

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Über die Morphologie, Fortpflanzung und Entwicklung von *Gregarina ovata*.

Von

Franz Paehler in Frankfurt a. M.

(Hierzu Tafel V u. VI und 1 Textfigur.)

(Ans dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Die im Darmkanal des Ohrwurmes (*Forficula auricularia*) lebende *Gregarina ovata* wurde im Jahre 1826 von DUFOUR entdeckt und wegen ihrer meist eiförmigen Gestalt mit diesem Namen belegt. Im Jahre 1837 bespricht v. SEBOLD die Gregarinen, die er für Insekteneier hält, in einer Anmerkung seiner Arbeit über die Spermatozoen der wirbellosen Tiere. Nachdem im Jahre 1845 DESMAREST in D'ORBIGNY'S Dictionnaire d'histoire naturelle eine kurze Charakteristik der Gregarine, die er als „l'espèce la plus connue“ bezeichnet, gegeben hat, und im Jahre 1848 v. FRANTZIU'S die Form dem Namen nach noch erwähnt, finden wir sie in der Literatur bis zum Jahre 1873 nicht mehr vor. In diesem Jahre beschreibt AIMÉ SCHNEIDER das Ausstoßen der Sporen durch die Sporodnkte. Auch solitäre Enzystierung wurde von diesem Autor beobachtet. Im Jahre 1875 gibt A. SCHNEIDER in seiner ausführlichen Arbeit „Grégarines des invertébrés“ eine Beschreibung der *Gregarina ovata* mit besonderer Berücksichtigung der Zysten. Die letzte spezielle Arbeit über diese Form stammt aus dem Jahre 1885; in dieser gibt SCHNEIDER seine Untersuchungen über die Sporen bekannt.

Ich bin hier nur auf die Literatur eingegangen, die über spezielle Untersuchungen von *Gregarina ovata* handelt. Um so eher glaubte

ich dies tun zu können, als in den in den letzten Jahren erschienenen Arbeiten von L. CUFÉNOT (1901) und A. BERNDT (1902) auf die allgemeine Gregarinenliteratur in erschöpfender Weise eingegangen ist.

Wegen der bedeutenden Größe der Gregarine erschien es vorteilhaft, an diesem Objekt ein Studium ihrer Organisation und Fortpflanzungsverhältnisse vorzunehmen. Die Resultate dieser Untersuchung will ich hier mitteilen.

Zu meinem größten Bedauern war es mir, äußerer Umstände halber, nicht möglich, die Untersuchungen in dem Umfange, wie ich es mir zuerst vorgenommen hatte, völlig durchzuführen. Es sollen jedoch die Untersuchungen, speziell über die Fortpflanzungsverhältnisse unserer Gregarine hiermit nicht abgeschlossen werden. In einer weiteren Arbeit, die bereits im hiesigen zoologischen Institut in Angriff genommen ist, sollen die mitzuteilenden Ergebnisse weiter ergänzt und damit die Monographie von *Gregarina ovata* vollendet werden.

Untersuchungsmaterial und Methode.

Da die Beschaffung sowohl, wie auch besonders die Behandlung der Zysten nicht ganz einfach und selbstverständlich ist, möchte ich den dabei befolgten Weg etwas genauer beschreiben. Von großer Wichtigkeit ist die Beschaffung von großen Mengen des Wirtstieres, der *Forficula auricularia*, was keine besonderen Schwierigkeiten bot. Mit Obst, etwas gehacktem Fleisch und besonders mit Blättern von *Dahlia* gefüttert, sind die Tiere, vorausgesetzt, daß sie in einem überall sorgfältig verschlossenen, am besten verkitteten Kasten sind, äußerst einfach zu halten. Der Zuchtkasten wurde vor dem Gebrauch sorgfältig gereinigt, da ich die Erfahrung gemacht hatte, daß auf dem Boden befindliche Sandteilchen mit der Nahrung in den Darm gelangt waren, sich hier an der Gallerthülle der Zysten festgesetzt hatten und schwer zu entfernen waren. In den Ecken des Kastens, in denen sich der Dunkelheit wegen die Ohrwürmer mit Vorliebe aufhielten, wurden in rechtwinklig-dreieckiger Form geschnittene Papierstücke gelegt, die Zeit gemerkt und dann nach Ablauf von $\frac{1}{2}$, 1 (oder auch mehr) Stunden der auf diesen Papierstückchen befindliche Kot untersucht. Die in den einzelnen Kotballen, meist an deren Oberfläche liegenden Zysten wurden unter der Lupe mit Nadeln herauspräpariert und dann entweder sofort konserviert oder in eine feuchte Kammer gebracht, worin sie verschieden lange Zeit ver-

blieben. In dieser feuchten Kammer brachte ich auf ein kreisrundes Stück Fließpapier, das durch in dem vertieften Ring befindliches Wasser stets feucht gehalten wurde, 12—15 Zysten, legte den Verschlussring auf und schloß diesen wieder oben durch Auflegen eines Deckglases. Die Zysten reiften in dieser, gewissermaßen als Treibhaus funktionierenden Kammer in verschieden langer Zeit. Die Temperatur hat allem Anscheine nach einen großen Einfluß auf die Entwicklungsdauer der Zysten. In der Regel vergingen vier Tage, bis die Zysten anfangen, durch ihre Sporodukte die Sporozysten zu entleeren. Bei sehr heißem Wetter beobachtete ich jedoch, daß nur die Hälfte der Zeit dazu nötig war. So fand ich in den überaus heißen ersten Septembertagen des Jahres 1902 (2.—4. September) an Zysten, die, höchstens 12 Stunden alt, in die Kammer gebracht wurden, nach Verlauf von weiteren 36 Stunden die Erscheinung der Sporozystenentleerung. Die Zysten hatten also höchstens 48 Stunden zu ihrer Entwicklung gebraucht. Die Behandlung der Zysten in der feuchten Kammer ist die denkbar einfachste. Man hat nur dafür zu sorgen, daß sich die Zysten nicht mit Pilzhyphen überziehen. Kam dies vor, so wurden die Tiere, da es mir an Material nicht mangelte, meist einfach entfernt. Muß man mit dem Material sparen, so empfiehlt es sich, die Pilzhyphen mit einem feinen Haarpinsel zu entfernen, was sich ohne Schwierigkeiten bewerkstelligen läßt.

Die Mehrzahl der Zysten wurde unter Anwendung von HERMANN'scher Lösung konserviert. Sie blieben solange in der Konservierungsflüssigkeit, bis der weiße Zysteninhalt sich dunkelbraun gefärbt hatte. Es erfolgt diese Verfärbung in verschieden langer Zeit, je nach dem Alter der behandelten Zysten. Je jünger das Objekt ist, desto schneller zeigt sich die Färbung des Inhalts. Die Zystenhülle ist demnach in der Jugend für die Konservierungsflüssigkeit bedeutend durchlässiger als im älteren Stadium. So zeigten z. B. die aus dem Darm herauspräparierten Zysten oft schon nach 10—15 Minuten durch ihre dunkle Färbung an, daß sie bereits in der gewünschten Weise konserviert waren. Die älteren Zysten dagegen, die schon längere Zeit im Kot gelegen hatten, wiesen die Färbung mitunter erst auf, nachdem sie stundenlang in der Flüssigkeit gelegen hatten. Aus der HERMANN'schen Lösung wurden die Objekte in 60 % Alkohol gebracht, hierin gut ausgewaschen und dann in 96 % Alkohol aufgehoben.

Eine Reihe von Exemplaren wurde sodann mit ZENKER'Scher Lösung, weitere mit heißem Sublimataalkohol konserviert. Zu dieser letzten Methode muß ich erwähnen, daß sie nur dann Erfolg hatte, wenn zu 1 Teil heißem Sublimat 1 Teil kalter Alkohol zugesetzt wurde. Im anderen Falle platzten die Zysten sofort und ließen ihren Inhalt austreten.

Die Konservierung mit HERMANN'Scher Lösung ziehe ich allen anderen Methoden entschieden vor. Die mit ihr behandelten Exemplare gaben zu irgend einer Klage über schlechte Konservierung keinen Anlaß, und die Methode ist auch besonders deshalb zu empfehlen, weil sie die durch die Flüssigkeit gefärbten Zysten bei der Alkohol- und Paraffinbehandlung leicht erkennen läßt.

