

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Laboratorium für Zoologie der Wirbellosen am Peterhofer
Naturwissenschaftlichen Institut. Vorstand: Prof. V. DOGIEL.)

Die Conjugation von *Dogielella sphaerii* (*Infusoria Holotricha*, *Astomata*).

Von
Georg Poljansky.

(Hierzu 1 Textfigur und Tafel 16.)

1. Historisches.

In den der Conjugation der Ciliata gewidmeten Arbeiten finden wir nur sehr vereinzelte Hinweise auf diesen Prozeß bei den Astomata. SCHNEIDER (1885) hat als Erster die Conjugation des im Blute des *Asellus aquaticus* parasitierenden Infusors *Anoplophrya circulans* BALBIANI beobachtet. Ungeachtet der großen beigelegten Zeichnungen sind die Angaben dieses Autors doch nicht ausreichend und recht unklar, so daß gegenwärtig die erwähnte Arbeit bloß von historischem Interesse ist. Im Jahre 1909 hat B. COLLIN die Conjugation bei *Anoplophrya branchiarum* STEIN aus dem Blut des *Gammarus pulex* erforscht. Der Autor gibt uns eine sehr vollständige Beschreibung der Kernprozesse, wobei es ihm gelungen ist die Frage über die Reduktion der Chromosomenzahl während der Micronucleusreifung zu klären. Die diploide Zahl der Chromosomen beträgt bei *A. branchiarum* 6. Während der Anaphase der zweiten Teilung des Micronucleus rücken an beide Pole je 3 Chromosomen. Die diploide Zahl wird bei der Verschmelzung der Pronuclei wiederhergestellt. Außerdem hat COLLIN die interessante Tatsache festgestellt, daß während der Conjugation ein Austausch der Macronucleusteile statt-

findet. Dieser Prozeß war bereits von SCHNEIDER (1885) bei *Anoplophrya circulans* gesehen worden, doch riefen seine nicht vollständigen Beobachtungen bei MAUPAS (1889) Zweifel hervor und gerieten in Vergessenheit.

C. CÉPÈDE (1910) widmet in seiner umfangreichen Astomata-Arbeit der Frage über die Conjugation nur wenig Worte. In dieser Richtung ist von ihm ausschließlich *Orchitophrya stellarum* CÉPÈDE (aus dem Hoden der *Asteracanthion rubens*) erforscht worden. Er erwähnt nur ganz kurz die wichtigsten Momente der Kernprozesse. Im Jahre 1912 kehrt COLLIN zur Frage über die Conjugation der Astomata zurück und beschreibt in einer kleinen Mitteilung einige Conjugationsstadien bei *Anoplophrya Brasili* LÉGER et DUBOSQUE. Im Gegensatz zu *A. branchiarum* findet bei *A. Brasili* kein Austausch der Macronucleusteile statt. E. BRUMPT (1913) hat die Conjugation bei *Anoplophrya circulans* BALBIANI studiert. Es muß erwähnt werden, daß die Frage, ob *A. branchiarum* und *A. circulans* zu der gleichen Art gehören, noch ungelöst ist. BÜTSCHLI (1889) und COLLIN halten sie für identische Formen, wogegen CÉPÈDE (1910), der für sie eine besondere Gattung *Collinia* geschaffen hat, *C. branchiarum* und *C. circulans* als selbständige Arten betrachtet. Sollte dieses auch zutreffend sein, so unterliegt es doch keinem Zweifel, daß diese beiden Arten sehr nah miteinander verwandt sind. Deshalb ist es auch natürlich, daß bei *A. circulans* (nach den Angaben von BRUMPT) und *A. branchiarum* (nach CÉPÈDE) die Conjugation fast übereinstimmend vor sich geht.

Auf die oben zitierten Arbeiten beschränkt sich meine Kenntnis der die Conjugation der Astomata gewidmeten Literatur. Wir sehen, daß die einzige genaue Untersuchung von COLLIN (1909) unternommen und von BRUMPT (1913) bestätigt worden ist, während die übrigen Arbeiten nicht zahlreich und sehr fragmentarisch sind.

2. Material und Technik.

Als Untersuchungsobjekt diente das Infusor *Dogielella sphaerii*, welches im Parenchym des Mollusks *Sphaerium corneum* L. parasitiert und der Gruppe Astomata, Familie Perezellidae CÉPÈDE angehört. Das Maximum der Teilungsrates dieses Infusors fällt in den Juni, Juli und Anfang August. Das Parenchym einiger Mollusken ist in dieser Zeit mit den besagten Parasiten geradezu prall ausgefüllt.¹⁾ In den Jahren 1923 und 1924 war es mir gelungen,

¹⁾ Näheres über *Dogielella sphaerii* siehe in meiner Arbeit in: Arch. f. Protistenk. Bd. 52 1925.

während dieser Monate ein ausgiebiges, die Conjugation dieser Form betreffendes Material zu sammeln. Auch COLLIN hat in bezug der *Anoplophrya branchiarum* auf das Zusammenfallen des Maximums der Fortpflanzung des Parasiten mit dem Beginn der Geschlechtsprozesse hingewiesen. Entsprechende Angaben finden wir auch bei CÉPÈDE für *Orchitophrya stellarum*. Diese Erscheinung ist vermutlich von allgemeinem Charakter und steht sowohl mit dem Rückgange des Nährmaterials als auch möglicherweise mit der Aufspeicherung der Stoffwechselprodukte im Körper des Parasiten im Zusammenhange. Diese ungünstigen Bedingungen tragen zum Auftreten der Conjugation bei. Letztere trägt bei *Dogielellia sphaerii* epidemischen Charakter.

Das Material ist zum Teil in vivo, zum größten Teil jedoch an fixierten und gefärbten Präparaten untersucht worden. Zu diesem Zwecke wurden von infizierten Molluskengeweben Ausstriche angefertigt und in SCHAUDINN'S Flüssigkeit fixiert. Als Färbemittel diente vorwiegend HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin mit Eosin oder Lichtgrün, sowie auch Hämalaun, Alaukarmin und Safranin. Die besten Resultate ergab die Färbung mit Eisenhämatoxylin und Nachfärbung mit Eosin.

Im ganzen sind ca. 2000 Paare und Exconjuganten untersucht worden.

3. Die Vereinigungsweise der Conjuganten.

Dogielella sphaerii ist von schwachbirnförmiger, fast ovaler Gestalt. Das vordere Ende ist gewöhnlich etwas breiter als das hintere. Das Hinterende wird durch die Lage der pulsierenden Vakuole gekennzeichnet. Während der Conjugation legen sich die Infusorien mit ihren vorderen Enden aneinander, wobei sie einen gewissen Winkel bilden. Dieser variiert sehr stark und schwankt zwischen 40° und 150°. Anfänglich ist die Berührungsfläche der Individuen recht klein (Fig. 1), vergrößert sich aber allmählich und erreicht endlich $\frac{2}{3}$ der Körperlänge des Infusors. Doch werden auch hier ziemlich bedeutende individuelle Schwankungen beobachtet. Die Verklebung der Individuen ist eine recht innige, so daß sich die Conjuganten während des Präparierens sehr selten voneinander lösen. Eine Plasmaverbindung fehlt vollständig, wovon wir uns beim unmittelbaren Studium der Präparate überzeugen konnten. Außerdem spricht dafür noch der Umstand, daß bei künstlicher Trennung der Conjuganten die Pellicula intakt bleibt und niemals ein Austreten des Plasmas beobachtet wird. Die Infusorien haben

überhaupt eine große Mannigfaltigkeit in der Vereinigungsweise der Conjuganten aufzuweisen. Wenn wir von den Peritricha — als von einem besonders spezialisierten Typus absehen — so finden wir bei einigen Holotricha und Heterotricha eine sehr innige Vereinigung der Conjuganten. Z. B. bei *Paramaecium caudatum* (CALKINS and CULL 1907), *Stentor coeruleus* und *Stentor polymorphus* (MULSOW 1913) entsteht zwischen den Conjuganten eine Plasma-brücke. Einen Gegensatz bilden in dieser Hinsicht einige Hypotricha und Oligotricha. Bei *Euplotes patella* (MAUPAS 1889) tritt eine lose Verklebung der Pellicula ein, wogegen bei den Ophryoscolecidae und Cycloposthiidae (DOGIEL 1925) die Conjuganten bloß mittels der miteinander verflochtenen Membranellen ihrer Adoralzonen vereinigt sind. *Dogielella sphaerii* nimmt in dieser Hinsicht die Mitte zwischen den beiden äußersten Typen ein, wobei sie sich eher dem *Paramaecium*-Typus nähert. Auch bei *Anoplophrya branchiarum* (COLLIN 1909) fehlt vermutlich eine Plasma-verbindung zwischen den conjugierenden Individuen.

4. Die Größe und die Variabilität der Conjuganten und der neutralen Tiere.

In der Regel sind die an die Conjugation herantretenden Individuen kleiner als die nicht conjugierenden. MAUPAS (1889) hat dieses an einer Reihe freilebender Tiere beobachtet, und andere Autoren haben seine Angaben bestätigt. PEARL (1907) und nach ihm JENNINGS (1911) haben diese Frage vom variations-statistischen Standpunkte aus an *Paramaecium* erforscht. COLLIN beschreibt dieselbe Erscheinung bei *Anoplophrya branchiarum*. Die geringere Variabilität der conjugierenden Individuen im Vergleiche zu den neutralen wurde meines Wissens nur bei *Paramaecium caudatum* und *P. aurelia* in den Arbeiten von PEARL (1907) und JENNINGS (1911) festgestellt. In seiner großen, der Conjugation der Ophryoscolecidae gewidmeten Schrift (1925) führt Prof. V. DOGIEL die Länge der conjugierenden und neutralen Individuen des *Diplodinium ecaudatum* und *D. triloricaum* an. Aus seinen angestellten Messungen geht hervor, daß in der Reihe der conjugierenden Individuen die Variabilität bedeutend kleiner ist, als in der Reihe der neutralen Tiere. Prof. V. DOGIEL gibt keine variations-statistische Bearbeitung seines Materials. Zwecks Lösung der oben angeführten Fragen habe ich das mir zur Verfügung stehende Material der conjugierenden *Dogielellae sphaerii* einer variations-statistischen Bearbeitung unterworfen. Die Messungen wurden an fixierten Präparaten und mit

Hilfe eines Okularmikrometers ausgeführt. Ich lege eine Variationsreihe der Länge der conjugierenden und neutralen Individuen (aus einer Population) bei.

