Diese Verhältnisse ähneln denen, die ich bei *H. stepanowi* genauer beschrieben habe (vgl. dort S. 305 u. 306).

Im Innern der KUPFFER'schen Zellen findet man, entsprechend der Stärke der Infektion des Tieres, stets zahlreiche Merozoiten (Fig. 76). Die Zellen haben ihren Sitz außer in der Leber auch in der Milz und dem Knochenmark der Eidechse, auf diese Organe sind daher auch die Bilder massenhafter Phagocytosen beschränkt. Ver einzelle Zellen mit Pigmentkörnern und gelegentlich auch mit noch unverdauten Erythrocyten kann man zwar überall im Blute, wie im Herz- oder Schwanzblute, manchmal auch etwas zahlreicher in der Submucosa des Darms, antreffen; es sei dahingestellt, ob diese aus den oben genannten Organen stammen oder ob es sich um Phago cyten anderer Herkunft handelt, die nur infolge gleichartiger Funktion — Verdauung von Erythrocyten — im Aussehen mit den KUPFFER'schen Zellen übereinstimmen.

Ein gewisser Grad von Widerstandsfähigkeit gegenüber den KUPFFER'schen Zellen ist zweifellos auch den Merozoiten eigen. Die Zahl allem Anschein nach noch unversehrter Keime, die wir in den Phagocyten antreffen, ist zu groß, als daß es wahrscheinlich wäre, diese seien alle erst unmittelbar vor der Konservierung des Materials aufgenommen worden. Da also offenbar eine sofortige Verdauung nicht erfolgt, so ist nicht gesagt, daß wirklich alle in die Zellen geratenen Parasiten zugrunde gehen müssen und daß sie nicht zum Teil der Falle wieder entschlüpfen können. Immerhin findet man — im Gegensatz zu dem, was wir bei den Sporozoiten von *bicapsulatus* beobachtet haben (S. 255) — zweifellose Verdauungsbilder. Fig. 77 zeigt uns z. B. eine KUPFFER'sche Zelle, die neben einem anscheinend noch normalen Merozoiten mehrere Kernreste enthält, die noch deutlich die typische Zusammensetzung der Merozoitenkerne erkennen lassen. Alles in allem zeigt das Verhalten der KUPFFER'schen Zellen zu *Karyolysus* viel Ähnlichkeit mit dem der Darm epithelzellen von *Liponyssus* (vgl. das S. 201 u. 255 Gesagte).

In besonders auffälliger Weise treten uns die Phagocytosebilder an solchen Stellen entgegen, an denen gerade eine Schizogoniecyste ihre Merozoiten entleert hat. An derartigen Punkten bilden sich Massenansammlungen der Sternzellen. Ich vermute, daß die Zellen chemotaktisch dorthingezogen werden, wenn sich die Cyste öffnet; ähnlich wie ich dies früher (1910, S. 299) einmal am lebenden Objekt bei Leucocyten gegenüber einer Cyste von *Haemogregarina stepanowi* beobachtet habe. Solche Anhäufungen KUPFFER'scher Zellen sind durchaus charakteristisch für die Coccideninfektion; auf Schnitten durch normale Organe findet man die Zellen stets ziemlich gleichmäßig in den Blutkapillaren verteilt. Daß die Erscheinung lediglich

als Reaktion auf das Ausschwärmen der Merozoiten erfolgt, beweisen die Befunde bei frischer *Karyolysus*-Infektion (in den Versuchstieren *L. m. i.* 17 u. 20): in diesen Fällen verhalten sich die Sternzellen wie in nicht infizierten Tieren. Das gleiche ist sogar noch in *L. m. i.* 18 zu beobachten, bei der wir in den Leberkapillaren zahlreiche Schizogoniestadien finden; aber, wie früher erörtert, gibt es hier noch keine freien Merozoiten.

Bei erwachsenen Eidechsen habe ich keine Schädigung der Organzellen durch derartige Thrombenbildungen in den Kapillaren beobachtet, wohl aber bei jungen Tieren. Hier beobachtet man in der Leber, daß häufig durch Zerstörung einiger Lobuli der von der Zellanhäufung eingenommene Raum vergrößert und so ein kleiner pathologischer Herd gebildet ist. Einen derartigen Herd aus *L. m. i.* 2 stellt die Figur 109 dar; sie ist aus der Figurenerklärung hinreichend verständlich. Der ganze Zellkomplex geht später zugrunde — soweit nicht ein Teil der KUPFFER'schen Zellen etwa wieder abwandert — und es entsteht an der Stelle ein mit blasigen Resten erfüllter Hohlraum, der vermutlich später infolge Regeneration des Gewebes verschwindet.

Das hier besprochene pathologische Bild ist, abgesehen von seiner unbedeutenden Ausdehnung, von Grund aus verschieden von demjenigen, das *Eimeria stiedae* in der Kaninchenleber hervorruft; denn im letzteren Falle geht die Infektion von den Gallengängen aus und die zerstörende Wirkung auf die Gewebezellen ist eine Folge von Wucherungen dieser Gänge.

Die Tatsache, daß die *Karyolysus*-Individuen von den KUPFFER'schen Zellen aufgenommen und verdaut werden, hat bereits LABBÉ (1894) richtig beobachtet und scharf betont. LAVERAN und PETTIT (1908), die später gleichfalls sowohl Merozoiten als auch Cysten innerhalb dieser Zellen gesehen haben, lassen es unentschieden, ob es sich dabei um Phagocytose oder um eine Entwicklung in diesen Zellen handelt. Die von mir oben beschriebenen Anhäufungen der Sternzellen halten sie für vielkernige Riesenzellen. Neuerdings hat PHISALIX (1913) auch von der „Hämogregarine“ eines *Python* verschiedene Entwicklungsstadien innerhalb der pigmentierten Zellen der Leberkapillaren gefunden. Alle die genannten Untersucher bezeichnen die fraglichen Phagocyten zwar nicht als KUPFFER'sche Zellen, die Beschreibungen lassen aber keinen Zweifel, daß es sich um solche handelt.

