

Aus der Abteilung für experimentelle Zellforschung des Universitäts-Instituts
für Krebsforschung an der Charité Berlin.
(Abteilungsleiter: Prof. Dr. Rhoda Erdmann.)

Studien zur Jugendgeschichte von *Leptotheca macrospora*, einer disporeen Myxosporidie¹⁾.

Von
Hellmuth Kalenscher.

(Hierzu 5 Textfiguren und Tafel 13—15.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	358
Systematik	359
Material und Methode	360
Kurzer Überblick der Forschungsergebnisse der Jugendgeschichte der disporeen Myxosporidien	364
Das Auskriechen der Jugendform	367
Die Jugendform kurz nach dem Auskriechen aus der Spore	368
Der Sexualprozeß	372
1. Die Gametencopulation	372
2. Die Chromatinreduktion	375
3. Die der Reduktionsteilung folgende Mitose	379
Morphologie und Cytologie der ein- und zweikernigen Schizonten nach der Reduktion	382
1. Lagebeziehungen	383
2. Größenverhältnisse	384
3. Die Gestalt	385
4. Pseudopodien und Ectoplasma	385
5. Entoplasma	386
6. Kernbau	386
Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse	390
Literaturverzeichnis	392
Tafelerklärung	393

¹⁾ Erscheint auch als Inaug.-Diss. zu Berlin 1926.

Einleitung.

Bei der großen Zahl der Arbeiten, die unser Wissen über die Myxosporidien bereichert haben, erscheint es vielleicht überflüssig, nochmals den Lebenscyclus dieser Parasiten zu studieren. Doch wird sich meine Aufgabe darauf beschränken, die Probleme zu behandeln, die von den neueren Autoren noch nicht genügend erschöpft sind. Es wird daher nur die Jugendgeschichte bis zur propagativen Entwicklung und Sporulation eingehender geschildert werden.

Seit dem Erscheinen von AUERBACH's großer Monographie (1910) sind über die propagative Entwicklung und über die Sporenbildung der Myxosporidien bis in die jüngste Zeit eine Reihe von Arbeiten entstanden, die diese Fragen berührten. (ERDMANN 1911/17, GEORGÉVITCH 1914/17/19, MAVOR 1916, DAVIS 1916/23, STEPELL 1919, SCHUURMANS STEKHOVEN jr. 1919,20). Wohl findet man in der Literatur manchen Widerspruch, aber es hat sich doch die propagative Entwicklung und Sporenbildung mehrerer Myxosporidienarten von Anfang bis zu Ende fast lückenlos verfolgen lassen können, und ungeachtet der verschiedenen Meinungen läßt sich doch ein ziemlich einheitliches Schema für die Sporenbildung aller bekannten Myxosporidienarten entwickeln.

Über den Anfang des Entwicklungskreises der Myxosporidien und über das Los der ausschlüpfenden Jugendform sind unsere Kenntnisse nicht nur fragmentarisch, sondern der größte Teil der betreffenden Angaben enthält nicht viel anderes als Hypothesen und mehr oder weniger wahrscheinliche Darstellungsmöglichkeiten.

Besonders zwei Fragen der Myxosporidienforschung sind seit der grundlegenden Arbeit von THÉLOHAN (1895) noch nicht einwandfrei beantwortet worden.

1. Wo und an welcher Stelle des Entwicklungskreises der Myxosporidien gehen der Reduktionsakt und Sexualakt vor sich?

2. Welche cytologischen Prozesse finden während der Entwicklung der Jugendformen statt?

Um diese Aufgaben der Lösung entgegenzuführen, wurde der Entwicklungskreis vom Auskriechen aus der Spore bis zum Beginn der propagativen Vermehrung bei *Leptotheca macrospora*, einer disporeen Myxosporidie, studiert. Die disporeen Myxosporidien sind, wie DOFLEIN in seinem Lehrbuch der Protistenkunde (4. Aufl. 1916, p. 1010) ausführt, die ursprünglicheren, aus denen sich die polysporeen durch unvollständige Teilung ableiten lassen. Außerdem lassen sich bei den disporeen Formen die sich abspielenden Vorgänge wegen der geringeren Kernzahl leichter übersehen.

Systematik.

Die Gattung *Leptotheca* ist zuerst von THÉLOHAN (1892) beschrieben worden. (*Ceratomyxa agilis*: C. r. Ac. Sci. v. 115 p. 962.)

Leptotheca ist meistens zweisporig, und ihr größter Durchmesser steht senkrecht zur Nahtebene. Die Spore ist fast kuglig rund, gewöhnlich oval. Das Sporoplasma erfüllt den ganzen Raum und läßt nur die Polkapseln frei. Die Polkapseln konvergieren und liegen nebeneinander. Die Gattung *Leptotheca* ist ziemlich arm an Spezies. Es sind bisher beschrieben worden von

THÉLOHAN:	<i>Leptotheca agilis</i>
	„ <i>elongata</i>
	„ „ (<i>polymorpha</i> n. LABBÉ)
	„ <i>hepseti</i>
	„ <i>parva</i>
	„ <i>renicola</i>
	„ <i>ranae</i> (<i>ohlmacheri</i> n. GURLEY)
GURLEY:	„ <i>ohlmacheri</i> (<i>ranae</i> n. THÉLOHAN)
	„ <i>perlata</i>
LABBÉ:	„ <i>polymorpha</i> (<i>elongata</i> n. THÉLOHAN)
AUERBACH:	„ <i>informis</i>
	„ <i>longipes</i>
	„ <i>macrospora</i>
STEMPELL:	„ <i>coris</i>
NEMECZEK:	„ <i>chagasi</i> .

Die Wirte der verschiedenen Spezies sind folgende:

<i>L. agilis</i> :	<i>Trygon vulgaris</i>
„ <i>elongata</i> :	<i>Merluccius merluccius</i>
„ <i>polymorpha</i> :	<i>Phycis phycis</i>
„ <i>parva</i> :	<i>Scomber scombrus</i>
„ <i>renicola</i> :	„ „
„ <i>ranae</i> :	<i>Rana esculata</i>
„ <i>hepseti</i> :	<i>Atherma hepsetus</i>
„ <i>ohlmacheri</i> :	<i>Rana esculata</i>
„ <i>perlata</i> :	<i>Acerina cernua</i>
„ <i>macrospora</i> :	<i>Sebastes viviparus</i>
„ <i>longipes</i> :	<i>Brosmius brosme</i>
„ <i>informis</i> :	<i>Molva vulgaris</i> oder <i>Gadus merlangus</i>
„ <i>coris</i> :	<i>Coris julis</i> , <i>Coris giofredi</i>
„ <i>chagasi</i> :	<i>Leptodactylus ocellatus</i> .

Eine einzige *Leptotheca*, die Spezies *L. ohlmacheri*, ist bei Amphibien beschrieben worden. Für diese Betrachtung haben nur Leptothecen, die in der Gallenblase der Fische schmarotzen, Bedeutung.