Klassen: 30 μ 33 μ 36 μ 39 μ 42 μ 45 μ 48 μ 51 μ 54 μ 57 μ 60 μ 63 μ 66 μ
 nicht conjug.: 7 3 13 9 9 4 1 2 1 1
 conjug.: 1 5 13 15 8 7 1 n = 50

Ich hätte eine große Zahl entsprechender Reihen anführen können. Die beiden Reihen unterscheiden sich voneinander durch ihre Größe, wobei die Reihenlänge der nicht conjugierenden Individuen größer ist als die der Conjuganten. Die erste enthält 10 Klassen, die zweite nur 7. Der Modus der ersten Reihe beträgt 45 μ , der der zweiten 39 μ . Bei den Conjuganten erreichen die größten Individuen die Länge von 48 μ , während sich bei den neutralen Tieren ein bedeutender Teil rechts von der Variante befindet. Bei den neutralen Individuen dagegen beträgt die maximale Größe 39 μ , während die Conjugantenreihe links noch 3 Klassen umfaßt. Diese Reihen lehren uns, daß die neutralen Individuen im Durchschnitt größer und veränderlicher sind als die conjugierenden.

Auf der unten gegebenen Tabelle I finden wir die Mittelwerte, die Standardabweichungen und die Variationskoeffizienten für die Länge der conjugierenden und nicht conjugierenden Infusorien, die zu verschiedener Zeit fünf verschiedenen Mollusken entnommen waren.

Tabelle I.

Datum	Stadium des Lebenscyclus	Anzahl der Mes- sungen	Vari- ations- amplitude	Mittelwert in μ	Standard- abweichung	Variations- koeffizient
3./VI. 24	Nichtconjuganten	100	36—87	50,67 $\pm$ 1,01	10,09 $\pm$ 0,71	19,92 $\pm$ 1,41
	Conjuganten	90	30—57	45,99 $\pm$ 0,53	5,01 $\pm$ 0,37	10,90 $\pm$ 0,81
17./VI. 24	Nichtconjuganten	50	39—66	47,98 $\pm$ 0,88	6,22 $\pm$ 0,62	12,96 $\pm$ 1,30
	Conjuganten	50	30—48	38,98 $\pm$ 0,56	3,96 $\pm$ 0,37	10,15 $\pm$ 1,02
18./VI. 24	Nichtconjuganten	50	33—60	46,74 $\pm$ 0,92	6,52 $\pm$ 0,65	13,95 $\pm$ 1,36
	Conjuganten	50	27—48	37,68 $\pm$ 0,70	4,95 $\pm$ 0,50	13,15 $\pm$ 1,32
18./VI. 24	Nichtconjuganten	50	33—66	48,36 $\pm$ 1,07	7,53 $\pm$ 0,75	15,57 $\pm$ 1,56
	Conjuganten	50	27—48	39,42 $\pm$ 0,64	4,51 $\pm$ 0,45	11,44 $\pm$ 1,14
25./VI. 24	Nichtconjuganten	50	37—73	50,14 $\pm$ 1,14	8,09 $\pm$ 0,81	16,14 $\pm$ 1,61
	Conjuganten	60	34—52	42,65 $\pm$ 0,64	4,93 $\pm$ 0,45	11,56 $\pm$ 1,05

Aus dieser Tafel ist zu ersehen, daß der Mittelwert und die Variationsamplitude bei conjugierenden Individuen geringer ist als bei den neutralen. Meine, an *Dogielia sphaerii* erhaltenen Befunde

stimmen mit denen von PEARL und JENNINGS (*Paramaecium*) vollkommen überein.

Welche Ursache ruft diese Erscheinung hervor? Vor allem könnte angenommen werden, daß wir es bei der im einzelnen Mollusk lebenden Infusorienpopulation mit mehreren Rassen (im Sinne JENNINGS) zu tun haben, welche sich ihrer Größe nach unterscheiden, wobei die Conjugation nur in den Grenzen der einen Rasse stattfindet. In diesem Falle wird die Variabilität der Conjuganten natürlich kleiner sein als die der ganzen Population. Das einfachste Beweismittel würde in der Anwendung reiner Linien bestehen — so wie es JENNINGS bei *Paramaecium* getan hat —, doch kann eine entsprechende experimentelle Beweisführung bei *Dogielella sphaerii* de facto nicht in Anwendung kommen, da sich dieses Infusor in den Geweben seines Wirtes auf osmotischem Wege ernährt und außerhalb derselben — meiner Ansicht nach — wohl kaum kultiviert werden kann. Nichtsdestoweniger erscheint die Anwesenheit mehrerer Infusionsrassen, in deren Grenzen die Conjugation vor sich geht, als wenig glaubwürdig. In der Tat, wenn eine genügend große Zahl gemessen worden ist, wird man naturgemäß auf die Conjugation der allergrößten Rasse stoßen. Der Mittelwert der Conjuganten wird in diesem Falle größer sein als der Mittelwert der ganzen Population. JENNINGS hat während seiner Untersuchungen an „wilden“ *Paramaecium*-Kulturen auch tatsächlich ähnliche Resultate erzielt. Die in Prozenten ausgedrückte Mittelwertdifferenz schwankte zwischen 14,1 Proz. und — 0,54 Proz. (Die Messungen waren in 7 Fällen ausgeführt worden.) In den reinen Linien dagegen waren die Conjuganten stets kleiner als die neutralen Individuen. Hier schwankte die Mittelwertdifferenz zwischen 4,1 Proz. und 13,7 Proz. In der oben als Beispiel angeführten Tabelle beträgt die Mittelwertdifferenz bei *D. sphaerii* 9,2—19,4 Proz. Auch in allen übrigen Fällen blieb der Mittelwert ungefähr in diesen Grenzen. Demnach erinnern die an *D. sphaerii* beobachteten Verhältnisse an diejenigen der reinen Linien von *Paramaecium*. Diese Tatsachen berechtigen uns anzunehmen, daß es bei *D. sphaerii* — im Gegensatz zu *Paramaecium* — keine verschieden große, nicht gleichzeitig conjugierende Rassen gibt.

Es ist schon von R. HERTWIG (1889 an *Paramaecium*) und von MAUPAS (1889 an *Leucophrys patula*, *Didinium nasutum* u. a.) gezeigt worden, daß vor dem Beginn der Conjugation die Infusorien eine oder wehrere einander kurz folgende Teilungen durchmachen, während welcher ein Stillstand im Wachstum eintritt („Hungerteilung“ nach HERTWIG). Die aus diesen Teilungen resultierenden Individuen

treten an die Conjugation. Die oben angeführten Beobachtungen an der Größe der Conjuganten bei *D. sphaerii* lassen auf die Existenz solcher „Hungerteilungen“ auch bei dieser Form schließen. Prof. V. DOGIEL hat an den Ophryoscolecidae, Cycloposthiidae und *Isotricha ruminantium* gezeigt, daß sich diese der Conjugation vorausgehenden Teilungen von den vegetativen durch eine Reihe morphologischer Merkmale, unter anderem auch durch den stark geschwollenen Micronucleus unterscheiden. Nach diesem Autor führt eine solche progame Teilung zur Entstehung einer besonderen Präconjugantengeneration, die allein zu conjugieren befähigt ist. Die Präconjuganten unterscheiden sich von den neutralen Individuen durch ihre geringere Größe, den gedunsenen Micronucleus und durch eine Reihe morphologischer Merkmale regressiven Charakters. Der Autor nimmt die Existenz von Präconjuganten auch bei den freilebenden Infusorien an. An *D. sphaerii* scheiterten alle Versuche, einen morphologisch wahrnehmbaren Unterschied zwischen den präconjugaten und vegetativen Teilungen zu finden.

Die variations-statistische Analyse deutet auf das Vorhandensein von Präconjugationsteilungen hin, während welcher das Wachstum des Infusors gehemmt ist, doch konnte diese Teilung weder an der Gestalt des Micronucleus, noch an anderen morphologischen Merkmalen von den gewöhnlichen vegetativen Teilungen unterschieden werden.

Die Differenz der Variabilität der Conjuganten und der neutralen Individuen ist bei *Paramaecium* recht bedeutend. Bei den „wilden“ Kulturen schwankt sie zwischen 5,1 Proz. und 58,1 Proz., in den reinen Linien zwischen 8,1 Proz. und 59,3 Proz. (nach JENNINGS). Analoge Verhältnisse finden wir auch bei *D. sphaerii*. In der oben gegebenen Tabelle schwankt die Differenz der Variationskoeffizienten der Conjuganten und der neutralen Tiere (in Proz. ausgedrückt) zwischen 5,8 Proz. und 45,3 Proz., doch kann als Regel betrachtet werden, daß die Conjugantenreihe weniger stark variiert. Diese Tatsache ist durch die Abwesenheit zwischen den Conjuganten großer in Teilung begriffener Individuen zu erklären, da während der Conjugation das Wachstum gehemmt ist (siehe unten). Das Auftreten von Conjuganten, welche noch kleiner sind als die kleinsten neutralen Individuen, wird durch das gehemmte Wachstum während der Präconjugationsteilung bedingt.

5. Geschlechtsauslese (assortative mating).

Die Erscheinung des „assortative mating“ ist zuerst von PEARL (1907) an *Paramaecium caudatum* festgestellt und danach an „wilden“

Kulturen und reinen Linien von JENNINGS (1911) erforscht worden. ENRIQUES spricht *Chilodon* diese Erscheinung ab und weist darauf hin, daß die positive Größenkorrelation der Conjuganten nur da beobachtet wird, wo sich zu den normalen Pärchen Wiederconjuganten beimischen. V. DOGIEL (1925) erwähnt, daß bei vielen Ophryoscolecidae die conjugierenden Individuen von ungefähr der gleichen Größe sind. Für die Astomata hat COLLIN (1909) dieselbe Erscheinung bei *Anoplophrya branchiarum* beschrieben. Vom variationsstatistischen Standpunkte aus ist die Größe der Conjuganten ausschließlich bei *Paramaecium* und *Chilodon* erforscht worden.

Schon bei flüchtiger Betrachtung der Präparate der conjugierenden *D. sphaerii* fällt es auf, daß beide Individuen jedes Pärchens ungefähr gleich groß sind. Tabelle II zeigt die Längenkorrelation der Glieder eines jeden Pärchens. Auf die horizontale Achse ist

Tabelle II.