Da die KUPFFER'schen Zellen einerseits freie Parasiten, andererseits Erythrocyten — wie man wohl annehmen kann, solche, die

funktionsuntüchtig geworden sind — aufnehmen, so liegt die Vermutung nahe, daß sie mit *Karyolysis* infizierte Blutkörperchen besonders bevorzugen würden. Das ist nicht der Fall. Es ist mir nicht gelungen, in einer Sternzelle ein infiziertes Blutkörperchen zu beobachten. Bei der schnellen Verdauung, der offenbar die Erythrocyten unterliegen, ist hiermit nicht gesagt, daß ein derartiger Vorgang nicht stattfindet, sondern nur, daß eine besondere Auswahl infizierter Blutkörper seitens der KUPFFER'schen Zellen nicht besteht. Wäre es anders, so würde wohl auch das Blut sehr schnell von den Gametocyten gereinigt werden. Die Tatsache gibt uns einen Fingerzeig für die Beurteilung des Einflusses der Gametocyten auf ihre Wirtszelle, wir werden daher im zweiten Teil auf sie zurückzukommen haben.

12. Chronische Infektion und Rezidive.

Die Coccidien, im allgemeinen betrachtet, zeigen in bezug auf ihre Vermehrung ein zweifaches Verhalten. Bei einem Teil der Arten hört die Vermehrung zu einem gewissen Zeitpunkte auf und alle nunmehr entstehenden Individuen werden zu Geschlechtsformen Bekannte Beispiele von Arten mit einem akuten Infektionsverlauf sind *Eimeria schubergi* und *Cyclospora caryolytica*, sowie das Kaninchen-coccidium *Eimeria stiedae*. Bei anderen Coccidien dagegen schreitet immer nur ein Teil der Individuen zur Bildung von Geschlechtsformen, die übrigen fahren fort, sich durch Schizogonie zu vermehren; bei diesen Arten kommt es also zu einer chronischen Infektion. Ein Beispiel, bei dem dieser chronische Entwicklungsverlauf in sehr hohem Grade ausgebildet ist, haben SCHELLACK und ich in *Barrouxia schneideri* eingehend beschrieben. Auch bei den *Karyolysis*-Arten finden wir ein derartiges Verhalten. Ich habe an der von mir experimentell mit *K. lacertae* infizierten Eidechse schon früher gezeigt, daß die Schizogonie noch lange nach dem ersten Auftreten der Gametocyten fortdauert. Man bedarf für diese Feststellung gar keiner experimentell infizierten Tiere. Bei Eidechsen, die man monatelang in der Gefangenschaft gehalten und vor der Möglichkeit einer Neuinfektion geschützt hat, trifft man regelmäßig noch immer Schizogoniestadien an, wenngleich meistens spärlicher als bei frischen Infektionen.

Ähnliche Beobachtungen hat man an zahlreichen anderen Reptilien gemacht. Besonders lehrreich sind die Befunde an ausländischen Reptilien, die jahrelang in zoologischen Gärten gelebt haben und

während dieser Zeit ihre Coccidieninfektion im Blute bewahrt haben. Es erhebt sich nun die Frage, ob wir solche langanhaltenden Infektionen auf eine ununterbrochene Reihe von Schizogonieperioden zurückzuführen haben, oder ob wir nicht vielmehr das Vorkommen von Rezidiven annehmen müssen, die von Individuen ausgehen, welche längere Zeit in einer Art Ruhestadium verharrt haben. Solche Rezidive — d. h. das erneute Einsetzen einer Schizogonie nach längerer Pause — kennen wir von den Malaria-parasiten. Aber auch bei dem Darmcoccidium *Barrouxia schneideri* spricht das periodische Auftreten der Sporogonie in ziemlich großen Zeitabständen zugunsten dieser Annahme.

Man weiß, daß SCHAUDINN die Malaria-rezidive auf eine Umbildung von Macrogameten in Schizonten zurückführt, einen Vorgang den er für *Plasmodium vivax* des näheren beschreibt. Bei *Karyolysus* ergeben sich nun verschiedene Gesichtspunkte, von denen aus eine derartige Auffassung begründet erscheint. Die Gametocyten sind als solche nur von beschränkter Lebensdauer, und zwar verschwinden die Microgametocyten schneller aus dem Blute, als die Macrogameten. Diese Tatsache, die SCHAUDINN schon beim Tertianaparasiten beobachtet hatte, habe ich auch bei *Haemogregarina stepanowi* festgestellt (1910, S. 327). Bei *Karyolysus bicapsulatus* habe ich das Schicksal der überreifen Microgametocyten weiter verfolgen können. Wiederholt habe ich im Blute stark infizierter Eidechsen derartige Bilder wie das in Fig. 97 wiedergegebene angetroffen. Wir finden hier bei einem noch in der Kapsel befindlichen Microgametocyt den Kern geteilt, gerade so als ob die Zelle zur Bildung der beiden Microgameten schreiten wolle. Von den typischen Formen der Microgametenbildung weichen diese Bilder im Blute insofern ab, als hier der Binnenkörper nicht zwischen den Kernen liegen bleibt, sondern einem der Tochterkerne zugeteilt ist; auch sind die Kerne lockerer und die vier Chromosomen sind daher deutlich zu unterscheiden. Zum Abschluß scheint diese Entwicklung im Blute nie zu kommen, denn ich habe weder Macrogameten noch etwa merozoitenartige Keime aus derartigen Microgametocyten hervorgehen sehen. Dagegen sprechen manche Bilder dafür, daß diese Stadien nach der Kernteilung zugrunde gehen. Eine gewisse Parallelie zu diesem Ansatz einer Weiterentwicklung der Microgametocyten ohne vorherige Coniugation mit einem Macrogameten bilden die Beobachtungen PÉREZ' bei *Adelea mesnili*. bei dieser Art können zwei Microgametocyten miteinander conjugieren und dann zur Microgametenbildung schreiten.