Die weitere Behandlung der Zysten bot ungleich größere Schwierigkeiten als die bisher beschriebene. Vom 96 proz. Alkohol wurden die Zysten in Alkohol abs., Xylolalkohol, Xylol, Xylolparaffin und dann in Paraffin gebracht. (Die Anwendung der Chloroform-Senkmethod ist wegen der geringen Größe der Objekte weniger zu empfehlen.) Von Wichtigkeit ist es jedoch, die Dauer, während der die Objekte in den einzelnen Flüssigkeiten blieben, zu beachten. Eine große Menge von Zysten zeigten dadurch, daß sie sich nicht schneiden ließen, daß der bei ihrer Behandlung eingeschlagene Weg nicht der richtige war. Um diesem vorzubugen, mußte ich die Regel beobachten: Kurz in den absoluten Flüssigkeiten, lang in den Gemischen! Nachdem ich die Objekte 5–6 Stunden in Xylol gelassen hatte, brachte ich sie 12 Stunden in Xylolparaffin (1:1) in den Paraffinofen, darauf jedoch nur 2 Stunden in reines ca. 56–58° Paraffin. Bei dem Schneiden mußte das Objekt vor dem Durchziehen des Messers stets mit Mastixlösung bestrichen werden. Die meist 5 μ dicken Schnitte wurden mit Wasser aufgeklebt und dann in der Regel nach HEIDENHAIN mit Eisenhämatoxylin nach vorherigem Beizen, oder mit Hämatoxylin gefärbt.

Oft war es nötig, die Schnitte vor dem Färben zum Zwecke der Osmiumentziehung in Chlordämpfen zu bleichen.

I.

Morphologie.

Forficula auricularia beherbergt in den meisten Fällen in ihrem Darmkanal die *Gregarina ovata* und zwar häufig in so großen

Mengen, daß der Chylusdarm buchstäblich wie mit Parasiten vollgepfropft erscheint. Ohne den Darminhalt zu untersuchen, kann man meistens schon sofort nach dem Öffnen des Tieres feststellen, ob es den Parasiten beherbergt, denn man sieht in diesem Falle die milchweißen Individuen durch die Wand des Chylusdarms hindurchscheinen. Auch in den übrigen Teilen des Darmkanals, bis vor den Enddarm hin, kommen die Tiere vor, allerdings in sehr beschränkter Anzahl, denn im Chylusdarm findet der Parasit die günstigsten Nahrungs- und Raumverhältnisse. An den völlig angewachsenen Tieren ist das vordere, meist kugelige Protomerit von dem hinteren, ovalen, den Kern enthaltenden Deutomerit zu unterscheiden (Fig. 1). Die Gregarinen finden sich einzeln oder zu je zweien vereinigt im Speisebrei des Wirtes. Im letzten Falle liegt dem Deutomerit des einen Tieres, nach SCHNEIDER Primit genannt, das Protomerit des zweiten Tieres (des SCHNEIDER'schen Satelliten) an; die Achse beider bildet eine gerade Linie. In allen beliebigen Größen kann man die zu je zweien vereinigten Tiere im Darm feststellen, jedoch sind die zwei aneinander liegenden Tiere unter sich fast gleich groß; ich traf aber auch Tiere, die z. T. erhebliche Größenunterschiede zeigten; in einem Falle war der Primit ungefähr $2\frac{1}{2}$ mal so lang wie der Satellit. Die Tiere hängen so fest aneinander, daß sie sich beim Konservieren und Übertragen aus einer Konservierungsflüssigkeit in eine andere nicht lösen. Ein einziges Mal beobachtete ich drei aneinanderhängende Individuen; da sich jedoch bei dem Berühren mit einem Pinsel das dritte Tier sofort löste, die beiden übrigen jedoch fest vereinigt blieben, hatte ich es in diesem Falle wohl mit einem zufälligen, lockeren Ankleben eines dritten Tieres zu tun. Es ist für Gregarina ovata demnach als Regel anzunehmen, daß bei Verklebungen nur solche von je zwei Individuen vorkommen.

Die Gestalt unserer Gregarine ist meist länglich oval, kann jedoch insofern etwas variieren, als sich manche Tiere einer mehr kugeligen Form nähern, während andere länglicher und unter Umständen am hinteren Ende etwas verjüngt erscheinen können. Die Tiere sind von einer milchweißen Farbe und so wenig durchsichtig, daß sie eine genauere Untersuchung am lebenden Material nicht zulassen; an diesem kann man nur die äußere Gestalt des Tieres und die Lage des Kernes beobachten.

Ich werde daher an der Hand konservierten Materials die feineren morphologischen Verhältnisse unserer Gregarine zu schildern haben.

Das Zytoplasma.

Der Zytoplasmaleib der Gregarinen ist nicht vollständig gleichartig gebaut, sondern in mehrere Schichten differenziert. Man unterscheidet: Kutikula, Gallertschicht, typisches Ektoplasma, Schicht der fibrillären Ringmuskeln und Entoplasma.

Die Kutikula (Pellicula) ist eine widerstandsfähige, das ganze Tier überziehende, relativ dicke Schicht, die jedoch keine glatte Membran darstellt, sondern mit Längswülsten versehen ist, die auf einem Oberflächenschnitt als parallel verlaufende Meridionalstreifen erscheinen. Den besten Aufschluß darüber, daß man es hier mit konvex vorspringenden Kutikularwülsten zu tun hat, gibt ein senkrecht zur Längsachse des Tieres geführter Querschnitt, der ungefähr das Bild eines Kammrades liefert (Fig. 4). Ein tangential geführter Längsschnitt läßt die Kutikularwülste sehr schön in ihrem in der Mitte des Tieres zueinander parallelen Verlaufe erkennen. In Fig. 22 Taf. VI ist dies dargestellt. Wir sehen hier einen Schnitt abgebildet, der sowohl die Kutikula als auch die Muskelfibrillenschicht sehr gut zu beobachten gestattet. Was nun den Verlauf dieser Längsrippen an den Polen betrifft, so konnte ich für *Gregarina ovata* fast dieselben Verhältnisse feststellen, wie sie SCHEWIAKOFF (1894) für *Gregarina munieri* beschrieben hat. „Die Längsfurchen verlaufen meridional, konvergieren gegeneinander nach dem hinteren Körperpole zu, treffen aber daselbst nicht in einem Punkte zusammen. Sehr viele Furchen vereinigen sich in der Nähe des hinteren Körperpols bogenförmig, je zwei miteinander, andere dagegen gehen in spitzem Winkel ineinander über.“ Wie ein Blick auf die diese Tatsache erläuternde Figur 21 zeigt, findet sich hier bei *Gregarina ovata* eine überaus große Ähnlichkeit mit den entsprechenden Verhältnissen bei *Gregarina munieri*, die SCHEWIAKOFF in einer sehr instruktiven Abbildung (Taf. XIX Fig. 6) skizzierte. Auch hier findet sich dasselbe, teils bogenförmige, teils spitzwinklige Zusammenlaufen der Längswülste in der Nähe des Körperpols.

Auf die Kutikula folgt nach innen die homogene Gallertschicht (Sarkozyte), aus der die zu verschiedenen Zwecken — Ortsbewegung, Enzystierung — verwandte Gallerte ihren Ursprung nimmt. Die ausgetretenen Gallerttropfen sieht man in den Figuren 21 und 22 (Tafel VI) als schwarze Pünktchen in den Furchen zwischen den einzelnen Kutikularwülsten liegen. Wenn ich am Grunde der Furchen liegende Längsspalten, wie sie SCHEWIAKOFF bei *Gregarina munieri* annimmt, und die der Gallerte zum Austreten verhelfen, an

meinen Präparaten nicht habe feststellen können, so nehme ich doch auch für *Gregarina ovata* ihr Vorhandensein an. Bilder, wie sie SCHEWIAKOFF gibt, an denen man die Längsrippen und die dazwischen liegenden Furchen sehen kann, habe ich auch stets gefunden. Was SCHEWIAKOFF in Fig. 11, durch die er die Anwesenheit von „längsverlaufenden Spalten“ bestätigt finden will, zeichnet, sind eben nur die Furchen, die weniger stark gefärbt erscheinen, da das Protoplasma hier naturgemäß nicht so kompakt ausgebildet ist wie in den Wülsten. Nach seiner Fig. 10 aber müßten die Längsspalten mit dem Grunde der Furchen identisch sein und die Wülste der Gallertschicht direkt aufliegen.