	27	30	33	36	39	42	45	48	
27	1								1
30		2							2
33		2	1						3
36	1		4	2					7
39	1		6	11	21				39
42			1		8	3			12
45			1	1	7	5	9		23
48					1		7	2	10
51								1	1
54								2	2
	3	4	13	14	37	8	16	5	100

das kleinste, auf die vertikale Achse das größte Individuum aufgetragen. Aus dieser Tabelle ist zu ersehen, daß zwischen der Länge beider conjugierenden Individuen eine gewisse positive Korrelation herrscht.

Der Korrelationskoeffizient beträgt in diesem Falle $82,88 \pm 3,13$ Proz. Das Material für diese Tafel wurde unabhängig von dem Conjugationsstadium beschaffen. Man könnte annehmen, daß während der Conjugation ein Ausgleich der Länge stattfindet oder jedenfalls die Größe der Korrelation am Anfange und am Ende der Conjugation verschieden sein könnte. Die Veränderung der Größe der Infusorien während der Conjugation hat bekanntlich ENRIQUES (1908) an *Chilodon*

beobachtet. Tabelle III zeigt die Korrelation am Anfange der Conjugation, in der früheren Anaphase der ersten Micronucleusteilung.

Tabelle III.

	30	33	36	39	42	45	48	51	
33	1								1
36		2	1						3
39	1		6	6					13
42			1	2	2				5
45				6	4	10			20
48				1			2		3
51							3	1	4
54							1		1
	2	2	8	15	6	10	6	1	50

Auf Tabelle IV sehen wir Individuen während des Placentastadiums, d. h. unmittelbar vor der Trennung. Im ersteren Falle beträgt

Tabelle IV.

	27	30	33	36	39	42	45	
30	2							2
33		1	3					4
36	1		4	3				8
39			3	2	10			15
42			2		5	4		11
45				1	3	2	2	8
48							2	2
	3	1	12	6	18	6	4	50

$r = 82,99 \pm 4,40$ Proz., im zweiten $= 78,34 \pm 5,46$ Proz. Die Differenz der Korrelationskoeffizienten liegt in den Grenzen des mittleren Fehlers. Folglich ist die Ursache der Korrelation im „assort. mating“, in der Vereinigung annähernd gleichgroßer Individuen zu suchen. Die Breitenkorrelation ist nicht festgestellt worden, weil sich die Infusorien mit dem überwiegend größeren Teil aneinander schmiegen und eine genaue Messung ihrer Körperbreite dadurch sehr erschwert wird.

JENNINGS hat bei *Paramecium* sehr verschiedene Größen für den Korrelationskoeffizienten gefunden — je nachdem reine Linien

oder „wilde“ Kulturen in Anwendung kamen. Die bedeutendste Korrelation wurde in der Mischung von zwei *Paramaecium*-Arten (*aurelia* und *caudatum*) erzielt. Im ersteren Falle betrug der Korrelationskoeffizient ca. 25 Proz., im zweiten 38 Proz., im dritten (wenn beide Arten gleichzeitig conjugierten) 94 Proz. Dieses hat man sich so zu erklären, daß infolge des „assort. mating“ nur gleichgroße Individuen sich vereinigen; je weiter die äußersten Glieder der Reihe voneinander entfernt sind, desto bedeutender ist die Variabilität der gegebenen Population, desto mehr steigt die Conjugationskorrelation.

Bei *D. sphaerii* schwankt der Variationskoeffizient der neutralen Individuen zwischen 12 und 20 Proz. (siehe Tab. I). Er übertrifft die der „wilden“ *Paramaecium*-Kulturen (nach JENNINGS), bei denen der Variationskoeffizient zwischen 8 und 16 Proz. schwankt. Bei *D. sphaerii* ist die gut ausgedrückte positive Größenkorrelation der conjugierenden Individuen wahrscheinlich sowohl mit der Variabilität dieser Form, als auch mit dem gut ausgeprägten „assort. mating“ — wonach gleichgroße Infusorien bestrebt sind miteinander zu conjugieren — in Einklang zu bringen.

Der Grund für das „assort. mating“ liegt bei *Paramaecium* nach JENNINGS in der Vereinigungsweise der Conjuganten. Die Berührung erfolgt zuerst mit den vorderen Körperabschnitten, danach verkleben die Infusorien in der Gegend der Mundöffnungen, wobei nur diejenigen Pärchen miteinander fest verbunden bleiben und die Conjugation zu Ende führen, bei denen die Mundöffnungen einander gegenüber liegen. Im widrigen Falle trennen sich die Infusorien. Da der Abstand zwischen dem vorderen Körperende und der Mundöffnung bei annähernd gleichgroßen Individuen gleichgroß ist, können nur entsprechende Infusorien miteinander conjugieren, ein Umstand, der die positive Größenkorrelation der Conjuganten zur Folge hat.

V. DOGIEL (1925) hat jedoch gezeigt, daß eine analoge Erklärung auf viele *Ophryoscolecidae* nicht anwendbar ist. Bei *D. sphaerii*, die keine Mundöffnung besitzt und bei der die Berührungsfläche der Conjuganten sich von dem vorderen Körperende aus zu dem hinteren allmählich verteilt, kann von JENNINGS Erklärung keine Rede sein. Es ist nicht die Ursache für das „assort. mating“ zu finden. Am glaubwürdigsten erscheint die Annahme, daß die Vereinigung mit der größten Leichtigkeit bei Individuen erfolgt, deren Klebezirke eine annähernd gleiche Größe haben; die Größe der Klebezirke ist ihrerseits von der Gesamtgröße des Tieres abhängig.

Eine positive Größenkorrelation der Conjuganten wird augen-

scheinlich durchaus nicht bei allen Ciliata getroffen (von *Peritricha* sehen wir hier als von einem besonders spezialisierten Typus ab). Mulsow (1913) hat gezeigt, daß bei *Stentor* ungefähr 50 Proz. aller Individuen von verschiedener Größe sind. Nach V. Dogiel (1924) fallen bei *Cycloposthium bipalmatum*, dessen vordere und hintere Präconjuganten (d. h. Individuen, die aus der letzten Präconjugation hervorgegangen sind) nicht gleichgroß sind, 25 Proz. auf die Vereinigung zweier vorderer Präconjuganten, 50 Proz. auf die Vereinigung eines vorderen und eines hinteren und 25 Proz. auf die Vereinigung zweier hinterer Präconjuganten. Im Falle eines „assort. mating“ müßten die vorderen Präconjuganten vorwiegend mit den vorderen, die hinteren mit den hinteren conjugieren. An *Opisthotrichum janus* ist eine dem „assort. mating“ entgegengesetzte Erscheinung zu beobachten. Hier unterscheidet sich der vordere Präconjugant vom hinteren sowohl durch seine Größe als auch durch eine Reihe anderer Merkmale. Es bilden sich zwei sich voneinander stark unterscheidende Individuengruppen aus. Nichtsdestoweniger vereinigen sich die vorderen Präconjuganten (Macroconjuganten) in 85 Fällen von hundert mit den hinteren (Microconjuganten). Unter den frei beweglichen, nicht festsitzenden Infusorien ist dieses möglicherweise der erste Fall eines beginnenden Geschlechtsdimorphismus.

Somit sehen wir, daß der positiven Größenkorrelation der Infusorienconjuganten keineswegs eine allgemeine Bedeutung zuschreiben ist. Das relativ arme diesbezügliche Tatsachenmaterial gestattet uns nicht ein definitives Urteil abzugeben. Jedoch will es mir scheinen, daß das „assort. mating“ selbst bei sehr nahestehenden Formen bald fehlen und bald wieder auftreten kann. Diese Erscheinung ist ausschließlich vom Mechanismus der Verklebungsweise der Individuen abhängig.

6. Reifungsteilungen des Micronucleus und Bildung der Geschlechtskerne.

Der Kernapparat der *Dogielella sphaerii* besteht aus einem Macronucleus und einem Micronucleus. In seltenen Fällen werden auch Individuen mit zwei Mi angetroffen, doch bilden diese Formen Ausnahmen, deren vermutliche Entstehungsweise später erklärt werden soll. Der Ma hat eine sphärische Gestalt, liegt ungefähr im Zentrum des Infusors, kann aber öfters nach dem vorderen Körperabschnitte hin ein wenig verschoben sein. Der sphärische Mi liegt in der Nähe des Ma, vor, neben — oder in seltenen Fällen —

hinter dem letzteren. Im Ruhezustande ist der Mi gewöhnlich homogen, doch gelingt es bei entsprechender Färbung der Schnitte seine feinkörnige Struktur in Erscheinung treten zu lassen, wobei die Chromatingranula im ganzen Micronucleuskörper gleichmäßig verteilt sind.

In den ersten Momenten der Conjugation, unmittelbar nach der Vereinigung der Infusorien, unterscheidet sich der Mi weder durch seine Gestalt noch durch seine Größe von dem ruhenden (Fig. 1). Dieses Stadium währt jedoch sehr kurze Zeit, da Pärchen mit unverändertem Mi nur äußerst selten angetroffen werden. Ich habe nur dreimal beobachten können, daß die Mi der Conjuganten und der neutralen Individuen voneinander nicht zu unterscheiden waren. Als bald beginnt der Mi sehr stark an Größe zuzunehmen. Gleichzeitig rückt er vom Ma etwas ab. Die Größenzunahme ist wohl auf eine Quellungserscheinung zurückzuführen, da die Gesamtmasse des Chromatins nicht zusehends heranwächst. Anfänglich ist das Chromatin im Mi in Form von kleinen Körnchen gleichmäßig verteilt. Sodann beginnen diese Körnchen sich im Zentrum des Kernes zu konzentrieren, so daß zwischen der zentralen Chromatinansammlung und der Membran ein vom Kernsaft ausgefüllter Raum, der sich fast gar nicht färben läßt, entsteht. Die Volumzunahme des Mi geht ununterbrochen weiter. Während den oben beschriebenen Veränderungen des Mi werden keine Achromatinfäden beobachtet. Ferner sammelt sich das ganze Chromatin an einem der Pole an. Der Mi hat zu Beginn dieses Stadiums eine sphärische Gestalt, zieht sich aber nachher ein wenig in die Länge und wird birnförmig. Die ganze Chromatinmasse sammelt sich am breiten Pole an (Fig. 2). Seine Länge beträgt in diesem Stadium $15\ \mu$, die Breite des abgerundeten Endes $10\ \mu$, mit anderen Worten erlangt der Mi beinahe die Größe des Ma. In dieser Zeit treten im Kernsaft Achromatinfäden auf. Es macht den Eindruck, als träten sie am breiten Pol aus der Chromatinansammlung heraus und als zerstreuten sie sich fächerartig in der Richtung des zugespitzten Poles. COLLIN (1909) hat ein analoges Stadium bei *Anoplophrya branchiarum* („Prophase piriforme“) beschrieben und auch BRUMPT (1913) hat sie bei *A. circulans* gesehen. Alle oben erwähnten Veränderungen des Mi stellen die Prophase der ersten Teilung dar. Danach beginnt die Metaphase I. Die Chromatinelemente vereinigen sich zu Chromosomen, welche anfänglich dem breiten Pole näher liegen. Die asymmetrische Gestalt des Mi verschwindet; letztere nimmt eine Tönnchenform mit abgerundeten Enden an. Die Lininfäden ziehen

