

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Die Konjugation von *Paramecium bursaria* Focke.

Von

Clara Hamburger.

(Aus dem zoologischen Institut Heidelberg.)

(Hierzu Tafel VII—IX und 2 Textfiguren.)

In folgendem sollen die Ergebnisse einer im Sommer 1901 begonnenen und im Frühjahr und Sommer 1902 fortgesetzten Untersuchung der Konjugation von *Paramecium bursaria* mitgeteilt werden. Meine Untersuchungen beschäftigten sich zunächst nur mit den Kernveränderungen während und nach der Konjugation, die in fast lückenloser Folge beobachtet wurden, wogegen ich die Bedingungen der Konjugation und andere hierher gehörige Fragen vorerst nur nebenbei berücksichtigte und eventuell später nochmals näher zu prüfen gedenke, da sie durch die Arbeiten von CALKINS (02), LOISEL (03) u. a. in nenerer Zeit wieder mehr in den Vordergrund des Interesses traten.

Seit der Veröffentlichung der großen Arbeit MAUPAS' über die Konjugation der Ciliaten im Jahre 1889, der eine erhebliche Anzahl vorläufiger Mitteilungen aus den Jahren 1886—88 voranging, ist die Konjugation der Ciliaten, und vor allem die der Paramecien, über welche, etwa gleichzeitig mit der ausführlichen Arbeit MAUPAS', die bekannte Arbeit R. HERTWIG'S (89) erschien, nur selten der Gegenstand der Untersuchung gewesen, wohl weil man diese Frage im wesentlichen für erledigt hielt. Auch wandte sich in den letzten Jahren das Interesse der Protozoenforscher mehr anderen Gruppen der einzelligen Organismen zu.

Immerhin bietet die Konjugation der Ciliaten noch manche interessante Punkte, und es bestehen noch vielerlei offene Fragen.

Die neueren Untersuchungen haben allerdings nur dann einigen Wert, wenn sie die, von berufenen und hervorragenden Protozoenforschern anempfohlenen und bewährten Untersuchungsmethoden in Anwendung bringen und weiter auszubauen suchen. Dagegen ist es meiner Ansicht nach von geringem Vorteil für die Wissenschaft, wenn die auf Grund sorgfältiger und systematisch angestellter Untersuchungen erhaltenen Resultate, durch neuere, aber weit weniger eingehende Studien an dem gleichen Objekt wieder in Zweifel gezogen werden. Ich denke hier zunächst an die Arbeit von HOYER (99) über *Colpidium colpoda*, in welcher der Verfasser die, zuerst von BÜTSCHLI (76) empfohlene und verwertete, dann später von МАУРАS (89) in großem Maßstabe angewandte Methode der isolierten Züchtung der konjugierten Paare für überflüssig hält. Er machte seine Untersuchung an Material, das im großen, ohne Kontrolle konserviert wurde, und gelangte so, wie mir scheint, zu weit weniger richtigen Resultaten als seine Vorgänger.

Ich kann die erwähnte Methode der Isolierung einzelner Syzygien nur dringend empfehlen, da es die einzige ist, welche mit einiger Sicherheit zu einwandfreien Resultaten führt; indem man, wenn das Material genügend vollständig ist, nicht allzu viel zu kombinieren und zu erschließen hat, sondern, an der Hand guter Präparate und eines sorgfältig geführten Tagebuchs, die Hauptmomente des Konjugationsverlaufes zu beurteilen imstande ist, besonders dann, wenn die Verhältnisse so einfach und klar liegen wie bei *Paramecium bursaria*.

Die Arbeit erfordert allerdings Ausdauer und Geduld und ist, wenn man das Material ordentlich ausnutzen will, zur Zeit der Konjugationsepidemien oft anstrengend. Ich habe wochenlang von morgens um 6 bis abends um 9 mit höchstens 1½ Stunden Unterbrechung gearbeitet, d. h. nur die Kulturen angesetzt, nachgesehen, fixiert, präpariert und die nötigen Notizen gemacht, während ich die Untersuchung meist auf ruhigere Zeiten verschob.

Kultur und Untersuchungsmethoden.

Mein Material kultivierte und verarbeitete ich in folgender Weise. Von verschiedenen Weihern der Umgegend, in denen sich *Paramecium bursaria* zu finden pflegte, wurden eine möglichst große Anzahl Wasserproben gesammelt, und in der üblichen

Weise mit den darin lebenden und verfaulenden Pflanzen und Tieren in größere Glasschalen getan. Diejenigen, welche *Paramecium bursaria* in größerer Menge enthielten, wurden hierauf täglich auf Konjugationen durchsucht.

Von diesen Stammkulturen wurden dann, wenn sie recht zahlreich bevölkert waren, Reinkulturen von *Paramecium bursaria* in größeren Uhrschildchen angelegt. Diese hatten vor allem den Zweck täglich 2—3 mal eine vollständige Durchsicht aller darin enthaltenen Individuen unter der Lupe zu ermöglichen, so daß sich beim Auffinden von Konjugationen mit Bestimmtheit feststellen ließ, wie alt dieselben im höchsten Falle waren; die Fehlergrenze konnte unter diesen Bedingungen 8—10 Stunden nicht überschreiten. Dieses Verfahren bot oftmals noch den Vorteil, daß sich in jenen kleineren Kulturgefäßen Konjugationen in größerer Menge zeigten, während die Stammkulturen davon frei waren. Auch BÜTSCHLI (76) und MAUPAS (89) haben diese merkwürdige Erscheinung beobachtet, ohne daß sie eine befriedigende Erklärung derselben zu geben vermochten, wozu auch ich nicht imstande bin; indem die Überführung in kleine Gefäße unter scheinbar sonst ganz gleichen Voraussetzungen, durchaus nicht immer den hervorgehobenen Erfolg hat, so daß weder stärkeres Verdunsten der Kulturflüssigkeit, noch bessere Belichtung, Mangel an Nahrung oder engerer Raum, sowie überhaupt veränderte Lebensbedingungen, die allein maßgebenden Faktoren sein können.

Zeigten sich dann in den Kulturgefäßen einige Konjugationen oder stellte sich eine Konjugationsepidemie ein, so wurden die Paare mit der Pipette herausgefangen und mit etwas filtriertem Wasser der Stammkultur einzeln in kleine Uhrschildchen von 2½ cm Durchmesser gebracht. Als Nahrung wurden einige Tropfen von Heudekott oder dünner Mehlaufkochung zugefügt. Letztere wurde in der von MAUPAS (88² S. 183) angegebenen Weise aus Mehl und Wasser hergestellt, welches ich einige Minuten kochen ließ und dann aufbewahrte; der Mehldenkott darf nicht zu dick sein und keine Mehklümpchen enthalten, da dieses das Wiederfinden der Tiere sehr erschwert, die sich gern darin festsetzen.

Die *Paramecien* hielten sich in diesen Flüssigkeiten ganz vorzüglich; es gingen nur sehr wenige zugrunde. Muskeln von Carabns oder *Melolontha*, die ich zuerst auch verwandte, fand ich nicht so zweckmäßig. — War nun jedes Paar in einem besonderen Uhrschildchen, mit genügender Nahrung, untergebracht, so wurde das Schildchen mit einem Glasdeckel bedeckt und numeriert. Die gleiche Nummer wurde in das Tagebuch eingetragen, dazu Tag und Stunde der Iso-

lierung, die Art der Nahrung und eventuell die seit der letzten Durchsicht der Kultur, bei welcher noch keine Konjugation zu bemerken war, verstrichene Zeit. Die Uhrschildchen wurden in feuchten Kammern aufgehoben. Hierzu benutzte ich Kristallisierschalen in der Weise, daß ich den Deckel derselben mit feuchtem Sand füllte; der kleinere untere Teil der Schale wurde dann darüber gestülpt, so daß seine Ränder im Sande steckten und die Schale dicht verschlossen war. Derartige feuchte Kammern funktionierten gut und waren leicht sauber zu halten. Auf den Sand wurde ein Gitter von Zinkdraht gebracht mit so weiten Maschen, daß ein kleines Uhrschildchen fest und sicher darauf stand. In einer Kristallisierschale von 15 cm Durchmesser konnte man so 9 Schälchen unterbringen. Manchesmal waren 6 und mehr derartige feuchte Kammern in Betrieb. 2—3 mal am Tage wurden die isolierten Syzygien besichtigt. Dies geschah unter der Lupe bei 10- oder 20facher Vergrößerung. Dies häufige Kontrollieren hatte hauptsächlich den Zweck, sowohl die Dauer der Konjugation als auch den Zeitpunkt nach Trennung der Tiere, an dem sie fixiert wurden oder werden sollten, möglichst genau zu bestimmen. So allein war es möglich, den Zeitpunkt der ersten Teilung nach der Konjugation genau zu ermitteln, was es gestattete, mehrere Tiere kurz vor oder während dieser Teilung, sowie möglichst schnell danach, zu fixieren. Nachdem ich wiederholt Exkonjuganten, deren erste Teilung zu erwarten war, noch abends 10 Uhr untersucht hatte, ohne auch nur den Anfang derselben zu sehen, und die gleichen Tiere am nächsten Morgen um 8 Uhr schon geteilt vorfand, begab ich mich eines Morgens schon um 3 Uhr an die Arbeit und konnte zu meiner großen Freude zwischen 5 und 6 Uhr die Teilung beobachten und das Tier während derselben fixieren. Schon bei früherer Gelegenheit, als ich die normale Teilung des *Paramecium bursaria* zu studieren beabsichtigte, fand ich, daß dieselbe vorzugsweise in früher Morgenstunde vor sich geht; ich hatte zwischen $\frac{1}{2}$ 5 und 5 eine größere Anzahl Teilungen gefunden. Wie gesagt, stellte es sich in der Folge heraus, daß auch die erste Teilung nach der Konjugation meist so frühzeitig erfolgt, und doch war es nicht immer leicht sie zeitlich zu fixieren, da neben manchen Ausnahmen, die auch hier nicht fehlen, der Tag, an dem sie sich vollzieht, wechselt; sie findet am 2.—5. Tage nach Aufhebung der Konjugation und zuweilen noch später statt; und zwar, wie es scheint, unter ziemlich gleichen Bedingungen. Auf diese Verhältnisse soll jedoch erst bei Besprechung dieser Zustände näher eingegangen werden. Ich bemerke nur noch, daß die aus der Konjugation hervor-

gegangenen Tiere stets wieder isoliert wurden, so daß Zweifel darüber, ob ein Tier sich vor oder nach der ersten Teilung befand, vollständig ausgeschlossen waren.

Weiter wie bis zu Beginn der dritten Teilung nach Trennung der Syzygie verfolgte ich die Tiere nicht, da dann die normalen Verhältnisse meist wieder hergestellt waren; auch war man zur Zeit der Konjugationsepidemien von Arbeit geradezu erdrückt; und lichtete sich das zu konservierende Material, so hatte man reichlich mit der Untersuchung zu tun, um bei der nächsten Epidemie möglichst so weit zu sein, um zu wissen, welche Stadien noch fehlen und zu welchen Zeiten das Material am besten zu konservieren sei. Da jedoch die Schnelligkeit der Entwicklung sowohl von der Temperatur, als von manchen anderen noch unaufgeklärten Faktoren abhängt, so hat man selbst bei reichlichem Material und überlegter Arbeit große Schwierigkeiten, gewünschte Stadien zu erhalten.

Ich habe im Laufe der Untersuchungen mindestens 150—200 konjugierte Paare einzeln kultiviert und zu Präparaten verarbeitet, daneben noch eine große Anzahl von Syzygien ohne genaue Zeitangaben fixiert und zu Schnittserien verwendet, wofür letztere, meiner Ansicht nach, nur nach sorgfältigem und systematischem Studium von Totalpräparaten mit Erfolg zu verwenden sind, während sie sonst leicht zu Irrtümern Veranlassung geben. Für die feineren Strukturverhältnisse der Kerne sind Schnittpräparate allerdings unerlässlich.

Fixiert wurden die Tiere mit Sublimat-Essigsäure, welche sich nach verschiedenen anderen Versuchen als am geeignetsten erwiesen hatte; dann wurde in Wasser ausgewaschen, in schwachem Alkohol kurze Zeit gehärtet und in Alaunkarmin (mit etwas Essigsäure angesäuert) mehrere Stunden gefärbt; die Präparate waren dann stark überfärbt und wurden mit 70% Alkohol + 1% HCl differenziert. Die Differenzierung wurde unter dem Mikroskop kontrolliert und soweit fortgeführt bis nur die Kerne gefärbt blieben.¹⁾

Bei der weiteren Behandlung wurden die Tiere etwa $\frac{1}{2}$ Stunde oder länger in 95% Alkohol belassen, um den zuweilen noch vorhandenen Chlorophyllfarbstoff der Zoochlorellen auszuziehen. Zu meist gelang dies auch; in einzelnen Fällen aber half selbst Behandlung mit absolutem Alkohol und Äther nichts, und solche Präparate waren dann zur Untersuchung in toto wenig geeignet.

¹⁾ Ich kann diese Methode sehr empfehlen, da sie mir viel bessere Resultate liefert als die sonst übliche Anwendung des Alaunkarmin. Ich bekam durchweg gleichmäßig schöne und distinkte Kernbilder, während das Plasma und die Kerne der Zoochlorellen sich völlig entfärbten.

Schließlich wurde durch absoluten Alkohol und Nelkenöl in Kanadabalsam übergeführt.

Alle die erwähnten Manipulationen wurden im Uhrsälchen unter der Präparierlupe vorgenommen und zwar wurden die Tiere mit der Pipette aus einem Gefäß in das andere übertragen. Bis in den absoluten Alkohol verlor ich kaum je ein Tier; im Nelkenöl jedoch, wo nur noch der gefärbte Kern sichtbar bleibt, ging — wenn auch selten — ein Tier verloren. Das Nelkenöl wurde daher nach solchen Unglücksfällen stets filtriert und das Uhrsälchen sorgfältig mit absolutem Alkohol gereinigt, um sicher zu sein, daß das zurückgebliebene Tier nicht später mit einem andern verwechselt werden konnte.

Auf den Objektträger wurde dann ein kleiner Tropfen Kanadabalsam gebracht und das Tier aus dem Nelkenöl mit der Pipette hineingespritzt. Glasfäden — so dünn, daß die Präparate mit 2mm Immersion ohne Schwierigkeit untersucht werden können, stützten das Deckgläschen und ermöglichten (bei Zusatz von etwas Xylol noch heute), das Drehen der Tiere nach allen Seiten, wenn man mit einer Präpariernadel das Deckglas hin- und schiebt. Zur genaueren Untersuchung der Kerne wurde der Kanadabalsam nachträglich durch Nelkenöl ersetzt, die Glasfäden entfernt und nun durch Hin- und Herschieben des Deckglases die Tiere zerstört und die Kerne isoliert. Meist gelang dies in gewünschter Weise, und diese Art des Studiums kann nicht genug empfohlen werden, da man erst so in vielen Fällen über Gestalt und Struktur der Kerne näheren Aufschluß erhalten kann. — Das Einbetten der Objekte wurde in der in meiner Arbeit über *Trachelius ovum* (diese Zeitschrift Bd. 2) beschriebenen Weise vorgenommen. Die Schnittdicke betrug 2—3 μ . Gefärbt wurden die Schnitte nach der HELDENHAIN'schen Hämatoxylinmethode, darauf mit Säurefuchsin nachgefärbt.