Ebenso wie der Microgametocyt, der nicht zu einer Vereinigung mit einem Macrogameten gelangt, schließlich auch ohne diesen Anreiz zur Kernteilung schreitet, wird vielleicht auch der Macrogamet, wenn der Anreiz des Befruchtungsaktes ausbleibt, unter Umständen durch andere Einflüsse den Anstoß zu einer Weiterentwicklung erhalten. Der Microgametocyt ist offenbar zu einseitig differenziert, um noch zur Hervorbringung lebensfähiger indifferenter Keime imstande zu sein; der Macrogamet aber ist von vornherein darauf angelegt, zahlreiche Keime aus sich hervorgehen zu lassen. Da wir jetzt wissen, daß eine Chromosomenreduktion bei der Entstehung der Macrogameten nicht erfolgt, so stellen diese Stadien im Grunde nichts anderes dar, als Merozoiten, bei denen zunächst die Weiterentwicklung eine Hemmung erfahren hat und eines besonderen Anreizes bedarf, zu dem der Befruchtungsakt der gewöhnliche, aber nicht einzige mögliche Weg ist.

Welcher Art die hier vermuteten Anreize sind und ob für eine Weiterentwicklung etwa besonders diejenigen Macrogameten in Frage kommen, die nicht in freie Blutkörperchen, sondern in festsitzende Endothelzellen eingedrungen sind¹⁾, bleibe dahingestellt. Die ganze Frage — die ja von großer Bedeutung für alle verwandten Sporozoen, insbesondere für die Krankheitserreger ist — dürfte bei den Eidechsen wohl einer experimentellen Lösung zugänglich sein, nachdem einmal durch die genaue Kenntnis der Infektions- und Entwicklungsbedingungen des Parasiten die Grundlage hierfür gegeben ist.

13. Chromosomen und Kernteilungsweise bei den Coccidiens.

In *Karyolysus bicapsulatus* haben wir eine Coccidiensart kennengelernt, die auf allen Stadien, abgesehen von denen der Kernvermehrung, fast ständig in ihrem Kerne vier Chromosomen deutlich erkennen läßt. Sporoziten und Merozoiten zeigen diese Chromosomen stets, die aus ihnen hervorgehenden Schizonten bis zum Beginn der Kernteilungen; bei den Gametocyten finden wir sie in den Microgametocyten in der Regel bis zu dem Zeitpunkt, in dem diese im Milbendarm die Macrogameten aufsuchen, in den Macrogameten lösen sich die Chromosomen etwas früher auf. Unter Umständen sind sie auch auf dem Stadium der Sporokinetenbildung deutlich. Während der Kernteilungen ist die Chromosomenzahl nur bei der

¹⁾ Die Malariaezidive können bekanntlich durch kalte Douchen auf die Milzgegend ausgelöst werden, was dafür spricht, daß die als Verursacher in Betracht kommenden Parasiten in der Milz festsitzen und nicht im Blute kreisen.

ersten Teilung der Sporogonie — der Reduktionsteilung — deutlich festzustellen, aber auch bei den anderen Teilungen, bei denen die Chromosomen ihrer langen fadenförmigen Gestalt wegen schwer voneinander zu trennen sind, können wir wenigstens entscheiden, daß es „ungefähr“ vier sein müssen.

Eine derartige Feststellung einer dauernd vorhandenen stets gleichen Anzahl von Chromosomen ist zuerst DOBELL und JAMESON (1915) bei *Aggregata eberthi* gelungen. Soweit man aus den schematischen Figuren der vorläufigen Mitteilung schließen darf, müssen hier die Chromosomen von hervorragender Deutlichkeit sein. Sie sind bei dieser Art in allen Teilungen ihrer Zahl nach festzustellen. Die genannten Verfasser glauben ihre Befunde verallgemeinern zu dürfen und nehmen an, ein gleiches Chromosomenverhalten müsse sich bei allen Coccidien feststellen lassen. Die Angaben von „Amitosen“ führen sie auf abnorme oder degenerative Bedingungen in den untersuchten Organismen oder auf fehlerhafte Technik zurück.

Die Aggregaten zeigen in ihren cytologischen Einzelheiten so viele Besonderheiten gegenüber anderen Coccidien, daß sie mir gerade die ungeeignetsten Objekte zu sein scheinen, um an ihnen festgestellte Tatsachen als typisch für die Gesamtheit der Coccidien betrachten zu können. War es doch nötig, erst die Art des Befruchtungsvorganges sicherzustellen, um zu entscheiden, daß diese Protozoen nicht zu den Gregarinen, sondern zu den Coccidien gehören. Eine *Eimeria* oder eine *Adelea* wird kein Fachmann für eine Gregarine halten, auch wenn er den Befruchtungsvorgang nicht beobachtet.

Auch ich bin bei der Untersuchung der verschiedenen *Karyolysus*-Arten zu der Überzeugung gekommen, daß eine konstante Chromosomenzahl allen Coccidien zukommt, andererseits hat mich aber gerade diese Untersuchung belehrt, daß die Feststellung nicht nur der Chromosomenzahl, sondern überhaupt des Vorhandenseins der Chromosomen als gesonderte Einheiten bei den Coccidien nur ausnahmsweise möglich ist. Die Ursache für diese Schwierigkeit liegt in dem lockeren Zusammenhang, den die zu einem Chromosom gehörigen Chromatinteilchen in der Regel besitzen. So finden wir bei allen *Karyolysus*-Arten während der Kernteilungen lange Fäden von locker aneinandergereihten Chromatinkörnchen, Fäden, über deren Zahl wir nichts Sichereres feststellen können; im ruhenden Kern zeigt ein Teil der Arten dagegen, wie *bicapsulatus*, das Chromatin in vier scharf umgrenzten kuglichen Gebilden angeordnet, bei einem anderen Teil, wie *biretortus* und *lacazei*, enthält der ruhende Kern zahlreiche

Chromatinkörnchen. Dieser Unterschied kann bei so nahe verwandten Arten naturgemäß nicht auf tiefgründigen cytologischen Verschiedenheiten beruhen, er erklärt sich einfach dadurch, daß bei der ersten Gruppe die zu einem Chromosom gehörigen Chromatinkörnchen im ruhenden Kern miteinander verklumpen, bei der letzteren Gruppe dagegen nicht.