von einem Spindelpol zum anderen. Die Chromosomen bilden die Äquatorialplatte. Der Mi läßt sich in der Prophase I nur schwach färben, während die Chromosomen gewöhnlich recht deutlich in Erscheinung treten. Leider sind letztere sehr zahlreich und können einer genauen Zählung nicht unterworfen werden (Fig. 3). Bald darauf beginnen die Chromosomen in Körner zu zerfallen, welche sich in der ganzen Spindel längs den Lininfäden anordnen (Fig. 4). Das Studium einer genügend großen Zahl von Präparaten ergibt, daß die Körner, welche aller Wahrscheinlichkeit nach infolge eines Zerfalls der einzelnen Chromosomen entstehen, an denselben Achromatinfäden angeordnet sind, an denen die entsprechenden Chromosomen während der Äquatorialplattenphase lagen. Nun zieht sich der Mi in die Länge. Es entsteht infolgedessen eine eigenartige, langgestreckte Spindelfigur, die gewöhnlich der Längsachse parallel verläuft, und sich fast durch den ganzen Körper des Infusors dehnt. Der Mi erreicht die Länge von ca. 38 μ . Die einzelnen Chromatinkörner strecken sich und nehmen die Gestalt von Stäbchen oder Fäden an, welche sich wieder längs den Lininfäden der Spindel anordnen (Fig. 5). In diesem Stadium verweilen sie eine recht lange Zeit. Sodann beginnt das Chromatin in der Richtung zu den geschwollenen Polen hin „zu fließen“. Infolgedessen wird der mittlere Abschnitt des Liningerüstes deutlich sichtbar. Die Spindelpole werden immer reicher an Chromatin, runden sich ab und schnüren sich an den Verbindungssträngen durch. Schließlich liegt der Strang an zwei Stellen den Tochterkernen an (Fig. 6 rechts) und wird zuletzt vermutlich abgeworfen und im Plasma aufgelöst. Während der ersten Mi-Teilung konnte ich den Moment des Abwerfens des Lininstranges nicht beobachten, doch bei der dritten Teilung habe ich die beiden Tochtermicronuclei und den Verbindungsstrang, der nebenan frei im Plasma lag, deutlich gesehen. Die Art und Weise wie die erste Mi-Teilung vor sich geht zwingt uns anzunehmen, daß wir hier denselben Vorgang vor uns haben.

Aus der ersten Mi-Teilung resultieren zwei gleichartige Kerne, von denen der eine näher zum vorderen, der andere — näher zum hinteren Ende des Infusors hingerückt ist. Sie sind feingekörnt (Fig. 6). Die Größe übertrifft ein wenig die des ruhenden Mi und beträgt 5–6 μ . Demnach tritt nach der ersten Mi-Teilung ein Ruhezustand der Tochterkerne ein — ähnlich wie bei *Anoplophrya branchiarum* (COLLIN). Diese Erscheinung wird bekanntlich durchaus nicht bei allen Infusorien getroffen, und bei *Paramaecium* behalten beide Micronuclei ihre Spindelform bei. Bevor die Micronuclei an

die zweite Teilung herantreten, rücken sie gewöhnlich (doch nicht immer) in das hintere Körperende des Infusors, hinter den Ma. Beide Kerne strecken sich leicht und die Chromatinkörner vereinigen sich zu deutlich wahrnehmbaren Chromosomen (Fig. 7 linkes Individuum). Alle komplizierten Veränderungen, welche der ersten Mi-Teilung vorangegangen waren, fehlen hier vollständig. Der Mi streckt sich noch mehr, die Chromosomen bilden die Äquatorialplatte. Die Metaphase II ist ca. $9\ \mu$ lang. Während der Anaphase II rücken die Chromosomen an die Pole, wobei hier eine Zerstäubung, wie wir sie während der ersten Teilung gesehen haben, nicht stattfindet (Fig. 7 rechtes Individuum). Die Lininfäden der Spindel treten deutlich in Erscheinung. Wie bereits erwähnt, ist bei *Dogiellecta sphaerii* eine Zählung der Chromosomen sehr erschwert, doch kann man sich davon überzeugen, daß ihre Zahl während der Metaphase I ungefähr zweimal größer ist als während der Anaphase II. COLLIN (1909 *Anoplophrya branchiarum*) und PRANDTL (1906 *Didinium nasatum*) haben gezeigt, daß die Zahl der Chromosomen sich während der zweiten Reifungsteilung des Mi, infolge des Auseinandergehens der Chromosomen ohne einer vorhergehenden Spaltung, um die Hälfte reduziert. Im Gegensatz hierzu findet bei *Carchesium poly-pinum* (POPOFF 1908) die Reduktion während der ersten Reifungsteilung statt. Bei *D. sphaerii* erfolgt die Reduktion der Chromosomenzahl vermutlich ebenso, wie bei *Didinium*, obgleich meine diesbezüglichen Beobachtungen der großen Chromosomenzahl wegen weniger deutlich und genau sind, als die der genannten Autoren. Gewöhnlich fallen die Achsen beider Spindeln der zweiten Teilung mit der Längsachse des Infusors zusammen, doch hat diese Regel zahlreiche Ausnahmen. Die Spindeln der zweiten Teilung erreichen in der späten Anaphase eine Länge von ca. $23\ \mu$.

Aus der zweiten Teilung des Mi gehen vier vollständig gleichartige, kugelförmige, feinkörnige Ruhekerne hervor, deren Durchmesser ca. $3\ \mu$ beträgt, und die im Körper des Infusors keine bestimmte Anordnung haben (Fig. 8). Als bald beginnen drei Kerne gewisse Degenerationssymptome zu zeigen, während der vierte Kern zur dritten Teilung schreitet. Die Abortivmicronuclei verlieren ihre frühere Struktur, schrumpfen, nehmen an Größe ab und lösen sich im Plasma auf. Die Resorption geht verhältnismäßig schnell vonstatten, obgleich in seltenen Fällen die Kerne auch bis zur zweiten Syncarionsteilung erhalten bleiben können. Welcher der 4 Kerne bildet sich zum Mi heran? Meines Erachtens ist es der der Vereinigungsgrenze am nächsten liegende Kern. Diese Annahme be-

stätigt MAUPAS' (1889) Lehre von der potenziellen Gleichwertigkeit aller vier Kerne. Die dritte Teilung erfolgt nach dem Typus der zweiten. Die Chromosomen sind sowohl in der Metaphase als auch in der Anaphase deutlich zu sehen, wobei ihre Zahl dieselbe ist, wie während der Anaphase II. Die Richtung der Spindel ist nicht streng fixiert, doch ist einer der Pole meistens der Verbindungsgrenze der Infusorien zugekehrt. Fig. 9 zeigt die Anaphase der dritten Teilung. Noch sind die Abortivkerne deutlich zu sehen. Der Verbindungsstrang der Spindel wird abgeworfen und im Plasma resorbiert, so daß zwei Kerne erhalten bleiben, die die Pronuclei — den stationären und den migrierenden — darstellen. Der stationäre Kern rundet sich gewöhnlich ab oder er bleibt mitunter leicht gestreckt. Die migrierenden Kerne liegen an der Verbindungsgrenze der Infusorien unter der Pellicula. Sie sind leicht gestreckt, wobei ihre Längsachse mit der Grenze der Infusorien zusammenfällt. Der Durchmesser des stationären Kernes beträgt ca. 3—4 μ , die Größe der migrierenden Kerne — ungefähr $2 \times 5 \mu$. Mit Eisenhämatoxylin lassen sich die Pronuclei grau-violett färben und erscheinen fast homogen. Es war mir gelungen an einigen Präparaten die außerordentlich feinkörnige Struktur der Kerne zu beobachten. Das Plasma bildet um die Pronuclei eine kleine, sich hellfärbende Zone, die jedoch nicht immer wahrgenommen werden kann. Die Lage des stationären Kernes ist nicht fixiert. Am häufigsten liegt dieser unweit der Vereinigungsgrenze der Infusorien, doch konnte ich ihn mitunter hinter dem Ma am hinteren Ende des Tieres finden. Das Niveau, auf welchem sich die migrierenden Kerne an die Pellicula anlegen, ist verschieden, obwohl auch hier festgestellt werden konnte, daß in einigen Fällen beide Pronuclei auf der gleichen Höhe lagen. Auf Fig. 10 ist der Übergangsmoment der Pronuclei wiedergegeben. Der obere Pronucleus gehört dem linken Individuum an, der untere — dem rechten. Während der Migration drückt der Kern die Pellicula in das Plasma des Partners, die Pellicula reißt an dieser Stelle und der Kern dringt in das Plasma des Nachbarindividuums ein. Der Übergang erfolgt synchron. Die Ganzheit der Pellicula wird wieder hergestellt. Danach rücken die migrierenden Kerne an die stationären heran und fließen mit diesen zusammen.