Paramaecium bursaria ist zur Untersuchung der Konjugation wegen der verhältnismäßig einfachen Kernveränderungen, sowie wegen der auffallenden Größe des Mikronukleus besonders geeignet. Der Makronukleus bleibt im ganzen Verlaufe der Konjugation als einheitliches Gebilde erhalten, weshalb jede Verwechslung mit Mikronukleusfragmenten usw. ausgeschlossen ist.

Das Einzelkultivieren von *Paramaecium bursaria* ist, obgleich diese Art kleiner ist als *Paramaecium caudatum*, angenehmer und leichter als bei diesem, da es wegen seiner grünen Farbe in den Kulturen leicht wieder zu finden ist.

Vielleicht die einzige Schwierigkeit ist die, daß ein anormaler

Verlauf der Konjugation hier häufiger vorzukommen scheint als bei anderen Arten. Ich hatte zu Beginn meiner Untersuchungen, die an Konjugationen einer schon mehrere Monate alten Kultur angestellt wurden, fast nur anormale Verhältnisse vor Augen; ich will auf diese Stadien am Schlusse nach Schilderung des normalen Verlaufs eingehen.

Historisches.

Paramecium bursaria hat in der Erforschung der Organisation und Fortpflanzung der Ciliaten oft eine wichtige Bedeutung erlangt, was ich hier in aller Kürze hervorheben möchte.¹⁾

C. G. CARUS (34) war einer der ersten, der auf Grund der Beobachtungen der inneren Zirkulation des Protoplasmas bei *Paramecium bursaria* (als Leukophrys beschrieben) an der EHRENBURG'schen Auffassung der Infusorienorganisation zweifelte, da sich EHRENBURG's Schilderung des Darmapparates mit seinen Beobachtungen nicht vereinigen ließ; diese Resultate wurden dann von FOCKE (36) und COHN (51) an demselben Objekt erweitert und führten endlich zum Sturz der EHRENBURG'schen Lehre.

Im Jahre 1844 machte FOCKE die Entdeckung der sogenannten Embryonen von *Paramecium bursaria*, welche aus dem Kern entstehen sollten. Dies führte eine bedeutungsvolle Wendung in der Auffassung der Fortpflanzung der Infusorien herbei, welche COHN in der oben erwähnten Arbeit dahin berichtigte, daß er die Embryonen nicht aus dem Kern hervorgehen ließ. STEIN griff dann 1854 wieder auf FOCKE's Auffassung zurück und verfolgte die Entwicklung der Embryonen zu acinetenartigen Körpern, wodurch seine Acinetentheorie eine neue wichtige Stütze gewann.

Nachdem die Acinetentheorie von CLAPARÈDE und LACHMANN widerlegt worden war, wurde dann die Unhaltbarkeit der Embryonentheorie an dem gleichen Objekte, dem sie ihren Ursprung verdankte, als irrig erkannt.

BALBIANI veröffentlichte 1858 seine Untersuchungen über die Konjugation von *Paramecium bursaria* und beseitigte durch dieselben verschiedene Irrtümer, die bis dahin geherrscht hatten. Er stellte in dieser und einer 1861 veröffentlichten Abhandlung fest, daß die bis dahin herrschende Deutung der Konjugation als Längs-

¹⁾ Im wesentlichen sind die älteren Literaturangaben der historischen Einleitung zu BÜTSCHLI's Infusorien (87—89) entnommen; doch habe ich, soweit es möglich war, auch die Originalarbeiten eingesehen; die mir nicht zugänglichen Arbeiten sind im Literaturverzeichnis durch einen Stern gekennzeichnet.

teilung falsch und die vermeintlichen Embryonen parasitische Suktorien aus der Gattung Sphaerophrya seien.

Die positiven Resultate der BALBIANI'schen Untersuchungen an *Paramecium bursaria* ergaben, daß die Konjugation eine Vereinigung zweier Individuen zum Zwecke der Befruchtung darstelle. Er beobachtete eine größere Anzahl verschiedener Phasen der Kernveränderungen und gab mustergültige und leicht zu identifizierende Abbildungen derselben; doch war ihre Deutung eine fälschliche, da er in dem Makronukleus das Ovarium in dem Mikronukleus den Hoden erblickte und die verschiedenen beobachteten Stadien in diesem Sinne deutete. 15 Jahre lang beherrschten die Ideen des verdienstvollen Forschers die Deutung der Konjugationsvorgänge.

BÜTSCHLI (76) war es vorbehalten, die Kernnatur des Makro- und Mikronukleus auf Grund seiner Entdeckung der Mitose und seiner Studien über die Konjugation festzustellen; Hand in Hand damit bahnte er die richtige Auffassung der Konjugationsvorgänge an, und wieder war es namentlich *Paramecium bursaria*, an dem er zu den sichersten Resultaten kam.

Aus dem vorhergehenden sehen wir, wie mannigfache Wandlungen unsere Anschauungen über das Wesen der Fortpflanzung der Infusorien durchgemacht haben, ehe die Fundamente für weitere Erforschung der komplizierten Vorgänge soweit gefestigt waren, daß man auf ihnen weiter bauen konnte. Dies war erst erreicht, als BÜTSCHLI den Gedanken der Einzelligkeit der Infusorien, der schon so früh aufgetaucht war, bis in die letzten Konsequenzen durchgeführt hatte. Er hatte erkannt, daß die Kerne der Ciliaten in keinem Stadium ihre Kernnatur aufgeben, und daß die Veränderungen, welche sie während der Konjugation durchmachen, den von ihm zuerst ermittelten Kernteilungsfiguren der Metazoen homolog sind. Damit waren die vermeintlichen Samenkapseln als Kernspindeln erkannt und die Kernnatur des Mikronukleus festgestellt; während die Vorgänge nach der Trennung der Syzygie, d. h. die von BÜTSCHLI ermittelte Entstehung des neuen Makronukleus aus Teilprodukten des Mikronukleus bewies, daß auch dieser morphologisch einem gewöhnlichen Zellkern entspreche. Ein daraus resultierendes Ergebnis war ferner, daß die Konjugation kein Fortpflanzungsvorgang im Sinne BALBIANI's sei, wohl aber, daß sie eine Art Verjüngung und damit eine größere Lebensenergie und Vermehrungsfähigkeit der aus ihr hervorgehenden Tiere herbeiführe, daß sie der Kopulation Einzelliger und der Befruchtung der höheren Tiere und Pflanzen entspreche.

Konjugationszustände von *Paramecium bursaria* hatte

VON BALBIANI schon STEIN (67) beobachtet, aber falsch gedeutet. Da seiner Beschreibung keine Abbildungen beigelegt sind, so ist es auch heute nicht möglich, sie wirklich zu verwerten.

Gleichzeitig mit BÜTSCHLI arbeitete auch ENGELMANN (76) über *Paramaecium bursaria*, nachdem er schon 1862 einige konjugierte Paare beobachtet hatte; auch seine Schilderungen sind ohne Abbildungen, und in der letzteren Arbeit hat er wohl sicherlich (wie schon MAUPAS bemerkt) eine andere Art vor sich gehabt, da er von einem Zerfall des Makronnklaus spricht.

1881 und 1882 wurden im *Journal de Micrographie* die Ergebnisse neuerer Untersuchungen von BALBIANI veröffentlicht, in denen er sich von der Richtigkeit der BÜTSCHLI'schen Auffassung der Kerne während der Konjugation überzeugte und sich ihm auch in bezug auf die Beurteilung der einzelnen Stadien im wesentlichen anschließt. In den allgemeinen Betrachtungen über die Bedeutung der Konjugation für die sie begehenden Tiere kommt er zu etwas anderer Anschauung als BÜTSCHLI.

GRUBER (88) teilte in einem Aufsatz der Zeitschrift *Humboldt* die Ergebnisse eigener Untersuchungen an *Paramaecium bursaria* mit; neu ist an denselben nur, daß er eine Kreuzung der Kerne an der Verbindungsstelle der Konjugation beschreibt und einen Substanzanstausch bei gegenseitiger Berührung der Kerne vermutet; sonst schließt er sich BÜTSCHLI's Darstellungen an.

Neue Gesichtspunkte wurden dann zuerst durch MAUPAS (86—89) und später durch R. HERTWIG (89) in die Auffassung der Konjugation hineingetragen, indem sie die schon von BÜTSCHLI betonte Ähnlichkeit der Konjugation mit der Befruchtung der Metazoen durch neue Ergebnisse genauer durchzuführen imstande waren. Sie entdeckten einen der Bildung der Richtungskörper analogen Vorgang und beobachteten die Überwanderung der Kerne und deren Verschmelzung.

MAUPAS hatte schon im Jahre 1886 in zwei vorläufigen Mitteilungen seine wesentlichsten Resultate niedergelegt. In der ersten derselben trat er vor allem für die Überwanderung der Kerne ein; die zweite brachte die wichtige Entdeckung der Rückbildung von Mikronukleusteilstücken vor der Überwanderung und die Verschmelzung der Kerne nach der Überwanderung der Wanderkerne in den andern Konjuganten. Zur Untersuchung hatten *Colpidium colpoda*, *Euplotes patella*, *Paramaecium caudatum* und *aurelia* gedient.

1887 und 1888 veröffentlichte er dann die an einer großen Anzahl weiterer Formen angestellten Untersuchungen und faßte endlich 1889 die gesamten Resultate in seinem bekannten Werke: „*Sur le*

rajeunissement caryogamique des Ciliés“ zusammen und fügte Betrachtungen allgemeiner Art hinzu, die zum Teil auch schon als vorläufige Mitteilung (87^a) publiziert worden waren.

HERTWIG'S Untersuchungen (89), die in den meisten Punkten zu übereinstimmenden Resultaten führten, beschränkten sich auf *Paramaecium aurelia*.

Von *Paramaecium bursaria* hatte MAUPAS nur wenig Material, weshalb seine eigenen Beobachtungen über diese Form — wie er selbst betont — gegen die an anderen *Paramaecium*-arten gewonnenen Ergebnisse erheblich zurückstehen. Er suchte diese Lücke mit Hilfe von Figuren BÜTSCHLI'S und BALBIANI'S einigermaßen auszufüllen und mit den an verwandten Formen erhaltenen Resultaten in Übereinstimmung zu bringen. Dies führte, wie ich feststellen konnte, zu einer falschen Auffassung verschiedener Stadien; da zwar in den großen Zügen eine weitgehende Übereinstimmung im Konjugationsverlauf, besonders bei nahe verwandten Formen herrscht, dagegen im einzelnen doch Verschiedenheiten vorkommen, die von prinzipiellem Interesse sind.

Ein tieferes Eindringen in die Veränderung und die Struktur der Kerne während der Konjugation läßt uns ferner immer neue Vergleichspunkte mit analogen Prozessen in anderen Organismengruppen erkennen; aus welchem Grunde ich hoffe, daß die Ergebnisse meiner Arbeit immerhin einiges Interesse verdienen.

Um nicht in dieselben Irrtümer zu verfallen wie MAUPAS, werde ich auf die an anderen Arten erhaltenen Resultate nur eingehen, soweit sie das von mir direkt Beobachtete unterstützen; bei abweichenden Befunden jedoch stets im Auge behalten, daß nur die Untersuchung derselben Art eine berechtigte Kritik über die Vorgänge bei ihr gestattet, wenn ich es auch nicht werde umgehen können, auf einige augenscheinliche Irrtümer hinzuweisen.

Der Figurenerklärung ist ein Schema des Konjugationsverlaufs von *Paramaecium bursaria*, mit den von MAUPAS eingeführten Bezeichnungen der einzelnen Stadien beigegeben, die die Verständigung sehr wesentlich unterstützen und auch im Laufe meiner Untersuchungen angewandt werden sollen. Ich habe dort auch die Zeit des Auftretens der einzelnen Stadien nach Beginn der Konjugation notiert, und ferner angegeben, welche meiner Abbildungen den einzelnen Stadien entsprechen.

Der normale Verlauf der Konjugation.

Das Verhalten der Individuen vor der Vereinigung, sowie die Art ihrer Verwachsung miteinander, wurde schon so vielfach beschrieben, daß ich es hier wohl übergehen kann. Ich wende mich gleich der Beschreibung des Kernapparates zu, dem ich hauptsächlich meine Aufmerksamkeit widmete.

Der Mikronukleus von eiförmiger Gestalt ist bei der Vereinigung der Tiere einer oberflächlichen Vertiefung des Makronukleus eingelagert. Er besitzt eine deutliche Membran, zeigt, wie hinlänglich bekannt, streifige Struktur seines Inhalts und ist an seinem zugespitzteren Pole schwächer färbbar als an dem breiteren; er gehört demnach zu der Gruppe von Mikronuklei, bei denen chromatische und achromatische Substanz schon im ruhenden Zustand deutlich zu unterscheiden sind.

Die erste Veränderung kommt dadurch zustande, daß der MiN. (m) aus der Vertiefung des MaN. (M) herausrückt und sich etwas von letzterem entfernt (Tafel VII Fig. 1); dann wächst er nach und nach bedeutend heran, wobei seine Membran zuerst etwa die Form eines Blattes annimmt (Fig. 2a), dessen Stiel dem achromatischen Pole des Kerns entspricht; dabei krümmt sich ihre dem MaN. zugewandte Seite erst schwach, dann immer stärker und wächst gleichzeitig auch am chromatischen Pole spitz aus und so nimmt die Membran allmählich die Gestalt einer Sichel an, deren Enden, immer mehr aneinander zuwachsend, den MaN. umgreifen.

Mit diesem Wachstum der Membran gehen Veränderungen und Umlagerungen des Kerninhalts Hand in Hand, die mit dem Verhalten der Membran zweifellos in ursächlichem Zusammenhang stehen. Der chromatische Pol, der im allgemeinen dem MaN. näher zu liegen pflegt, zieht sich vorerst nur in eine kurze feine Spitze aus, die sich am MaN. zu befestigen scheint, sicher aber mit der Membran des MiN. verbunden ist. Im übrigen zeigt der Inhalt des MiN. an diesem Pole noch seine ursprüngliche Gestalt. Von dem achromatischen Pole ist zu der Zeit, in der die Membran die oben beschriebene Blattform zeigt, ein großer Fortsatz im Bogen gegen den MaN. zugewachsen (Fig. 2a u. b).

Indem diese beiden Fortsätze des MiN., besonders aber der bisher kurze Fortsatz am chromatischen Pole, immer mehr auswachsen, werden sie einander immer ähnlicher und sind schließlich kaum noch zu unterscheiden. Dabei umfassen auch sie, ebenso wie die Sichelenden der Membran, den MaN. und umschließen ihn endlich

wie ein Ring vollständig (Fig. 4 u. 5). Wollen wir beim Bilde des Ringes bleiben, so entspräche der ursprüngliche Körper des Kerns (Fig. 3 a K.) etwa einem Stein des Ringes. Ganz zutreffend ist das Bild nicht, weil die beiden Fortsätze wohl bis dicht aneinanderreichen, ja sogar aneinander vorbeiwachsen können, wie es scheint, sich jedoch nie wirklich vereinigen. Die Membran des MiN. ist dem Inhalt im Wachstum vorausgeeilt, so daß er sie nicht vollständig ausfüllt. Ursprünglich durchzieht der Inhalt die axiale Region des Kernraumes (Fig. 2 u. 3), legt sich aber bald der konkaven Seite der Membran immer dichter an, so daß auf der konvexen Seite schließlich ein großer lichter Raum entsteht, der meist ganz ungefärbt und strukturlos ist und dieselbe Lichtbrechung wie das Kanadabalsam hat. An einigen Präparaten konnte ich jedoch in ihm eine ganz feine und blasse netzförmige Struktur erkennen und auf Schnittpräparaten, die nach HEIDENHAIN mit Eisenhämatoxylin und mit Säurefuchsin gefärbt waren, färbte sich sein Inhalt rosa, ohne jedoch eine deutliche Struktur erkennen zu lassen.