Die Speziesabgrenzung der Leptothecen ist recht schwierig. Mit absoluter Sicherheit kann eigentlich nur *L. parva* beschrieben werden. Übereinstimmend sagen alle Autoren aus, daß diese Form tief in den Falten der Gallenblase sitzend, selten frei gefunden wird und im Gegensatz zu den anderen Leptothecen, die mit grünlichen Granulationen beladen sind, ein fast homogenes Aussehen hat. Sitzen diese Leptothecen an den Wänden der Gallenblase, so heften sie sich anderen Parasiten dieses Organs an, z. B. ist von THÉLOHAN (1895) *Leptotheca parva* am *Chloromyxum leydigi* beschrieben (Taf. 7 Fig. 2). Auch um die Myxidien ordnen sich diese kleinen Leptothecen kranzförmig an. Die Unterscheidung zwischen *L. agilis* und *L. elongata* ist schwierig. Nach LABBÉ besitzt *L. agilis* ein Cytoplasma mit langen, fadenförmigen Pseudopodien und aktiven Bewegungen, während *L. elongata* ein Cytoplasma mit kurzen, polymorphen Pseudopodien aufweist.

Ebenso sind *L. macrospora* und *L. coris* kaum auseinander zu halten. *L. macrospora* hat rundliche vegetative Formen mit körnigem Entoplasma und homogenem Ectoplasma, das lebhaft amöboide Bewegungen zeigt. *L. coris* zeigt polymorphe vegetative Formen, deren Cytoplasma — wenigstens am fixierten Material — eine schöne Wabenstruktur zeigt und keinen prinzipiellen Unterschied zwischen Ecto- und Entoplasma erkennen läßt. Die Pseudopodien sind sehr lang und unbeweglich. Charakteristisch ist vor allem, daß ca. 45 Proz. von *L. coris* mit *Nosema marionis* THÉL. besetzt sind.

In meinen Präparaten haben wir es höchstwahrscheinlich mit *L. macrospora* AUERB. zu tun, wenn auch nicht ausgeschlossen werden kann, daß die von mir beschriebenen Formen *L. coris* oder *L. elongata* angehören.

Material und Methode¹⁾.

Das Material, welches der vorliegenden Untersuchung zugrunde liegt, stammt von künstlich infizierten Tieren, und zwar wurden in den Monaten März, April, Mai und Juni 1911 Infektionsversuche in Neapel ausgeführt und im Jahre 1913 im Monat Juli ein fünfter

¹⁾ Es sei auch an dieser Stelle Prof. Dr. RHODA ERDMANN für die gütige Unterstützung und Überlassung des Materials ergebenst gedankt.

Versuch. Die Anregung, Infektionsversuche auszuführen, geht weit zurück. Da aber AUERBACH in seiner großen Monographie (1910) schon die THÉLOHAN'schen Infektionsversuche ausführlich besprochen und gewürdigt hat und seine eigenen beschrieben, so sollen hier nur die vorliegenden von ERDMANN ausgeführten Versuche geschildert werden und mit denen jenes Verfassers verglichen werden.

AUERBACH infizierte (1909) Gadiden in Bergen mit *Myxidium*. Er war sich schon der Schwierigkeit bewußt, daß es fast unmöglich ist, parasitenfreies Material zu erhalten, da die Aufzucht von Fischen auch keine Parasitenfreiheit gewährleistet. Denn das ist doch die erste Bedingung, um einigermaßen sicher den Entwicklungskreis der Myxosporidien zeitlich abzugrenzen. Er ließ die Gadiden 2—3 Wochen in den Aquarien und fing erst nach gründlicher Untersuchung des Bodenschlammes und des Inhalts des Rectums der Fische seine Versuche an. Er fand später, daß junge Tiere sehr häufig ganz parasitenfrei sind, ebenso wie ganz alte und ausgewachsene. Diesen Vorgang deutet er so, daß die Tiere, die in ihrer späten Jugend eine starke Infektion mit Myxosporidien erhalten haben, schließlich zugrunde gehen, so daß eigentlich nur alte Tiere gefunden werden können, die die Infektion entweder überstanden hatten oder überhaupt nicht infiziert worden waren. Daß die jungen Tiere selten infiziert sind, erklärt dieser Autor so, daß sie sehr viel mehr Abwehrmöglichkeiten haben als die älteren. Vielleicht wird aber folgender Umstand zu bedenken sein: Wahrscheinlich leben die jungen Tiere in anderen Höhen des Wassers, welches nicht so stark mit Sporen infiziert werden kann. Wie dem auch sei, jeder spätere Experimentator muß dieselbe Frage für seine Spezies lösen, wie es möglich ist, ein ganz einwandfreies Material zu erhalten, ehe infiziert werden kann. Fische künstlich in Aquarien aufzuziehen, würde dieses Problem auch nicht einwandfrei lösen, da durch die feinen Zulaufsöffnungen der Aquarien, selbst wenn sie mit Gaze verstopft sind, Sporen in das Bassin kommen können. So bleibt nichts übrig, als gefangene Tiere, in diesem Falle *Coris vulgaris* und *Coris giofredi*, längere Zeit einer Hungerkur im Aquarium zu unterwerfen und dann die Tiere auf Parasiten zu kontrollieren.

Alle zu den Infektionsversuchen gebrauchten Tiere, das waren im Jahre 1911 ungefähr 89, wurden 14 Tage lang vorher in dem Versuchsbecken gehalten. Nach dieser Zeit zeigte es sich oft, daß ein Probeexemplar die Gallenblase voller Parasiten hatte, wenn auch das Rectum z. B. sporenfrei war. Wurden dann die Tiere wieder mit sterilen

Fleischstückchen gefüttert, so fand sich sehr oft, daß dann der Rectumsinhalt sporenfrei wurde, während bei manchen Tieren die Gallenblase reichlich vegetative Formen hatte. Da es für die späteren Infektionsversuche nicht von Belang ist, ob neben den jüngsten Entwicklungsstufen wieder Formen sind, die erst kürzlich Sporen gebildet haben, so wurde solches Material benutzt.

Unter den Tieren befanden sich also zur Zeit der Infektion

1. völlig parasitenfreie, wie zahlreiche Proben zeigten und
2. solche mit vegetativen Stadien in der Gallenblase.

Hierauf wurde bei der späteren Deutung der Befunde geachtet.

Gewöhnlich wurden 20 Gallenblasen aus *Coris giofredi* oder *Coris vulgaris* genommen und in das Bassin getan, nachdem die vorbereiteten Versuchstiere in den Behältern vorher gehungert hatten. Dieses frische Fleisch fraßen die Fische, wie oft beobachtet wurde. Daß die Tiere manchmal plötzlich in den ersten Tagen nach der Infektion starben, ist nicht zu verhindern; mit dem Gallenblaseninhalt wurden auch alle anderen Mitbewohner der Gallenblase verfüttert, so daß auch hier Komplikationen leicht auftreten können; wie ja auch schon AUERBACH sagt, daß es nicht leicht ist, reichliches Material vor der Infektion längere Zeit lebend im Bassin zu erhalten.

Der erste Versuch (20 Tiere) vom 31. März lehrte, daß nur 14 Tiere von ihnen eine vierwöchentliche Vorhaft vertragen konnten. Am 8. April lebten alle Tiere, am 11. April wurde ein Tier getötet, das keine Parasiten hatte. Dann wurden nochmals am 12. April 20 Gallenblasen verfüttert. Am 24. April starb ein Tier, am 25. April wurden drei Tiere getötet, am 26. April wieder ein Tier, am 30. April, 2. Mai und 3. Mai starb je ein Tier. Am 22. Mai wurden alle Tiere getötet. Die Tiere aus dem ersten Versuch haben also 52 Tage die erste und 40 Tage die zweite Infektion überlebt. Die Tiere, welche vorher starben, hatten sehr häufig Hefen in allen ihren inneren Organen und auch Microsporidien. Versuche, bei denen Microsporidien gefunden wurden, wurden bei der späteren Durcharbeitung ausgemerzt, damit vollständig einwandfreies Material vorlag.