An die Gallertschicht schließt sich die breitere Schicht des typischen, lebenden Ektoplasmas an. Bei einzelnen Exemplaren fand ich es ganz vorzüglich ausgebildet; es hebt sich — siehe Figur 5 — durch seinen regelmäßigen und ausgeprägten Bau deutlich von dem ihm gegenüber sehr verwaschen erscheinenden Entoplasma ab. In der Vollkommenheit jedoch, in der es bei dem abgebildeten Tiere hervortrat, war es nur bei sehr wenig Tieren zu beobachten. Gegen die Gallertschicht ist das Ektoplasma durch eine festere Schicht abgegrenzt. Diese Schicht ist es auch, die die Scheidewand zwischen Proto- und Deutomerit liefert. Hier ist also nicht das ganze Ektoplasma an der Bildung der Scheidewand beteiligt, sondern nur der erwähnte, die Begrenzung des Ektoplasmas nach außen bildende, dichtere und deshalb stärker gefärbte Teil desselben. Das typische Ektoplasma, das in der Mitte des Tieres mit der größten Deutlichkeit ausgeprägt ist, verbreitert sich etwas bei seinem Verlaufe nach dem Protomerit zu und ist nicht mehr so scharf vom Entoplasma zu unterscheiden wie in der Mitte des Tieres. An der Scheidewand verliert man es vollständig aus dem Auge: nur eine kleine Einbiegung parallel der Einschnürung kann man noch verfolgen. An keinem Tiere aber konnte ich einen weiteren Verlauf der ektoplasmatiscen Schicht entlang der Scheidewand feststellen. Diese Beobachtung war sowohl bei Verfolgung des Verlaufes des Ektoplasmas im Deutomerit, als auch im Protomerit, wo ich leider noch seltener ein schön ausgebildetes Ektoplasma fand, zu machen.

Auf das Ektoplasma folgt die zum Eutoplasma überleitende Schicht der fibrillären Ringmuskeln, die nur auf einem Längsschnitte zu sehen sind. Sie zeigen einen ungefähr kreisförmigen Durchschnitt; bei einem tangential geführten Längsschnitte sind sie als feine Linien unter den Kutikularwülsten zu sehen. Ihr Abstand

voneinander ist ungefähr doppelt so groß wie der Abstand zweier Längsrippen. In Fig. 22 sieht man die Ringsmuskulatur sehr schön ausgeprägt. Die Ringsfibrillen erscheinen hier als ganz feine Linien von feinpunktiertem Aussehen, die besonders schön dort zu sehen sind, wo die Kutikula nicht mehr im Schnitt getroffen ist, sondern dieser als oberste Schicht die Muskelfibrillen zeigt. Zwischen den Ringsmuskelfibrillen findet man, meist in einem Winkel von ungefähr 45° gegen diese geneigt, feine Anastomosen. Diese die Längsmuskulatur funktionell ersetzenden Muskelanastomosen hat zuerst SCHNEIDER bei *Gregarina munieri* und *Gregarina macrocephala* festgestellt. Einer Reihe von Formen, darunter *Gregarina ovata*, spricht er jedoch das Vorhandensein der Muskelfibrillen überhaupt ab. Demgegenüber hat sie BÜTSCHLI von einer Reihe weiterer Gregarinen, darunter *Gregarina ovata*, erwähnt, ohne jedoch etwas über die Anastomosen zu bemerken. LÉGER hält das Vorhandensein von Muskelfibrillen für allgemein und hat Queranastomosen bei einer Reihe von Formen gesehen. Eine recht instruktive Abbildung (Taf. XX Fig. 8) erläutert die Befunde SCHEWIAKOFFS an *Gregarina munieri*, die den oben besprochenen in Fig. 22 wiedergegebenen Verhältnissen entsprechen.

Das unter der Muskelfibrillenschicht liegende Eutoplasma zeigt einen als ein Maschenwerk angeordneten protoplasmatischen Inhalt, in dem verschieden große kugelige Körner eingebettet sind, die BÜTSCHLI als Paraglykogenkörner beschrieben hat. Auf den Schnitten sieht man in den Wänden des nicht ganz regelmäßigen Maschenwerks schwarz gefärbte Pünktchen liegen.

Bei den ausgewachsenen Tieren weist im Gegensatz zu den später zu besprechenden Entwicklungsformen das Protomerit meist einen ausgeprägten, größeren Bau und intensivere Färbung auf als das Deutomerit (vgl. Fig. 6).

Der Kern.

An lebenden, in physiologischer Kochsalzlösung beobachteten Gregarinen erkennt man den Kern als ein typisches rundes Bläschen, das meist in der Mitte des Deutomerits gelegen ist, sich jedoch auch abweichend von dieser zentralen Lage nach dem vorderen oder hinteren Ende des Deutomerits verlagert finden kann. Nur das Deutomerit besitzt einen Kern, Proto- und Epimerit fehlt ein dementsprechendes oder damit zu vergleichendes Gebilde stets. Früher wurde häufig bei Gregarinen ein Kern im Protomerit beschrieben, doch hatte man es hier mit kernähnlichen Differenzierungen des Zyto-

plasmas zu tun, wenn nicht die Lage des Kernes im Protomerit keine natürliche, sondern gezwungene war, insofern als der Zellkern auf seiner Wanderung in der Richtung vom proximalen nach dem distalen Pole bereits eine Scheidewand zwischen Proto- und Deutomerit gebildet fand und deshalb im Protomerit liegen bleiben mußte.

Eine Wanderung des Kernes vor der Scheidewandbildung, wie sie z. B. SCHNEIDER bei *Pileocephalus Chinensis* und *Stylorhynchus longicollis* und LÉGER bei *Eirmocystis ventricosa*, sowie besonders häufig bei einer *Acanthosporide* der Larven von *Hydrous* beobachtet hat, unterbleibt bei unserer Gregarine, da hier der Kern seine zukünftige Lage bereits in den frühesten Entwicklungszuständen einnimmt (Fig. 10–14).

Wie die Lage des Kernes variieren kann, so ist auch die Größe und Struktur des Kernes bei *Gregarina ovata* keineswegs konstant, sondern ändert sich nach den verschiedenen Stadien der Entwicklung, die das Tier zu durchlaufen hat. Der Kern der ausgebildeten Epimeritform, wie sie uns Figur 16 zeigt, ist von einer stark ausgeprägten Membran umgeben und weist in seinem Inneren einen ansehnlichen, fast das ganze Bläschen ausfüllenden, tief schwarz gefärbten Kernkörper auf. Wenn auch nicht bei allen Tieren auf diesem Stadium der Kernkörper so groß ist, wie dies bei dem gezeichneten Tiere der Fall war, so besitzt er doch immer eine verhältnismäßig ansehnliche Größe und liegt in den meisten Fällen der Membran des Kernes direkt an. Das Vorkommen eines einzigen Nukleolus in den jüngeren Stadien ist bei den Gregarinen allgemein SCHNEIDER nahm sogar an, daß der Nukleolus bei den Formen der Gattung *Gregarina* stets nur in der Einzahl vorkomme; diese Angabe wurde von BÜTSCHLI und anderen berichtigt und gefunden, daß in den weitaus meisten Fällen eine Zahlvermehrung der Nukleolen eintritt. Der Kernkörper unserer Gregarine vermehrt sich nun ebenfalls. In Figur 17 ist eine Epimeritform abgebildet, die zwei peripher gelegene, tiefschwarze Kernkörper aufweist.

Dabei sieht man ebenso wie in Figur 15 und 16 einen stärker als das übrige Zytoplasma gefärbten Hof, der dem Kern dieser Form anliegt. Das Auftreten dieser Kernumlagerung gibt ein Beispiel zu den Wechselbeziehungen, die zwischen Kern und Protoplasma bestehen. Wir fassen diese Wechselbeziehungen mit R. HERTWIG (1901) so auf, „daß unter Einwirkung des Kernes Teilchen vom Protoplasma abgespalten werden“. Diese abgespaltenen chromatischen Teilchen werden dem Kern, als dem Leiter der Lebensvorgänge in der Zelle, zur besseren Bewältigung seiner Aufgaben zugeführt. Die Bilder,

die diese Kernumgebung zeigen, erinnern sehr lebhaft an die Figuren, die KORSCHÉLT in seiner Arbeit „Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns“ von den Anlagerungen am Keimbläschen in den Eifächern von *Dytiscus marginalis* gibt, wo der Kern durch Nahrungsentnahme mit dem Protoplasma in Beziehung steht.

Es schreitet nach dem in Figur 17 abgebildeten Stadium die Vermehrung der Kernkörper fort, so daß wir auf einer weiteren Entwicklungsstufe, auf der das Epimerit bereits nicht mehr vorhanden ist, eine Reihe von Kernkörpern beobachten, die oft in einer Schlinge angeordnet und intensiv schwarz gefärbt sind (Figur 2). BÜTSCHLI hat nach Essigsäurebehandlung in dem Kern von *Gregarina ovata* ein zartes Kernnetz gesehen, an welchem, wie er annimmt, die Nukleolen befestigt sind. Die Kernmembran ist noch gut ausgeprägt und zeigt sich als eine ungefähr kreisförmige, leicht gewellte Linie.