Die Untersuchung der feineren Struktur des Inhalts ergab, daß der eigentliche mittlere Körper des herangewachsenen MiN. (Fig. 3 a K) sehr deutlich wabigen Bau zeigt. Zuweilen treten einige größere Alveolen in ihm auf. Den Wabenwänden sind stark färbare feinste Körnchen eingelagert. Die von dem mittleren, stärker gefärbten Körper ausgehenden Fortsätze oder Schweife machen einen mehr netzförmigen Eindruck, der meiner Ansicht nach dadurch hervorgerufen wird, daß die Alveolen in die Länge gezogen, die Wabenwände äußerst dünn und zunächst noch von färbbaren Körnchen frei sind. Auf Fig. 2 b und 3 a sieht man da, wo der Körper des MiN. in den längeren Schweif übergeht, den Übergang von unzweifelhaften Waben des Körpers in die mehr netzförmige Struktur des Schweißes, was ich für einen deutlichen Beweis der Richtigkeit meiner Annahme erachte. Die starke Färbbarkeit des mittleren Körperteils beruht auf den schon erwähnten, den Wabenwänden eingelagerten Körnchen, in welche die chromatische Substanz verteilt erscheint. Noch deutlicher wird dies auf den folgenden Stadien, bei denen die Substanz des MiN. sich lockert und den Inhalt der Membran mehr und mehr ausfüllt. Dabei verändert sich allerdings auch die Gesamtgestalt des MiN., indem die den MaN. umgreifenden Fortsätze wieder eingezogen werden, so daß der MiN. nun dem MaN. an einer Seite als bohnenförmiges, jedoch gegenüber dem Ruhezustand ansehnlich vergrößertes Gebilde anliegt. Fig. 6, 7 und 8 zeigen diese Gestaltsveränderungen des MiN. und gleichzeitig auch

die Lockerung seines Wabengerüsts, sowie die Verteilung der Chromatinkörnchen über den ganzen Kerninhalt; doch läßt sich auf den Figg. 7 und 8 noch deutlich eine mittlere körnchenreichere und daher stärker gefärbte Zone erkennen, welche jedenfalls noch eine Andeutung des früheren mittleren stärker färbbaren Körperteils ist. Hiermit leitet sich die Bildung des nun folgenden Knäuelstadiums (Fig. 9) ein. Indem die Chromatinkörnchen sich zu Fäden anordnen, ist schon auf Fig. 8 der Beginn der Fadenbildung erkennbar und auf Fig. 9 ist der ganze Kern von knäuelartig verschlungenen Chromatinfäden erfüllt, deren Entstehung aus Körnchen noch deutlich wahrnehmbar ist. Die Gestalt des MiN. ist auf diesem Stadium eine spindelförmige, d. h. sie ist wieder der Gestalt des ruhenden Kerns ähnlich geworden, während die innere Struktur weitgehende Umwandlungen erfahren hat.

Die ersten hier beschriebenen Stadien, etwa bis zu Fig. 8 würden dem Stadium A. von MAUPAS entsprechen; es sind die bisher allgemein als „Sichelstadium“ bekannten Zustände des MiN., die, sowohl von *Paramecium bursaria*, als auch von anderen Arten dieser Gattung und sonstigen Ciliaten, vielfach erwähnt wurden. Sie wurden von BALBIANI 1861 entdeckt und von BÜTSCHLI 1876 zuerst näher beschrieben. MAUPAS (89) vor allem stellte dann ihr Auftreten und ihre verschiedenartige Ausbildung bei einer großen Anzahl von Ciliaten fest. Die genannten Forscher, ebenso wie JICKELI (84), R. HERTWIG (89) u. a. sind der Ansicht, daß es Anfangsstadien der MiN.-Entwicklung sind, während GRUBER (86) mit Unrecht meinte, daß es sich um anormale Gebilde handle. HOYER'S Angaben (99), welcher sie für Gebilde erklärt, die erst nach der Überwanderung der Mikronuklei auftreten, sind wohl nur Folgen seiner ungenauen Untersuchungsmethode, die es unmöglich machte, über die Reihenfolge der Stadien eine klare Vorstellung zu bekommen.

Die innere Struktur des MiN. während dieser Phasen wurde bisher nur ungenügend beobachtet und die bedeutungsvollen Umlagerungen der chromatischen Substanz, welche endlich zur Bildung des Knäuels führen, nicht erkannt. Nur BÜTSCHLI (87—89) spricht die Ansicht aus, daß hier ein mit starker Vergrößerung des MiN. verbundenes Anfangsstadium der Teilung vorliege, dessen Entstehung und weitere Entwicklung „noch etwas unklar blieb“; doch vermutete er schon ganz richtig, daß sich aus diesen Zuständen wahrscheinlich ein Knäuel- und Schleifenstadium ableite. MAUPAS (89) hält diese Zustände im wesentlichen nur für eine Volumenvergrößerung des MiN., die dem Teilungsstadium (B) vorangehe; er gibt jedoch zu, daß eine

Grenze zwischen dem Ende des Stad. A. und dem Anfang des Stad. B. nicht festzustellen sei. Seine Zeichnungen und Beschreibungen derselben zeigen, daß auch er ihre innere Struktur nicht ganz richtig erkannte. Von *Paramaecium bursaria* hatte er nur einige wenige Phasen dieses Stadiums vor Augen, auf die ich nicht näher eingehen will; ich verweise auf seine Figuren 1—4 Tafel XIII.

Sehr berechtigt dagegen scheint mir sein Vergleich dieser Vorgänge mit dem Verhalten des Keimbläschens im Wachstumsstadium des Eis vor der Bildung der Richtungsspindel. Diese Homologie läßt sich jetzt noch weiter durchführen, nachdem einerseits die inneren Veränderungen des MiN., andererseits aber auch die des Eis während seiner Wachstumsperiode genauer erforscht wurden.

Ebenso wie es mir gelang für *Paramaecium bursaria* zu zeigen, daß mit dem Wachstum des MiN. eine Umlagerung des Chromatins und die Vorbereitung zur Chromosomenbildung der ersten Teilung Hand in Hand geht, haben verschiedene Forscher (CARNOY u. LEBRUN [99], GOLDSCHMIDT [02], HARTMANN [02] u. a.) in neuerer Zeit Umlagerungen des im Nukleolus der Ovocyte erster Ordnung aufgespeicherten Chromatins gefunden, welche die Bildung der Chromosomen der ersten Richtungsspindel einleiten.

Auf eine Durchführung dieses Vergleiches bis in die Einzelheiten der Vorgänge möchte ich vorerst verzichten, hierfür müssen weitere Untersuchungen an Eiern und Ciliaten abgewartet werden.

Nicht unerwähnt möchte ich lassen, daß hier wie dort ein völliger Neuanfang der Chromosomen eintritt, die sich, wie dies auf meinen Abbildungen am deutlichsten hervortritt, erst bei der Bildung des Knäuels aus einzelnen Chromatinkörnchen zusammensetzen, was jedoch eine Kontinuität der Chromosomen nicht unbedingt ausschließt.

Wir verließen den MiN. im Knäuelstadium der ersten Richtungsteilung und wenden uns nun zu dem weiteren Verlauf dieser Teilung. Die sehr zahlreichen, aus dem Knäuel hervorgehenden Chromosomen sammeln sich nach und nach im Äquator des Kernes an; sie sind vielfach geknickt und von unregelmäßiger Gestalt. An den Polen der Spindel werden sehr zarte Spindelfasern sichtbar (Fig. 10). Ein echtes Asterstadium, bei dem alle Chromosomen im Äquator, in der von Metazoenkernen bekannten Art angeordnet sind, fand ich nie. Der nächste von mir beobachtete Zustand war der des Diasters (Fig. 11 rechts), welcher sehr schnell in die Hantelform übergeht. Fig. 11 zeigt beide Stadien, und ich habe gerade dieses Paar zur

Darstellung gewählt, um zu zeigen, daß die Entwicklung der beiden Konjuganten nicht immer auf genau gleicher Stufe steht, was auch schon früheren Beobachtern auffiel.

Daß wir es hier wirklich mit der ersten Teilung des MiN. zu tun haben, wird, außer durch die Zeit ihres Auftretens, durch die auffallende Größe der MiN.-Spindel sicher gestellt; weitere Argumente will ich erst bei Besprechung der Stadien anführen, mit denen eine Verwechslung möglich wäre.

Figg. 5 u. 6 von MAUPAS stellen gleichfalls diese erste Teilung dar und wir sehen auch dort, daß der MiN. den MaM. an Größe übertrifft. Mit der auf meiner Fig. 12 dargestellten, vollendeten ersten Teilung ist das Stadium B. von MAUPAS beendet und es folgt nun sein Stadium C. MAUPAS' eigene Beobachtungen weisen an diesem Punkte eine Lücke auf, die er durch eine Abbildung BALBIANI's ausfüllen zu können glaubt. Er sagt hierüber p. 232 folgendes: „Je n'ai pas observé de couples au stade de division suivant C., mais nous en trouvons une bonne figure dans le premier mémoire de BALBIANI (58) pl. 4 fig. 7, sur laquelle nous voyons quatre corpuscules dans chaque conjoint. Ces quatre corpuscules dérivent évidemment du dédoublement des deux corpuscules obtenus dans le stade précédent.“

Nach meinen direkten, wiederholten Beobachtungen trifft jedoch MAUPAS' Ansicht sicher nicht zu. Auch ich habe Stadien, wie das von BALBIANI dargestellte, mehrfach gefunden und auf Fig. 29 dargestellt; diese Zustände gehören jedoch nicht hierher, sondern an das Ende des Stadiums G. oder den Anfang des Stadiums H. von MAUPAS, wo sie näher besprochen werden sollen. Zu Stadium C. können sie keinesfalls gehören, da weder ich noch einer der anderen Untersucher von *Param. bursaria* je ein normales Stadium mit drei rückgebildeten MiN.-Spindeln gesehen hat, welches notwendigerweise auf dieses vierspindelige Stadium folgen müßte, und nach MAUPAS auch folgen soll, wie er nach Analogie mit den Verhältnissen bei *Paramaecium candatum*, unter Zuhilfenahme der Figuren BALBIANI's schließt, während seine eigene Fig. 7 meiner Fig. 13, sowie zahlreichen nicht abgebildeten Präparaten und somit meinen Befunden vollständig entspricht. Nach meinen Erfahrungen ist der weitere Verlauf der Konjugation folgender:

Nachdem der MiN. die erste Teilung beendet hat, geht das eine Teilprodukt (Fig. 12 m 1) eine nochmalige Teilung ein, während das andere (m 2) zuerst seine streifige Struktur, dann seine spindelartige Gestalt verliert (Figg. 13—14) und schließlich immer blasser

und blässer, d. h. für Kernfarbstoffe weniger empfänglich wird und endlich ganz verschwindet.

Dieser Rückbildungsprozeß beginnt schon vor der neuen Teilung der MiN.-Spindel m1 und nach dem Vollzug derselben ist die zugrunde gehende Spindel m2 gewöhnlich nur noch als schwach tingierter strukturloser Körper sichtbar. Ganz gleichartig verläuft dieser Rückbildungsprozeß nicht, weshalb zuweilen wohl auch noch zu Beginn der dritten MiN.-Teilung ein Rest der Spindel m2 sichtbar ist; doch scheint dies nicht die Regel zu sein, da ich ein solches Verhalten nur einmal fand (Fig. 19), während der ersterwähnte Verlauf sich sehr häufig zeigte.

Der Verlauf der zweiten MiN.-Teilung ist auf Fig. 13—16 dargestellt. Fig. 14 zeigt den etwas vergrößerten MiN. m1 im Beginn der Bildung der Äquatorialplatte; sie beweist, wie mir scheint, deutlich, daß aus der einpoligen Kernspindel, in der der Kern zwischen diesen Teilungen verharret, die Chromosomen direkt an den Äquator wandern und macht es durchaus wahrscheinlich, daß bei dieser Teilung ein Knäuelstadium nicht auftritt.

Fig. 15 zeigt die Hantelform der gleichen Teilung und Fig. 16 das Ende derselben. Auch von diesen beiden, neu entstandenen Kernen (m1.1 und m1.2) geht der eine (m1.2) zugrunde, während der andere (m1.1) erhalten bleibt, um sich nochmals zu teilen; so wird hier das gleiche Resultat erreicht wie bei den Arten, bei welchen durch zwei aufeinanderfolgende Teilungen vier Kerne entstehen, von denen drei zugrunde gehen, während einer erhalten bleibt. Der Vorgang ist hier nur vereinfacht, indem eine nochmalige Teilung, des dem Untergange geweihten Kernes m2 unterbleibt.

Theoretisch spricht nichts dagegen, daß bei einer Art diese Teilungen nach dem von *Paramaecium caudatum* etc. beschriebenen Modus vor sich gehen, während eine nahe verwandte Art das von mir bei *Paramaecium bursaria* beobachtete Verhalten zeigt.

Man hat diese Teilungen wohl mit Recht mit den Richtungensteilungen der Metazoeneier verglichen; auch bei letzteren finden sich nebeneinander die beiden Modifikationen, daß entweder der erste Richtungskörper sich nochmals teilt, so daß im ganzen drei Richtungskörper gebildet werden — was der größeren Mehrzahl der bisher untersuchten Infusorien entspräche, oder daß diese Teilung unterbleibt und nur zwei Polkörper entstehen wie bei *Paramaecium bursaria*. Ein gleiches beschreibt MAUPAS auch bei *Spirostomum* und den Oxytrichinen, so daß also *Paramaecium bursaria* kein isoliert dastehendes Verhalten zeigt.

Mit der Richtungsteilung der Metazoen stimmt ferner überein, daß die Kerne zwischen den Teilungen nicht in den Ruhezustand zurückkehren. Die viel umstrittene Frage, ob diese Teilungen eine Reduktion der Chromosomenzahl herbeiführen, läßt sich bei *Paramaecium bursaria* nicht entscheiden, da die große Zahl der Chromosomen Zählungen unmöglich macht.¹⁾

Ehe ich auf die dritte Teilung in den stationären und den Wanderkern (Stadium D. von МАУРАС) näher eingehe, möchte ich über die Art der Rückbildung des nach der zweiten Teilung zugrunde gehenden Kernes (m 1. 2, resp. m 1. 2) einiges Wenige bemerken, indem ich gleichzeitig auf Fig. 17 u. 17a verweise. Wir sehen hier, daß die der Rückbildung anheimfallenden Kerne an ihrem achromatischen Pole, an dem sie während der Teilung mit ihren Schwesterkernen zusammenhängen, lang ausgezogen sind; es ist wohl unzweifelhaft der Rest des Verbindungsstranges, der in der Mitte zerrissen ist und dessen Hälften auf die Teilprodukte übergehen. Schon БÜТСЧЛИ (76) fand derartige geschwänzte Kapseln und МАУРАС beschreibt das gleiche. Nur über das Schicksal des Verbindungsstranges geht das Urteil der beiden Forscher auseinander. МАУРАС (89) behauptet (p. 396), daß er resorbiert werde. Jede Kernteilung sei also von einem relativ beträchtlichen Substanzverlust für die aus ihr hervorgehenden Kerne begleitet, während БÜТСЧЛИ meint, daß der Verbindungsstrang in dem neuen Kern aufgehe. Auf Grund meiner eigenen Beobachtungen glaube ich mich auf БÜТСЧЛИ's Seite stellen zu müssen, da, besonders deutlich an dem in Figg. 17, 17a u. 19 dargestellten Kernen (m 1. 2 u. m 1. 2) zu sehen ist, daß dieser Schwanz in den Kern einbezogen wird. Ich rede hier zunächst nur von den Teilungen vor der Karyogamie, auf die sich auch БÜТСЧЛИ's Figg. 5 u. 6 beziehen und möchte meine Annahme auch nur auf *Paramaecium bursaria* bezogen wissen, da mir Erfahrungen über andere Formen fehlen. Auch Fig. 19 zeigt ähnliche in Rückbildung begriffene Kerne (m 1. 2 u. m 1. 2) und daneben solche, die schon ganz strukturlos und nur noch schwach färbbar sind (m 2 u. m 2). Ich gebe diese Abbildung des gleichen Stadiums wie Fig. 18.