Es fällt ins Auge, daß während der oben erwähnten Prozesse die erste Mi-Teilung der *D. sphaerii* von der zweiten und dritten Teilung recht bedeutend abweicht. Noch bevor die Chromosomen gebildet werden und vor der Metaphase I erleidet das Kernchromatin eine ganze Reihe komplizierter Umbildungen. Wenn wir uns

über den Grund der oben beschriebenen Abweichungen klar werden wollen, so müssen wir wissen, was unter der Mi-Teilung, die der Bildung des stationären und des migrierenden Kernes vorangeht, zu verstehen ist. Wie weit sind diese Vorgänge mit den Reifungserscheinungen in den Geschlechtselementen der Metazoa und Metaphyta vergleichbar? Diese Frage ist durchaus nicht neu. Nicht destoweniger haben wir bis jetzt keine allgemeingültige Antwort erhalten, die allen in dieser Richtung arbeitenden Forschern genügen könnte. Es unterliegt keinem Zweifel, daß der Mi der Infusorien mit den Kernen der Geschlechtszellen der Metazoa verglichen werden darf. Diese Ansicht ist von HERTWIG (1889) und MAUPAS (1889) schon genügend begründet worden und kann als allgemein anerkannt gelten. In diesem Falle entsprechen die, während der Conjugation eintretenden Mi-Teilungen, oder richtiger — die beiden ersten Teilungen, den Reifungsteilungen der Geschlechtszellen der Metazoa. Diese Tatsache stößt in ihrer allgemeinen Formulierung auf keinen Widerspruch. Doch ruft der nähere Vergleich des Reifungsmechanismus bei den Infusorien mit dem der Metazoa Meinungsverschiedenheiten hervor. Letztere entstehen vorwiegend infolge unserer Unkenntnis von der eigentlichen Bedeutung der Micronucleusteilung. Haben wir hier eine richtige Mitose vor uns und sind die Chromosomen der Infusorien denen der Metazoa vollkommen homolog? Die Mehrzahl der Tatsachen spricht zugunsten einer solchen Homologisierung. Eine ganze Reihe von Arbeiten, die den klassischen Untersuchungen von R. HERTWIG (1889) und MAUPAS (1889) folgten, bestätigen diese Annahme. (PRANDTL 1906, CALKINS and CULL 1907, POPOFF 1908, ENRIQUES 1908, COLLIN 1909, STEVENS 1910, MULSOW 1913, DOGIEL 1925.)

DEHORNE (1920) jedoch spricht den Infusorien die Anwesenheit von Chromosomen ab und nimmt an, daß die Teilung des Mi nach einem besonderen, sowohl von der Mitose als auch von der Amitose sich unterscheidenden Typus erfolge. Es käme hier zur Bildung eines kompakten Chromatinknäuels, welcher sich in der Mitte durchschnürte. Der Autor untersuchte *Paramecium caudatum* und *Colpidium truncatum*. Meines Erachtens ist beim Lesen der Arbeiten von DEHORNE die größte Vorsicht am Platz. Erstens widersprechen seine Resultate denen der übrigen Autoren, die an demselben Objekte gearbeitet haben (MAUPAS, HERTWIG, CALKINS and CULL). Zweitens stellt *Paramecium* ein Objekt dar, welches seiner bedeutenden Chromosomenzahl wegen für die Klarlegung der chromosomalen Verhältnisse sehr ungünstig ist. Endlich spricht auch E. LANDIS, welche

im Jahre 1925 die Conjugation bei *Paramaecium multimicronucleata* untersucht hatte, wieder von Chromosomen. Die die Conjugation von *Colpidium* betreffenden Zeichnungen von DEHORNE (siehe Fig. LXXXV u. LXXXVI) geben Chromosomen wieder — ein Umstand, der mit den Befunden des Autors in keinerlei Einklang gebracht werden kann.

Die in den letzten Jahren veröffentlichten Arbeiten über die Kerne anderer Protozoa (besonders Rhizopoda und Sporozoa) haben dazu beigetragen, daß die Chromosomen der Protisten in eine immer nähere Beziehung zu den Chromosomen der Metazoa gebracht werden. Die bisher für viele Protozoa für obligat gehaltene Querteilung der Chromosomen, wird jetzt immer mehr bezweifelt. Andererseits ist für eine Reihe anderer Formen die Längsspaltung bewiesen (z. B. bei Thecamöben nach BĚLAŘ 1921). K. BĚLAŘ hat in seiner munitiösen Untersuchung an *Actinophrys sol* (1923) die vollkommene Übereinstimmung in dem Verhalten der Chromosomen während der Reifungsteilung bei dem von ihm erforschten Organismus und bei den Metazoa klargelegt. Ohne mich bei den Einzelheiten dieser Frage aufzuhalten, erlaube ich mir auf Grund des Vorhergehenden mich BĚLAŘ's Befunden, die in folgenden Worten Ausdruck fanden: „... so kann man die Behauptung aufstellen, daß die Chromosomen der Protisten prinzipiell den Chromosomen der Vielzelligen homolog sind“, vollkommen anzuschließen.

Wenn man die Homologität der Infusorien- und Metazoachromosomen als bewiesen voraussetzt, so erscheinen die Reifungsprozesse beider Gruppen als sehr leicht vergleichbar. Hier und dort haben wir eine Reduktions- und eine Äquationsteilung, wobei erstere der zweiten entweder vorausgeht (*Carchesium* nach POPOFF) — wie bei der Mehrzahl der Metazoa, oder ihr nachfolgt (*Didinium*, nach PRANDT; *Anoplophrya*, nach COLLIN; *Chilodon*, nach ENRIQUES) — wie wir es an einigen Metazoa und vielen Metaphyta beobachten.

Bevor der Kern des Spermatocyts¹ und des Oocyts I. Ordnung an die erste Reduktionsteilung herantritt, finden in seinem Chromatin während der Prophase sehr komplizierte Veränderungen statt. Die einander folgenden Stadien feiner (Leptotenstadium) und grober Fäden (Pachytenstadium) werden gewöhnlich von einer Konzentrierung des Chromatins an einem der Kernpole (Synapsis oder „Synizesis“ der amerikanischen Autoren) und der Conjugation der Chromosomen begleitet und führen zur Bildung einer Pseudoreduktion, zur Verklebung homologer Chromosomen. Bei *Actinophrys* hat BĚLAŘ alle

Stadien dieses Prozesses, welche denen der Metazoa vollkommen übereinstimmen, gesehen. Gewöhnlich erleidet der Mi der Infusorien in der Prophase der ersten Reifungsteilung eine Reihe komplizierter Umbildungen, die viel Zeit beanspruchen. Bei *Paramaecium* ist dieses das „Sichelstadium“ (MAUPAS 1889, R. HERTWIG 1889, HAMBURGER 1904, CALKINS and CULL 1907), welches vermutlich auch bei vielen anderen Infusorien beobachtet wird. (*Colpidium colpoda* und *C. truncatum*, *Leucophrys patula*, *Cryptochilum nigricans* nach MAUPAS 1889; *Orchitophrya stellarum* nach CÉPÈDE 1910). Bei *Chilodon unicatus* werden dem Sichelstadium ähnliche Bilder beobachtet. Bei einigen Hypotricha sammelt sich das Chromatin im Blutraum des Kernes an und rückt dann an einen der Pole (*Onychodromus* nach MAUPAS 1889). Bei *Anoplophrya branchiarum* (COLLIN 1909) findet eine Konzentrierung des Chromatins an einem der Pole statt und es entsteht eine asymmetrische „prophase piriforme“. Analoge Erscheinungen sind bei *A. circullans* (BRUMPT 1913) und *Glaucoma scirtillans* (PROWAZEK 1908) beschrieben worden.

Wenn man annimmt, daß die Reifeteilungen der Infusorien und der Metazoa vollkommen homolog sind, so entsprechen die komplizierten Veränderungen, die der Mi während der Prophase der ersten Reifungsteilung erleidet (Stadium A nach MAUPAS) — den Umwandlungen des Kernes der Spermatocyten und Ovocyten I. Ordnung während der Prophase der ersten Reduktionsteilung. Der Beweis dieses Postulats erscheint besonders erwünscht, da wir gerade diesen Stadien und der hier stattfindenden Conjugation der Chromosomen die wichtigste Bedeutung für den Mechanismus der Vererbung zuschreiben.

Für einen detaillierten Vergleich dieser Prozesse bei den Metazoa und Infusoria fehlt uns noch das Tatsachenmaterial. Doch ist es kaum zu bezweifeln, daß auch bei den Infusorien ein solcher Vergleich an einem günstigen Objekte mit genügender Konsequenz durchführbar ist.

In dieser Richtung ist schon gearbeitet worden. So entspricht vermutlich das bei *Paramaecium* gefundene „Sichelstadium“ der „Synapsis“ („synizesis“) der Geschlechtszellen der Metazoa, wobei möglicherweise in diesem Stadium die Conjugation der Chromosomen stattfindet (CALKINS and CULL 1907). Auf ähnliche Weise hat man auch bei Hypotricha die Konzentrierung des Chromatins an einem Pole zu erklären. COLLIN (1909) vergleicht die Konzentration des Chromatins im Mi der *Anoplophrya branchiarum* mit der Synapsis, und seine „prophase piriforme“ erinnert lebhaft an das „Bukett-

stadium“. Ein Synapsisstadium finden wir vermutlich auch bei *Lionotus lamella* (MESSIATZEV 1924)¹⁾.

In den Reifungsteilungen der Infusoria und Metazoa ist nur ein sehr wesentlicher Unterschied zu erwähnen. Bei den Infusorien scheint die Zahl der Chromosomenelemente in der Metaphase I nicht reduziert zu sein (PRANTL, POPOFF, COLLIN), während die Pseudoreduktion der Metazoa bei der Reifung der Geschlechtszellen obligatorisch ist. Aber CALKINS and CULL bringen die Reduktion bei *Paramaecium* mit dem Sichelstadium in Verbindung.

Wegen der Armut des Tatsachenmaterials können wir zurzeit nicht feststellen, wie weit dieser Unterschied geht und ob nicht das scheinbare Ausbleiben der Pseudoreduktion bloß als Folge einer nach der Conjugation sehr früh eintretenden Trennung der Chromosomen anzusehen sei.

Die oben angeführte Fragestellung ist nicht neu. Schon CALKINS and CULL (1907) haben auf die Identität der Reifungsprozesse bei *Paramaecium* und bei den Metazoa bestanden. PROWAZEK (1908) und COLLIN (1909) sprechen von einer „Synapsis“ bei den Infusorien. Ich habe mir erlaubt, etwas eingehender diese Frage zu erörtern, weil die Mehrzahl der Autoren, welche diesen Standpunkt verteidigen, die Ähnlichkeit dieser und jener Stadien der Reifungsteilung des Mi mit denen der Metazoenkernen nur vorübergehend streifen ohne die Frage im allgemeinen zu berühren. Nur A. SCHWEYER hat in seiner theoretischen Arbeit „Die Protozoen, als Keimzellenorganismen“ (1923, 1925) diese Frage einer Besprechung unterworfen. Andererseits ist es ohne diese Voraussetzungen sehr schwer die Erscheinungen zu verstehen, welche bei *Dogielella sphaerii* wie auch bei den anderen ausführlich studierten Infusorien während der Reifeteilungen beobachtet werden.