Bilder die für das Vorhandensein von Chromosomen sprechen, finden wir bei anderen Coccidien in mehr oder weniger bezeichnender Art. So habe ich bei *Haemogregarina stepanowi* (1910, p. 311) beobachtet, daß auf allen Stadien dieser Coccidiensart, auf denen eine Kernvermehrung eingeleitet wird, sich das Chromatin zu einem „Fadenknäuel“ anordnet. Es entsteht hier also ein gleiches Kernbild, wie es vor einer echten Mitose auftritt. Später aber zerfallen diese Fäden in große kuglige Chromatingebilde, die an die kuglichen Chromosomen im ruhenden Kern von *bicapsulatus* erinnern. Ich möchte sie aber wegen ihrer großen Zahl nicht als Chromosomen ansprechen, glaube vielmehr, daß mehrere davon zu einem Chromosom gehören. Wenn die beiden Kernhälften auseinander treten, beobachten wir nichts weiter, als eine reihenförmige Anordnung der vorhandenen Chromatinkörnchen. In diesen Reihen haben wir, genau wie in den ähnlichen Gebilden bei *Karyolysus* die Chromosomen zu erblicken.

Eine reihenförmige Anordnung der Chromatinkörnchen bei der Kernteilung ist bei sehr zahlreichen Coccidien beschrieben und abgebildet worden. Bei *Klossia vitrina* bezeichnet MOROFF (1911) diese Chromatinanordnungen geradezu als Chromosomen. Er kann ihre Zahl nicht sicher feststellen, glaubt aber, daß es acht sind; auch scheint es ihm, als ob sie sich bei der Teilung der Länge nach spalten. Von anderen Coccidiensuchern sind, glaube ich, Angaben über die Chromosomenzahl bei der Schizogonie nicht gemacht worden. Bei sehr chromatinarmen Coccidenkernen, wie z. B. bei den ersten Schizogoneteilungen von *Barrouxia schneideri*, treten während der Teilung nicht einmal diese Körnchenreihen auf; hier entziehen sich die Chromosomen also völlig der Beobachtung. Daß sie trotzdem auch hier vorhanden sind, können wir aus den späteren Teilungen im Schizonten schließen: nachdem in den Kernen Körnchen chromatischer Substanz wieder nachweisbar geworden sind, zeigen sie bei der Teilung die gleiche reihenförmige Anordnung wie bei anderen Coccidien.

Ein Stadium, auf dem wohl bei allen Coccidien die Chromosomen eine gedrungene, ziemlich scharf umgrenzte Form besitzen, ist der Beginn der Reduktionsteilung. Hier sind sie ja auch bereits bei

einer Reihe von Arten den Untersuchern aufgefallen. Wo sie sich nicht nachweisen lassen, liegt dies daran, daß unmittelbar nach der Befruchtung eine sehr kräftige Oocystenhülle ausgebildet wird, welche Konservierung und Färbung aller späteren Stadien erschwert. Diejenigen Arten, bei denen deutliche Chromosomen bei der ersten Sporogoniteilung beschrieben worden sind (vgl. S. 224), sind sämtlich durch eine zarte Oocystenhülle ausgezeichnet.

Eine Besprechung alles dessen, was in dem umfangreichen Coccidienschrifttum an Kernteilungsbildern beschrieben worden ist, würde hier viel zu weit führen; ich glaube, die kurzen Bemerkungen genügen, um es wahrscheinlich zu machen, daß allen Coccidien eine bestimmte konstante Zahl von Chromatineinheiten zukommt, ohne daß wir deshalb nötig haben, mit DOBELL und JAMESON in allen Fällen, in denen keine Chromosomen beschrieben worden sind — d. h. so ziemlich in der ganzen Literatur —, pathologische Bilder oder mangelhafte Technik zu vermuten. Freilich muß man den genannten Forschern darin beipflichten, daß sich in den Beschreibungen von Kernvermehrungen bei Coccidien zahlreiche Irrtümer finden, die nicht nur auf den oben erwähnten Ursachen, sondern auch auf anderen, wie Verwechslung von Chromatin und Volutin (s. S. 226), falscher Kombination der gefundenen Bilder usw., beruhen. Auf manche derartige Fälle wurde bereits in früheren Arbeiten hingewiesen (vgl. SCHELLACK u. REICHENOW 1913 p. 49; 1915 p. 434 u. 444). Keineswegs liegen solche irrtümlichen Darstellungen aber überall dort vor, wo seitens des Untersuchers das Wort „Amitose“ zur Bezeichnung des Teilungsvorganges angewandt worden ist, wie dies DOBELL und JAMESON offenbar annehmen. Bei derartigen Bezeichnungen handelt es sich vielfach nur um eine verschiedene Auffassung der Terminologie; das gleiche Kernteilungsbild kann ein Forscher als mitotisch, ein anderer als amitotisch bezeichnen. Gehen wir daher auf den Mechanismus der Kernteilung bei den Coccidien noch mit einigen Worten ein.

Daß der Binnenkörper des Kernes, sofern er überhaupt während der Teilung erhalten bleibt, kein Kernteilungsorgan darstellt, dafür hat die vorliegende Untersuchung weitere Beispiele gebracht. Ebenso wie bei *K. lacertae* erfolgt auch bei den anderen *Karyolysus*-Arten die Durchschnürung des Binnenkörpers später als der Auseinandertritt der Chromosomen (s. S. 265, 266). Ferner habe ich auch bei diesen Arten weder in dem Binnenkörper, noch während der Kernteilungen an den Polen Centriolen färberisch nachweisen können. Daß mir derartige Gebilde, die von der HARTMANN'schen Schule bei den

winzigsten Protozoen gefunden worden sind, bei meinen zum Teil recht deutlichen Objekten, insbesondere den Bildern von der Reduktionsteilung, entgangen sein sollten, wenn sie hier vorkämen, ist nicht sehr wahrscheinlich. Ich habe daher in diesen Punkten meinen früheren Ausführungen nichts Neues hinzuzufügen (vgl. 1913 p. 355, betreffs der ganzen Centriolenfrage siehe besonders GLÄSER 1912).