¹⁾ HERTWIG gibt für *Paramaecium aureliae* an, daß die Zahl der Chromosomen in den Kopulationskernen vor der Verschmelzung statt 10 nur 4–6 betrage. Wenn diese Verminderung der Chromosomenzahl, wie aus der HERTWIG'schen Darstellung hervorgeht, erst bei dem Anwachsen der Geschlechtskerne nach Ende der dritten Teilung stattfindet, so wäre dadurch die Deutung der zwei ersten Teilungen sehr erschwert. Meiner Ansicht nach sind weitere Untersuchungen, auch der normalen Teilung, nötig, ehe ein Urteil hierüber möglich ist.

um zu zeigen, daß der Zeitpunkt der Rückbildung nicht bei allen Syzygien der gleiche ist. Wir haben hier die Reduktionskörper beider Richtungsteilungen gleichzeitig vor uns, die durch die verschiedenen Stufen der Rückbildung, auf denen sie sich befinden, deutlich erkennen lassen, daß sie zwei aufeinanderfolgenden Teilungen entstammen.

Die sich weiter teilenden Kerne m 1.1. u. m 1.1. haben inzwischen ihre für diese Teilung typische Lage an der Grenzlinie beider Tiere eingenommen, welcher sie mit dem chromatischen Pole anliegen. MAUPAS will seine Fig. 7, welche meiner Fig. 13 vollständig entspricht, als Vertreter des in Frage stehenden Stadiums auffassen, macht sich aber selbst den Einwand, daß die Lage der MiN.-Spindeln dieser Interpretation einige Schwierigkeit entgegensetze, welche er dadurch beseitigen zu können meint, daß er annimmt, die Vorgänge spielten sich bei *Paramaecium bursaria* langsamer ab als bei anderen Formen. Tatsächlich aber ist die Lage der MiN.-Spindeln für dieses Stadium so charakteristisch, daß man es daran sofort erkennt und von der zweiten Teilung (Stad. C) leicht unterscheiden kann, mit der es den in Rückbildung begriffenen Körper gemeinsam hat. Wogegen die erste Richtungsteilung sowohl an der auffallenden Größe der MiN.-Spindel als an dem Fehlen von Rückbildungsspindeln erkennbar ist, so daß diese drei Teilungen, auch abgesehen von der verschiedenen Zeit ihres Eintritts, unschwer zu erkennen sind und ihre Verwechslung beinahe ausgeschlossen scheint. Der Verlauf der dritten Teilung, die zur Bildung der Geschlechtskerne führt, ist auf den Figg. 17—21 dargestellt. Nach ihrer Beendigung bleiben die beiden Wanderkerne m 1.1.2. u. m 1.1.2. an der Grenzlinie liegen und beginnen dieselbe vorzuwölben. Die nun folgende Überwanderung der Kerne ist auf Totalpräparaten nur schwer festzustellen, da sehr bald auch die stationären Kerne m 1.1.1. u. m 1.1.1. in die Nähe der Grenz wand treten und nun vier Kerne dicht neben- und übereinander liegen, ferner auch der Verlauf der Grenz wand und deren Zugehörigkeit zum einen oder andern Tier nicht leicht zu ermitteln ist. Ich habe auf Fig. 22 ein solches Stadium gezeichnet und in Fig. 22a und b nochmals Einzelskizzen der MiN. bei hoher und tiefer Einstellung gegeben. Wir sehen bei 22a wie der Wanderkern des rechten Tieres m 1.1.2. die Scheidewand durchbricht, um in das linke Tier überzuwandern; während bei b der Wanderkern des linken Tieres die Scheidewand erst vorwölbt.¹⁾

¹⁾ Zu einem völlig einwandfreien Urteil über den Verlauf der Wand, an welcher die beiden Konjuganten verwachsen sind, konnte ich nicht gelangen, dies läßt sich nur an Querschnitten durch Syzygien gewinnen, die ich bisher nicht untersuchte.

Direkt beobachtet wurde die Überwanderung der Wanderkerne bisher überhaupt nicht. HEKRWIG bemerkt hierzu: „Den Austausch der Wanderkerne kann man nicht am lebenden Tier beobachten, sondern nur aus einem sorgfältigen Studium zahlreicher abgetöteter Entwicklungsstadien erschließen; hierbei aber eine große Genauigkeit und Sicherheit der Untersuchung erreichen, wenn man das außerordentlich gesetzmäßige Lageverhältnis der Kerne gut im Auge behält.“ Wenn man dies auch angeben wollte, so ist eine vollständige Sicherheit bei der Ähnlichkeit der stationären und der Wanderkerne nicht zu erlangen und selbst MAUPAS' Abbildungen von *Paramecium caudatum* lassen immerhin noch Zweifel zu. Ich kam schließlich zu der Überzeugung, daß nur gut geführte Schnittpräparate einwandfreie Resultate liefern können, und es gelang mir auch ein sehr geeignetes Präparat zu erhalten, dessen Medianschnitt in Fig. 49 Taf. IX abgebildet ist. Es ist nach HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylinmethode behandelt, dann mit Säurefuchsin nachgefärbt, und zeigt einen von dichtem Protoplasma umgebenen Kern in Spindelform. Von dem Protoplasma kann man nicht sagen, ob es dem einen oder dem andern Tier angehört; oder besser gesagt: wir sehen, daß während der Überwanderung Verschmelzung der beiden Plasmaleiber an der Übertrittsstelle stattfindet, und eine Mischung derselben herbeiführt.

Nach dem Übertritt des Wanderkerns in das Nachbarier ist von den zugrunde gehenden MiN.-Spindeln meist nichts mehr zu sehen und nur in Ausnahmefällen bleiben sie noch länger erhalten.

Der Wanderkern (Fig. 23 m 1. 1. 2.) bewegt sich nach der Überwanderung auf den stationären Kern (m 1. 1. 1.) zu, der meist noch in der Nähe der Grenzlinie liegt, worauf beide verschmelzen (= μ). Diese Vereinigung geschieht jedoch zunächst nicht in der ganzen Länge der Spindeln, sondern nur mit deren achromatischen Polen, die spitz auslaufen, während die chromatischen Pole abgerundet sind und unvereinigt bleiben, so daß man die beiden Spindeln noch deutlich erkennt. Ich habe dieses Stadium erst als Übersichtsbild dargestellt (Fig. 23 u. 24), um die Lage der Kerne zu zeigen, hierauf wurden die Syzygien in Nelkenöl zerklopft und so die Kernpaare isoliert und ohne das störende Protoplasma sowie die Zoochlorellen nochmals untersucht und abgebildet (Fig. 24 a), so daß eine Täuschung ausgeschlossen ist.

Eine vollständige Verschmelzung der Kerne findet während der ganzen ersten Kernteilung, die auf die Karyogamie folgt, nicht statt. Diastereustadien und auch Hantelformen dieser Teilung lassen die

chromatischen Bestandteile sowie die Spindelfasern beider Komponenten noch deutlich gesondert erkennen (Fig. 25 u. 26).

Auch dieses ist wieder ein Moment, welches für den Vergleich der Konjugation mit dem Befruchtungsprozeß der Metazoen nicht ohne Bedeutung ist, bei welchem der Furchungskern, wie dies von v. BENEDEK für *Ascaris megalcephala* zuerst nachgewiesen wurde, die Chromosomen während der ersten Teilung der beiden Geschlechtskerne gesondert zeigt oder doch zeigen kann. R. HERTWIG hat für *Paramaecium aurelia* schon das gleiche festgestellt.

Während dieser ersten Teilung der kopulierten Kerne sind beide Konjuganten stets noch fest vereint, während sie bei der darauf folgenden Teilung oft schon getrennt oder in Trennung begriffen sind, wie z. B. auf Fig. 30; doch finden sich auch in noch fest verbundenen Syzygien schon zweimal geteilte Kerne (Fig. 28 rechts u. Fig. 29). Ein ganz gleiches Stadium wie Fig. 29 bildet BALBIANI (58) auf Fig. 7 Taf. 4 ab, welche, wie schon erwähnt, von MAUPAS irrtümlich als Stadium C gedeutet wird, was ihn zu der irrigen Ansicht verleitete, daß die beiden aus der ersten Teilung des MiN. hervorgehenden Spindeln sich nochmals teilten. Ich habe schon oben S. 213 die Gründe erörtert, welche eine solche Deutung unzulässig erscheinen lassen. Der Zeitpunkt der Trennung der Syzygie wechselt ja auch bei anderen Ciliaten. MAUPAS berichtet dies z. B. von *Paramaecium aurelia*. Zuweilen mag die lange Vereinigung der Tiere auch mit der Temperatur zusammenhängen. Ich konnte nämlich feststellen, daß die im Frühjahr kultivierten Tiere mitunter 3—4 Tage vereint waren und dann in jedem Konjuganten vier karyogamische Spindeln enthielten. Im Sommer, bei höherer Temperatur, beobachtete ich dies nur einmal bei Syzygien, die eine Nacht im Eisschrank zugebracht hatten. Da MAUPAS stets bei hoher Temperatur arbeitete, konnte er solche Stadien wie Figg. 28 u. 29 nicht finden, was seinen Irrtum leicht verständlich macht.

Ein zweiter Grund, weshalb man die Konjuganten kurz nach der Trennung auf etwas verschiedenem Stadium (Fig. 31 u. 32) antrifft, ist der, daß die beiden Exkonjuganten nicht immer gleich weit entwickelt sind (Fig. 28).

Die von MAUPAS und R. HERTWIG beschriebenen spindelförmigen Anschwellungen der Verbindungsstränge bei der zweiten Teilung nach der Karyogamie konnte ich gleichfalls beobachten (Fig. 31). Ihr Schicksal blieb mir unklar. Erst vermutete ich, daß ein blasser Körper neben dem alten MaN. den Rest derselben darstelle (Fig. 32), mußte diesen Gedanken aber fallen lassen, als ich bei den noch im

Hantelstadium befindlichen Kernen einen solchen gleichfalls fand (Fig. 31). So kann ich leider über das Schicksal des Verbindungsstranges und über die Herkunft des erwähnten blassen Körpers nichts ansagen. Der erwähnte blasse Körper wurde allerdings nur relativ selten angetroffen.

Das weitere Schicksal der vier Teilprodukte des kopulierten Kernes wurde verschieden gedeutet. Ich werde nur auf die *Paramecium bursaria* speziell betreffenden Arbeiten hinweisen, da auch in diesen Stadien, selbst bei den verschiedenen *Paramecium*-arten eine große Mannigfaltigkeit herrscht.

Vorerst möchte ich meine eigenen Resultate mitteilen, da dieselben lückenloser als die meiner Vorgänger sind.

Die vier zunächst gleichen spindelförmigen Kerne (Fig. 32) liegen zu zwei und zwei in der vorderen und hinteren Region des Exkonjuganten und ähneln jetzt in Form und Struktur sehr dem ruhenden MiN. Zwei von ihnen verändern sich auch weiterhin nur sehr wenig; sie nehmen nur etwas an Größe ab und werden zu Mikronuklei, während ihre Schwesterkerne, die sich zu neuen Makronuklei umbilden, aus der ursprünglich ovoiden Form in eine mehr kugelige übergehen, etwas größer werden und gleichzeitig ihre frühere Struktur und Färbbarkeit allmählich verlieren. Fig. 33 [μ 1. 2 u. μ 2. 1.] zeigt den Beginn dieser Veränderung. Die chromatische Substanz ist in Körnchenreihen angeordnet, die netzartig untereinander verbunden sind; nur an einem Pole ist sie noch dichter angehäuft. Entsprechende Kerne, vielleicht etwas früheren Stadiums stellen die Figg. 52 a, b und c bei 1500facher Vergrößerung dar.

An einem Schnitt, der die beiden Pole des Kernes trifft (Fig. 52 c), sieht man, daß der Pol, an dem die chromatische Substanz noch dichter angeordnet ist, streifige Struktur, ähnlich der des ruhenden MiN., zeigt, die in der Mitte mehr in eine netzförmige mit verdickten Knotenpunkten übergeht. Querschnitte durch den chromatischen Pol (Fig. 52 a) zeigen dann ferner, daß die stäbchenförmigen Gebilde, die wir im Längsschnitt durch den chromatischen Pol fanden, den Knotenpunkten einer achromatischen Grundsubstanz eingebettet sind. In zwei Dritteln des Kernes sind die Waben der Grundsubstanz grobmaschiger und die Chromatinelemente erscheinen netzförmig (52 b) wie auf dem Längsschnitt (52 c).

Betrachten wir Längs- und Querschnitte durch den chromatischen Pol, so drängt sich uns die Vermutung auf, daß auch die chromatischen Elemente des ruhenden MiN., welche demselben ein ganz ähnliches streifiges Aussehen verleihen, wie wir es hier an dem

chromatischen Pole noch finden, eine gleiche oder sehr ähnliche Struktur besitzen, d. h. daß sie aus sehr dicht gelagerten stäbchenförmigen Gebilden bestehen, die einer äußerst feinwabigen und daher nicht mehr erkennbaren Grundsubstanz eingelagert sind.

Die Abnahme der Färbbarkeit der chromatischen Substanz oder ihre gleichmäßigeren Verteilung durch den sich vergrößernden Kern schreitet immer weiter fort, bald sitzt nur noch ein kleiner Rest kappenförmig einem Pole des Kernes auf (Fig. 34) und auch dieser verschwindet schließlich völlig.

Inzwischen haben diese beiden neu entstehenden MaN. etwa die Größe des alten MaN. erreicht und legen sich ihm schließlich dicht an. Zu diesem Zeitpunkte sind sie so schwach färbbar, daß man sie von dem umgebenden Plasma nur schwer unterscheiden kann; ihr Inneres erscheint völlig homogen und läßt keine Struktur erkennen (Fig. 35).

Der alte MaN. hat bisher im ganzen Verlaufe der Konjugation seine mehr oder weniger längliche Gestalt, sowie seine innere Struktur im wesentlichen bewahrt. Er ist von wabigem Bau und zeigt zuweilen auf mit Eisenhämatoxylin gefärbten Schnittpräparaten granulartige Einschlüsse von wechselnder Größe und Gestalt (Fig. 49), die jedoch vielleicht nur als Kunstprodukte aufzufassen sind, da sie bei anderer Färbung nie, bei Eisenhämatoxylinbehandlung nicht immer sichtbar wurden (Fig. 51). Siehe auch Fig. 32 Struktur des MaN. bei saurer Alaunkarminfärbung *in toto*.