Während die zwei ersten Teilungen des Mi Reifungsteilungen darstellen, hat die dritte Teilung kein Analogon bei den Metazoa. Über ihre Bedeutung sind bereits zahlreiche, einander öfters widersprechende Meinungen laut geworden, bei deren Besprechung wir uns weiter nicht aufhalten wollen.

Die erste Reifungsteilung ist bei *Dogielella sphaerii*, wie gesagt,

¹⁾ MESSIATZEV hat die Synapsis nicht nur während der ersten Reifungsteilung, sondern auch während der fünften Postconjugationsteilung des Mi gefunden. Es scheint mir jedoch glaubwürdiger zu sein, daß der Autor nicht eine fünfte Postconjugationsteilung des Mi vor sich hatte, sondern die erste Präconjugationsteilung bei „überreifen“ Individuen, die keinen Partner gefunden hatten. Diese Erscheinung hat DOGIEL (1925) an einigen Ophryoscolecidae beobachtet.

durch zwei Merkmale gekennzeichnet. Das erste Merkmal charakterisiert die Prophase dieser Teilung und äußert sich in der Konzentration des Chromatins zuerst im Zentrum und dann an dem einen Pole des Mi (Fig. 2). Dieses Stadium entspricht der „prophase piriforme“ bei *Anoplophrya branchiarum* und dem Sichelstadium bei *Paramaecium*. Man kann es mit vollem Recht mit der „Synapsis“ in den Geschlechtszellen der Metazoa vergleichen, wie es auch bereits COLLIN für *Anoplophrya* getan hat. Die zweite Eigentümlichkeit der ersten Teilung besteht in der Zerstäubung der Chromosomen während der Anaphase (Fig. 4 u. 5). Dieser Erscheinung ist wohl kaum eine theoretische Bedeutung zuzuschreiben. Wenn wir das Verhalten der Infusorienchromosomen beim Auseinandergehen der letzteren während der Anaphase verfolgen, so können wir leicht Übergänge beobachten von Formen, bei denen ein solcher Zerfall sehr spät, erst zum Ende der Anaphase eintritt (*Chilodon*, die zweite und dritte Teilung bei *Dogielella*), über solche, bei denen er etwas früher stattfindet (*Didinium*), bis zu Formen, deren Chromosomen schon zu Beginn der Anaphase zerfallen und die Pole in Form einzelner Körner erreichen. Ähnliches beobachten wir bei der ersten Micronucleusteilung des Microconjuganten *Carchesium polypinum* (POPOFF 1908). Analoge Erscheinungen finden wir bei der dritten Teilung des Mi von *Dogielella sphaerii*. Es ist bereits erwähnt worden, daß die Körner, die aus dem Zerfall der Chromosomen resultieren, vermutlich längs denselben Lininfäden den Polen zuwandern, an denen sie während des Äquatorialplattenstadiums lagen.

7. Die Teilung des Syncarions und die Wiederherstellung der normalen Kernrelationen.

Es war mir nicht gelungen die Prozesse, welche der Bildung des Syncarions folgen, ebenso eingehend zu studieren wie die Reifungsteilungen des Mi. Die Rekonstruktion des Kernapparats hat keinerlei Eigentümlichkeiten aufzuweisen und verläuft im großen und ganzen nach dem *Leucophrys*-Typus (MAUPAS 1889). Ich konnte weder den Verschmelzungsmoment der Pronuclei noch die Bildung des Syncarions beobachten. Die erste Syncarionteilung erinnert an die zweite Reifungsteilung des Mi und verläuft sehr rasch (sie ist selten zu treffen). In der Anaphase beträgt die Spindellänge der ersten Syncarionteilung ca. 20 μ (Fig. 11). Im Resultat erhalten wir zwei gleichgroße Kerne, welche nach einer kurzen Ruhepause die zweite Teilung beginnen. Die zweite Teilung des Syncarions ist durch sehr langgezogene Spindeln gekennzeichnet, — ähnlich wie

wir es am *Paramaecium* beobachten können. Ihre Richtung fällt stets mit der Längsachse des Infusors zusammen (Fig. 12). Ebenso wie bei der ersten Reifungsteilung des Mi nimmt auch hier die Anaphase die größte Zeit in Anspruch. Die Identität dieser beiden Teilungen gibt sich auch in dem früh eintretenden Zerfall der Chromosomen kund. Doch während der Durchmesser der Spindel bei der ersten Micronucleusteilung längere Zeit fast unverändert bleibt (nach der Häufigkeit des Vorkommens geurteilt) (Fig. 5), rücken die Chromatinkörner bei der zweiten Teilung des Syncarions sehr bald an die Pole, wo sie Anschwellungen hervorrufen. Diese Schwellungen stehen durch lange Lininstränge miteinander in Verbindung (Fig. 12). Die Länge der Spindeln beträgt hier ca. $37\ \mu$. Im Resultat dieser Teilung erhalten wir vier gleichwertige Kerne, welche paarweise im vorderen und hinteren Ende des Infusors liegen. Jede Spindel bildet eine Macronucleus- und eine Micronucleusanlage. Morphologisch ist die Heteropolarität der Spindel der zweiten Syncarionenteilung nicht wahrzunehmen, doch kann ihre physiologische Bedeutung nicht in Abrede gestellt werden. In dem reichen Material, das mir zur Verfügung stand, entstanden aus den beiden vorderen Kernen stets Macronuclei, und aus den hinteren — Micronuclei. Ich habe nur eine Ausnahme von der Regel beobachten können, als sich nämlich die zwei hinteren in Placenten, und die beiden vorderen in Micronuclei umgewandelt hatten. Dieser Fall ist wahrscheinlich durch die Reversion der Spindel zu erklären. Die Umwandlung der Macronucleusanlagen setzt mit einer bedeutenden Größenzunahme derselben ein (Fig. 13). Je weiter dieser Prozeß vorrückt, desto schwächer nehmen die Placenten Farbstoffe an und desto besser färben sie sich elektiv mit Eosin. Sie haben eine Netzstruktur. Bei gelungener Färbung können kleine Chromatinkörner wahrgenommen werden, die vermutlich an den Wabenwänden sitzen. Die Chromatinkörner sind im ganzen Kerne gleichmäßig verteilt. Schließlich erreichen die Placenten die Größe des alten Macronucleus. Dabei rücken sie aus dem vorderen Körperende allmählich in die Mitte des Infusors herüber. Die Micronuclei verlassen das hintere Körperende und ordnen sich in der Nähe der Placenten an (Fig. 14). Nachdem das Wachstum der Placenten seinen Abschluß gefunden hat, trennen sich die Conjuganten. Somit tritt dieser Prozeß bei *Dogielella sphaerii* sehr spät ein.

Erst nach der Trennung der Conjuganten beginnt die Umbildung der Placenten in Macronuclei. Diese Umwandlung läuft darauf hinaus, daß im Zentrum der Placente zuerst ein mit Kernfarbstoffen

sich dunkel tingierender Bezirk auftritt, wonach um ihn herum ein dunkel gefärbtes Feld entsteht. Allmählich nimmt dieses an Größe zu (Fig. 15), so daß zwischen ihm und der Placentenmembran nur noch ein hellgefärbter Rand freibleibt. Seiner Struktur nach entspricht dieser zentrale Teil vermutlich dem Macronucleus (eng aneinander geschmiegte Chromatinkörner). Der erwähnte Rand wird immer schmaler und verschwindet schließlich vollkommen. Danach kann die Placente vom Macronucleus nicht mehr unterschieden werden.

Sehr bald nach der Trennung der Conjuganten degeneriert der eine Mi, so daß der Exconjugant mit zwei Placenten und einem Mi versehen ist (Fig. 15). Noch lange bevor die metagame Teilung eintritt, streckt sich der Mi, als bereite er sich zu dieser Teilung vor. Die metagame Teilung erfolgt erst nachdem sich die Placenten in Macronuclei umgewandelt haben. Es teilt sich der Mi, die Macronuclei rücken in die Tochterindividuen herüber. Somit wird die *Dogielleva sphaerii* die Wiederherstellung der normalen Kernrelation — im Gegensatz zu *Anoplophrya branchiarum* und *A. circulans* — von einer metagamen Teilung begleitet. Wie dieser Prozeß bei *Orchitophrya stellarum* verläuft wird von CÉPÈDE (1910) nicht angegeben.

Die Degeneration des zweiten Mi kann in Ausnahmefällen auch nicht stattfinden. Sodann teilen sich beide Micronuclei. So erkläre ich mir die selten auftretenden Individuen, die mit einem Ma und zwei Mi versehen sind. Die unmittelbare Teilung der beiden Mi konnte ich nicht beobachten, doch habe ich Individuen gesehen, die einen fast rekonstruierten Ma und zwei normale, vollständig gleichartige Micronuclei enthielten. Dieser Umstand bekräftigt die oben ausgesprochene Vermutung.

Die sich im Mi abspielenden Prozesse verlaufen bei *D. sphaerii* in beiden Conjuganten recht streng synchron. Doch können einige Ausnahmen von der Regel beobachtet werden. In den von mir beigelegten Zeichnungen sind in mehreren Fällen absichtlich solche Pärchen abgebildet, die sich voneinander unterscheiden, denn ich wollte recht verschiedenartige Momente der Micronucleusumwandlung wiedergeben. Diese Abweichungen sind jedoch niemals sehr bedeutend.