Die ausgebildeten Formen zeigen uns in bezug auf Kernkörper und Kernmembran wesentlich andere Verhältnisse. Was zunächst die Kernkörper angeht, so sehen wir diese nicht mehr so intensiv gefärbt und darum als kompakte Klumpen erscheinen, sondern sie haben alle einen mehr oder weniger vakuolären Bau. Meist sind deren viele, 20—30, vorhanden. Die in den Nukleolen auftretenden Vakuolen sind ja eine sowohl bei Protozoen- als Metazoenkernen nicht selten beobachtete Erscheinung.

Die Kernmembran, die in Figur 2 eine leicht gewellte Form hat, wird gezackter und der Kern sendet Ausläufer in das ihn umgebende Protoplasma hinein. So stark geflamme Kerne, wie sie z. B. WOLTERS beobachtet und gezeichnet hat, konnte ich nicht konstatieren. (Hier soll bemerkt werden, daß die in Figur 18—20 gezeichneten Kerne bei weiterem Anziehen der Farbe sicherlich ein anderes Bild gegeben hätten und zwar insofern, als man dann die den Kern umlagernde oben beschriebene Plasmazone von dem Kerne hätte unterscheiden können.) Die Kernmembran ist in diesem Stadium lange nicht mehr so gut gegen das Karyoplasma abgesetzt, sondern zu einer ganz feinen Linie geworden, die bei einigen Tieren so dünn ist, daß es an einer Reihe von Stellen nicht festzustellen ist, ob hier wirklich noch eine Membran vorhanden ist, oder ob der Eindruck einer Membran nur hervorgerufen wird durch das Abstechen der dunklen Kernsubstanz gegen das helle Protoplasma. Die völlige Auflösung der Kernmembran geht jedoch erst in den enzymierten Individuen vor sich. Das Karyoplasma des Kernes ist dunkel gefärbt und enthält eine große Anzahl Kernkörper, die von Vakuolen größeren und kleineren Durchmessers erfüllt sind.

Aber auch eine wesentlich anders aussehende Kernform konnte ich beim Durchmustern der Präparate konstatieren. Hier war die Membran abgehoben, das Karyoplasma, das die Nukleolen in gleicher Gestalt und Anzahl, wie wir es vorhin kennen gelernt haben, einschließt, war nicht so stark gefärbt und hatte sich im Innern des Kernes mehr oder weniger konzentriert. Ich kam zuerst auf die Vermutung, es handele sich in den Individuen mit dieser Kernform um Vertreter einer anderen Gregarinenart, mußte jedoch von dieser Auffassung zurückkommen, da sich sowohl in den übrigen morphologischen Verhältnissen der Tiere keine weitere Stütze für diese Vermutung fand, als auch die Erscheinung sich an einigen Exemplaren ganz deutlich als die Folge einer Schrumpfung herausstellte. Da die hier in Betracht kommenden Tiere in ganz gleicher Weise konserviert waren, so schien die Annahme, die einen der Tiere seien als geschrumpft, die andern als natürlich anzusehen, auf den ersten Blick vielleicht etwas gewagt, wenn man sich dieses verschiedene Verhalten nicht folgendermaßen erklären könnte. Wie bereits gesagt, ist das Karyoplasma der Tiere mit nicht abgehobener Kernmembran bedeutend dichter gebaut, was schon aus der intensiveren Färbung geschlossen werden kann. Ob diese größere Dichte von einer größeren Menge von Chromatin oder einer größeren Anhäufung von Nahrungsstoffen abhängt, ist nicht sehr wesentlich und lasse ich dahingestellt. Auf alle Fälle wird der dichter gebaute Kern den Ursachen einer Schrumpfung mit größerem Erfolge widerstehen können als der weniger dichte.

II.

Fortpflanzung.

Die Fortpflanzungsverhältnisse von *Gregarina ovata* wurden in ihren einzelnen Stadien mit Ausnahme der Sporozystenentleerung ebenfalls nur an der Hand konservierten Materials studiert. Die Reihe der Vorgänge, die sich hierbei abspielen, wird durch das Aneinanderlegen zweier Tiere eröffnet. Nach dem Aneinanderlegen werden von den zwei vereinigten Tieren, den „Syzygiten“, die sie umgebenden Hüllen gebildet. Man kann als allgemeine Regel für die eine Gallerthülle ausscheidenden Gregarinen — es ist dies die überwiegende Anzahl der Polyzystideen — annehmen, daß sich zuerst die äußere, bei *Gregarina ovata* ziemlich dicke, gallertige Hülle bildet. Diese durchsichtige, glashelle Gallerthülle hat bei den ein-

zelen Individuen der Art eine verschiedene Dicke, doch findet man, daß sie meistens der Größe des Radius des Zysteninhaltes gleich ist. Zwischen der Gallerthülle und dem Syzygium bildet sich sodann die Zystenhülle, eine bedeutend feinere, scharf konturierte Membran von ebenfalls wasserklarem Aussehen. Eine Schichtung dieser zweiten Hülle, wie sie bei einigen Gregarinen beobachtet wurde, ist bei *Gregarina ovata* nicht vorhanden.

In der Textfigur, die zwei noch in Enzystierung begriffene Syzygiten darstellt, sehen wir deutlich diese Hülle (vgl. auch Fig. 30 bei einer älteren Zyste). Die Gallerthülle ist, wie das bei Konservierung mit Hermann'scher Lösung immer zu sein pflegte, erheblich verändert und umgibt nur noch an einigen Stellen das Tier als eine gelbe, brüchlich aussehende Masse. Zu diesen zwei beschriebenen Hüllen kommt im weiteren Verlaufe der Entwicklung noch eine dritte hinzu, die Sporoduktenhaut, auf die ich später noch zu sprechen komme.

Die ausgebildeten Zysten sind kugelförmige Gebilde von einer sehr variablen Größe. Der Zysteninhalt schwankt zwischen 0,13 und 0,24 mm im Durchmesser, gemessen durch die Anzahl der Schnitte; bei ungefähr 70 Proz. war ein Durchmesser von 0,15 bis 0,2 mm festzustellen. Der Durchmesser der ganzen Zyste (Zysteninhalt plus Hülle) ist also ungefähr durch das Doppelte der Maße gegeben. Diese verschiedene Größe der Zysten wurde bei fast allen untersuchten Gregarinenarten gefunden, so daß dieser Umstand nichts Auffälliges bietet. Hat die Zyste ihre definitive äußere Gestalt angenommen, so sehen wir sie als eine von Hüllen umgebene Kugel, deren Inhalt in zwei unter sich gleiche Halbkugeln geteilt ist, die beiden Syzygiten. Eine Unterscheidung von Proto- und Deuteromit, sowie eine Differenzierung des Plasmas in Ektoplasma und Entoplasma war bei keiner Zyste, mochte sie auch noch so jung sein, zu beobachten. Auch von den Muskelfibrillen ist keine Spur mehr zu sehen. Dagegen ist die Kutikula auch nach der Enzystierung bei *Gregarina ovata* noch deutlich zu erkennen und man kann an ihr sehr schön die parallelen Kutikularwülste wahrnehmen. Es ist dies nicht nur bei jungen Zysten aus dem Darm der Fall, wie Fig. 25 zeigt, die einen Schnitt durch die in der Textfigur dargestellte Zyste



bietet, sondern auch bei bereits mit dem Kote entleerten Zysten. In der weiteren Entwicklung wird nun diese Kutikula aufgelöst. Es zeigte sich dies deutlich in einem Präparat, das die Kutikularwülste nicht mehr als vollständig durchlaufende Linien aufwies; sie waren vielmehr durch Lücken unterbrochen und zeigten so einen gestrichelten Verlauf. Dieses Schwinden der Kutikularstreifen geht in den einzelnen Zysten nicht zu der gleichen Zeit vor sich. Während in einer dem Kot entnommenen Zyste die Streifung noch überall deutlich vorhanden war, war in dem aus dem Chylusdarm präparierten, in der Textfigur dargestellten Syzygium ihre Spur nur noch an der Stelle zu sehen, an der die beiden Tiere zusammenlagen. Auch in derselben Zyste verläuft der Vorgang nicht immer gleichzeitig. Die Fig. 26 dient zur Erläuterung dieser Tatsache. In dem einen Syzygiten finden wir die Streifung noch erhalten, in dem andern fehlt bereits jegliche Andeutung von ihr.