Nach einiger Zeit wird jedoch das Bild ein völlig anderes. Die bis dahin schwach färbbaren neuen Makronuklei wachsen noch weiter heran und beginnen wieder Kernfarbstoffe in stärkerem Maße zu speichern; gleichzeitig tritt in ihnen eine Struktur auf, die derjenigen des alten MaN. entspricht, wie wir sie eben schilderten (Fig. 37 u. 37 a). Jetzt hat auch letzterer (Fig. 37 u. 37 a, aM) bedeutsame Veränderungen erfahren. Er hat nicht nur an Größe abgenommen, sondern auch seine längliche Gestalt mehr und mehr verloren und sich völlig abgekugelt. Hand in Hand mit diesem Größe- und Gestaltswechsel hat auch seine Struktur sich verändert. In seinem Innern treten zahlreiche helle Vakuolen auf, die, wie ich sogleich näher begründen werde, von Flüssigkeit erfüllt sind. Je mehr diese offenbare Rückbildung des alten MaN. fortschreitet, nehmen Größe und Färbbarkeit der neuen Makronuklei zu.

Stehen diese beiden gleichzeitig verlaufenden Prozesse in einem ursächlichen Zusammenhange miteinander, oder handelt es sich dabei nur um ein zeitliches Zusammentreffen?

Schon die auffallende Annäherung der neuen Makronuklei an den alten und die mehrere Tage dauernde dichte Anlagerung an ihn, die ein so typisches und häufig zu beobachtendes Bild darbietet, daß es, wie ich später noch mitzuteilen habe, auch die Aufmerksamkeit früherer Beobachter erregte und z. T. zu besonderen Deutungen Veranlassung gab, legte die Frage nahe, ob nicht der alte MaN. in irgend welcher Weise an der Bildung der neuen beteiligt sei? Das in Fig. 37 und 37a dargestellte Präparat scheint diese Vermutung zu bestätigen.

Wir sehen, daß die neuen MaN. (nM^1 n. nM^2), die in der Nähe des alten (aM) liegen, diesen an Größe bereits übertreffen; sie haben im Innern schon die Struktur eines typischen MaN.; außen sitzen ihnen an mehreren Stellen helle Kalotten an. Der alte MaN. ist von Flüssigkeitsvakuolen erfüllt und an seiner Peripherie treten einige derselben nach außen. Diese hervortretenden Tropfen zeigen eine ganz auffallende Übereinstimmung mit den den neuen Kernen aufsitzenden Kappen und machen es recht wahrscheinlich, daß sie zum Aufbau der neuen MaN. beitragen, daß also der alte MaN., während er zugrunde geht, einen Teil seiner Substanz an die neuen abgibt.

Ob die austretenden Tropfen gelöste chromatische Substanz darstellen, ob dieselbe dann direkt vom neuen Kern aufgespeichert wird oder erst ins Plasma übergeht, das alles sind Fragen, auf deren Beantwortung ich verzichten muß. — Ich wollte nur meine Beobachtungen mitteilen und die Vermutungen, welche sich an dieselben knüpfen. Im ferneren Verlauf finden wir den alten MaN. von einer großen zentralen und häufig noch von zahlreichen peripheren Vakuolen erfüllt; die neuen MaN. sind jetzt bedeutend größer als er, die neuen MiN. noch unverändert. Jetzt ist der Exkonjugant zu seiner ersten Teilung bereit.

Die erste ausführliche Schilderung dieser Umbildungen der Kerne der Exkonjuganten gab BÜTSCHLI (76); er hat die Hauptstadien in der Veränderung der MiN.-Kapseln richtig beobachtet und in seinen Figg. 9, 10 und 11, Taf. VII dargestellt; sein Urteil über das weitere Schicksal der Kerne, welches von dem meinigen abweicht, scheint mir, nach seinen Abbildungen 16, 17 und 19 zu schließen, daher zu rühren, daß die Tiere sich inzwischen ohne sein Wissen geteilt hatten; diese Vermutung drängte sich mir schon bei Betrachtung der Figuren auf und wurde zur Gewißheit, als ich durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. BÜTSCHLI seine Notizen von 1875 zur Einsicht erhielt, denen ich entnehmen konnte, daß die Tiere sich

vermehrt haben müssen. Bei Besprechung der ersten Teilung des Exkonjuganten sollen die betreffenden Figuren BÜTSCHLI'S näher erläutert werden.

Seine Ansicht, daß der alte MaN. mit dem einen der neuen verschmilzt, wird auch von BALBIANI (82) und GRUBER (88) für *Paramaecium bursaria* geteilt. MAUPAS (81) gibt zu, daß eine derartige Anschauung berechtigt ist. Er sagt: „Je n'essayerai pas de contester cette manière de voir qui n'a rien d'improbable contre elle.“ Seine eignen Erfahrungen lassen ihm allerdings vermuten, daß der alte MaN. zuweilen verschwinde, ohne am Anfbau des Neuen teilzunehmen.

Die Annahme, daß eine Verschmelzung der neuen MaN. mit dem alten MaN. stattfindet, schien mir auch durch Stadien, wie sie Fig. 35 dargestellt, nahe gelegt und ich neigte mich dieser Auffassung so lange zu, als ich nichts über das weitere Schicksal des alten MaN. und die Entwicklung der neuen wußte. Da letztere aber ihre volle Ausbildung erreicht haben, während der erstere noch erhalten ist, so ist eine direkte Verschmelzung der Kerne ausgeschlossen.

Die Umbildung der MiN. hatte schon MAUPAS in den Hauptzügen richtig beobachtet und beurteilt; seine Abbildungen sind etwas schematisch, lassen sich aber doch leicht mit meinen Abbildungen identifizieren. Einige der von mir gefundenen Übergangsstadien fehlen und auch über die nun folgende erste Teilung äußert sich MAUPAS nur vermutungsweise. Auch von den andern Forschern, welche die Konjugation von *Paramaecium bursaria* studierten, ist sie nicht beobachtet worden und die aus ihr hervorgehenden Tiere wurden zum mindesten nicht als solche erkannt.

Wie schon eingangs erwähnt, erforderte es auch bei mir große Geduld, ehe ich nach vielen vergeblichen Bemühungen einen gerade in der ersten Teilung befindlichen Exkonjuganten fixieren konnte; denn selbst nachdem mich das Studium der normalen Teilung darauf hingewiesen hatte, daß dieselbe bei *Paramaecium bursaria* in früher Morgenstunde geschieht, danerte es doch viele Tage, bis ich den richtigen Moment erfaßte, da Tag und Stunde der ersten Teilung nicht völlig konstant sind. Im ganzen gelang es mir zehn Tiere während dieser Teilung und eine größere Anzahl kurz nach Beendigung derselben zu fixieren, so daß kein Zweifel über ihren Verlauf bestehen kann.

Zunächst einige Worte über den Zeitpunkt, zu dem sie eintritt.

Von den 36 Tieren, bei denen ich ihn annähernd¹⁾ genau bestimmen konnte, teilten sich:

6 Tiere höchstens	2—3 Tage nach Auflösung der Konjugation,						
22 "	"	$3\frac{1}{2}$ — $4\frac{1}{2}$	"	"	"	"	"
5 "	"	5	"	"	"	"	"
2 "	"	8	"	"	"	"	"
1 "	"	11	"	"	"	"	"

Einen Grund für dieses verschiedene Verhalten vermag ich nicht anzugeben. Zuweilen verhielten sich die aus derselben Syzygie hervorgegangenen Tiere gleich oder doch nahezu gleich; so fixierte ich z. B. einmal ein Tier, welches schon durch äußerliche Einschnürung des Körpers zeigte, daß es sich in Teilung befand, am Morgen um $\frac{3}{4}$ 5 und $\frac{1}{4}$ Stunde später das zweite Individuum derselben Syzygie, auch dieses befand sich, wie die Betrachtung der Kerne ergab, in einem frühen Stadium der Teilung. In anderen Fällen wiederum ging die Teilung des einen Tieres einer Syzygie der des anderen um mehrere Tage voraus, obgleich beide in gleicher Weise ernährt und bei gleicher Temperatur kultiviert wurden.

Über die Stunde, zu der die Teilung stattfindet, kann ich Genaueres natürlich nur für die zehn Exemplare aussagen, die es mir gelang, während derselben zu fixieren.

Fünf teilten sich zwischen $\frac{1}{2}$ 5 u. 5 Uhr a. m., vier zwischen 6 u. $6\frac{1}{2}$ Uhr a. m. und eins 4 Uhr p. m., so daß man im allgemeinen über den Zeitpunkt der ersten Teilung von *Paramecium bursaria* aussagen kann, daß sie bei einer mittleren Temperatur von 16—18° und bei anscheinend guter Ernährung meist $3\frac{1}{2}$ — $4\frac{1}{2}$ Tag nach Auflösung der Konjugation morgens zwischen $\frac{1}{2}$ 5 u. $\frac{1}{2}$ 7 Uhr stattfindet.

Die oft komplizierten Kernverhältnisse der aus dieser Teilung hervorgegangenen Tiere sind erst dann zu verstehen, wenn man den Verlauf der Teilung selbst studiert hat, der in verschiedener Weise vor sich gehen kann.

Entweder verhalten sich die Kerne so, wie MAUPAS nach Analogie mit *Paramecium aurelia* annehmen zu dürfen glaubte; d. h. die vorhandenen zwei neuen Makronuklei und zwei neuen Mikronuklei verteilen sich einfach auf die beiden Sprößlinge, so daß die normalen Verhältnisse wieder eintreten; dabei übernimmt der eine Teilsprößling den alten MaN., von dem sich Spuren auch zuweilen noch bis zur zweiten Teilung erhalten. Sein Aussehen kann, wie schon

¹⁾ Der Fehler dieser Angaben kann 12—16 Stunden nicht überschreiten. ist aber wahrscheinlich geringer.

erwähnt, ein verschiedenes sein; er enthält entweder nur eine große zentrale oder sehr zahlreiche kleine Vakuolen.

Fig. 38 zeigt einen solchen Teilungsvorgang und Fig. 41 a würde dem einen der aus derartiger Teilung hervorgegangenen Sprößlinge entsprechen, während der andere ganz normale Verhältnisse zeigt. Diesen Teilungsmodus konnte ich jedoch nur selten beobachten. Meist teilte sich gleichzeitig der eine der beiden Mikronuklei und es konnte dann die Verteilung der Kerne auf die beiden Teilsprößlinge wieder zwei Modifikationen aufweisen.

Entweder erhielt:

Tier a: einen neuen MaN, die Hälfte des geteilten MiN, und den alten MaN. (Fig. 41 a);

Tier b: einen neuen MaN, und zwei Mikronuklei, den einen ungeteilten und die Hälfte des anderen (Fig. 41 b);

oder es erhielt:

Tier a: einen neuen MaN., zwei Mikronuklei und den alten MaN. (Fig. 42);

Tier b: einen neuen MaN. und einen MiN.

In dem letzteren Falle waren bei Tier b am Ende der Teilung schon normale Verhältnisse eingetreten, während Tier a eine Überfülle von Kernen zeigte, die beim ersten Anblick, und ohne Kenntnis des Verlaufs der Teilung, befremdet und den Gedanken an anormale Verhältnisse nahe legt. Doch ist durch meine zahlreichen übereinstimmenden Befunde an gut ernährtem Material sicher gestellt, daß diese beiden Modi der Teilung nebeneinander vorkommen und weder der eine noch der andere als anormal anzusehen ist.

Welch äußere oder innere Umstände diese Verschiedenheiten bedingen, vermag ich nicht zu entscheiden, da auch hier wieder scheinbar ganz gleichen Verhältnissen unterworfenen Tiere verschiedenes Verhalten zeigten, während verschiedene Vorbedingungen zuweilen zu übereinstimmenden Resultaten führten.

Die wechselnde Verteilung der Kerne auf die beiden Teilsprößlinge scheint mehr zufällig, d. h. durch die Lage des sich nicht teilenden neuen MiN. bedingt zu sein. Liegt derselbe z. B. wie in Fig. 40 (n. m. 2), so ist schwer zu entscheiden, welchem der beiden Sprößlinge er zufallen wird.

Wir sehen demnach in einer Anzahl von Tieren am Ende dieser ersten Teilung die normalen Verhältnisse noch nicht wieder hergestellt.

Auf diese folgt nun sehr rasch, d. h. nach $\frac{1}{2}$ —1 Tag, die zweite Teilung und es wird daher nicht verwundern, daß auch bei dieser normale Verhältnisse noch nicht immer eingetreten sind. Entweder kann die vollständige Rückbildung des alten MaN. sich verzögern oder der überschüssige MiN. bei der zweiten Teilung und wenn derselben schnell eine dritte folgt, auch während dieser erhalten bleiben (Fig. 43).

So isolierte ich z. B. von zwei am 2. Juni $\frac{1}{2}$ 7 Uhr morgens getrennten Konjuganten einer Syzygie je einen in einem Uhrschildchen; am 5. morgens 6 Uhr fanden sich in jeder Schale zwei Tiere, von denen ein Paar fixiert wurde und in Fig. 41 a u. b abgebildet ist. Am 6. morgens 9 Uhr fanden sich in der Parallelkultur vier Tiere, die, wie sich bei der Untersuchung herausstellte, sich sämtlich in Teilung befanden; d. h. also in der dritten Teilung; zwei von ihnen zeigten erst eine schwache Vergrößerung des MiN., Nr. 3 ein typisches Diasterstadium, Nr. 4 einen MiN. im Hantelstadium und daneben den noch wohlhaltenen, überzähligen MiN. (Fig. 43); doch ist anzunehmen, daß normale Verhältnisse auch hier sehr bald eintreten und im allgemeinen schon bei der zweiten Teilung nach Trennung der Syzygie wieder hergestellt sind.

Es erübrigt jetzt nur noch die BÜTSCHLI'schen Abbildungen zu identifizieren, von denen ich schon bemerkte, daß sie Tiere nach der ersten Teilung darstellen. Es handelt sich um die Figg. 16, 17 u. 19 seiner Tafel VII. Fig. 16 u. 17 scheinen meiner Fig. 41 a zu entsprechen, d. h. also einen alten und einen neuen MaN. und je einen MiN. zu enthalten, der in Fig. 16 sich vielleicht eben zur zweiten Teilung anschickt. Makronuklei, wie den auf BÜTSCHLI's Fig. 19 dargestellten, fand ich auch auf meinen Präparaten; er macht allerdings den Eindruck als sei er das Verwachungsprodukt zweier Kerne und besonders in Kombination mit den Figg. 16 u. 17 lag eine solche Annahme nahe. Doch beweisen meine Präparate, daß dies nicht der Fall sein kann, da der sich rückbildende MaN. in dem einen der von mir beobachteten derartigen Fälle sicher in dem aus der gleichen Teilung hervorgegangenen Schwertertier enthalten war. Ich möchte die den neuen MaN. durchquerende Furche daher nur für ein bei der Präparation entstandenes Kunstprodukt halten.

Hiermit wäre ich am Schlusse meiner Mitteilung über den normalen Verlauf der Konjugation von *Paramecium bursaria* angelangt

und ich hoffe, daß ich durch die fast lückenlose Folge der beobachteten Stadien imstande war, größere Irrtümer zu vermeiden.

An der Hand der vorliegenden Abbildungen und Schematas wird es leicht möglich sein, auch einzelne aufgefundene Stadien zu identifizieren, und die Klarheit und Einfachheit der Verhältnisse machen *Paramaecium bursaria*, wie mir scheint, zu einem weit geeigneteren Typus der Konjugation als *Paramaecium caudatum*, welches bisher stets gewählt wurde.

Ich hatte bis zur zweiten Teilung des MiN. vor der Karyogamie nach Schilderung der Kernverhältnisse, stets auf parallele Erscheinungen bei der Befruchtung der höheren Tiere hingewiesen. Für die folgende Teilung in weiblichen und männlichen Vorkern (oder stationären und Wanderkern) sowie deren Verschmelzung habe ich dies noch nachzuholen.