Der zweite Versuch, der 23 Tiere umfaßte, lief vom 3.—22. Mai 1911. Er zeichnete sich dadurch aus, daß ganz besonders viele Tiere starben. Die erste Infektion fand am 3. Mai, die zweite am 6. Mai statt. Einen Tag nach der ersten Infektion wurde ein Tier getötet, 6 Tage nach der zweiten wurde ein zweites Tier getötet, Am 13. Mai starben 18 Tiere, am 21. Mai wurde ein Tier getötet,

am 22. Mai starben die restlichen zwei Tiere, die zahlreiche Hefen enthielten. Es fragt sich natürlich, ob die Hefen die Tiere schon während des Lebens oder erst nach dem Tode so stark besiedelt haben. Wenn am Abend die Tiere noch lebend waren, fanden sich morgens früh tote Tiere im Bassin. Bei der im Mai herrschenden Wärme ist es nicht ausgeschlossen, daß sogar in dem kühlen Fischbecken der Zoologischen Station von Neapel, das sich im Keller-raum befand, diese Hefen so stark erst nach dem Tode wuchsen; Microsporidien fanden sich bei diesem Versuch nicht.

Der dritte Versuch dauerte vom 11. Mai bis 1. Juni und umfaßte 22 Tiere. Die erste Infektion fand am 11. Mai, die zweite am 18. Mai statt. Am ersten Tage nach der Infektion wurde ein Tier getötet, 7 Tage nach der ersten Infektion und 1 Tag nach der zweiten wurde je ein Tier getötet. Elf Tiere wurden 20 Tage nach der ersten und 13 Tage nach der zweiten Infektion getötet; es blieben 13 Tiere zur Verarbeitung übrig. Dieses Material hatte keine Microsporidien.

Der letzte Versuch aus dem Jahre 1911 erwies sich als am günstigsten. Es wurden wieder 20 Tiere vorbereitet, und damit ganz genau alle Stadien des Entwicklungsganges studiert werden konnten, wurde nur einmal infiziert und zwar am 1. Juni. Diese Tiere waren schon vom 1. Mai bis 1. Juni im Bassin zur Vorbereitung gewesen. Bei diesem vierten und letzten Versuch waren alle früheren Erfahrungen verwandt worden, so daß hier sicher gut vorbereitetes Material genommen wurde.

Die einzige Infektion fand am 1. Juni statt; nach 16 Tagen wurde ein Tier getötet, nach 17 Tagen sieben Tiere, nach 49 Tagen ein Tier, nach 90 Tagen elf Tiere. Die letzten elf Tiere, die also 90 Tage nach der Infektion getötet wurden, wurden durch das Entgegenkommen von Herrn Prof. Dr. Gross nach Berlin zur Untersuchung geschickt. So stellte also gerade der vierte Versuch ein ziemlich vollständiges Material, und von diesen Tieren wurden der Magen- und Darmkanal und die Gallenblase ganz besonders untersucht; die Abbildungen beziehen sich fast nur auf das Material, das nach diesen strengen Vorsichtsmaßregeln infiziert worden war.

Im Jahre 1913 bei einem späteren Aufenthalt in Neapel wurden noch einmal 20 Tiere infiziert. Diese wurden in den ersten 10 Tagen nach der Infektion getötet und Ausstriche aus den Gallenblasen gemacht, um die an den Schnitten gewonnenen Ergebnisse auch an infizierten Ausstrichen zu prüfen. Auch während der im Jahre 1911 ausgeführten Versuche wurden fortgesetzt frische Ausstriche unter-

sucht. Die frühe Jugendform der Leptothecen in Ausstrichen wieder zu erkennen, ist ungemein schwierig; erst die Kontrolle mit nach verschiedensten Methoden vorbereiteten Schnittpräparaten läßt es zu, solches Material mit in die Deutung hineinzubeziehen.

Fixiert wurde entweder mit Alkohol, um später die einzelnen Gegenfärbungen zu machen, die schon ERDMANN (1916) mit Erfolg für die Bestimmung der Granulationen bei *Chloromyxum leydigi* angewandt hat, oder mit SCHAUDINN'schem Sublimataalkohol, BOUIN'scher CARNOY'scher und FLEMMING'scher Konservierungsflüssigkeit. Um besonders schonend vorzugehen, wurden die Fixierungsflüssigkeiten mit einer feinen Kanüle in die Gallenblase eingespritzt, damit das langsame Eindringen der Konservierungsflüssigkeit in die Gallenblase vermieden wird. Das Aufschneiden der kleinen Corisgallenblasen ist nicht zu empfehlen, weil dadurch die Lageverhältnisse der Tiere verändert werden. Die Galle selbst ist in den Gallenblasen des Coris nicht so dickflüssig und daher bei der Untersuchung nicht so störend.

Mit Absicht wurde *Coris giofredi* für die Infektionsversuche genommen, 1. weil das Tier selbst im Bassin widerstandsfähig ist, wenn man die beste Fütterungsmethode ausprobiert hat, 2. weil seine Gallenblasen klein sind und geeignete Schnitte liefern und 3. weil selten Microsporidien in den Gallenblasen gefunden wurden. Auf Taf. 15 Fig. 9 ist ein infizierter toter *Coris giofredi* dargestellt, an dem die anderen *Coris* schon Teile des Darmkanals also auch die Gallenblase angefressen hatten.

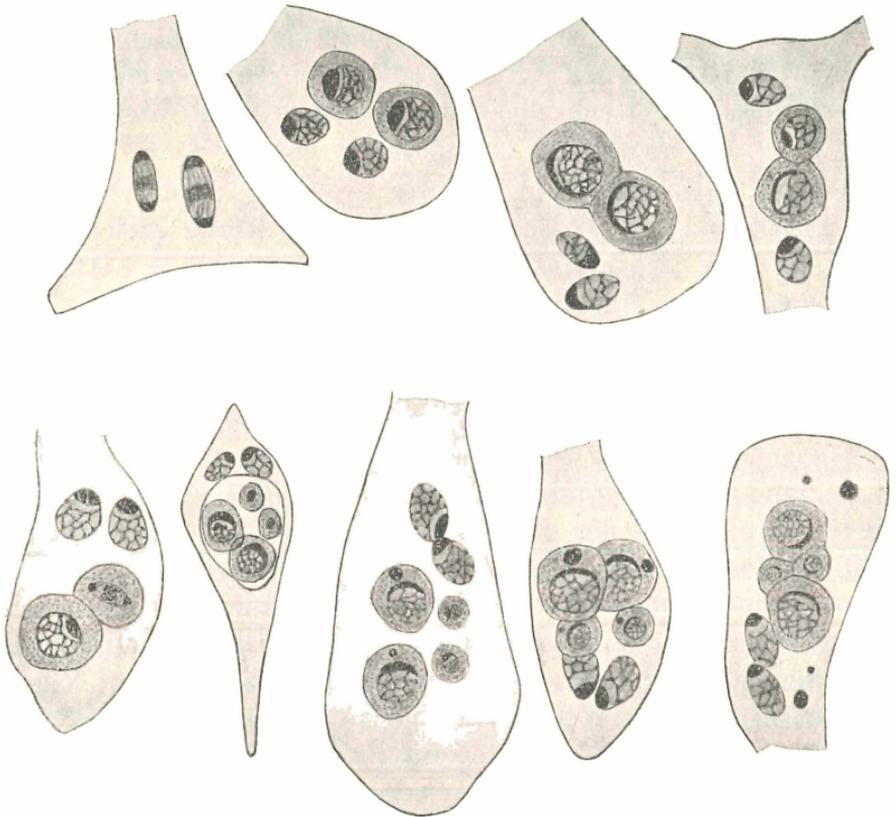
Gefärbt wurden die Schnitte mit GIEMSA'schem Gemisch, mit HEIDENHAIN'- und DELAFIELD'schem Hämatoxylin mit oder ohne Eosinfärbung. Zum Nachweis von Glykogen wurde die BEST'sche Methode angewandt, die sehr gute Resultate lieferte.