8. Das Schicksal des Macronucleus.

Während der Conjugation können am Ma keinerlei Degenerationssymptome wahrgenommen werden. Seine Gestalt und Struktur bleiben unverändert bis die Placenten ihre entgültige Größe erreicht

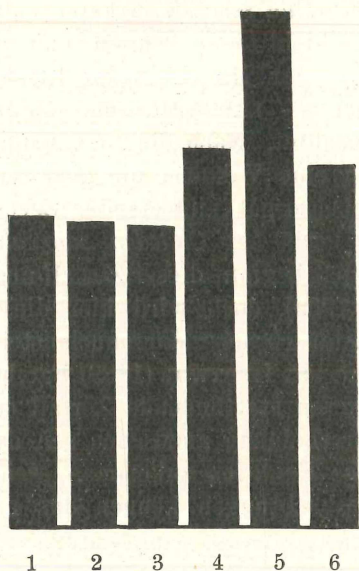
haben. Danach trennt sich der Inhalt des alten Ma von der Membran und ballt sich in eine kompakte, homogene, sich dunkel färbende Masse zusammen (Fig. 14). Mitunter zerfällt er in mehrere Stücke, die gewöhnlich in einer gemeinsamen Membran liegen. Ein Zerfall des Ma in zahlreiche Stücke, die sich dann im ganzen Infusorienkörper zerstreuen (wie dieses z. B. bei *Paramaecium* und den *Peritricha* beobachtet wird) findet in *Dogielella sphaerii* in keinem der Stadien statt. Seine Zerstörung geschieht sehr schnell und im Trennungsmoment der Conjuganten ist der Ma schon im Plasma gelöst. In den Exconjuganten werden — mit Ausnahme einiger Fälle — seine Reste nicht mehr beobachtet. Nach der endgültigen Auflösung des Ma gelingt es mitunter eine Vakuole, die aber sehr bald verschwindet, zu sehen. Ein ebensospät eintretender Zerfall des Ma wird meines Wissens nur noch bei *Chilodon uncinatus* (ENRIQUES 1909) beobachtet. Relativ spät beginnt dieser Zerfall auch bei *Anoplophrya branchiarum* (COLLIN 1909), doch wird hier dieser Prozeß durch den gegenseitigen Austausch der Macronucleusteile der Conjuganten recht unklar gemacht. R. HERTWIG (1889) hat behauptet, daß der während der Conjugation stattfindende Zerfall des Ma nicht als einfache Degenerationerscheinung anzusehen sei, daß ihm vielmehr eine wichtige trophische Funktion zukomme. Meine an *Dogielella sphaerii* angestellten Beobachtungen können das nur bestätigen.

9. Das Wachstum der Exconjuganten.

Bei freilebenden Infusorien wird die Nahrungsaufnahme während der Conjugation eingestellt. Die conjugierenden Individuen wachsen nicht. Das Wachstum des Exconjuganten beginnt erst nach der Nahrungsaufnahme, wobei er entweder die Größe des normalen Individuums erreicht (es conjugieren gewöhnlich kleine Exemplare) oder dieselbe ein wenig übertrifft. Danach teilt er sich. Dieses gilt z. B. für *Paramaecium* (JENNINGS 1911). Leider wird in der Literatur diese Frage nur wenig berücksichtigt. Bei *Chilodon* (ENRIQUES 1908) ist der Exconjugant etwas größer als das normale Individuum. Bei den *Ophryoscolecciden* (DOGIEL 1925) erreichen die Exconjuganten die Größe der normalen Individuen, wobei sie die ihnen fehlenden oder ungenügend entwickelten Organellen wieder herstellen.

Dogielella sphaerii, welche sich in den Geweben des Wirtes auf osmotischem Wege nährt, stellt für die Lösung der Frage über das Wachstum während und nach der Conjugation — ein sehr

günstiges Objekt dar. Die Nahrungsbedingungen bleiben für das Infusor sowohl während als auch nach der Conjugation die gleichen. Da der Conjugationsprozeß recht lange dauert, könnte a priori angenommen werden, daß während der Conjugation eine Größenzunahme der Infusorien stattfände. Meine Messungen an Conjuganten und Exconjuganten haben folgendes Bild ergeben: während der Con-



jugation hört das Wachstum auf; eine Größenabnahme wird nicht beobachtet. Nach der Trennung der Infusorien beginnt ein reges Wachstum der Exconjuganten, wobei letztere um ca. 70 Proz. länger werden. Der Anfang der Größenzunahme des Exconjuganten fällt mit dem „Umbau“ der Placenten, mit der Bildung des zentralen, stark färbbaren Teiles zusammen. Nach der metagamen Teilung gewinnen die Infusorien ihre normale Größe wieder, da die Exconjuganten — fast ohne vorher zu wachsen — sich in der Mitte durchschnüren; vor der gewöhnlichen vegetativen Teilung wird stets ein starker Wuchs des Infusors beobachtet. Diese Tatsachen sollen durch das beigelegte Schema illustriert werden. Hier sind die Mittelwerte für die Conjuganten (während der verschiedenen Conjugationsstadien), die Exconjuganten und für einige nicht conjugierende Individuen in Form von Säulchen abgebildet (zu je 25 Messungen).

Die erste Säule entspricht der Größe der Conjuganten während der Anaphase I ($41,1 \pm 0,68$).

Die zweite — der Prophase der zweiten Reifungsteilung ($40,5 \pm 0,78$).

Die dritte — dem Stadium der zwei Placenten, ($39,12 \pm 0,54 \mu$).

Die vierte — den Exconjuganten mit Placenten, deren zentraler Teil 2μ nicht übertrifft ($50,28 \pm 1,01$).

Die fünfte — den Exconjuganten am Ende der Rekonstruktion des Ma ($67,8 \pm 0,94$).

Die sechste — den nicht conjugierenden Individuen.

Unwillkürlich wird man dazu verleitet die stark ausgeprägte Größenzunahme des Exconjuganten mit dem Beginn der Umwandlung der Placenten in die Macronuclei, somit auch mit der trophischen Funktion derselben in Einklang zu bringen.

Eine so charakteristische Größendifferenz zwischen dem Exconjuganten und dem normalen Individuum ist meines Wissens bei den Ciliaten zum erstenmal angetroffen worden. Für diese Erscheinung ist wohl die Gegenwart der zwei Ma verantwortlich zu machen, obgleich auch *Colpidium truncatum* (DEHORNE 1920) zwei nicht ineinander fließende Placenten besitzt und dennoch eine solche Größenzunahme — soweit wir auf Grund der Zeichnungen des Autors schließen dürfen — nicht zeigt.

10. Anomalien.

Auf die große Zahl normaler Conjugationen fallen bei *Dogielella sphaerii* einzelne anormale Fälle; obgleich der Prozentsatz der letzteren relativ sehr gering ist, sollen hier doch die interessantesten Anomalien erwähnt werden.

In sieben Fällen ist eine Wiederconjugation beobachtet worden. Diese Erscheinung ist bis jetzt nur in bezug auf sehr wenige Formen bekannt. ENRIQUES (1908) hat sie bei *Chilodon uncinatus*, KLITZKE (1914) bei *Paramaecium caudatum* und COLLIN (1913) bei *Suctorina* (*Tocophrya cyclopum*) beschrieben. Die genannten Autoren erwähnen Fälle, bei denen entweder beide Partner Exconjuganten waren, oder der eine von ihnen ein Exconjugant, der andere ein normales Individuum vorstellten. In den beobachteten Fällen fand die Wiederconjugation ihren glücklichen Abschluß. Ich habe an *D. sphaerii* nur Anfangsstadien dieses Prozesses beobachten können (Metaphase I und Anaphase I), wobei nur eines der Individuen sich als Exconjugant erwies. In allen sieben Fällen waren im Exconjuganten beide Mi erhalten geblieben, wobei beide die erste Reifungsteilung begannen. Fig. 16 gibt einen dieser Fälle wieder. Der Partner links ist ein Exconjugant. Der eine Mi befindet sich in der Metaphase I, der andere — in der frühen Anaphase I. Im Individuum rechts ist der Mi im Stadium der frühen Anaphase I. Die Micronuclei des linken Individuums tragen noch den Charakter von Placenten (ein dunkler zentraler Teil und ein heller Rand). Auf Grund des Materials, welches mir zur Verfügung stand, kann ich darüber nicht entscheiden, ob im gegebenen Falle die Conjugation ihren glücklichen Abschluß findet.

Oben wurde erwähnt, daß außer den normalen Individuen der *Dogielella sphaerii* auch noch ein geringer Prozentsatz von Infusorien mit zwei Micronuclei getroffen wird. Ich habe Anfangsstadien der Conjugation sowohl zwischen zwei solchen Individuen gesehen, als auch zwischen einem Infusor mit zwei Micronuclei und einem normalen. Beide Mi teilten sich.

Zweimal wurden Pärchen während des Placentenstadiums beobachtet, wobei der eine Partner drei Placenten und zwei Micronuclei, der andere — ein Placent und zwei Mi enthielten.

Einmal wurde ein Exconjugant mit vier Placenten und zwei Micronuclei gesehen. Ich erkläre mir das Auftreten dieser Anomalie folgendermaßen: das Syncarion teilt sich nicht zwei-, sondern dreimal, so daß wir vier Placenten und vier Micronuclei — von denen zwei vermutlich eingehen — erhalten.

Ich halte es für meine angenehme Pflicht, hier meinen tiefempfundenen Dank Herrn Prof. V. A. DOGIEL für seine außerordentlich wertvollen Ratschläge und für das stete Interesse, welches er meiner Arbeit entgegengebracht hat, auszusprechen. Ebenfalls danke ich auch Herrn Dr. J. J. SSOKOLOFF und Herrn Dr. A. SCHWEYER für ihre wertvollen Ratschläge und Hinweise.

Literaturverzeichnis.

- BĚLAR, K. (1923): Untersuchungen an Actinophrys sol EHRBG. Arch. f. Protistenk. Bd. 46.
- BRUMPT, E.: (1913): Etudes sur les infusoires parasites. I. La conjugaison d'Anoplophrya circulans BALBILNI. Arch. d. Parasit. T. XVI No. 2.
- BÜTSCHLI, O. (1889): Protozoa. in: BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs Bd. 1 Abt. 3.
- CALKINS, G. and CULL, S. (1907): The conjugation of Paramaecium aurelia (caudatum). Arch. f. Protistenk. Bd. 10.
- CÉPÈDE, C. (1910): Recherches sur les Infusoires Astomes. Arch. de Zool. exp. et gén. 5me Serie T. 3.
- CHATTON, E. et PERARD, CH. (1921): Les Nicollellidae, infusoires intestinaux des Gondis eteas Damars et le „cycle évolutif“ des ciliés. Bull. Biol. de la France et de la Belgique T. 55.
- COLLIN, B. (1909): La conjugaison d'Anoplophrya branchiarum. Arch. de Zool. exp. et gén. 5me serie T. 1.
- (1912): Notes complémentaires sur la conjugaison des Infusoires Astomes. Arch. de Zool. exp. et gén. 5me serie T. 8.
- (1912/13): Etude monographique sur les Acinétiens. II. Morphologie, Physiologie, Systématique. Arch. de Zool. exp. et gén. T. 51.