Bei den Aggregaten erfolgt die Kernteilung unter dem Bilde einer typischen Mitose (LÉGER u. DUBOSCQ 1908, MOROFF 1908, DOBELL u. JAMESON 1915); es wird eine Spindel mit achromatischen Fasern ausgebildet, in der sich die Chromosomen vor der Teilung zu einer Äquatorialplatte anordnen. Abgesehen von diesem Falle sind Spindelfasern bisher nur sehr selten beobachtet worden; KUNZE (1907) und MOROFF (1911) beschreiben ihr Vorkommen bei *Orcheobius herpobellae* und *Klossia vitrina* bei der ersten Teilung der Sporogonie (der Reduktionsteilung). Auch hier müssen wir also die Teilung als mitotisch bezeichnen.

In den Teilungsbildern, die wir allgemein bei den Coccidien, auch bei *Karyolysus* beobachten, ist von irgendeinem Teilungsapparat nichts zu erkennen. Man beobachtet einfach ein Auseinanderrücken der mehr oder weniger deutlich als Chromosomen kenntlichen Chromatingebilde. Doch gibt es hiervon Ausnahmen. Zu Beginn der Reduktionsteilung finden wir bei *Karyolysus*, daß der Kern eine spindelförmige Gestalt annimmt, ohne daß diese durch die Anordnung des Chromatins verursacht sein kann; dieselbe Beobachtung machen wir schon vorher bei der Ausbildung der Befruchtungsspindel (S. 221 u. 226). Hier muß offenbar ein kinetisches Prinzip außerhalb der Chromosomen am Werke sein. Zweifellos leiten derartige Bilder zu denen einer typischen Mitose über. Man darf aber sie selbst nicht — und noch weniger die vorerwähnten — als Mitose ansprechen, denn das Bezeichnende einer Mitose ist gerade das Vorhandensein einer Faserspindel. Andererseits möchte ich aber auch die Bezeichnung Amitose, die ich in früheren Arbeiten, ebenso wie zahlreiche andere Untersucher, für die Teilungsweise der Coccidien angewandt habe, nicht aufrecht erhalten. Je mehr wir erkennen, daß hier die Form der Kernteilung von der mitotischen nicht grundsätzlich, sondern nur dem Grade nach verschieden ist, um so weniger erscheint es angebracht, sie durch die Vorsilbe „A“ in einen Gegensatz zur Mitose zu stellen. Auch muß man eine Teilungsform, die zu einer erbgleichen Verteilung der generativen Elemente führt, von den typischen Amitosen begrifflich trennen, bei denen, wie z. B. bei dem Macronucleus der Infusorien, eine derartige Gleichheit offenbar nicht notwendig ist.

Auf die Kernteilung der Coccidien — mit Ausnahme der oben erwähnten Fälle von Mitose — können wir die von NÄGLER (1909) eingeführte Bezeichnung Promitose anwenden, wenn wir ihr einen erweiterten Sinn geben und von NÄGLERS Begriffsbestimmung: „Kernteilung, die weder ausgesprochene Mitose noch Amitose ist und sich charakterisiert durch die Teilung eines Nucleocentrosoms, des Caryosoms“ — den zweiten Teil des Satzes bei Seite lassen. Dadurch wird der Begriff auch unabhängig von hypothetischen Anschauungen über die Zusammensetzung des Kernes. Hypothesen sind dem Wechsel unterworfen; für einen Terminus technicus ist es aber wünschenswert, daß er solchen Wechsel überdauert.

Literaturverzeichnis.

- CHAGAS, C. (1910): Cytologische Studien über *Adelea hartmanni*. Mem. Inst. Oswaldo Cruz Bd. 2 p. 168.
- DOBELL, C. (1914): Le cycle évolutif de l'Aggregata. Bull. Inst. Océanogr. No. 283.
- DOBELL, C. u. A. P. JAMESON (1915): The chromosome cycle in Coccidia and Gregarines. Proc. Roy. Soc. Ser. B. T. 89 p. 83.
- FRANÇA, C. (1909): Sur les Hématozoaires des Sauriens. I. Hémogrégaries de *Lacerta ocellata*. Arch. Inst. Bact. Camara Pestana T. 2 p. 339.
- (1910a): Desgl. II. Parasites endocellulaires du *Psammodromus algirus* de Portugal. Arch. Inst. Bact. Camara Pestana T. 3 p. 1.
- (1910b): Desgl. III. Hémogrégaries de „*Lacerta muralis*“. Arch. Inst. Bact. Camara Pestana T. 3 p. 21.
- GLÄSER, H. (1912): Untersuchungen über die Teilung einiger Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 25 p. 27.
- HAECKER, V. (1912): Zeugungslehre. Handb. d. Morphol. d. wirbellosen Tiere Bd. 2 p. 51.
- HARTMANN, M. (1914): Der Generationswechsel der Protisten und sein Zusammenhang mit dem Reduktions- und Befruchtungsproblem. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Freiburg i. B. p. 15.
- HERTWIG, R. (1902): Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitz.-Ber. math.-phys. Klasse d. kgl. bayr. Akad. d. Wissenschaften Bd. 32 S. 57.
- JAHN, E. (1911): Myxomycetenstudien. VIII. Der Sexualakt. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 29 p. 231.
- KUNZE, W. (1907): Über *Orcheobius herpobellae*. Arch. f. Protistenk. Bd. 9 p. 382.
- KUPFFER, C. v. (1899): Über die sogenannten Sternzellen der Säugetierleber. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54 p. 254.
- KYES, P. (1915): The physiological destruction of erythrocytes in Birds. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 31 p. 543.
- LABBÉ, A. (1894): Recherches zoologiques et biologiques sur les parasites endoglobulaires du sang des Vertébrés. Arch. Zool. exper. Sér. 3 T. 2 p. 55.