Kurzer Überblick der Forschungsergebnisse der Jugendgeschichte der disporeen Myxosporidien.

Besonders die Jugendgeschichte der disporeen Myxosporidien ist von den meisten Forschern sehr kurz behandelt worden, so daß es nicht überflüssig erscheint, ganz kurz in chronologischer Reihenfolge die bisherigen Ergebnisse zusammenzustellen.

AWERINZEW (1909) beginnt den Lebenszyklus bei *Ceratomyxa drepanopsettae* mit dem zweikernigen Amöboid, das „ohne allen Zweifel“ sich aus dem einkernigen durch karyokinetische Teilung des ursprünglichen Kerns bildet (Textfig. 1). Die einkernigen Formen

konnte er trotz eifrigen Nachforschens an zahlreichen Präparaten nicht auffinden; stützt sich aber auf die Tatsache, daß er bei einer disporeen Myxosporidie, die in der Gallenblase als Parasit lebte, mehrere Male Amöboide mit einem Kern gefunden habe (p. 78). Unter gleichzeitiger karyokinetischer Teilung der beiden Amöboidekerne bilden sich zwei somatische und zwei generative Kerne,



Textfig. 1. AWERINZEW, Zweikerniges Amöboid, Bildung der somatischen und generativen Kerne und Gametenkopulation mit Chromatinreduktion, Abb. 4—12, Taf. 7.

die sich voneinander durch Dimensionen, Struktur und die färberischen Eigenschaften ihrer Bestandteile unterscheiden. Die somatischen Kerne liegen frei im Cytoplasma des Amöboids, ohne irgendwelche Vorgänge des sie umgebenden Mediums hervorzurufen mit Ausnahme des nötigen Gleichgewichtes zwischen den Prozessen der Assimilation und des Zerfalls der Stoffe in der Zelle. Um die generativen Kerne beginnt eine allmähliche Konzentration des Protoplasmas, was zur Differenzierung zweier einzelner Zellen führt, aus welchen späterhin durch aufeinanderfolgende Teilungen die Anisogameten werden, die dann paarweise unter nachfolgender Ver-

schmelzung ihrer Kerne miteinander kopulieren. Vor der Teilung der Gameten wird eine Reduktion ihres Chromatins durch Infiltration in das umgebende Protoplasma beobachtet. Es folgt dann die Sporenbildung.

MAVOR (1916) beobachtete bei der disporeen *Ceratomyxa acadensis*, daß das früheste Stadium einen Kern enthält. Durch heteropole Teilung entsteht daraus ein trophischer und ein propagativer Kern, die sich wieder teilen, so daß ein vierkerniges Stadium resultiert. Die Sporoblasten werden durch Aneinanderlegen („coming together“) der ursprünglich getrennt liegenden Zellen gebildet, ähnlich wie es AWERINZEW bei *Ceratomyxa drepanopsettae* beschrieb.

DAVIS (1916) beschreibt bei der disporeen Form von *Sphaerospora dimorpha* einen Trophoziten, der zwei Kerne gleicher Größe besitzt (p. 338). Nach Ansicht des Autors sind beide Kerne durch mitotische Teilung eines früheren einkernigen Stadiums entstanden. Das Schicksal der beiden Kerne ist verschieden; der eine wird der vegetative, während der andere generativ ist und die Sporen später bildet.

GEORGÉVITCH (1917) hat den Entwicklungszyklus der disporeen *Ceratomyxa herouardi* studiert. Unter dem Einfluß des neuen Milieus findet außerhalb der Spore zwischen den beiden Kernen des Amöboidkeims, welche in der Spore zwar nahe aneinander aber doch immer getrennt lagen, eine Copulation statt (Textfig. 2). Die einkernige Zygote, nachdem sie eine gewisse Zeit umhergeirrt ist, heftet sich an die Gallenblasenwand an und teilt sich zweimal. Darauf folgt ein Ruhestadium mit drei Kernen, von denen ein größerer vegetativ ist, während die beiden anderen generativ sind und die Sporen bilden. Das Schicksal des Pansporoblasten ist verschieden; es können die Stadien der Schizogonie folgen, in denen geschlechtliche und ungeschlechtliche Generationen abwechseln, oder unmittelbar der Prozeß der Sporulation.

STEMPELL (1919) fand in der Gallenblase von *Coris julis* und *Coris giofredi* eine disporee Myxosporidie der Gattung *Leptotheca*, deren freier Amöboidkeim zuerst einkernig ist; dieser entsteht aus dem zweikernigen innerhalb der Spore durch Kernverschmelzung, die in der Spore nachweisbar ist. Aus dem einkernigen freien Keim entwickelt sich durch „eine Art primitiver Karyokinese“ ein dreikerniges Tier, von dem die zwei größeren generativen sich zu Sporenanlagen umbilden, während der dritte kleinere als vegetativer Restkern im Protoplasma unverändert liegen bleibt (Textfig. 5).

Zusammenfassend ergeben sich, wenn man von den Untersuchungen AWERINZEW'S und MAVOR'S absieht, die noch eine große Lücke hinsichtlich der Jugendgeschichte aufweisen, drei Auffassungen: Nach DAVIS erfolgt die Verschmelzung der beiden Gametenkerne während des Ausschlüpfens aus der Spore, so daß das eben befreite Tier einkernig ist; durch mitotische Teilung entsteht ein zweikerniges, dessen einer Kern vegetativ ist, während der andere generativ wird. GEORGÉVITCH beschreibt ein zweikerniges auskriechendes Tier, die Gametenkerne copulieren außerhalb der Spore; die Zygote teilt sich zweimal, und von den drei Kernen ist der größere vegetativ, während die beiden kleineren zu Sporenanlagen werden. Nach STEMPELL'S Auffassung copulieren die Gametenkerne des Keims schon in der Spore, und die einkernige Zygote teilt sich zweimal, so daß zwei größere generative und ein kleinerer vegetativer Kern resultieren.

Das Auskriechen der Jugendform.

Im folgenden ist die Bezeichnung „Amöboidkeim“ für das aus der Spore auskriechende Tier vermieden worden und dafür der allgemeinfassendere und nichts präjudizierende Ausdruck „Jugendform“ gebraucht, da alle nackten Stadien ihre Ortsbewegung durch die amöboide Bewegung bewerkstelligen.

Über das Ausschlüpfen der Jugendform stehen mir leider keine eigenen Beobachtungen zur Verfügung. Die wenigen genaueren Angaben über diesen Prozeß stammen auch nicht von fixiertem Material, sondern aus Lebendbeobachtungen. Der Vorgang selbst scheint bei den verschiedenen Gattungen sowohl bei den di- wie den polysporeen Myxosporidien ähnlich abzulaufen, so daß darauf nur kurz eingegangen werden braucht.