Das Vorhandensein einer Kutikula nach vollzogener Enzystierung wurde zuerst von STEIN im Jahre 1848 bei *Gregarina polymorpha* beobachtet, wogegen BÜTSCHLI beim Studium der *Gregarina blattarum* den Eindruck erhielt, „als wenn schon bei der Zusammenkuglung der sich enzystierenden Tiere die Kutikula nicht mehr deutlich bemerkbar wäre“. FRENZEL beobachtete im Jahre 1884 bei *Aggregata*, daß die Kutikula in der Zyste „langsam zum Verschwinden gebracht wird, so daß man oft nur noch schwache Reste davon wahrnehmen kann“, während er in fertigen jungen Zysten von *Gregarina cionae* die Kutikula noch unverändert vorgefunden hat.

Der Kern, den wir vor der Enzystierung mit einer ansehnlichen Menge von vakuolär gebauten Kernkörpern erfüllt sahen, tritt uns hier in ähnlicher Gestalt wieder gegenüber, doch zeichnet er sich vor den vorhergehenden Stadien durch eine etwas intensivere Färbung, sowohl des Karyoplasmas als auch der schon etwas kleiner gewordene Kernkörper aus.

Diese Nukleolen geraten nun in Zerfall. Sie erscheinen zunächst noch als ein um einen Hohlraum liegender schwarz gefärbter Ring. Dieser beginnt sodann, sich in mehrere Punkte aufzulösen, die zuerst noch ringförmig angeordnet sind, dann sich aber zu einzelnen, in einem Häufchen unregelmäßig zusammenliegenden Punkten trennen. Die einzelnen Stadien dieser Auflösung zeigt Fig. 25. Diese kleinen schwarzen Teilchen liegen zum Schlusse ohne besondere Anhäufungen in der den Kern erfüllenden Punktsubstanz eingelagert, wie dies in Fig. 24 zu sehen ist.

Die Auflösung der Nukleolen ist in den einzelnen Zysten von verschiedener Dauer. Während ich sie einerseits in jungen Zysten aus dem Chylusdarm nur noch in sehr geringer Anzahl vorfand, war andererseits in Zysten, die aus dem Kot gesammelt waren, der Zerfall kaum eingetreten und es fanden sich die Nukleolen noch in beträchtlicher Anzahl vor.

Der bei *Gregarina ovata* beschriebenen Art und Weise der Auflösung des Nukleolus nach erfolgter Enzystierung entsprechen die Angaben früherer Beobachter über andere Gregarinenarten. So beobachteten CÉNOT (1901) sowie SIEDLECKI (1900) bei den von ihnen untersuchten Tieren nach der Zystenbildung Größenabnahme und Auflösung der Nukleolen in chromatische Körnchen; MRAZEK (1899) dagegen fand ein unverändertes Fortbestehen des Nukleolus im Zytoplasma nach seiner Ausschaltung aus dem Kern. Gänzlich abweichend aber von meiner Beobachtung über den Zerfall der Nukleolen berichtet MARSHALL (1892) von einer während der Zystenbildung sich schnell wiederholenden Knospung der Nukleolen, wodurch der Kern ebenfalls bald mit lauter Stücken chromatischer Substanz angefüllt ist.

Neben der Auflösung der Kernkörper findet man bei den jungen Zystenstadien sodann die Auflösung der Kernmembran. Die bei der Mehrzahl der ausgebildeten Gregarinen als deutliche, scharf ausgeprägte Grenzlinie sich darbietende Membran des Kernes beobachtete ich an Kernen enzystierter Individuen von größeren oder kleineren Lücken unterbrochen (vgl. Fig. 24). Hier zeigt sich die Auflösung der Membran in ihrem Beginn. Diese Lückenbildung schreitet weiter fort, führt zu einer völligen Auflösung der Kernmembran und liefert so als Resultat eine membranlose Kernsaftmasse. Ebenso wie bei dem Zerfall der Nukleolen konnte ich auch für die Auflösung der Kernmembran feststellen, daß diese zu verschiedenen Zeiten eintritt, daß also die Umänderungen des Kernes nicht Hand in Hand gehen. An Kernen, die noch mit einer erheblichen Anzahl von Nukleolen versehen waren, war schon jede Spnr einer Membran geschwunden (Fig. 23), und umgekehrt fand ich die Membran noch deutlich an solchen Kernen vorhanden, bei denen alle Nukleolen den Zerfallprozeß bereits durchgemacht hatten.

Nach den Veränderungen, die zu der Umgestaltung des Kernes geführt haben, ist er zu einer membranlosen Masse geworden, die von einer Grundsubstanz mit kleinen darin eingelagerten, punktförmigen und tiefschwarz gefärbten Körperchen gebildet wird. Als ganz sicher muß man annehmen, daß ein beträchtlicher Teil des Kernes von der weiteren Entwicklung als unbrauchbar ausgeschaltet

wird und sich in feine, tiefschwarz gefärbte Pünktchen auflöst. Diese Körnchen vermißt man stets bei Tieren, deren ursprünglicher Kern noch erhalten ist, auf den späteren Stadien der Zystenentwicklung sieht man sie jedoch immer und zwar in überaus großer Anzahl in der Zyste liegen. Sie liegen hier als ein dichter dunkler Ring an der Peripherie der Zyste und umgeben in gedrängter Anordnung auf beiden Seiten die Scheidewand, die beide Syzygiten seit der Enzystierung trennt und sehr oft nach erfolgter Kernumänderung noch deutlich in ihrem ganzen Verlaufe wahrnehmbar ist.

Die Scheidewand kann nun aber auch auf diesem Stadium ebenfalls bereits im Schwinden begriffen sein. Es ist dann von einer festen, auf den Schnitten als scharfe, doppelkonturierte Linie erscheinenden Grenzschicht fast nichts mehr zu sehen. Sie ist zum größten Teile verschwunden, nur kleine Fetzen finden sich unter Umständen noch nahe der Oberfläche, die sich dann auch auflösen, und die man auf späteren Stadien vergeblich suchen wird. Statt der Grenz wand beobachtet man zunächst noch in ihrem früheren Verlaufe die schwarzen Punkte, die jetzt nach der Oberfläche des nunmehr einheitlichen Zysteninhaltes rücken, um sich dort zu verteilen, vielleicht auch schon zum Teil auf dem Wege dorthin zu verschwinden. Auch diese Auflösung der Scheidewand geschieht in verschiedenen Zeiten auf verschiedenen Entwicklungsstufen. In einem Exemplare, in dem bereits die ruhenden Kerne der späteren Sporoblasten im Zytoplasma liegen, ist noch eine vollständig erhaltene Scheidewand auf allen Schnitten zu beobachten, bei jüngeren Kernen mit noch nicht vollendeter Kernumänderung kann sie dagegen bereits völlig geschwunden sein. Aus all diesen Umwandlungserscheinungen kann man erkennen, daß man es hier mit zwei Individuen zu tun hat, die noch völlig selbständig sind.

Was folgt nun auf die eben beschriebenen Umänderungen des Kernes? Leider ist es mir trotz großer Mühe, die ich mir bei der Untersuchung einer großen Anzahl von Zysten junger Entwicklungsstadien gegeben habe, unmöglich, eine befriedigende Antwort auf diese Frage zu geben, soweit sie sich auf die zunächst eintretenden Stadien bezieht. Über die Vorgänge, die sich zwischen der Umänderung des Kernes und dem Auftreten von mehrfachen Kernteilungen, die zur Entstehung von Tochterkernen führen, abspielen, kann ich zu meinem Bedauern nur Vermutungen anstellen, ohne definitive, bewiesene Angaben machen zu können.