- LAVERAN, A. et A. PETTIT (1908): Sur les formes de multiplication endogène de *Haemogregarina lacertae*. C. R. Acad. Sci. T. 147 p. 1378.
- LÉGER, L. (1898): Sur la morphologie et le développement des microgamètes des Coccoïdes. Arch. Zool. exper. Sér. 3 T. 6 N. et R.
- (1904): Sporozoaires parasites de l'*Embria Solieri*. Arch. f. Protistenk. Bd. 3 p. 361.
- et O. DUBOSCQ (1908): L'évolution schizogonique de l'*Aggregata eberthi*. Arch. f. Protistenk. Bd. 12 p. 44.
- (1910): *Selenococcidium intermedium*. Arch. Zool. exper. Sér. 5 T. 5 p. 187.
- (1917): Sporozoaires de *Glossobalanus minutus*. Ann. Inst. Pasteur T. 31 p. 60.
- MARCEAU, F. (1901): Note sur le *Karyolysus lacertarum*. Arch. Parasit. T. 4 p. 135.
- MILLER, W. W. (1908): *Hepatozoon perniciosum*, a haemogregarine pathogenic for white rats. Treasury Dep. U. S. Publ. Health and Marine-Hosp. Service. Hyg. Lab. Bull. 46, Washington.
- MOROFF, T. (1907): Untersuchungen über Coccidien. I. *Adelea zonula*. Arch. f. Protistenk. Bd. 8 p. 17.
- (1908): Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregataarten als Grundlage einer kritischen Studie über die Physiologie des Zellkernes. Arch. f. Protistenk. Bd. 11 p. 1.
- (1911): Untersuchungen über Coccidien. II. *Klossia vitrina*. Arch. f. Protistenk. Bd. 23 p. 51.
- NÄGLER, K. (1909): Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 15 p. 1.
- NICOLLE, CH. (1904): Sur une Hémogregarine de *Lacerta ocellata*. C. R. Soc. Biol. Paris T. 56.
- NÖLLER, W. (1912): Die Übertragungsweise der Rattentrypanosomen durch Flöhe. Arch. f. Protistenk. Bd. 25 p. 386.
- OPPEL, A. (1900): Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. III. Teil. G. Fischer, Jena.
- OUDEMANS, A. C. (1901): Notes on Acari. Third series. Tijdschr. d. Nederlandsche Dierk. Vereen Ser. 2 Bd. 7.
- PÉREZ, CH. (1903): Le cycle évolutif de l'*Adelea Mesnili*. Arch. f. Protistenk. Bd. 2 p. 1.
- PHISALIX (1913): Sur une Hémogregarine du Python molure et ses formes de multiplication endogène. C. R. Soc. Biol. Paris T. 74 p. 1052.
- PIXELL-GOODRICH, H. (1914): The sporogony and systematic position of the Aggregatidae. Quart. Journ. micr. Sci. Vol. 60 p. 159.
- REICH, F. (1913): Das Kaninchencoccid *Eimeria stiedae* nebst einem Beitrag zur Kenntnis von *Eimeria falciformis*. Arch. f. Protistenk. Bd. 28 p. 1.
- REICHENOW, E. (1910): *Haemogregarina stepanowi*. Die Entwicklungsgeschichte einer Hämogregarine. Arch. f. Protistenk. Bd. 20 p. 251.
- (1912a): Die Hämogregarinen. Handb. d. pathog. Protozoen von S. v. PROWAZEK Bd. 2.
- (1912b): Der Zeugungskreis von *Karyolysus lacertae*. Sitz.-Ber. Ges. Naturf. Freunde Berlin p. 468.
- (1913): *Karyolysus lacertae*, ein wirtwechselndes Coccidium der Eidechse *Lacerta muralis* und der Milbe *Liponyssus saurarum*. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. 45 p. 317.
- (1918a): Digestion intracellular en un Acaro. Bol. R. Soc. Esp. Hist. Natural T. 18 p. 258.

- REICHENOW, E. (1918 b): *Eutrichomastix lacertae* en la sangre y en ácaros hematófagos. *Bol. Inst. Nac. Hig. Alfonso XIII* Año 14 p. 183.
- (1919): Der Entwicklungsgang der Hämococcidien *Karyolysus* und *Schellackia* nov. gen. *Sitz.-Ber. Ges. Naturf. Freunde Berlin* p. 440.
- (1920): Los Hemococcidios de los Lacertidos, 1a Parte. *Trabajos Mus. Nac. Cienc. Nat., Ser. Zoolog.*, Nr. 40.
- ROBERTSON, M. (1910): Studies on Ceylon Haematozoa. II. Notes on the life-cycle of *Haemogregarina nicoriae*. *Quart. Journ. micr. Sci.* Vol. 55 p. 741.
- SCHAUDINN, F. (1900): Untersuchungen über den Generationswechsel der Coccidien. *Zool. Jahrb., Abt. Morphol.*, Bd. 13 p. 197.
- (1902 a): Studien über krankheitserregende Protozoen. I. *Cyclospora caryolytia*. *Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte* Bd. 18 p. 378.
- (1902 b): Desgl. II. *Plasmodium vivax*. *Ibid.* Bd. 19 p. 169.
- (1905): Neue Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. *Verh. d. Deutsch. Zool. Ges.* p. 16.
- (1911): Arbeiten. Hamburg und Leipzig, L. Voß.
- SCHELLACK, C. u. E. REICHENOW (1912): Coccidien-Untersuchungen I. *Barrouxia schneideri*. *Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte* Bd. 44 p. 30.
- (1913): Desgl. II. Die Entwicklung von *Adelina dimidiata*. *Ibid.* Bd. 45 p. 269.
- u. E. REICHENOW (1915): Desgl. III. *Adelea ovata*. *Ibid.* Bd. 48 p. 425.
- SCHUBERG, A. u. W. KUNZE (1906): Über eine Coccidienart aus dem Hoden von *Nephelis vulgaris*. *Verh. d. Deutsch. Zool. Ges.*
- SIEDLECKI, M. (1899): Etude cytologique et cycle évolutif de *Adelea ovata*. *Ann. Inst. Pasteur* T. 13 p. 169.
- WENYON, C. M. (1908): Report of travelling pathologist and protozoologist. *Wellcome Res. Lab. Rep.* 3. Khartoum.
- WOODCOCK, H. M. (1912): Notes on Sporozoa. *Quart. Journ. Micr. Sci.* Vol. 58 p. 171.