AUERBACH (1909), ERDMANN (1911), GEORGÉVITCH (1914) und DAVIS (1916) gaben Mitteilungen darüber bei den polysporeen Myxosporidien.



Textfig. 2. GEORGÉVITCH (1917), Kopulation der beiden Kerne des Amöboidkernes, Tome 56, Pl. 2 Fig. 16—18.

Bei den disporeen Myxosporidien ist dieser Vorgang nur bei *Ceratomyxa herouardi* von GEORGÉVITCH (1917) studiert worden (Textfig. 2). P. 380 heißt es: „Il est très rare d'observer cette germination, c'est

pourquoi nous l'avons représentée par notre figure 2, trouvée une fois seulement après l'examen de centaines de préparations. La spore de *Ceratomyxa* en germination laisse écarter les deux cones valvaires par leur base c'est-à-dire à la place de leur ancienne suture; c'est par là que le sporoplasme se délivre par un mouvement amiboïde, qui fort probablement contribue à cette sortie, en exerçant sa pression à l'endroit de suture. Le sporoplasme délivré se présente sous une forme amiboïde (fig. 16), émettant un gros pseudopode et en s'accroissant autant par son protoplasme que par ses noyaux."

Während so die anatomischen Tatsachen des Ausschlüpfens festzustehen scheinen, und das Auskriechen in einem **anderen** Wirte physiologisch annnehmbar ist, konnte bei verschiedenen Gattungen eine Keimung in demselben Wirte beobachtet werden. So kann bei *Myxobolus pfeifferi* THÉL., *Myxobolus cycloides* THÉLOH., *Myxobolus wellengrebelli* SCH. STEK. und *Henneguya psorospermatica* THÉL. eine Keimung der Sporen in dem ursprünglichen Wirte stattfinden. Es ist denkbar, daß etwas Ähnliches bei *Leptotheca macrospora* vorkommt, da in manchen Präparaten, die reichlich reife Sporen aufwiesen, bisweilen in ihrer Nähe ganz junge ausgekrochene Stadien vorkommen. Da es aber ganz unmöglich ist, parasitenfreies Material zu bekommen, so ist es auch möglich, daß hier neben der künstlichen noch eine natürliche Infektion bestanden hat. Auf diese Verhältnisse ist bereits in dem Kapitel „Material und Methode“ eingegangen worden.

Die Jugendform kurz nach dem Auskriechen aus der Spore.

Genauer beantwortbar aber ist folgende Frage: was geschieht mit der Jugendform, nachdem sie zum Vorschein gekommen ist? Eine Antwort darauf werden die jüngsten Stadien geben.

Die eben ausgeschlüpften Tiere sind ziemlich schwer zu finden und daher auch von vielen Untersuchern übersehen worden. Sie gleichen an Größe denen in der Spore; doch gibt es auch hier Unterschiede, die durch die verschiedenen Lebensbedingungen begründet werden. Taf. 13, Fig. 2 u. 3 zeigen, wie different die Größenunterschiede zweier annähernd gleichaltriger Tiere zu sein vermögen, auch wenn man die verschiedenen Vergrößerungen berücksichtigt. Ihre Form ist nahezu kreisrund, im Zustand der geringsten Oberflächenspannung, während in der Spore die Keime meistens wechselnde Formen zeigen und bei der Aufsicht kreissektorartige Gestalt haben, so daß der von den Polkapseln freigelassene Raum innerhalb der Spore völlig ausgefüllt wird (Taf. 13, Fig. 1).

Das Cytoplasma der befreiten Tiere (Taf. 13, Fig. 1, 2 u. 3) ist charakteristischerweise dichter als innerhalb der Spore, wo die beiden Kerne gleichsam von einem zarten Protoplasmaschleier umgeben werden. Die Deutung dafür ist darin zu suchen, daß das Tier außerhalb der Spore für die Nahrungsaufnahme anders ausgerüstet sein muß, als innerhalb der Spore, in welcher die osmotischen Verhältnisse anders sind und die Stoffwechselfvorgänge auf ein Minimum herabgesetzt sind. Das Cytoplasma erscheint um die Kerne herum nahezu homogen, während die äußeren Zonen von feinkörnigerer Struktur sind (Taf. 13, Fig. 2 u. 3). Teilweise umschließen feinste Granula das Zentrum mit den Kernen, was besonders bei den Präparaten deutlich zum Ausdruck kommt, die mit SCHAUDINN'schem Sublimatalkohol fixiert und nach HEIDENHAIN gefärbt sind (Taf. 13, Fig. 3).

AUERBACH hat bei älteren vegetativen Formen von *Leptotheca macrospora* ein vom Ectoplasma getrenntes Entoplasma beschrieben. Während das Ectoplasma homogen ist, zeigt das Entoplasma deutliche Körnelung. Bei meinen Untersuchungsobjekten ist dieser Unterschied nur angedeutet, was ja natürlich ist, da die Tiere noch nicht lange außerhalb der Spore leben. Taf. 13, Fig. 3 zeigt am Rande eine schmale homogene Zone von Ectoplasma und zwei kurze, strangförmige Pseudopodien von homogener Struktur. Charakteristisch für diese jungen Formen ist die Armut bzw. das Fehlen von Pseudopodien. Die Kerne gleichen einander gewöhnlich strukturell und sind von der gleichen Größe. Natürlich existieren auch Ausnahmen, und es wurden sowohl in der Spore wie bei den eben ausgeschlüpften Keimen Kerne beobachtet, deren Größe verschieden war.

Die Form der Kerne ist ungefähr rundlich bis oval, daneben kommen auch unregelmäßige Gestaltungen vor: So ist auf Taf. 13, Fig. 3 der linke Kern in einen gedrehten Strang ausgezogen.

Die Struktur der Kerne ist nach Fixierung mit SCHAUDINN'schem Sublimatalkohol bei Färbung mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin-Eosin gleichmäßig feinkörnig (Taf. 13, Fig. 2).

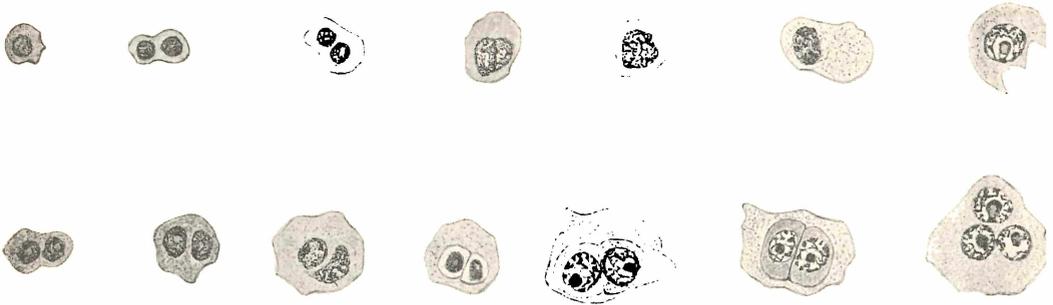
Der Binnenkörper liegt meistens exzentrisch ja sogar beinahe an der Kernmembran. Fast alle neueren Untersucher weisen auf diese Lage bei den verschiedenen Myxosporidiengattungen hin. Bisweilen ist er durch strahlenförmige Fäden mit der Kernmembran verbunden. Taf. 13 Fig. 2 zeigt zwei Kerne eines eben zum Vorschein gekommenen Tieres mit Binnenkörpern. In dem Präparat erscheinen die Binnenkörper um einige Nuancen dunkler und durch eine enge Saftzone gegen den Außenkern abgegrenzt. Im allgemeinen schwankt die Größe des Nucleolus zwischen $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{7}$ des Kerndurchmessers.