Mehrere Forscher beschrieben bei Monozystideen die Bildung einer ersten Kernspindel. Nach CÉNOT erscheinen nach dem teil-

weisen Zerfall der Nukleolen im Kernsaft Körnchen und kurze Fäden, die sich zu einem Haufen anordnen und die Chromosome eines ersten Teilungskernes — Mikrokernes — bilden. Im Zytoplasma bildet sich unterdessen ein Zentrosoma mit Sphäre; es teilt sich und die zwei Teilprodukte lagern sich an die Kernmembran. An die von ihnen ausgehenden, den Kern durchsetzenden Strahlen heften sich die dem Kernchromatin entstammenden äquatorialen Chromosome an, worauf die Kernmembran zugrunde geht. Wir haben hier also die Ausbildung einer ersten typischen Kernspindel. Die Resultate, die MRAZEK (1899) und SIEDLECKI (1900) erhalten haben, stimmen im allgemeinen mit den soeben mitgeteilten überein. Ebenso haben CAULLERY und MESSIL (1900) bei *Selenidium* in ganz ähnlicher Weise die Entstehung der ersten Kernspindel gefunden, nur waren hierbei Zentrosomen nicht zu beobachten. PROVAZEK (1902) fand bei *Monozystis agilis* Ausfließen von Kernstoff in das Zytoplasma und sodann neben dem unregelmäßigen Kern das Auftreten eines „vom Kern abstammenden Bläschens“, das er als „den allein teilungsfähigen Kern“ mit dem Mikronukleus CUFÉNOT's vergleicht. Eine diesen Befunden entsprechende Beobachtung des Auftretens einer ersten Kernspindel habe ich bei den Zysten von *Gregarina ovata* nicht machen können. Auch CUFÉNOT konnte bei den von ihm untersuchten Polyzystideenformen die Bildung einer ersten Kernspindel nicht nachweisen. Er fand im wesentlichen dieselben Veränderungen des ursprünglichen Kernes wie bei seinen Monozystideen, sowie das Auftreten von Tochterkernen, deren Entstehung er jedoch nicht verfolgen konnte. BERNDT (1902) ist in seiner Arbeit über die Gregarinen aus dem Darm der Larve von *Tenebrio molitor* in nicht besserer Lage. Auch ihm war es nicht möglich, die erste Kernspindel aufzufinden. Er kommt deshalb zu der Vermutung, daß eine erste Kernspindel gar nicht auftritt, und meint, daß „wegen des großen Ballastes an Reservenernährungsstoffen, immerhin eben aus mechanischen Gründen, Kernvermehrung ohne jene erste Spindel denkbar“ sei. Ich möchte mich dieser von BERNDT ausgesprochenen Vermutung nicht ohne weiteres anschließen und eher annehmen, daß diese erste Kernteilung einen äußerst schnellen Verlauf nimmt, und daß es bisher nicht gelungen ist, gerade dieses Stadium anzutreffen. Ich hoffe deshalb, daß es bei der weiteren Untersuchung dieser Verhältnisse gelingen wird, die erste Kernteilungsfigur, wie sie bei den Monozystideenformen beobachtet wurde, auch bei unserer Form aufzufinden. Während sich noch die oben ausführlich beschriebenen Umänderungs- und Anflösungsvorgänge an dem Kern und der die

Syzygiten trennenden Scheidewand abspielen, kann man in dem meist noch getrennten Zytoplasma Kernspindeln von typischer Gestalt auftreten sehen, wie ich sie in Fig. 27 wiedergegeben habe. Diese Zeichnung ist aus verschiedenen Schnitten kombiniert worden, die jedoch zu ein und derselben Zyste gehörten. Ich sah mitunter das Auftreten dieser Tochterkernspindeln bereits in noch nicht mit dem Kote entleerten Zysten, die dem Darmkanal entnommen und hierauf sofort konserviert worden waren. Zur Zeit des Auftretens der Spindeln brauchte die Kernumänderung noch nicht ganz vollendet zu sein. Diese Tatsache zeigt, daß die Bildung der vor den Tochterkernteilungen eventuell auftretenden ersten Kernspindel wirklich mit sehr großer Geschwindigkeit vor sich geht. Die Kernspindeln fand ich in der typischen Gestalt; das Vorhandensein von Zentrosomen konnte ich dabei bestätigen. Der Verlauf der Mitose soll hier nicht näher beschrieben werden, vielmehr soll die Darlegung dieser Vorgänge der weiteren Bearbeitung der Fortpflanzungsvorgänge vorbehalten bleiben. Das Resultat der mitotischen Kernteilungen sind zahlreiche Tochterkerne, die in dem Zysteninhalt liegen und noch kein Zytoplasma um sich gesammelt haben. Sie zeigen, wie dies auch in Fig. 28 dargestellt ist, eine Membran, der mehrere chromatische Körnchen anliegen. Diese ruhenden Tochterkerne teilen sich wieder, und die Teilprodukte begeben sich nun auf die Wanderung nach der Peripherie der Zyste hin, wo man sie auf einem weiteren Stadium liegen sieht. Sie haben sich noch nicht mit einer Zytoplasmazone umgeben. Ob diese Kerne sich an der Oberfläche der Zyste nochmals teilen, um so je zwei Sporblastenkerne zu liefern, oder ob sie bereits endgültig die Sporblastenkerne darstellen, konnte ich nicht definitiv feststellen. Nach einer Reihe von Bildern, die sich mir in einem Präparat boten, erscheint mir eine nochmalige Teilung an der Peripherie sehr wahrscheinlich zu sein. Auch spricht der Umstand, daß die Kerne der ausgebildeten Sporblasten erheblich kleiner sind, sehr für diese Annahme. Die an der Peripherie der Zyste liegenden Kerne grenzen jetzt eine Protoplasmaschicht um sich ab und werden so zu den kugeligen oder ovalen Gebilden, denen A. SCHNEIDER den allgemein angenommenen Namen „Sporblasten“ gegeben hat.

Während man früher über Kopulationsvorgänge bei der Vermehrung der Gregarinen völlig im Unklaren war, schien WOLTERS im Jahre 1891 Aufklärung zu bringen. WOLTERS wollte Richtungskörperbildung der Syzygiten mit nachfolgendem Austausch chromatischer Elemente der beiden Kerne festgestellt haben. Seine wohl

an nicht genügend konserviertem Material angestellten Untersuchungen konnten von den späteren Autoren nicht bestätigt werden. Im Jahre 1900 hat dann SIEBLECKT den wahren Sachverhalt dadurch feststellen können, daß er bei *Monocystis ascidiae* die Konjugation der Sporoblasten entdeckte. In den in den letzten Jahren erschienenen Arbeiten wurde u. a. von CÉNOT, PROWAZEK, LÉGER diese Tatsache für eine Reihe von Gregarinenarten ebenfalls als geltend bewiesen und man darf annehmen, daß allgemein bei den Gregarinen der Konjugations- oder Befruchtungsakt zur Zeit des Sporoblastenstadiums vor sich geht. Bevor jedoch eine Konjugation eintritt, sehen wir bei den Sporoblasten unserer Form eine eigenartige Erscheinung auftreten, die auf den ersten Blick lebhaft an die Richtungskörperbildung bei der Eireife der Metazoen erinnert.

Der Kern, der nach der Bildung der Sporoblasten in der Mitte des Zytoplasmabezirks lag, rückt etwas gegen die Oberfläche hin und bildet eine Spindel. Wir wollen sie mit SCHAUDINX, der Reduktionskörperbildung bei der Enzystierung von *Actinophrys* studierte, Reduktionsspindel nennen. In einer typischen Karyokinese werden zwei Tochterplatten gebildet, von denen die eine im Sporoblasten zurückbleibt und sich allmählich zum endgültigen Sporoblastenkern abrundet, während die andere sich ebenfalls konzentriert und als Reduktionskörper abgeschwürt wird. Diese Vorgänge sind in Fig. 29a—c abgebildet. Herr cand. rer. nat. SCHNITZLER, der im hiesigen Institut diese Untersuchungen weiter fortsetzt, hat, da ich leider zum Abbrechen meiner Untersuchungen genötigt war, an meinen Präparaten die in Fig. 29a dargestellte, sehr schön ausgebildete Reduktionsspindel aufgefunden. Wir haben hier eine mitotische Kernteilungsfigur vor uns, welche mit der von den Metazoen bekannten eine große Übereinstimmung zeigt, und die vor allem auch die Zentrosomen sehr deutlich erkennen läßt. Mehr als nur einen abgeschwürtten Reduktionskörper habe ich nicht feststellen können. Gerade diese hier zuletzt berührten sowie die auf sie folgenden Vorgänge sollen noch eine eingehende Bearbeitung erfahren.

Vergleicht man diese Verhältnisse mit denen der Metazoen, so liegt die Vermutung nahe, daß man es in den reduzierenden Sporoblasten mit weiblichen Elementen zu tun hat, die nach der Ausstoßung der Reduktionskörper eine Konjugation mit anderen Sporoblasten eingehen, welche vielleicht keine Reduktionskörper ausgestoßen haben und sich so als den männlichen Elementen der Metazoen homolog erweisen. Vorläufig ist dies allerdings nur eine Vermutung, die jedoch in den von anderen Protozoen und den Metazoen bekannten

Verhältnissen eine Stütze findet. Eine bloße Vermutung ist es deshalb umso mehr, als ich einen Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Sporoblasten oder den beiden Syzygiten nicht feststellen konnte und also die Frage ihres Verhaltens hinsichtlich der Bildung von Reduktionskörpern nicht zu beantworten vermochte.¹⁾

Nach der von mir nicht weiter studierten Konjugation der Sporoblasten umgeben sich die verschmolzenen Individuen mit zwei Hüllen, der Epispore und Endospore, und gehen in den endgültigen Zustand der sog. Sporozysten über, indem sich ihr Kern in acht Teilkerne teilt, die sich mit Zytoplasmapartien umgeben und zu den Sporozysten werden. Die Sporozysten sind schon im Jahre 1885 von A. SCHNEIDER in seiner Arbeit: „Sur les Spores de *Clepsidrina ovata*“ genau beschrieben worden. Die von diesem Autor gemachte Beobachtung des Vorkommens von Makro- und Mikrosporen entspricht jedoch nicht den Tatsachen.