Tafelerklärung.

Die Figuren stellen Vergrößerungen mit Zeiß Apochr. Immers. 2 mm und meistens Comp. Oc. 12 in Objekttischhöhe dar. Wo andere Okulare verwendet sind, ist dies in der Erklärung der betreffenden Figur vermerkt.

Die Vergrößerung beträgt bei Oc. 4 = 625, Oc. 8 = 1300, Oc. 12 = 1800, Oc. 18 = 2500. Es sind also bei Oc. 4 = 0,6 mm, Oc. 8 = 1,3 mm, Oc. 12 = 1,8 mm, Oc. 18 = 2,5 mm gleich 1 Micron.

Die Färbung ist bei Fig. 98 u. 99 Giemsalösung, bei allen anderen Delafields Hämatoxylin.

Abkürzungen: ♂ männlich, ♀ weiblich, b Binnenkörper, N Kern, n Nucleolus, R Restkörper. Betreffs der übrigen Abkürzungen vgl. die betreffenden Figurenerklärungen.

Tafel 6.

Karyolysus bicapsulatus.

Fig. 1. Zwei jugendliche und eine kolbenförmige Darmepithelzelle von *Liponyssus*, letztere einen Macrogameten und einen Microgametocyt enthaltend. Oc. 8.

Fig. 2. Verdauende Darmepithelzelle der Milbe mit Erythrocyten von *Lacerta muralis* und Gametocyten. Ok. 8.

Fig. 3. Darmepithelzelle nach beendeter Verdauung. Die aufgenommenen Gametocyten sind fast alle in einer großen Vakuole vereinigt. Ok. 8.

Fig. 4. Darmepithelzelle nach beendeter Verdauung mit wenigen im Plasma verteilten Gametocyten. Ok. 8.

Fig. 5. Darmepithelzelle mit einer Anhäufung von Gametocyten, welche zum Teil degeneriert sind. Ok. 8.

Fig. 6. Macrogamet, der ohne männlichen Coniuganten in eine Epithelzelle eingedrungen ist. Ok. 8.

Fig. 7. Teil einer Epithelzelle mit einem Coniugationsstadium.

Fig. 8. Milbenei kurz vor der Ablage mit Sporokineten im Dotter. Vergr. 300fach.

Tafel 7.

Fig. 9—15 *K. bicapsulatus*.

Fig. 9. Macrogamet im Milbendarm kurz vor dem Ausschlüpfen aus dem Erythrocyten der Eidechse.

Fig. 10. Coniugation eines Macrogameten mit vier Microgametocyten.

Fig. 11. Befruchtungsstadium. Ein Microgamet ist halb in den Macrogameten eingedrungen.

Fig. 12. Befruchtungsstadium. Ein Microgamet ist ganz in den Kern des Macrogameten eingedrungen.

Fig. 13. Microgamet. Ok. 18.

Fig. 14. Copula. Männlicher und weiblicher Binnenkörper sind im Begriff zu verschmelzen, männliches und weibliches Chromatin sind deutlich getrennt.

Fig. 15. Copula. Die Binnenkörper sind verschmolzen, das Chromatin hat sich in sehr feine Körnchen aufgelöst.

Fig. 16—23 *K. biretortus*.

Fig. 16. Freier Macrogamet im Darminhalt der Milbe.

Fig. 17. Freier Microgametocyt im Darminhalt der Milbe.

Fig. 18. Freies Coniugationsstadium.

Fig. 19. Intracelluläres Coniugationsstadium; der Macrogamet herangewachsen.

Fig. 20. Nach der Befruchtung; männlicher und weiblicher Kern deutlich unterscheidbar.

Fig. 21. Copula. Männlicher und weiblicher Binnenkörper verschmolzen, männliches und weibliches Chromatin nicht mehr zu unterscheiden.

Fig. 22. Copula. Das Chromatin hat sich in zahlreiche kleine Körnchen verteilt.

Fig. 22a. Der Microgamet von Fig. 22 stärker vergrößert. Ok. 18.

Fig. 23. Befruchtungsspinde.

Fig. 24—31 *K. lacazei*.

Fig. 24. Intraglobulärer Macrogamet im Eidechsenblut.

Fig. 25. Intraglobulärer Microgametocyt im Eidechsenblut.

Fig. 26 u. 27. Freie Macrogameten im Darminhalt der Milbe.

Fig. 28. Freier Microgametocyt im Darminhalt der Milbe.

Fig. 29. Phagocyt in der Leibeshöhle der Milbe mit aufgenommenen Gametocyten.

Fig. 30. Phagocyt in der Leibeshöhle der Milbe mit fast verdauten Resten eines Gametocytens.

Fig. 31. Coniugationsstadium in einer Hypodermiszelle.

Tafel 8.

Fig. 32. Zweite Teilung der Sporogonie von *K. lacazei*.

Fig. 33. Dreikernige Oocyste von *K. zuluetai*.

Fig. 34. Vielkernige Oocyste von *K. bicapsulatus*.

Fig. 35. Knospung der Sporokineten von *K. bicapsulatus*.

Fig. 36—41 *K. biretortus*.

Fig. 36, 37. Reduktionsteilung.

Fig. 38. Ende der Kernvermehrung in der Oocyste. Verkürzung der fadenförmigen Chromosomen und sternförmige Lagerung.

Fig. 39. Beginn der Sporokinetenknospung; Auflockerung der Chromosomen.

Fig. 40. Abschnürung von acht Sporokineten (vier sichtbar).

Fig. 41. Entstehung von nur zwei Sporokineten.

Tafel 9.

Fig. 42 u. 43. Jugendliche Sporokineten von *K. bicapsulatus*.

Fig. 44 u. 45. Reife Sporokineten von *K. bicapsulatus*.

Fig. 46. Reifer Sporokinet von *K. zuluetai*.

Fig. 47—51. Sporokineten von *K. bicapsulatus* aus hungernden Milben.

Fig. 52 u. 53. Jugendliche Sporokineten von *K. biretortus*.