In der Literatur finden sich nur wenig Anknüpfungspunkte an diesen Befund. AWERINZEW und MAVOR haben die jüngsten Stadien von *Ceratomyxa* nicht gesehen, was aus ihrer Beschreibung und ihren Abbildungen hervorgeht.

AWERINZEW (1909) bildet auf Abbildung 4 (Textfig. 1) ein zweikerniges Tier ab, das nach seiner Auffassung aus dem hypothetischen einkernigen entstanden ist. Leider fehlen, wenn man von den diagrammatischen Abbildungen 1—3 absieht, reife Sporen zum Vergleich, ob es sich bei dem zweikernigen Tier um ein eben zum Vorschein gekommenes oder schon länger befreites Stadium handelt.

MAVOR (1916) beginnt den Lebenszyklus von *Ceratomyxa acadensis* mit dem einkernigen Tier (Pl. 1, Fig. 1). In der Spore enthält der Keim aber zwei Kerne, die aneinanderliegen und sich berühren (p. 562). Daraus folgt logischerweise, daß das eben zum Vorschein gekommene Tier zweikernig sein muß, und zwischen dem einkernigen freien und dem zweikernigen in der Spore doch ein zweikerniges jüngstes Stadium einzureihen wäre. Dies ist die Lücke in MAVOR's Untersuchungen; denkbar wäre noch, daß der Keim innerhalb der Spore einkernig würde. Doch auch darüber erhält man keine Auskunft.

Nach GEORGÉVITCH (1917) ist der ausgekrochene Keim bei *Ceratomyxa herouardi* zweikernig (p. 380). Dieser Autor hat vielleicht wirklich die jüngsten Stadien gesehen, was auch aus seinen Abbildungen hervorgeht (Textfig. 2).



Textfig. 3.

H. S. DAVIS (1916), Ausgekrochene Amöboide und Sporoblastenbildung.
Taf. 1, Fig. 3—16.

DAVIS (1916) gibt an, daß „wahrscheinlich“ während der Keimung die beiden im Sporoplasma getrennt liegenden Kerne verschmelzen (p. 360). Daher ist das zum Vorschein gekommene Tier einkernig (Textfig. 3). Vielleicht kann man seine Abbildungen anders anordnen und dann zu der Deutung kommen, daß der auskriechende Keim

zweikernig ist, da ja der Autor seine Ansicht durch keine Abbildung belegt hat.

Umordnung der Abbildungen von DAVIS.

Pl. 1	Fig. 3	=	Stadium 4
„ 1	„ 4	=	„ 1
„ 1	„ 5	=	„ 2
„ 1	„ 6	=	„ 3
„ 1	„ 7	=	„ 5

STEMPELL (1919) nimmt an, daß das jüngste Stadium von *Leptotheca coris* einkernig ist (Textfig. 5), und die beiden Kerne des Sporoplasmas schon innerhalb der Spore copulieren. Seine Figuren 87 und 88 zeigen die Verschmelzung der beiden Kerne. Nach meiner Ansicht ist die Caryogamie innerhalb der Spore zwar möglich aber doch wenig wahrscheinlich, da die Lebensvorgänge innerhalb der Spore in dem Keim wahrscheinlich auf ein Minimum reduziert sind. Denkbar wäre es allerdings, wenn der von außen kommende Reiz, der die Entkeimung veranlaßt, so stark ist, daß auch die beiden Kerne schon innerhalb der Spore copulieren.

Zusammenfassung und Diskussion.

Es ist also festgestellt, daß die eben zum Vorschein gekommene Jugendform von *Leptotheca macrospora* zweikernig ist.

Jedenfalls bringt keiner der übrigen Forscher, die die Jugendgeschichte einer disporeen Myxosporidie studiert haben, genügend eindeutige Argumente für die Behauptung, daß das jüngste Stadium einkernig ist.

AWERINZEW's und MAVOR's Untersuchungen befriedigen in dieser Hinsicht nicht, da beide Autoren die Jugendstadien überhaupt nicht gesehen haben.

DAVIS gibt für seine Behauptung, daß die Copulation bereits bei der Entkeimung erfolge, keinen Beweis, und STEMPPELL's Annahme, daß die Copulation innerhalb der Spore erfolge, mag aus den oben angeführten Gründen eine Ausnahme sein.

Es ist daher GEORGÉVITCH zuzustimmen, daß der eben befreite Keim zweikernig ist und in diesem Zustand noch eine gewisse Zeit beharrt.

In dieser Richtung liegen auch die neuesten Forschungsergebnisse bei den polysporeen Myxosporidien. ERDMANN (1911) behauptet, daß das eben ausgekrochene Tier zweikernig ist, und spätere Untersuchungen an Schnittpräparaten (1917) haben diese Ansicht bestätigt.

Nach GEORGÉVITCH (1914) ist der Amöboidkeim von *Henneguya gigantea* zweikernig. Bei *Myxidium gadi* hat dieser Forscher (1919) das Los der Amöboidkeime nicht studiert, sondern nur gefunden, daß sie innerhalb der Spore zweikernig sind (p. 263).

SCHUURMANS-STEKHOVEN jr. (1920) bildet in Fig. 33 ein junges, eben ausgekrochenes zweikerniges Stadium ab, dessen Ausdehnungen etwa zweimal so groß sind wie die des in der Spore befindlichen Keimes. Die Kerne ähneln überdies einander auch, so daß man annehmen kann, es in der Tat mit einem eben zum Vorschein gekommenen Tier zu tun zu haben.

In seiner neuesten Arbeit hat DAVIS (1923) bei *Lentospora ovalis* die jüngsten Stadien nicht gesehen, da seine Abbildungen 6a und 6b schon ein dreikerniges Tier zeigen (p. 429); auch ist hier noch keine Differenzierung in vegetative und generative Kerne vorhanden. Erst Fig. 4 stellt diese beiden Typen dar, deren Ursprung der Autor aber nicht verfolgen konnte, sondern „vermutet“, daß sie in Analogie mit *Sphaerospora dimorpha* durch Teilung eines Kernes gebildet werden (p. 432). Also auch hier klafft eine Lücke, die der Autor nicht hat überbrücken können.

Der Sexualprozeß.

1. Die Gametencopulation.

Im Verlauf der weiteren Entwicklung wurde festgestellt, daß sowohl Cytoplasma wie Kernvolumen der Jugendform sich erheblich vermehrt haben und die beiden Kerne aneinanderrücken, so daß sich ihre Kernmembranen berühren. Findet nun eine Caryogamie statt? Bevor dieses Problem erörtert wird, sei erwähnt, daß in der folgenden Darstellung die beiden Kerne der Jugendform, da sie zur Vereinigung in einem Befruchtungsakt bestimmt sind, als Gameten (Kerne) bezeichnet werden. In der neueren und neuesten Myxosporidienliteratur wird die Kernverschmelzung der Gameten teils beobachtet, teils theoretisch gefordert. Doch gibt es noch eine andere Auffassung, deren Vertreter ihr Vorkommen ablehnt. Darauf soll weiter unten noch näher eingegangen werden.