O. HERTWIG leitet den Abschnitt über die Morphologie der Befruchtung in seinem Werke: „Zelle und Gewebe“ mit den Worten ein:

„Bei drei Objekten ist bisher der Befruchtungsprozeß am eingehendsten bis in das feinste Detail hinein verfolgt worden, am tierischen Ei, am Embryosack der Phanerogamen und bei den Infusorien. Trotzdem die drei Objekte den verschiedenen Reichen der Organismenwelt angehören, zeigen sie uns eine wunderbare Übereinstimmung in allen einzelnen Teilen der Befruchtung.“

HOYER hält (in seiner schon mehrfach erwähnten Arbeit über *Colpidium colpoda*) diese Aussicht für zu optimistisch.

Er bemerkt dazu: „Für die Richtungsteilungen mag dieser Satz noch seine Geltung behalten; mit welchem Stadium des Befruchtungsvorganges soll aber die nächste Kernteilung der Ciliaten, welche zur Bildung des Wanderkerns und des stationären Kerns führt, in Parallele gesetzt werden?“

Schon R. HERTWIG betonte diese Verschiedenheit. Da er die Schwierigkeit nicht beseitigen kann, nämlich: „daß bei dem Ei von vier Kernen einer zum Eikern wird, bei den Infusorien dagegen der vierte Kern sich noch einmal teilen muß, ehe der dem Eikern physiologisch vergleichbare stationäre Kern entsteht,“ so möchte er annehmen, daß die Reifungsprozesse der Infusorien und diejenigen der Metazoen eier unabhängig voneinander entstanden sind und ihre Ähnlichkeit nur gleichartigen physiologischen Bedingungen verdanken.

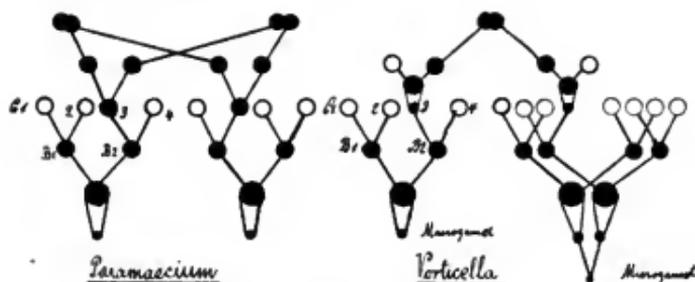
Ich gebe die Tatsache zu, daß sich für die letzte Teilung des MiN. der Ciliaten bei den Metazoen keine Parallele findet, doch kann ich mich der Schlußfolgerung R. HERTWIG's nicht ganz anschließen und komme darauf später noch zurück.

Andere Autoren hingegen meinten eine Parallelerscheinung für die dritte Teilung des MiN. bei den Metazoen zu finden. BOVERI (91) äußerte die Ansicht, diese Teilung des MiN. sei mit der ersten Furchungsteilung des Eies in Parallele zu setzen, doch wurde dieselbe dadureh unhaltbar, daß die zum Ausgangspunkt gewählte Kopulation (resp. totale Konjugation) der *Noctiluca*, wie sie JSCHIKAWA (91) beschreibt, sich nach den Untersuchungen DOFLEIN's (00) als Teilung erwies; ich will daher nicht näher darauf eingehen.

GIARD (90) endlich glaubt in seiner Arbeit: „Sur les globules polaires et les homologues de ces éléments chez les Infusoires ciliés“ eine Homologie feststellen zu können, die ich für verfehlt halte.

Indem ich mich hierüber etwas ausführlicher äußere, will ich gleichzeitig meine eigene Meinung über die Deutung der dritten Teilung des MiN. erörtern.

GIARD ist der Ansicht, daß die dritte Teilung des MiN. der zweiten Richtungsteilung homolog sei. Er sagt: „Le second globule polaire est en effet le noyau frère du pronucleus femelle“ und fährt ungefähr in folgendem Sinne fort, wozu ich, um die Verständigung zu erleichtern, die Schemata der Konjugation von *Paramecium caudatum* und *Vorticella* (nach MAUPAS) beifüge, an welchen GIARD seine Ansichten erläutert.



Schema I.

Sind wie bei den *Paramecien* und der Mehrzahl der Ciliaten zwei Kopulationskerne in jedem Konjuganten, so besitzt einer dieser Kerne dem anderen gegenüber nach GIARD die Bedeutung des zweiten Polkörpers. Bei allen Metazoen sei der zweite Polkörper rudimentär, ebenso bei den *Vorticellen*, deren Verhalten sich dem der Mehrzelligen am meisten nähert. Der erste Polkörper entsteht durch Teilung des Kernes B. 2 in C. 3 u. 4. Der nochmaligen Teilung des

ersten Polkörpers vieler Metazoen entspräche die Teilung des Kernes C. 4 bei den Euplotinen und Oxytrichinen; der Kern B. 2 sei dem Eikern (vor der Bildung der Richtungskörper) und der ihm morphologisch gleichwertige Kern B. 1 den Nährzellen im Ei der Insekten etc. vergleichbar. Die von MAUPAS aufgestellten Homologien des Stadiums A. mit dem Wachstum des Eies, sowie der Teilungen B. u. C. mit den Richtungsteilungen seien zu verwerfen, weil MAUPAS von einem ganz willkürlichen Stadium ausgehe, wozu er nur durch die Ähnlichkeit des Stadiums A. der Ciliaten mit der Wachstumsperiode des Eies veranlaßt werde, welche Ähnlichkeit aber, wie das Wachstumsstadium des Kernes C. 3 der Vorticelliden beweise, nicht als ausschließliches Charakteristikum gerade des oben erwähnten Stadiums A. anzusehen sei.

Zunächst muß ich gegen diese Auffassung GIARD's einwenden, daß mir der von MAUPAS gewählte Ausgangspunkt weit weniger willkürlich gewählt scheint als derjenige, welchen GIARD annimmt. Einmal ist die merkwürdige Sichelform des MiN. im Stadium A. sehr charakteristisch für die Ciliaten zu Beginn der Konjugation und ferner besitzt sie auffallende Ähnlichkeiten mit dem Eikern während seiner Wachstumsperiode, weshalb dieses Stadium nach meiner Ansicht den sichersten und wahrscheinlichsten Ausgangspunkt für Vergleiche bildet. Ich möchte dem, was ich im Anschluß an meine Untersuchungen schon oben p. 212 hierüber erwähnte, noch weiter hinzufügen, daß diese Umbildungsprozesse des Eikerns und des MiN. auch darin einander gleichen, daß sie eine große Pause zwischen zwei Teilungen des Kerns verursachen, und daß, im Gegensatz hierzu die beiden nächsten Teilungen (die sogen. Richtungsteilungen) ohne ein Ruhestadium des Kerns aufeinanderfolgen.

Im Makrogameten der Vorticellinen, die die Hauptstütze der GIARD'schen Theorie bilden, liegen die Verhältnisse ebenso. Das Größerwerden des Kernes C. 3 scheint mir nach den Abbildungen MAUPAS' nur der Beginn der nächsten Teilung zu sein, zeigt aber durchaus keine Ähnlichkeit mit dem Stadium A., wie GIARD meint. Die Mikrogameten hingegen weisen so viele, durch ihre erst sekundär erworbene geschlechtliche Differenzierung abgeänderte Charaktere an, daß sie für Vergleiche mit den Metazoen, welche phylogenetisch jedenfalls keine direkten Beziehungen zu den Vorticellinen haben, nicht verwendbar sind.

Auch die Rückbildung des zweiten Kopulationskernes der Vorticellinen ist meiner Ansicht nach nur ein Beweis dafür, daß ihre totale Konjugation aus der partiellen der übrigen Ciliaten hervor-

ging und daher nur für die Phylogenie dieser Gruppe von Interesse ist; sie darf aber durchaus nicht als ein den Metazoen homologes Verhalten betrachtet werden, da die Metazoen nur aus gemeinsamer Wurzel mit den Infusorien entstanden, zu denken sind, was auch GIARD zugibt. Sie haben sich von letzteren aber, meiner Ansicht nach, nicht so spät, wie dies GIARD anzunehmen scheint, sondern schon vor Ausbildung der partiellen Konjugation getrennt.

BÜTSCHLI führt die eben ausgesprochenen Vorstellungen schon in seinem Protozoenwerke (p. 1598) aus und fügt die Phylogenie der Befruchtungsvorgänge betreffend, hinzu, was ich hier in etwas abgeänderter Form wiedergebe. Alle drei Reiche: Infusorien, Metazoen und Metaphyten stammen wahrscheinlich von Formen mit totaler Konjugation (Kopulation) ab; für die Mehrzelligen bot dieselbe die größten Vorteile und wurde beibehalten, da mit Eintritt der Arbeitsteilung zwischen Geschlechts- und Gewebezellen für eine reichliche Vermehrung und Ernährung der ersteren so gesorgt war, daß durch die Ausbildung konjugativer Prozesse kein Vorteil erwachsen wäre — ganz abgesehen davon, daß die Differenzierung der Geschlechtszellen bei den Metazoen und Metaphyten ein derartiges Verhalten ausschloß — während bei den Protozoen die Konjugation über die Kopulation triumphierte, weil sie die Individualitäten beider Konjuganten erhielt.

Nach dieser Betrachtungsweise scheint es sehr wahrscheinlich, daß die Metazoen eine der partiellen Konjugation angepaßte dritte Teilung in die beiden Kopulationskerne nie besessen haben können. Da ferner in ihrer Ahnenreihe eine solche partielle Konjugation, aller Wahrscheinlichkeit nach, nie vorkam, kann auch der zweite Richtungskörper der Metazoen unmöglich als ein rudimentärer Wanderkern der Ciliaten aufgefaßt werden. Sind wir aber zu dieser Erkenntnis gelangt, so können wir die Stadien A., B., C. von MAUPAS ohne jeden Zwang in der von MAUPAS, R. HERTWIG, HÄCKER und vielen anderen und auch von mir vorgeschlagenen Weise auffassen und finden zugleich eine Erklärung dafür, daß den Metazoen die dritte Teilung des Eikerns fehlen kann, ohne daß wir deshalb die Homologie der beiden ersten Teilungen bei den Ciliaten mit den Richtungsteilungen der Metazoen bezweifeln dürfen.

Die Homologien der beiden Richtungsteilungen in der gesamten Organismenwelt wurden in neuerer Zeit besonders eingehend von STRASSBURGER, HÄCKER, E. B. WILSON u. a. erörtert und auch auf die Phanerogamen ausgedehnt. Ich möchte auch dies hier nicht unerwähnt lassen, da diese Verhältnisse von allgemein biologischem Interesse sind.

Die beiden ersten Teilungen im Embryosack der Phanerogamen sind es, welche ganz allgemein mit den Richtungsteilungen des Eies der Metazoen in Parallele gesetzt wurden; besonders HÄCKER (97—99) äußert sich hierüber eingehend. Ich will seine Ansichten hier ausführlicher erörtern und zugleich zeigen, daß nach den neuesten Untersuchungen auf botanischem Gebiete dieselben doch nicht mehr in ihrem ganzen Umfange aufrecht zu halten sind.

HÄCKER (99) führt S. 137 fast wörtlich folgendes aus: Die genannten Teilungserscheinungen (d. h. die zwei ersten Teilungen im Embryosack der Phanerogamen und die Richtungsteilungen der Metazoeneier) lassen sich nicht nur ganz allgemein, etwa im Sinne von vorbereitenden Prozessen, miteinander vergleichen, sondern sie zeigen auch im einzelnen auffallende morphologische und physiologische Übereinstimmungen, welche auf eine homologe biologische Bedeutung schließen lassen. Er führt dann die Vergleichspunkte näher an und hebt die Reduktion der Chromosomenzahl zu Beginn der ersten Teilung und deren heterotypischen Verlauf hervor, sowie die schnelle Folge der beiden Teilungen und andere Punkte, auf die ich nicht näher eingehen will. Dann fährt er fort: Im ganzen also sind die Teilungsakte der tierischen Eireife mit den beiden ersten Teilungen der Eibildung der Phanerogamen und dem Vierteilungsprozeß der Sporenbildung der Kryptogamen zu vergleichen, während der dritte Teilungsschritt, welcher bei der Eibildung der Phanerogamen hinzukommt, ein Vorgang *sui generis* ist und zunächst ohne Homologie dasteht.

Bei dem damaligen Stande unseres Wissens war diese Ansicht berechtigt; nach den neueren Untersuchungen von SCHNIEWINDT-TIESS (01) ist sie jedoch etwas zu modifizieren.

Diese Untersuchungen haben gezeigt, daß die Reduktion der Chromosomen, die bei den Kryptogamen mit der ersten der beiden Teilungen der Sporenmutterzelle auftritt, bei gewissen Phanerogamen (wie *Lilium*, *Tulipa*) bei der ersten Teilung im Embryosack stattfindet, indem in diesen Fällen die Embryosackmutterzelle (welche der Sporenmutterzelle homolog ist) durch direktes Heranwachsen, d. h. ohne Teilung, zum Embryosack (= Spore) wird. Bei anderen Phanerogamen, deren Embryosackentwicklung eine ursprünglichere geblieben ist, finden sich noch eine oder die beiden Teilungen der Embryosackmutterzelle (= Sporenmutterzelle), wobei die reduzierte Chromosomenzahl schon bei der einen oder der ersten der beiden Teilungen der Embryosackmutterzelle auftritt, also vor Bildung des Embryosacks. Demnach sind die verschiedenen Embryosackbildungen der

Phanerogamen unter sich nicht völlig homolog, und nur bei den ersterwähnten Gattungen (*Lilium* und *Tulipa*) lassen sich die beiden ersten Teilungen im Embryosack mit den Reifungsteilungen des Eies in Parallele setzen, denn nur hier führen die Reduktionsteilungen auch zur Reife der Geschlechtskerne.

Wir können nach dem oben geführten Vergleich zwischen Metazoen und Ciliaten die beiden ersten Teilungen des MiN. bei der Konjugation als dritte Parallele zu den Reifungsteilungen im Ei der Metazoen und den beiden ersten Embryosackteilungen bei *Lilium* und *Tulipa* hinzufügen, obgleich eine Reduktion der Chromosomenzahl wegen der großen Menge derselben bei *Paramecium bursaria* nicht zu ermitteln war.

Bei den Ciliaten finden wir, meiner Ansicht nach, auch eine Parallele für die dritte Teilung im Embryosack der Phanerogamen, die nach HÄCKER und WILSON ganz isoliert dasteht.

Die dritte Teilung im Embryosack führt bekanntlich zur Bildung des Eikerns und des sog. oberen Polkerns, welche, wie neuere Untersuchungen von NAWASCHIN (99), GUIGNARD (00) u. a. gezeigt haben, zur Zeit der Befruchtung beide mit je einem Spermakern verschmelzen und so durch einen doppelten Befruchtungsakt dem Embryo und dem Endosperm den Ursprung geben. Ebenso führt auch die dritte Teilung des MiN. zur Bildung zweier Kopulationskerne.

Ähnliche physiologische Verhältnisse haben also weitgehende morphologische Übereinstimmungen herbeigeführt und zwei bisher isoliert dastehende Erscheinungen damit eine Erklärung gefunden, ohne daß wir einen gemeinsamen Ausgangspunkt für sie annehmen dürfen.