Fig. 54. Reifer Sporokinet von *K. biretortus*.

Fig. 55 u. 56. Kernumwandlungen im Sporokineten von *K. biretortus* beim Übergang in die Sporocyste im Milbenei. Ok. 18.

Fig. 57. Verkürzter Sporokinet von *K. biretortus* aus einem Milbenei.

Fig. 58. Nucleolenaustritt aus dem Binnenkörper in einem verkürzten Sporokineten von *K. biretortus*. Ok. 18.

Tafel 10.

Fig. 59 u. 60 *K. zuluetai*, Fig. 61—69 *K. bicapsulatus*.

Fig. 59. Durch Abkugelung des Sporokineten entstandene einkernige Sporocyste.

Fig. 60. Sporocyste. Nucleolenaustritt aus dem Binnenkörper.

Fig. 61 u. 62. Erste Kernteilung in der Sporocyste.

Fig. 63. Beginn der zweiten Kernteilung in der Sporocyste. cc Spaltung eines Chromosoms.

Fig. 64. Vierkernige Sporocyste. Die beiden Kerne NN liegen auf der Unterseite und sind deshalb blasser gezeichnet.

Fig. 65. Sporocyste mit reifen Sporozoiten.

Fig. 66. Sporozoit aus dem Darmepithel von *Lacerta muralis*.

Fig. 67. Stück eines Schnittes durch ein Lymphknötchen des Darms von *Lacerta muralis*. Zwei Lymphocytens enthalten Sporozoiten.

Fig. 68. Sporozoit, der in eine Endothelzelle der Leber eingedrungen ist und sich dort in einen jungen Schizonten umgewandelt hat. 6 Tage nach der Infektion der Eidechse.

Fig. 69. Herangewachsener Schizont, der aus einem Sporozoit hervorgegangen ist.

Fig. 70—74 *K. biretortus*.

Fig. 70. Aus einem Sporokineten hervorgegangene ovale Sporocyste in einem Milbenei.

Fig. 71—73. Erste Kernteilung in der Sporocyste.

Fig. 74. Sporocyste mit reifen Sporozoiten.

Tafel 11.

Fig. 75. Stück eines Schnittes durch eine Leberkapillare von *Lacerta muralis*. In der Kapillare sieht man eine KUPFFER'sche Sternzelle, die einen Sporozoiten von *K. bicapsulatus* und den Rest eines verdauten Erythrocyten enthält. Daneben liegt ein freier Erythrocyt. Oben und unten im Bilde sind Zellen zweier Leberlobuli getroffen.

Fig. 76. KUPFFER'sche Sternzelle aus der Leber von *Lacerta viridis*, vier noch gut erhaltene Merozoiten (junge Gametocyten) von *K. biretortus* und einen Erythrocyten (E) enthaltend.

Fig. 77. KUPFFER'sche Sternzelle aus der Leber von *Lacerta muralis* mit einem noch gut erhaltenen Merozoiten und zahlreichen Kernresten verdauter Merozoiten von *K. bicapsulatus*.

Fig. 78. Polymorphonukleärer Leucocyt von *Lacerta viridis* mit einem jungen Gametocyt von *K. biretortus*.

Fig. 79—81 *K. bicapsulatus*.

Fig. 79. Erste Kernteilung in einem Schizonten.

Fig. 80. Cyste mit 8 reifen Merozoiten.

Fig. 81. Schnitt durch eine Cyste mit 188 Merozoiten.

Fig. 82—89 *K. biretortus*.

Fig. 82. Ungeschlechtlicher Merozoit in einem Erythrocyten.

Fig. 83 u. 84. Einkernige Schizonten in Endothelzellen der Leber von *L. viridis*.

Fig. 85. Schizogonie.

Fig. 86. Ungeschlechtliche Merozoiten in Abschnürung.

Fig. 87. Cyste mit ungeschlechtlichen Merozoiten.

Fig. 88. Junge Gametocyten in Abschnürung.

Fig. 89. Cyste mit jungen Gametocyten.

Tafel 12.

Fig. 90—97 *K. bicapsulatus*.

Fig. 90. Junger Gametocyt in einem Erythroblasten.

Fig. 91 u. 92. Heranwachsende Gametocyten. Bildung der beiden chromatischen Kalotten.

Fig. 93 u. 94. Ausgebildete Microgametocyten.

Fig. 95. Ausgebildeter Macrogamet.

Fig. 96. Blutkörperchen mit Microgametocyt, von der Kante gesehen.

Fig. 97. Erfolgte Kernteilung in einem überreifen Microgametocyt des Eidechsenblutes.

Fig. 98—108 *K. biretortus*.

Fig. 98. Ungeschlechtlicher Merozoit in spindelförmiger Zelle (Erythroblast?).

Fig. 99. Entstehung von nur 2 Merozoiten aus einem Schizonten.

Fig. 100. Doppelinfektion durch einen ungeschlechtlichen Merozoiten und einen jungen Gametocyt. Wirtszelle vermutlich eine Endothelzelle.

Fig. 101. Freie Zelle aus dem Eidechsenblut, vermutlich eine losgelöste Endothelzelle, mit einem jungen Gametocyt.

Fig. 102. Junger Gametocyt in spindelförmigem Hämatoblasten.

Fig. 103 u. 104. Junge Gametocyten in Erythroblasten.

Fig. 105—108. Ausgebildete Gametocyten.

Tafel 13.

Fig. 109. Schnitt durch einen pathologischen Herd in der Leber einer jungen *Lacerta muralis*; a) Blutkapillaren, b) Gallenkapillaren, c) normale Leberzellen, d) zerstörte Leberzellen, e) KUPFFER'sche Zellen mit Merozoiten von *K. bicapsulatus*. Ok. 8.

Fig. 110—114. Sporokinetenbildung von *K. bicapsulatus* in hungernden Milben. Ok. 8.

Fig. 115. Oocyste mit reifen Sporokineten von *K. bicapsulatus* unter gewöhnlichen Verhältnissen.

Fig. 116. Phagocyt aus der Leibeshöhle der Milbe mit halbverdauten Sporokineten von *K. biretortus*.