Eigne Beobachtungen zeigen, daß bei den Kernen, die sich aneinander gelegt haben, an der Berührungsstelle die Kernmembranen einreißen. Es ist vielfach der Einwand erhoben worden, daß es sich bei der Verschmelzung der Kerne um passive Quetschungen handelt; im Gegensatz dazu konnte festgestellt werden, wie zunächst die Kernachsen sich an zwei Punkten nähern und sich schließlich be-

rühren; es folgt durch das Loch an der Berührungsstelle die Verschmelzung der beiderseitigen Chromatinmassen. In Taf. 13, Fig. 4 sieht man, wie das Chromatin, das bei den beiden Kernen den ganzen von der Membran umschlossenen Raum ausgefüllt hatte, abströmt und längs der Membran eine deutliche achromatische Zone entsteht. In der nächsten Abbildung (Taf. 13, Fig. 5) hat sich ein Chromatintropfen gebildet; bisweilen lassen sich noch an den entgegengesetzten Polen die beiden einzelnen Kernkörper beobachten.

In dem so gebildeten Syncaryon tritt, wie es auch STEMPELL bei *Leptotheca coris* beschrieb, eine starke Vergrößerung der Chromatinbestandteile auf, wobei die Kernkörperchen verschwinden. Taf. 13, Fig. 6 zeigt ein Präparat, das mit SCHAUDINN'schem Sublimatalkohol fixiert und mit BEST'scher Glycogenfärbung behandelt ist. Der große nahezu runde Kern ist von zahlreichen gröberen Chromatingranula ausgefüllt.

AWERINZEW (1909) scheint eine zweifache Caryogamie anzunehmen, einmal am Beginn der vegetativen Entwicklung, da er das einkernige Tier als Ausgangspunkt der Entwicklung annimmt und am Ende der vegetativen Entwicklung, wo die Anisogameten copulieren. Den Vorgang selbst beschrieb der Autor nicht.

MAVOR (1909) bildet auch ein einkerniges Stadium am Anfang des Zeugungskreises ab; jedoch berührt er nicht die Frage, wie das einkernige Tier aus dem zweikernigen Sporoplasma entstanden ist.

DAVIS (1916) „vermutet“ eine Caryogamie bei der Keimung (p. 360) und deutet Fig. 7 (Textfig. 3) als das früheste Stadium des definitiven Trophozoiten, das durch Verschmelzung zweier Gameten entstanden sein könnte. Demgegenüber bedeuten die Arbeiten von GEORGÉVITCH und STEMPELL einen wesentlichen Fortschritt.

GEORGÉVITCH (1917) konnte bei der disporeen *Ceratomyxa herouardi* den Akt der Caryogamie beobachten (Textfig. 2). Er schreibt p. 380: „Ce n'est qu'un certain temps après, quand le germe amiboïde a amassé quelques réserves, ce qui se traduit par son accroissement et une énergie appréciable, que les deux noyaux (n. gamètes de HARTMANN) vont en ce touchant, se conjuguer en un syncaryon. Après une caryogamie complète, on obtient un zygote uninucléé.“

STEMPELL (1919) hat (p. 133) in einigen wenigen Fällen Bilder gesehen, die eine deutliche Verschmelzung der beiden Kerne innerhalb der Spore dartun. Die Kerne legen sich dicht aneinander, die Membran verschwindet an einer Stelle, und die Kerninhalte mischen sich miteinander unter starker Vergrößerung ihres Gerüstwerkes. Dabei weist dieser Forscher darauf hin, daß die Binnenkörper vor

der Verschmelzung verschwinden (vgl. Fig. 87, 88, 118). Zuweilen findet man im Sporoplasma kleine, stark lichtbrechende Körper, die sich nicht mit Osmiumsäure schwärzen und vielleicht ausgestoßene Binnenkörperreste sind.

Taf. 13, Fig. 7 entstammt demselben Schnittpräparat wie die vorige Abbildung und veranschaulicht ein folgendes Stadium. Es sind deutlich acht grobe Chromatinkörper zu erkennen, von denen der untere rechts etwas größer als die anderen erscheint, während die anderen nahezu das gleiche Volumen haben. Diese Gebilde liegen im Zentrum des Kernes und werden durch eine mehr oder minder breite Saftzone von der Membran getrennt. Ob es sich dabei um echte Chromosomen handelt, von denen je vier jedem Gameten zukommen, wage ich nicht bestimmt zu behaupten. Die folgende Abbildung (Taf. 13, Fig. 8) zeigt auch acht chromatische Gebilde im Kern und stammt von einem anderen Präparat. Die Färbung ist hier Eisenhämatoxylin-HEIDENHAIN. Im Gegensatz zum vorigen Präparat liegen die chromatischen Elemente mehr diffus im Kern. Auffällig ist auch hier die Zahl acht.

Zusammenfassung und Diskussion.

Folgendes kann in den Vordergrund gestellt werden:

1. Gegenüber den Beobachtungen STEPPELL's und in Übereinstimmung mit den Resultaten von GEORGÉVITCH findet bei *Leptotheca macrospora* außerhalb der Spore kurze Zeit nach der Keimung die Copulation der Gametenkerne statt.

2. Die Gametencopulation stellt sich als vollständige Caryogamie dar.

Bedeutungsvoll ist vielleicht, daß bei den polysporeen Myxosporidien ähnliche Vorgänge nach Drucklegung von AUERBACH's großer Monographie beschrieben sind.

Nach ERDMANN (1911/17) ist es für *Chloromyxum leydigi* eine Tatsache, daß der Keim, wenn er die Spore verlassen hat, zweikernig ist (Teil 2, p. 290), wie es auch Taf. 17, Fig. 5 zeigt. Das Einkernigwerden jedoch scheint der Autor am infizierten Tier nicht beobachtet zu haben, da seine Fig. 6 u. 7 von Myxosporidienformen stammen, die auf Gallenplatten gezogen wurden.

GEORGÉVITCH (1914) sah auch die jungen, eben ausgekrochenen Tiere von *Henneguya gigantea*. Es heißt p. 392: „Très rarement on voit la caryogamie de ces noyaux (fig. 6); la fusion de ces deux caryosomes n'a pu être suivie. Lorsque les deux noyaux de germe

fusionnent en un syncaryon et lorsque le protoplasme s'arrondit, le pansporoblast uninucléé (sphère primitive) prend naissance, point de départ du cycle de la plupart de mes devanciers“. Auch bei *Myxidium gadi* hat dieser Forscher (1919) die Caryogamie selbst nicht beobachtet, aber er stellt die einkernige Zygote als Ausgangspunkt des Entwicklungskreises hin (p. 263).

Dagegen gibt es nach Auffassung von SCHUURMANS-STEKHOVEN jr. (1919/20) keinen sicheren Beweis für das Vorkommen einer Caryogamie in dem eben befreiten jungen „Amöboid“ (Teil I, p. 42). Als Stütze für diese Anschauung gibt er als indirekten Beweis an, daß noch kein Autor die Copulation in allen Einzelheiten hat beobachten können, und jeder Hinweis auf Reduktionsteilung fehlt. Als direktes Argument dient ihm seine eigne Beobachtung mehrkerniger, freier Amöboide (p. 41), deren Auftreten „schon im Voraus“ die geringe Wahrscheinlichkeit einer Kerncopulation unmöglich mache.