Die zuerst an der Peripherie des Zysteninhaltes gelegenen Sporozysten fangen nun an, sich gegen die Mitte der Zyste zu bewegen, während der bei der Fortpflanzung unverbraucht gebliebene Zytoplasmarest sich nach der Peripherie zusammenzieht und sich hier als ein feingekörnelter Kreisring anlegt (Fig. 31). Auf diesem Stadium sieht man auch sehr schön die noch eingestülpten Sporodukte; sie sitzen an der Sporoduktenhaut, der dritten feinen Hülle, die nach der Bildung der Sporoblasten stets zu sehen ist, fest und zeigen an ihrem Grunde einen Hof ganz feinen Zytoplasmas. Als feiner Schlauch ragen sie in das Innere der Zyste. Nach Eintreten der völligen Reife wird der Schlauch handschnhfingerartig nach außen gestülpt und entläßt durch sich die in langer Kette hintereinander liegenden Sporozysten in das Freie. Diese gelangen hierdurch auf den Kot oder doch in seine unmittelbare Nähe und gelangen dann mit verunreinigter Nahrung in den Darm eines neuen Wirtes.

III.

Entwicklung.

Die in den Darm eines Ohrwurms gelangten Sporozysten von *Gregarina ovata* öffnen sich hier unter der Einwirkung des Darm-

¹⁾ Nach den neueren Untersuchungen von MEYER sollen auch bei der Spermatogenese (der Hymenopteren) Richtungskörper gebildet werden. *Anatom. Anzeiger* 24. Bd. 1903.

saftes und lassen ihre acht Sporozoite anstreten. Es soll nun im folgenden der Entwicklungsgang dieser Sporozoite, vom ausgetretenen Keim bis zur fertig ausgebildeten Gregarine, geschildert werden. Diese Entwicklung beginnt mit dem Eindringen des kleinen ovalen Sporozoits in eine Darmepithelzelle. In Fig. 7 ist dieses Eindringen dargestellt. Das Tier befindet sich bereits mit einem kleinen Teile seines Körpers in der Zelle, während der größere, den Kern enthaltende Teil noch in das Darmlumen hinausragt. Der Kern erscheint hier noch als ein undifferenziertes stark gefärbtes Klümpchen. Der Sporozoit dringt nun weiter in die Zelle ein, und bald sehen wir ihn in der Zelle liegen, völlig umschlossen von ihrem Zytoplasma (Fig. 8). Um den Kern bemerken wir eine helle Zone, die nach außen hin von kreisförmig angeordneten Punkten begrenzt ist. In der Wirtszelle wächst nun das Tier, die Punkte um den Kern legen sich zu einer punktierten Linie zusammen, die auf dem folgenden Stadium beginnt sich zu einer festen Linie zu verdichten; als solche tritt sie uns dann in Fig. 11 entgegen. Das Tier wächst weiter, nimmt eine birnförmige Gestalt an und beginnt aus der Wirtszelle auszuwandern. In Fig. 12 sehen wir das auswandernde Tier noch zapfenförmig mit dem größten Teile seines Körpers in der Epithelzelle des Darmes stecken. Der Kern ist, abgesehen von der Größenzunahme, derselbe geblieben. Das Protoplasma ist nicht durchweg gleichförmig gefärbt, sondern erscheint an dem spitz zulaufenden Teile des Tieres bedeutend heller als am anderen Teile. Wir haben hier die erste Andeutung des später auftretenden Epimerits vor uns. Das Tier rückt nun weiter aus der Wirtszelle heraus und steckt in dieser schließlich nur noch mit einem geringen Teile seines Körpers. Dieses Stadium zeigt uns Fig. 13. Nachdem dieses Stadium durchlaufen ist, sieht man an der jungen Gregarine die erste Differenzierung auftreten, indem sich das Epimerit absondert von dem noch ungetrennten übrigen Teil der Gregarine, der das zukünftige Proto- plus Deutomerit umfaßt. Beide Teile werden durch eine deutliche Grenze getrennt, die sich als eine feine, aber gut ausgeprägte Linie darbietet. Der übrige Teil des Zytoplasmas ist aber keineswegs völlig gleichmäßig gebaut, sondern zeigt schon die Andeutung seiner künftigen, differenzierten Gestaltung. Das Plasma des späteren Protomerits zeigt einen großwabigen Bau und erscheint demnach auch bedeutend heller als der engmaschig gebaute Teil, das spätere Deutomerit. Eine scharfe Grenzlinie ist jedoch in diesem Stadium noch nicht vorhanden; sie tritt erst nach der Absonderung des Epimerits auf. Wir sehen dann eine scharfe Grenze auch

zwischen Proto- und Deutomerit auftreten. Das Epimerit steckt in der Wirtszelle, auf dieses folgt das heller gefärbte großwabige Protomerit und auf dieses das den Kern enthaltende Deutomerit, das stets dunkler gefärbt erscheint. Dies ist ja auch nicht im geringsten irgendwie auffällig, wenn man an die Wechselbeziehungen zwischen Kern und Protoplasma denkt, welche diese dunklere Färbung hervorgerufen und auch die Veranlassung zu dem Auftreten jenes intensiver gefärbten Hofes z. T. mit Strahlungen sind, wie wir dies in den Figuren 15—17 sehen. Ich habe bereits oben bei Darstellung der Kernverhältnisse auf diese Tatsache hingewiesen. Nach diesen Umwandlungen hat *Gregarina ovata* den ersten Teil ihrer Entwicklung durchlaufen. Die Epimeritform ist fertig gestellt, wie sie uns in Fig. 16 entgegentritt. So sehen wir diese Form in großer Menge mit ihrem Epimerit in den Darmepithelzellen stecken und zwar besonders in den Partien des Mitteldarmes, die sich dem Chylusdarm anschließen.

Wir haben es somit bei *Gregarina ovata* mit einer während ihres ersten Teiles völlig intrazellulär verlaufenden Entwicklung zu tun, und diese Form schließt sich daher dem früher als allgemein betrachteten Entwicklungsmodus der Gregarinen an. In neuester Zeit (1900, 1901) fanden LÉGER und DUBOSQ, daß eine Reihe von Polyzystideen von dieser Entwicklungsweise abweichen und niemals ein völlig intrazelluläres Stadium durchmachen; dasselbe beschreibt CUÉNOT von seiner *Gregarina blattarum* (1900). Die Tiere sitzen vielmehr stets nur mit einem Teile ihres Körpers in einer Zelle, ohne jemals völlig von ihr ungeschlossen zu werden. LÉGER und DUBOSQ kamen nach Untersuchung einer Reihe von Polycistideenformen (*Pyxinia Möbuszi*, *Pterocephalus nobilis*, *Gregarina munieri*, *Gregarina acridiorum*) zu dem Schlusse, daß bei der typischen Entwicklung der Actinocephaliden kein intrazelluläres Stadium vorkommt.

Wenn diese Verhältnisse für die von den Verfassern beschriebenen Arten auch stimmen werden, so sind diese doch in der Verallgemeinerung ihrer Befunde wohl etwas zu weit gegangen. Dies zeigt außer der oben gegebenen Schilderung der Entwicklung unserer Form auch die neue Arbeit von ARTHUR BERNDT (1902), der bei seiner *Gregarina cuneata* ein völlig intrazelluläres Entwicklungsstadium feststellen konnte.