Wir sahen demnach, daß die Geschlechtskerne der Metazoen, die gewisser Angiospermen und die der Ciliaten weitgehende Übereinstimmungen in ihrer Entwicklung zeigen, welche höchst wahrscheinlich zum Teil ein Ausdruck gemeinsamen Ursprungs dieser drei Gruppen sind, zum Teil dagegen durch besondere physiologische Bedingungen hervorgerufen wurden.

Volle Sicherheit in der Beurteilung dieser Verhältnisse ist vorerst nicht möglich, da wir uns über ihre phylogenetische Entwicklung nur sehr ungenaue Vorstellungen bilden können und auch die tatsächlichen Vorgänge noch sehr verschieden beurteilt werden.

Sind somit diese der Befruchtung vorangehenden Teilungen auch jetzt noch verschiedenen Deutungen unterworfen, so waren doch die Kopulation der Geschlechtskerne der Ciliaten und andererseits die aus dieser Tatsache gezogenen Vergleiche mit den Metazoen und

Metaphyten seit den Untersuchungen von MAUPAS und R. HERTWIG allgemein anerkannt. HOYER (99) hingegen macht hiervon eine Ausnahme. Weder MAUPAS noch er konnten bei *Colpidium colpoda* eine Verschmelzung der Kopulationskerne beobachten. MAUPAS hat eine solche dennoch mit Rücksicht auf die positiven Befunde bei anderen Ciliaten angenommen, während HOYER ihr Vorkommen nicht nur für *Colpidium leugnet*, sondern überhaupt an der Berechtigung einer Verallgemeinerung der Kopulation zweifelt und es für möglich hält, daß das Ansgetauschtwerden von Kernen und Cytoplasma genüge, um die Weiterentwicklung des Individuums anzuregen. Dieses aber sei eine bedeutsame Abweichung von dem Verhalten der Eizelle und deshalb eine Parallelisierung der Befruchtung der Metazoen und der Konjugation der Ciliaten nicht mehr möglich, da seiner Meinung nach eine Kopulation der MiN.-Produkte nicht die Regel bildet.

Um einen Beweis für die Richtigkeit seiner an *Colpidium* gewonnenen Anschauung zu erbringen, fügt er jedoch noch folgendes hinzu: „Hierfür sprechen auch die experimentellen Untersuchungen der Brüder HERTWIG, BOVERI u. a., vornehmlich aber die neuesten Versuche von DELAGE an Seegeleiern, wodurch bewiesen wird, daß kernlose Eifragmente durch das Eindringen des Spermias mit Erfolg befruchtet werden können und entwicklungsfähig sind.“

Diese Versuche zeigen doch aber auch, daß die Befunde HOYER's keineswegs die Lehre von der großen Übereinstimmung des Befruchtungsaktes erschüttern.

Mir scheinen die negativen Ergebnisse HOYER's nicht beweiskräftig genug, um die Ansicht MAUPAS' zu widerlegen. Die positiven Ergebnisse von MAUPAS, R. HERTWIG und mir über die Kopulation der Geschlechtskerne können, als dem normalen Verhalten entsprechend, nicht angezweifelt werden, ebensowenig wie die normale Vereinigung von Ei und Spermakern. Wir können bei der weiten Verbreitung dieser Prozesse daher die Ergebnisse HOYER's nur als unvollständig oder auf anormalen Verhältnissen beruhend auffassen und müssen weiteren Untersuchungen am gleichen und anderen Objekten die endgültige Lösung dieser Frage überlassen.

Auch für die erste Furchungsteilung des befruchteten Eikerns findet HOYER kein Analogon bei den Ciliaten, da er — wie schon erwähnt, die Sichelstadien für hierher gehörig hält und demzufolge diese Furchungs- oder Wanderspindel, wie er sie nennt, als für die Ciliaten spezifisch und nicht mit den Befruchtungsvorgängen vergleichbar ansieht.

Ich habe auf die Übereinstimmung mit der ersten Furchnungsteilung schon früher hingewiesen und verweise daher auf das S. 217 n. 218 hierüber Gesagte.

Somit wäre ich am Schlusse meiner Beobachtungen über die Konjugation von *Paramaecium bursaria* und der sich anknüpfenden Betrachtungen und möchte nur noch auf einige der zahlreichen anormalen Stadien hinweisen, welche ich im Laufe der Untersuchungen fand.

Anormale Konjugationsstadien.

Dieselben traten zuerst in großer Zahl in einer Kultur auf, welche schon 3–4 Monate in einer relativ kleinen Glasschale gehalten wurde, so daß wahrscheinlich mangelhafte Nahrung eine Degeneration der Tiere herbeigeführt hatte. Später erhielt ich anormale Stadien, als ich einzelne Paare einer Kultur, die stets normale Tiere enthielt, im heißen Sommer nachts in den Eisschrank stellte, und zwar, wie es scheint, namentlich bei solchen Syzygien, bei denen das Überwandern der Kerne noch nicht stattgefunden hatte und das in irgend welcher Weise durch die plötzliche Temperaturerniedrigung anormal verlief.

Ich hatte diese Tiere nachts in den Eisschrank gestellt, um ihre Entwicklung zu hemmen und möglichst noch am nächsten Morgen die Überwanderung der Kerne zu beobachten, welche meist nachts stattfinden pflegte. Tatsächlich fand ich einige der Tiere am Morgen noch vereint, jedoch war deren Weiterentwicklung stets anormal, während diejenigen Tiere, welche sich schon getrennt hatten, und bei denen daher der Kernaustausch jedenfalls schon vollzogen war, bevor sie in den Eisschrank kamen, sich normal weiter entwickelten. Bei Tieren, die sich während der zweiten und dritten Teilung der Mikronuklei vor dem Kernaustausch im Eisschrank befanden, wurde die Rückbildung der abortiven Kerne teils gefördert, teils wurden dieselben zu erneuter Teilung veranlaßt, welche bei normalem Verlauf nicht stattfindet.

Bei einer Syzygie zeigte z. B. der eine Konjugant das normale Verhalten der Fig. 16, d. h. also das Ende der zweiten Teilung der MiX.; im anderen Konjuganten dagegen hatte sich der abortive Kern aus der ersten Teilung (m_2) aller Wahrscheinlichkeit nach nochmals geteilt und das Individuum enthielt daher vier gleichartige MiX.-Spindeln, von denen eine der Grenze der beiden Konjuganten anlag.

Ein etwas späteres Stadium gleicher Art zeigte das Diasterstadium der dritten Teilung in beiden Konjuganten; der eine enthielt einen, der andere drei rückgebildete abortive Teilkerne. Es war dieses das einzige Mal, daß ich drei solche rückgebildete Körper fand, und dies auch nur in einem der Konjuganten, was in Rücksicht auf die zahlreichen Präparate, bei denen die Rückbildung des einen MiN. sofort nach der ersten Teilung stattfindet, keinen Zweifel darüber läßt, daß letzteres Verhalten das normale ist.

Eine andere Syzygie zeigte im linken Konjuganten die MiN.-Spindel der dritten Teilung, während im rechten Konjuganten beide MiN.-Spindeln der zweiten Teilung in Rückbildung begriffen waren. Dementsprechend fand ich auch Syzygien, bei denen ein Konjugant gar keinen MiN. mehr enthielt, während der andere Kerne von so abnormer Beschaffenheit zeigte, daß ihre Herkunft sich nicht mehr nachweisen ließ (Fig. 45).

Charakteristisch für alle diese abnormen Fälle war es, daß beide Konjuganten sich stets verschieden verhielten. Die bisher geschilderten Abnormitäten waren sämtlich solche, bei denen ein Überwandern der Kopulationskerne nicht stattgefunden hatte.

Ein weiterer Typus der anormalen Entwicklung, welche durch Beeinflussung der Überwanderung herbeigeführt wird, soll jetzt besprochen werden. Eine Syzygie, bei der unter dem Einfluß der Kälte nur der eine Kopulationskern in das andere Tier übergewandert und mit den beiden Kopulationskernen desselben verschmolzen war, stellt Fig. 44 rechts dar. Im anderen Konjuganten ist der stationäre Kern abermals in Teilung begriffen; es wäre interessant zu erfahren, wie solche Stadien sich weiterhin entwickeln. Vielleicht ist das 6—7 Stunden nach beendeter Konjugation fixierte Tier (Fig. 46) als Weiterentwicklung des im rechten Konjuganten der Fig. 44 dargestellten Verhaltens anzufassen. Anstatt der zwei MiN. und der zwei sich neu entwickelnden MaN. des normalen Zustandes des Exkonjuganten enthält es nicht weniger als zehn Mikronuklei und sechs neue MaN.-Anlagen, sowie den alten MaN. Andere Präparate zeigten Übergänge zwischen diesem und dem normalen Verhalten.

Im Gegensatz dazu fand ich auch in den Hungerkulturen die in nachfolgendem beschriebenen Individuen, die gar keinen MiN. mehr enthielten und schließlich ganz kernlos wurden. 6 $\frac{1}{2}$ —7 Tage nach aufgelöster Konjugation fixierte ich z. B. einen in der ersten Teilung befindlichen Exkonjuganten, dessen beide Teilsprößlinge schon dentliche Mundbildung zeigten (Fig. 47). Er enthielt vier MaN.-ähnliche Kerne, von denen man nach ihrer Lage wohl annehmen

kann, daß sie auf den einen Teilsprößling übergehen werden. Ähnlich lagen auch die Verhältnisse bei einem anderen Tier, welches sich 5—6 Tage nach Auflösung der Konjugation zum ersten Male geteilt hatte. Der eine aus der Teilung hervorgegangene Sprößling wurde einen Tag nach der Teilung fixiert und enthielt nur einen MaN. Der zweite Teilsprößling teilte sich zwei Tage nach der ersten Teilung wieder und die beiden so entstandenen Tiere wurden 1—2 Tage nach dieser Teilung getötet. Beide Tiere besaßen einen wohlansgebildeten Mund; in dem einen lagen drei MaN.-artige Gebilde dicht nebeneinander; der andere Sprößling dagegen war völlig kernlos (Fig. 48 a u. b). Die Teilung dieser Tiere war durch den fehlenden MiN. und überhaupt durch die anormalen Verhältnisse nicht verzögert worden. Es wäre nun sehr interessant, das weitere Schicksal der beschriebenen Abnormitäten kennen zu lernen, zu erfahren, ob und unter welchen Umständen normale Verhältnisse wieder eintreten können, ob namentlich der Nebenkern sich aus dem Hauptkern regenerieren kann, wie LE DANTEC (97) annimmt.

Ich glaube, daß für derartige Experimente Temperaturveränderungen geeigneter sind, weil sie besser zu kontrollieren und leichter zu unterbrechen sind als Hungerkulturen, und ich beabsichtige dieselben sobald als möglich an geeigneten Formen fortzusetzen. Eine Anzahl anderer interessanter Stadien, die ich mir nicht recht zu erklären weiß, will ich daher vorerst unerwähnt lassen und auch auf die hierher gehörige Literatur erst bei einer ausführlichen Untersuchung zu sprechen kommen.

Die vorliegende Arbeit wurde im zoologischen Institut zu Heidelberg auf Anregung und mit freundlicher Hilfe von Herrn Prof. BÜTSCHLI ausgeführt; ich sage ihm hierfür meinen herzlichen Dank. Herrn Prof. SCHUBERG bin ich für manchen Rat und freundliche Überlassung von Material zu Dank verpflichtet.

Heidelberg, Februar 1904.

Literaturverzeichnis.

58. BALBIANI, G.: L'existence d'une génération sexuelle chez les Infusoires. *Journ. de la Physiol.* Bd. I 1858.
 61. —: Des phénomènes sexuels des Infusoires. *Ibid.* Bd. IV 1861.
 81—82. —: Les Organismes unicellulaires. *Leçons faites au collège de France.* *Journ. de Micrographie* T. V n. VI 1881—82.

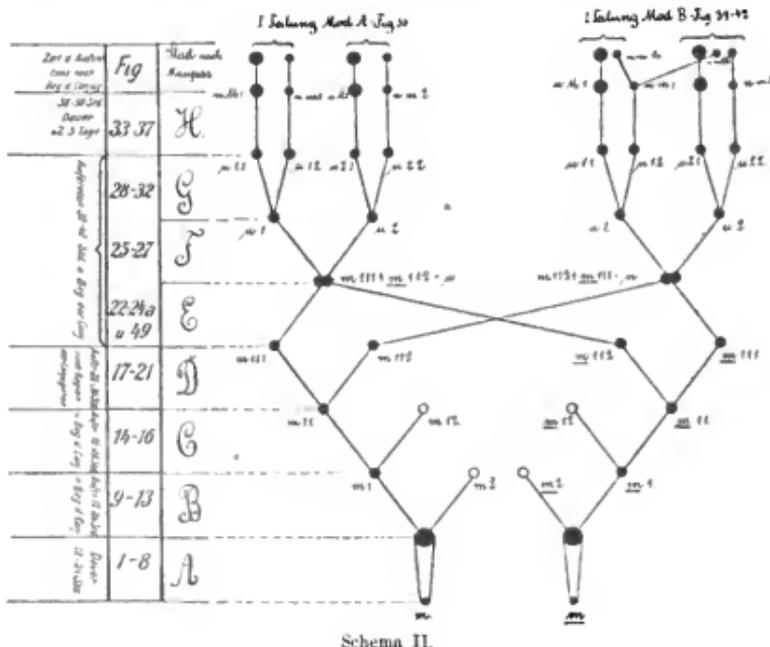
91. BOVENI, TH.: Befruchtung. Anat. Hefte Bd. I Abt. II Ergebnisse 1891.
76. BÜTSCHLI, O.: Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. Abb. der Senckenberg. naturf. Gesellsch. Bd. X 1876.
- 87-89. —: Infusorien. BRONN's Klassen und Ordn. des Tierreichs Bd. I Abt. III Leipzig 1887-89.
02. CALKINS, G. N.: Studies on the life history of Protozoa. I. Life-Cycle of *Paramecium caudatum*. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen Bd. XV 1902.
99. CARNOY, J. B. u. LEBRUN, H.: La vésicule germinative et les Globules polaires des Batraciens. La Cellule Bd. 16 1899.
- *34. CARUS, C. G.: Lehrbuch der vergl. Zootomie. Anfl. II Bd. II p. 424 Anm.
51. COHEN, F.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Infusorien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III 1851.
99. DOPLEIN, F.: Über die Fortpflanzung von Noctiluca. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. München 1899 H. III.
00. —: Zur Morphologie der Kern- und Zellteilung. Nach Untersuchungen an Noctiluca und anderen Organismen. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 14 H. 1 1900.
62. ENGELMANN, TH. W.: Zur Naturgeschichte der Infusionstiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI 1862.
76. —: Über Entwicklung und Fortpflanzung von Infusorien. Morph. Jahrbuch Bd. I 1876.
- *36. FOCKE, G. W.: Über einige Organisationsverhältnisse bei polygastrischen Infusorien und Rädertieren. Isis 1836.
- *45. —: Andeutungen über die Ergebnisse seiner ferneren Untersuchungen über die polygastrischen Infusorien. Amtl. Ber. d. 22. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte Bremen Bd. II 1845.
90. GIARD, A.: Sur les globules polaires et les homologues de ces éléments chez les Infusoires ciliés. Bull. scient. de la France et de la Belgique Bd. 22 1890.
02. GOLDSCHMIDT, R.: Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei *Polystomum integerrimum*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 71 1902.
86. GRUBER, A.: Der Konjugationsprozeß bei *Paramecium aurelia*. Ber. d. naturf. Gesellsch. Freiburg Bd. II 1886.
88. —: Über die sexuelle Fortpflanzung und Konjugation. Zeitschr. Humboldt 1888.
00. GUGIGNARD, L.: L'appareil sexuel et la double fécondation dans les Tulipes. Ann. des sc. nat. Botanique Bd. XI 1.
97. HÄCKER, V.: Fortpflanzungsvorgänge der Tiere und Pflanzen. Biol. Zentrabl. Bd. XVII 1897.
98. —: Vorbereitende Teilungsvorgänge bei Tieren und Pflanzen. Verh. d. deutsch. zool. Gesellsch. 1898.
- 99¹. —: Praxis und Theorie der Zellen und Befruchtungslehre. 1899.
- 99². —: Reifungserscheinungen. MERKEL & BONNET, Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgeschichte Bd. VIII.
03. HAMBURGER, C.: Beiträge zur Kenntnis von *Trachelius ovum*. Arch. f. Protistenk. Bd. II 1903.
02. HARTMANN, M.: Ovariale und Eireifung von *Asterias glacialis*. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 15 1902.
93. HERTWIG, O.: Die Zelle und die Gewebe. Bd. I 1893.