- DEHORNE, A. (1920): Contribution à l'étude comparée de l'appareil nucléaire des Infusoires (*Paramecium caudatum* et *Colpidium truncatum*), des Euglènes et des Cyanophycées. Arch. de Zool. exp. et gén. T. 60.
- DOFLEIN, F. (1907): Beobachtungen und Ideen über die Conjugation der Infusorien. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München Bd. 23.
- DOGIEL, V. (1923): On Sexual Differentiation in the Infusoria. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. 67 Part. II.
- (1925): Die Geschlechtsprozesse bei Infusorien (speziell bei Ophryoscoleciden), neue Tatsachen und theoretische Erwägungen. Arch. f. Protistenk. Bd. 50.
- ENRIQUES, P. (1908): Die Conjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien. II. Abhandlung. Wiederconjugante und Hemisexe bei Chilodon. Arch. f. Protistenk. Bd. 12.
- HAMBURGER, CL. (1904): Die Conjugation von *Paramecium bursaria* FOCKE. Arch. f. Protistenk. Bd. 4.
- HERTWIG, R. (1889): Über die Conjugation der Infusorien. Abhandl. bayr. Akad. Wiss. München Bd. 17.
- JENNINGS, H. (1911): Assortative mating, variability and inheritance of size in the conjugation of *Paramecium*. Journ. of exper. zool. Vol. 11.
- KASANZEFF, W. (1910): Zur Kenntnis von *Loxodes rostrum*. Arch. f. Protistenk. Bd. 20.
- KLITZKE, M. (1914): Über Wiederconjugation bei *Paramecium caudatum*. Arch. f. Protistenk. Bd. 38.
- LANDIS, E. (1925): Conjugation of *Paramecium multimicronucleata* POWERS and MITCHELL. Journ. of Morphol. and Physiol. Vol. 40 No. 1.
- MAUPAS, E. (1889): Le rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Arch. de Zool. exp. et gén. (2) T. 7.
- MESSIATZEV, J. (1924): Die Conjugation bei *Lionotus lamella* (russisch). Arch. Russes d. Protistologie T. 3 No. 1—2.
- MULSOW, W. (1913): Die Conjugation von *Stentor coeruleus* und *S. polymorphus*. Arch. f. Protistenk. Bd. 18.
- PEARL, K. (1906): A biometrical study of conjugation in *Paramecium*. Proceed. Roy. Soc. (B) Vol. 77.
- POLJANSKY, G. (1925): Drei neue Infusorien aus dem Parenchym einiger Mollusken und Turbellarien. Arch. f. Protistenk. Bd. 52.
- PRANDTL, H. (1906): Die Conjugation von *Didinium nasutum* O. F. M. Arch. f. Protistenk. Bd. 7.
- PROWAZEK, S. (1899): Protozoenstudien. Arb. a. d. zool. Inst. Wien Bd. 11.
- (1908): Zur Lebensgeschichte der *Glaucoma*. Zool. Anz. Bd. 33 Nr. 9.
- POPOFF, M. (1908): Die Gametenbildung und die Conjugation von *Carchesium polypinum*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 89.
- SCHNEIDER, A. (1885): *Anoplophrya circulans*. Tabl. zool. I. (Zitiert nach COLLIN.)
- SCHWEYER, A. (1923): Some theoretical considerations upon the relation of sexual processes and the reproduction in protozoans. Proceed. of the First Congress of Russian Zool., Anat. and Histolog. in Petrograd 15.—21./XII. 1922 (russisch).
- (1925): Die Protozoen als „Keimzellorganismen“, die Metazoen als „Soma-organismus“ mit Keimzellen. Travaux de la Société des Naturalistes de Leningrad T. 54 No. 2 (russisch).
- STEVENS, N. (1910): The Chromosomes and Conjugation in *Boveri subcylindrica* var. *concharum*. Arch. f. Protistenk. Bd. 20.

Tafelerklärung.

Tafel 16.

Alle Abbildungen mit ZEISS-ABBÉ-Zeichenapparat auf Höhe des Arbeitstisches gezeichnet. Vergrößerung: Obj. ZEISS 2 mm, Comp.-Ocul. 6, Tubuslänge 160 mm. Abbildungen um $\frac{1}{4}$ ihrer Größe verkleinert.

Fig. 1. Beginn der Conjugation. In beiden Conjuganten sind die Mi noch unverändert.

Fig. 2. Ein Stadium, welches der „Synapsis“ der Geschlechtszellen der Metazoa entspricht. Im Individuum links-Seitenansicht des Mi; rechts-Ansicht vom breiten Pole aus.

Fig. 3. Metaphase der ersten Teilung des Mi. Die Chromosomen bilden die Äquatorialplatte.

Fig. 4. Beginn der Anaphase I. Die Chromosomen sind zerfallen und die Chromatinkörner streben den Polen zu.

Fig. 5. Anaphase I. Der Mi ist sehr langgezogen. Das stäbchenförmige Chromatin ist zwischen den beiden Polen mehr oder weniger gleichmäßig zerstreut.

Fig. 6. Ende der ersten Mi-Teilung. Im Individuum rechts ist der Verbindungsstrang erhalten geblieben. Im Individuum links zwei gleichgroße Mi im Ruhestadium.

Fig. 7. Zweite Teilung des Mi. Im Individuum links. Mi im Metaphase-stadium; rechts-Anaphase.

Fig. 8. Viertes Mi-Stadium (3 Reduktions-, 1 persistierender Mi), alle Mi noch gleichgroß.

Fig. 9. Anaphase der dritten Micronucleusteilung im Plasma eines jeden Conjuganten. 3 Abortivmicronuclei.

Fig. 10. Übergang der Pronuclei. In jedem Individuum ist ein stationärer (♀) und ein migrierender Kern (♂) und die abortive Mi zu sehen.

Fig. 11. Anaphase der ersten Syncarionteilung.

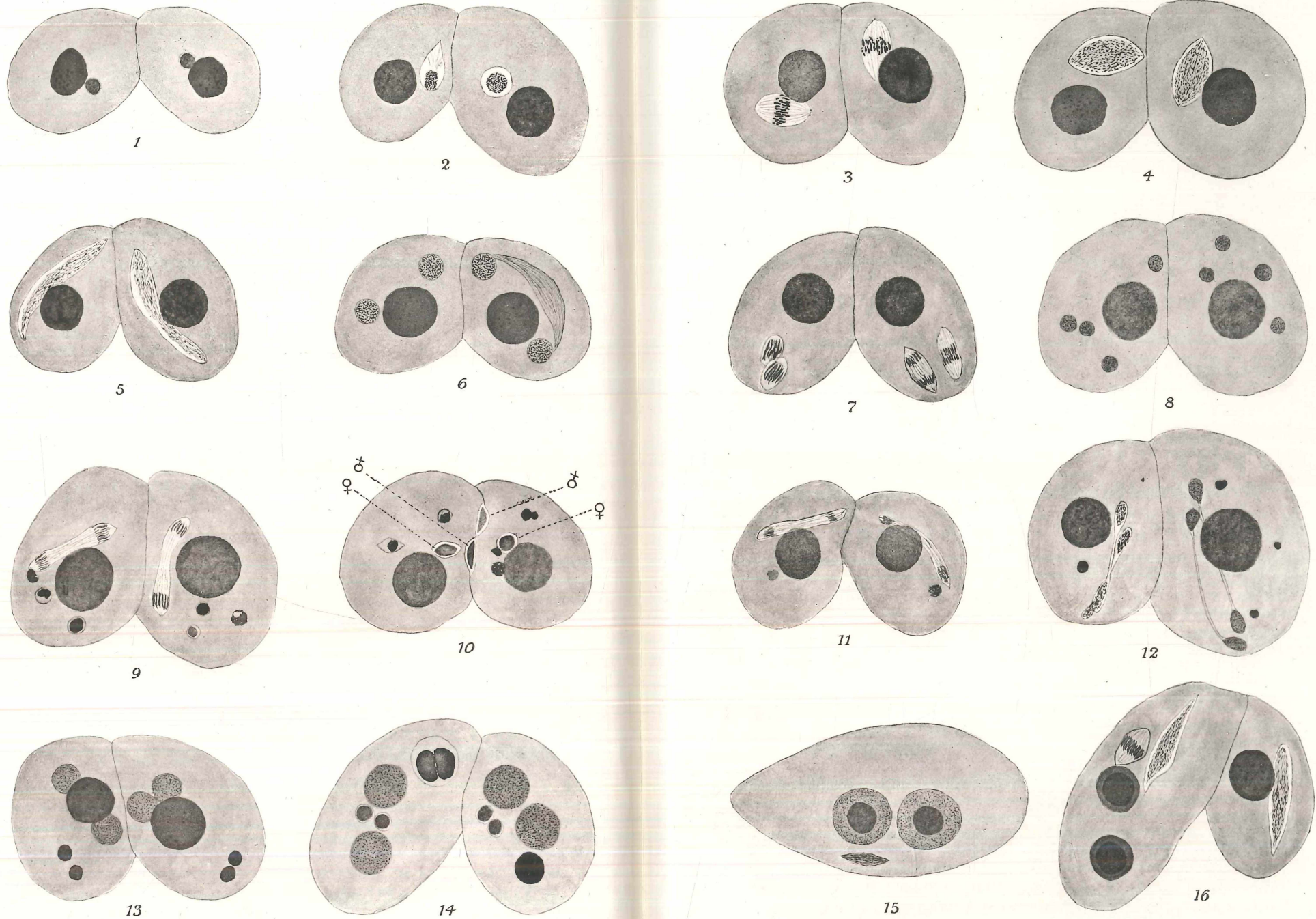
Fig. 12. Anaphase der zweiten Syncarionteilung. Die abortive Mi sind noch erhalten geblieben.

Fig. 13. In jedem Conjuganten liegen zu je 2 neue Mi und 2 Placenten. Sie haben ihre primäre Lage, die durch die Lage der Spindel während der zweiten Syncarionteilung bedingt ist, beibehalten.

Fig. 14. In jedem Infusor 2 Placenten und 2 Mi. Der alte Ma löst sich auf. Im Individuum links ist er in 2 Stücke zerfallen.

Fig. 15. Exconjugant mit 2 Placenten. Nur 1 Mi ist erhalten geblieben. Der zweite Mi ist bereits degeneriert.

Fig. 16. Wiederconjugation.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1926

Band/Volume: [53 1926](#)

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

Artikel/Article: [Die Conjugation von Dogielella sphaerii \(Infusoria Holotricha, Astomata\). 407-434](#)