Die Epimeritformen, deren Entwicklung wir im vorigen verfolgt haben, sieht man jedoch nicht nur in den Zellen sitzen, sondern auch frei im Darmlumen kann man solche Formen antreffen. Diese

besitzen dann allerdings nicht mehr die typische Gestalt mit kugeligem Epimerit, wie Fig. 16 zeigt, sondern es sitzt dies dem Protomerit als flache, sehr intensiv gefärbte Kappe auf. Wir schließen hieraus, daß das Epimerit bei unserer Form nicht in der Wirtszelle zurückgelassen, sondern zurückgebildet wird. Den Verlauf dieser Rückbildung zeigen uns die Fig. 18—20. In Fig. 18 zeigt das Epimerit eine dunklere Färbung und hat schon eine etwas flachere Gestalt angenommen. Die Färbbarkeit des Protoplasmas des Epimerits wird zugleich mit dem weiteren Schwinden desselben immer intensiver; sie hat entweder ihren Grund in einer dichteren Fügung des Plasmas, oder in Veränderungen anderer Natur, die in dem degenerierenden Epimerit vor sich gehen. (Bei degenerierenden Zellen findet man ja häufig eine stärkere Färbbarkeit des Zytoplasmas.) Am Ende des Rückbildungsvorganges sehen wir den Rest des ursprünglichen Epimerits als eine ganz flache, stark gefärbte Schicht auf dem Protomerit aufliegen und später ganz in die Kutikula übergehen.

Eine Rückbildung des Epimerits hat auch FRENZEL (1892) in seiner Arbeit „Über einige argentinische Gregarinen“ feststellen können, nur ist dort die Art und Weise der Rückbildung eine andere. Die Annahme FRENZEL'S, daß das absorbierte Epimerit „schließlich in gänzlich zusammengeschrumpfter Form wie ein Deckel das Protomerit nach vorne hin absperre und völlig in die Kutikula übergehe“, sehen wir für unsere Form bewiesen.

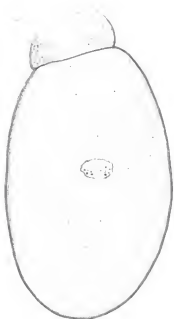
Nach dieser Reduktion des Epimerits ist die Gregarine in die Form gebracht, in der sie uns meistens entgegentritt und in Menge den Darm, vor allem den Chylusdarm bewohnt (Fig. 1). Hat sie durch weiteres Wachstum ihre endgültige Größe erlangt, so schreitet sie wieder zur Konjugation und beginnt von neuem den mitgeteilten Fortpflanzungs- und Entwicklungsvorgang.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, Herrn Prof. Dr. E. KORSCHULT für das meiner Arbeit stets entgegengebrachte fördernde Interesse meinen herzlichsten Dank anzusprechen.

Marburg, Dezember 1903.

Literaturverzeichnis.

- BERNDT, A.: Beitrag zur Kenntnis der im Darne der Larve von *Tenebrio molitor* lebenden Gregarinen. Arch. f. Protistenk. I. 3. 1902.
- BÜTSCHLI: Protozoa in BRONN'S Klassen u. Ordn. des Tierreichs 1880—82.
- CAULLERY und MESNIL: Sur un mode particulier de division nucléaire chez les Grégariens. Arch. Anat. Micr. P. 3 Paris 1900.
- CRÉNOT, L.: Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégariens. Arch. de biologie XVII 1901.
- DESMAREST in d'Orhignys Dictionnaire d'histoire naturelle Bd. 6 1845.
- DUFOUR, L.: Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres Insectes coléoptères. Ann. sc. nat. Paris S. 1 T. 18 1826.
- : Note sur la Grégarine, nouveau genre de ver qui vit en troupeaux dans les intestins de divers insectes. Ann. sc. nat. Paris 1, 13 1828.
- FRANTZUS, v.: Einige nachträgliche Bemerkungen über Gregarinen. Arch. f. Naturgesch. 14, 1 1848.
- FRENZEL, J.: Über einige in Seetieren lebende Gregarinen. Arch. f. mikr. Anatomie XXIV 1884.
- : Über einige argentinische Gregarinen. Zeitsch. f. Naturwissenschaft XXVII N. F. XX 1892.
- HERTWIG, R.: Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk. I. 1.
- KORSCHMELT, E.: Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Abt. Anat. III 1889.
- LÉGER, L.: Recherches sur les Grégariens 1892.
- LÉGER und DUBOSQ: Les grégariens et l'épithélium intestinal. Paris 1900.
- : Sur les premiers stades du développement de quelques Polycystidées. Paris 1901.
- MARSHALL, W. ST.: Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. Arch. f. Naturgesch. 59, I 1893.
- MRÁZEK, M.: Studia o Sporochioch I Dčlení jaderné a sporulace Gregarin. Vorl. Mitteil. in Sitz.-Ber. k. Böhm. Ges. Wiss. 1899 Nr. XXV 9 p.
- PROVAZEK, S.: Zur Entwicklung der Gregarinen. Arch. f. Protistenk. I 1902.
- SCHAUDINN, FR.: Über die Kopulation von *Actinophrys sol* EHREN. Sitz.-Ber. Akad. Berlin 1896.
- SCHEWIAKOFF, W.: Über die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 58 1894.
- SCHNEIDER, A.: Sur quelques points de l'histoire de genre *Gregarina*. Arch. Zool. expér. et génér. 1, 9 1873.
- : Contribution à l'histoire des grégariens des invertébrés à Paris et Rocoff. Arch. Zool. expér. et généraux 4 1875.
- : Sur les spores de *Clepsidrina ovata*. Tabl. zool. I 1885.
- SEBOLD, v.: Fernere Beobachtungen über die Spermatozoen der wirbellosen Tiere. MÜLLER'S Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med. 1837.
- SEDLER, M.: Über die geschlechtliche Vermehrung der *Monocystis ascidia*. Bull. intern. Ac. Sc. Cracovie 1899.
- STEIN: Über die Natur der Gregarinen. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med. Berlin 1848.
- WOLTERS: Die Konjugation und Sporenbildung bei den Gregarinen. Arch. f. mikr. Anat. XXXVII.



9



10



2



3



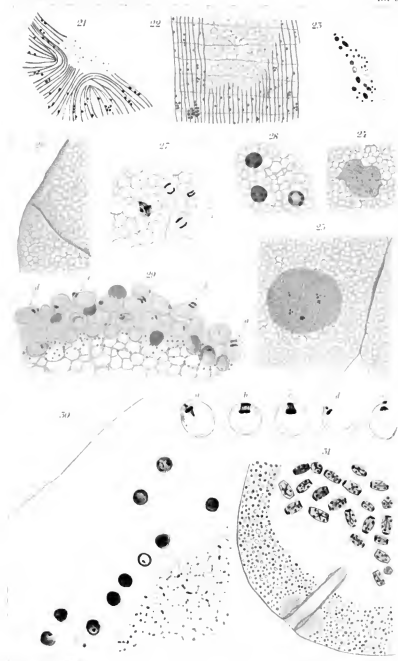
16



17







Anton Jocher

Erklärung der Abbildungen.

Tafel V.

- Fig. 1. *Gregarina ovata*, erwachsenes Tier.
 Fig. 2 u. 3. Kernformen der Gregarine.
 Fig. 4. Querschnitt (Kutikularwülste).
 Fig. 5 u. 6. Längsschnitt; Bau und Verlauf des Ektoplasmas.
 Fig. 7. Eindringen des Sporozoits in eine Darmepithelzelle.
 Fig. 8—11. Heranwachsen des Sporozoits
 Fig. 12 u. 13. Der Sporozoit verläßt die Epithelzelle.
 Fig. 14. Aushildung der Scheidewände.
 Fig. 15, 16 u. 17. Hof um den Kern der Gregarine.
 Fig. 17. Individuum mit zwei Nukleolen im Kern.
 Fig. 18—20. Rückbildung des Epimerits.

Tafel VI.

- Fig. 21. Verlauf der Kutikularwülste an einem Körperpol.
 Fig. 22. Die Muskelfibrillen und Querauastomosen.
 Fig. 23, 24, 25. Die Umwandlungsvorgänge des Kerns.
 (23 — 25 — 24 Auflösung der Nukleolen,
 24 — 25 — 23 Auflösung der Kernmembran.)
 Fig. 26. Kutikula in einem Syzygiten.
 Fig. 27. Kernteilungen.
 Fig. 28. Ruhende Tochterkerne.
 Fig. 29. Sporoblasten mit Reduktionskörperbildung.
 a—c stärker vergrößert. a Reduktionsspindel; b Tochterplatten
 c, d, e Abschnürung des Reduktionskörpers.
 Fig. 30. Sporozysten im Anfangsstadium an der Peripherie der Zyste (Zysten-
 hülle und Sporodukthaut).
 Fig. 31. Fertig ausgebildete Sporozysten; Sporodukt (noch eingestülpt).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [4 1904](#)

Autor(en)/Author(s): Paehler Franz

Artikel/Article: [Über die Morphologie, Fortpflanzung und](#)

Entwicklung von Gregarina ovata. 64-87