89. HERTWIG, R.: Über die Konjugation der Infusorien. *Abh. d. kgl. bayr. Akad. der Wissenschaften II. Klasse Bd. XVII. 1. Abt.* 1889.
92. —: Über Befruchtung und Konjugation. *Verh. d. deutsch. zool. Gesellsch. Leipzig* 1892.
99. HOYER, H.: Über das Verhalten der Kerne bei der Konjugation des Infusors *Colpodium colpoda* Sz. *Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgeschichte Bd. 54* 1899.
91. ISCHIKAWA, C.: Vorläufige Mitteilung über die Konjugationserscheinungen bei den Noctiluceen. *Zool. Anz. Bd. XIV* 1891.
84. JICKEL, C. F.: Über die Kernverhältnisse der Infusorien. *Zool. Anz. Bd. 7* 1884.
97. LE DANTEC: La régénération du micronucleus chez quelques Infusoires ciliés. *Comptes rendus Ac. Sc. Paris T. 125* 1897.
03. LOISEL, G.: Expériences sur la conjugaison des Infusoires. *Zool. Anz. Bd. 26* 1903.
- 86¹. MAUPAS, E.: Sur la conjugaison des Infusoires ciliés. *C. R. Ac. sc. Paris Bd. 102* 1886.
- 86². —: Sur la conjugaison des Paramécies. *Ibid. Bd. 103* 1886.
- 87¹. —: Sur la conjugaison des Ciliés. *Ibid. Bd. 105* 1887.
- 87². —: Théorie de la sexualité des Infusoires ciliés. *Ibid. Bd. 105* 1887.
- 87³. —: Sur la conjugaison du *Paramaecium bursaria*. *Ibid. Bd. 105* 1887.
- 88¹. —: Sur la conjugaison des Vorticellides. *Ibid. Bd. 106* 1888.
- 88². —: Recherches expérimentales sur la multiplication des Infusoires Ciliés. *Arch. de Zool. expér. et générale S. II Bd. VI.*
89. —: Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés. *Arch. de Zool. expér. et générale S. II Bd. VI.*
98. MOTTIER, D. M.: Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosackes und die Vorgänge bei der Befruchtung. *Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 31* 1898.
99. NAWASCHIN: Neue Beobachtungen über Befruchtung bei *Fritillaria* und *Lilium*. *Bot. Centralbl. 77, 2* 1899.
88. PLATE, L.: Protozoenstudien. *Zool. Jahrb. morph. Abt. Bd. III.*
01. SCHNIEWINDT-PIESS: Die Reduktion der Chromosenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen. 1901.
54. STEIN, FR.: Die Infusionstiere auf ihre Entwicklungsgeschichte untersucht. 1854.
67. —: Der Organismus der Infusionstiere. *Bd. II* 1867.
94. STRASSBURGER, E.: Über periodische Reduktion der Chromosenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. *Biol. Centralbl. Bd. XIV.*
97. —: Cytologische Studien aus dem Bonner botanischen Institut. (Über Befruchtung p. 252.) 1897.
00. —: Reduktionsteilung im Pflanzenreich. *Histol. Beitr. H. 6.*
02. WARMING, E.: Handbuch der systematischen Botanik. 2. Aufl. von Dr. M. MÖBIUS. 1902.
00. WILSON, E. B.: *The Cell in Development and Inheritance.* 1900.

Figurenerklärung.

Tafel VII—IX.

Die Figuren wurden bis auf wenige Ausnahmen mit dem Zeichenapparat in der Höhe des Objektisches entworfen. Bis zu Fig. 45 sind sie nach Totalpräparaten, die in der auf S. 203 angegebenen Weise mit Alaunkarmin gefärbt waren, gezeichnet. Die Struktur des Hauptkerns wurde zuweilen vernachlässigt, besonders da, wo eine Ausführung derselben die Struktur und Lage des Nebenkerns verdeckt und unklar gemacht hätte. Von Fig. 90 an, wo die Struktur anfängt von Wichtigkeit zu sein, ist sie mit möglicher Treue wiedergegeben. Fig. 2b, 3a und 3c geben ungefähr den Eindruck des MaX. bei 500, 1000 und 375facher Vergrößerung wieder. Fig. 49—52c sind Schnittpräparate; Beh. Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN und Nachfärbung mit Säurefuchsin. Schnittdicke 2—3 μ .



Tafel VII.

Fig. 1. Haupt- und Nebenkern isoliert. Vergr. 500.

Fig. 2a u. b. Vergr. 500. Bei b ist die Kernmembran nicht eingezeichnet da sie nicht deutlich zu erkennen war.

Fig. 3. Vergr. 375.

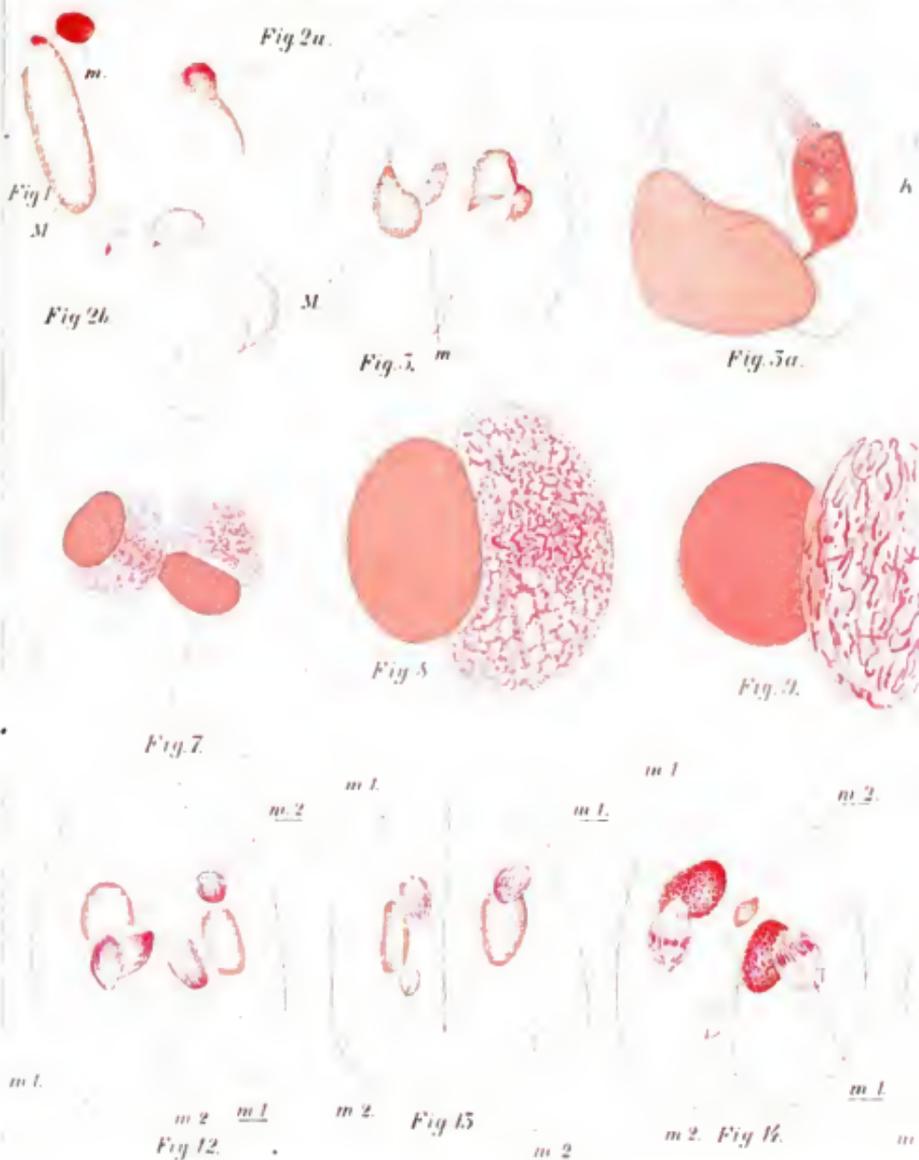




Fig. 5.

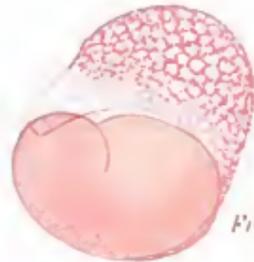
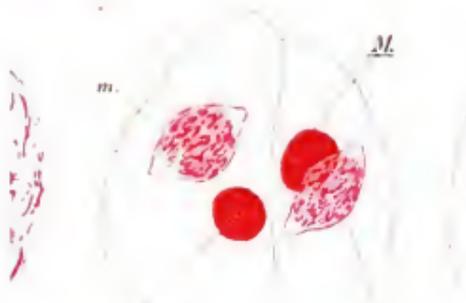


Fig. 6.



M

m.

M

m

Fig. 10.



Fig. 11.



Fig. 17a



Fig. 15.

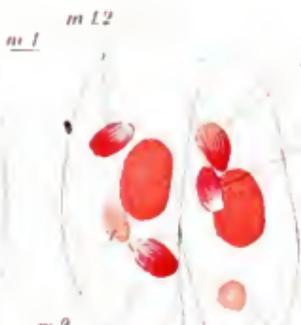


Fig. 16.

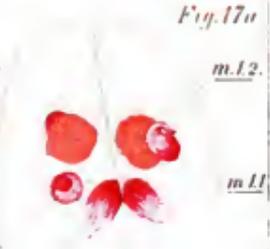


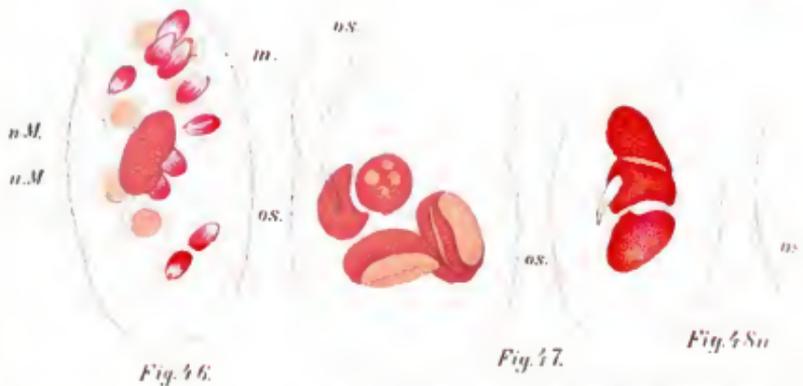
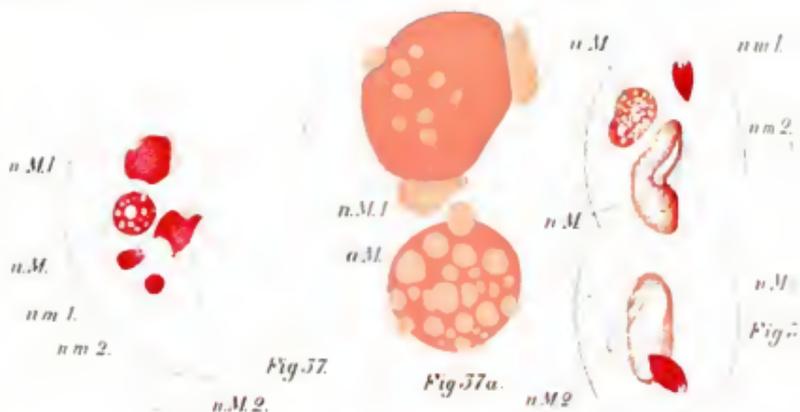
Fig. 17.



18, 26, 30, 31, 32, 25, 24a, 27, 20, 19, 27, 27

18, 20, 24a, 25, 26, 27, 30, 31, 32







- Fig. 3a—6. Vergr. 1000.
 Fig. 7. Vergr. 375.
 Fig. 8 u. 9. Vergr. 1000.
 Fig. 10—17. Vergr. 375.
 Fig. 17a. Vergr. 1000.

Tafel VIII.

- Fig. 18—24. Vergr. 375.
 Fig. 24a u. 25. Vergr. 1000.
 Fig. 26. Vergr.?
 Fig. 27—35. Vergr. 375.
 Fig. 36. Vergr. 250.

Tafel IX.

- Fig. 37. Vergr. 250.
 Fig. 37a. Vergr. 1000.
 Fig. 38—39. Vergr. 250.
 Fig. 40. Vergr. 375.
 Fig. 41a u. b. Vergr.?
 Fig. 42 u. 43. Vergr. 375.
 Fig. 44. Anormales Stadium; rechts Verschmelzung von einem stationären und zwei Wanderkernen, links Teilung des stationären Kernes. Vergr. 375.
 Fig. 45. Anormales Stadium; links MaN., rechts MaN. und diverse undefinierbare Kerne. Vergr. 375.
 Fig. 46. Anormal entwickelter Exkonjunktant, 6—7 Stunden nach Ende der Konjugation fixiert. Alter Makronklaus (a. M.). 10 neue MiN. (m) und 6 MaN.-Anlagen (n. M.). Vergr. 500.
 Fig. 47. Anormales Teilungsstadium, 6 $\frac{1}{4}$ —7 Tage nach Ende der Konjugation fixiert. Mund (os). Der untere Teilsprößling enthält 4 MaN.-ähnliche Kerne. Vergr. 375.
 Fig. 48a u. b. Zwei Tiere, welche aus der zweiten Teilung eines Exkonjunktanten hervorgingen. Die erste Teilung hatte 5—6 Tage nach Ende der Konjugation stattgefunden, die zweite Teilung 2 Tage nach der ersten. Die Teilsprößlinge wurden 1 Tag nach der zweiten Teilung fixiert. 48a Mund (os) und 3 MaN.-ähnliche Kerne. 48b kernlos; Mund (os) und Schlund sichtbar. Vergr. 375.
 Fig. 49. Überwanderung des Wanderkerns des rechten Konjunktanten. Schnittpräparat. Schnittdicke 2—3 μ . Färbung nach HEIDENHAIN. Nachfärbung Säurefuchsin. Vergr. 375.
 Fig. 50. MiN. nach der Verschmelzung. Vergr.? Beh. siehe Fig. 49.
 Fig. 51. Struktur des MaN. Beh. siehe Fig. 49.
 Fig. 52a u. b. Querschnitte durch den neuen Hauptkern. Stadium Fig. 33 μ 2. 1. u. μ 12. Vergr. 1500.
 Fig. 52c. Längsschnitt durch den gleichen Kern wie in Fig. 52a u. b.

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): Hamburger Clara

Artikel/Article: [Die Konjugation von Paramecium bursaria Focke](#)

199-239