Prüft man die Argumente dieses Forschers, so glaube ich, daß seine Behauptung nicht mehr aufrecht zu erhalten ist, nachdem bei di- und polysporeen Myxosporidien sowohl in Lebendbeobachtung wie an Schnittpräparaten von einer Reihe von Forschern der jüngsten Zeit die Kernverschmelzungsvorgänge teils beschrieben, teils abgebildet sind und über diesen Vorgang nahezu Einstimmigkeit erzielt ist. Außerdem ist nicht einzusehen, warum das Vorkommen mehrkerniger Myxosporidien eine Kerncopulation unmöglich mache, abgesehen davon, daß der Autor den Fehler macht, die Verhältnisse bei den Di- und Polysporeen hierin zu verallgemeinern. Bedeutungsvoller ist allerdings das Erfordernis einer Reduktionsteilung; im folgenden soll dieses Problem genauer erörtert werden.

In einer ganz jüngst erschienenen Arbeit läßt DAVIS (1923) bei der polysporeen *Lentospora ovalis* die Möglichkeit einer Gametencopulation offen (p. 444), aber konnte dieselbe weder innerhalb noch außerhalb der Spore beobachten.

2. Die Chromatinreduktion.

Was geschieht nach der Copulation der Gameten zur Aufrechterhaltung des Gleichgewichts zwischen der Kernsubstanz und dem Protoplasma? ERDMANN (1917) hat zuerst vor und nach der Vereinigung der Gametenkerne in dem eben ausgeschlüpften Myxosporid die theoretisch zu fordernde Reduktionsteilung gesucht. Der Autor hat sie zwar nicht gefunden, aber darauf hingewiesen, daß gerade diese Stelle im Zeugungskreis für das Auftreten der Reduktions-

teilung wahrscheinlicher ist, als ihr Erscheinen am Anfang der Sporenbildung oder in der Sporenanlage selbst (p. 309).

Die zahlreichen anderen Autoren, die sich mit dem Problem beschäftigt haben, konnten eine echte Reduktionsteilung, die eine Zahlreduktion der Chromosomen darstellt, nicht einwandfrei nachweisen.

Die Reduktionsteilung setzt mit dem Vorgang ein, daß der Copulationskern, der nach vollzogener Verschmelzung annähernd rund ist, etwas polygonal wird. Den Beginn dieses Prozesses veranschaulicht Taf. 13, Fig. 9, wo das Präparat nach SCHAUDINN mit Sublimatalkohol fixiert und mit Eisenhämatoxylin HEIDENHAIN gefärbt ist. Am oberen Kernpol sind zwei Reihen chromatischer Granula von ungleichmäßiger Größe durch eine Saftzone von dem größeren Teile des Kerns getrennt. In Taf. 14, Fig. 1 ist die Ablösung eines runden chromatischen Körpers schon erfolgt, der bereits nahe der Peripherie des Tieres liegt. Taf. 14, Fig. 2 zeigt an der Kernseite gegenüber einer Konkavität einen chromatischen Körper, der durch einen gedrehten Strang mit dem Kern verbunden ist; an dem anderen Pol ist ein etwa gleichgroßer Chromatinbestandteil bereits ausgestoßen. Taf. 14, Fig. 3 zeigt drei und Fig. 4 und 7a zeigen vier Chromatinkörper, die in zwei aufeinander senkrecht stehenden Ebenen liegen. In Taf. 14, Fig. 5 sind die Chromatinkörper in derselben Richtung hintereinander ausgestoßen worden.

AWERINZEW (1909) fand (Textfig. 1) im somatischen Teile der Amöboide von *Ceratomyxa drepanopsettiae* während und nach Beendigung der Sporenbildung oder der Reifung der Gameten sehr häufig zwei bis drei, ja selbst vier ziemlich unregelmäßig gestaltete, große Chromatinkörperchen, die sich mit den verschiedenen Kernfärbungen intensiv färben. Schließlich zerfallen diese Körperchen allmählich früher oder später. Nach seiner Ansicht repräsentieren diese eben beschriebenen Körnchen Chromatingebilde, welche aus dem Körper der Gameten vor deren Copulation ausgestoßen werden.

Es taucht die Frage auf, ob es sich hier um echte Chromosomen handelt oder nur um Chromatinkörper, wie sie von mehreren Autoren beschrieben sind. Meiner Ansicht nach kann man dieses Problem nur im Vergleich mit anderen Präparaten lösen, die Gestaltung und Form der bei *Leptotheca macrospora* vorkommenden Chromosomen zeigen. Vergleicht man Fig. 6 und 9 (Taf. 14), von denen Fig. 6 mit BEST'schem Glycogen und Fig. 9 mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin-Eosin gefärbt sind, so ist ohne weiteres die Ähnlichkeit der vier Reduktionschromosomen mit denen im sich teilenden Kern befindlichen in Fig. 5, Taf. 15 zu erkennen.

Die Reduktionschromosomen sind kleine elliptische bis längsovale Chromatinkörper, deren Größe ungefähr gleich ist; jedoch läßt sich hierüber natürlich keine Regel aufstellen. Taf. 14, Fig. 8 zeigt drei Reduktionschromosomen in Eisenhämatoxylin, Fig. 5 in derselben Färbung vier. Auffallend ist die Ähnlichkeit mit den acht Chromosomen des Syncaryons auf Fig. 7, Taf. 13. Gewöhnlich sind die Reduktionschromosomen von einem fein gekörnelten Protoplasmahof umgeben, was besonders in HEIDENHAIN-Präparaten zum Ausdruck kommt (Taf. 14, Fig. 1—5, 7 u. 8). Im weiteren Verlaufe kommen sie wahrscheinlich durch protoplasmatische Strömungen mehr nach der Zellgrenze zu liegen (Taf. 14, Fig. 6 u. 8); dort degenerieren sie schnell und sind nach kurzer Zeit nur noch schlecht mit Chromatinfarben sichtbar zu machen, bis sie schließlich gänzlich verschwinden. In dem zweikernigen Tier (Taf. 14, Fig. 6 a) liegt am Rande noch ein schwach gefärbter Chromatinrest.

Es ist schon oben betont worden, daß nach Annahme einer Kernkopulation das Vorhandensein oder doch wenigstens die Andeutung einer Reifeteilung theoretisch gefordert werden muß. Demgegenüber erwähnen MAVOR (1916), DAVIS (1916) und GEORGÉVITCH (1917) das Reduktionsproblem entweder gar nicht oder konnten keine Anhaltspunkte für das Vorhandensein einer Reduktionsteilung finden, sondern beschreiben nur Restkerne.

STEMPELL (1919) versucht die Reduktionsfrage durch die Annahme zu lösen, daß der generative Kern, ehe er in die Knospungsvorgänge eintritt, sich einmal teilt, und jeder entstandene Kern einen Schalen- und Polkapselkern abschnürt, um dann wieder mit seinem Schwesterkern zu copulieren. Der Autor macht selbst auf die Sonderbarkeit seiner Hypothese aufmerksam, die darin liegt, daß hier zum erstenmal die Reifeteilungszellen nicht zugrunde gehen, sondern anderweitig verwandt werden. An sich wäre diese Annahme STEMPELL'S durchaus nichts Außergewöhnliches, da ja bei den Metazoen am Schluß des Reifungsprozesses in der Spermatogenese alle vier von der Spermatogonie abstammenden Einzelzellen zu Samenfäden werden, während bei der Oogenese nur eine Zelle zum reifen Ei wird, und die drei anderen zugrunde gehen. Doch werden bei der Spermatogenese alle vier Zellen für den Sexualprozeß unmittelbar verwandt, während die Hypothese STEMPELL'S eine vegetative Verwendung der „Reduktionskerne“ annimmt.

Zusammenfassung und Diskussion.

Bei *Leptotheca macrospora* werden nach der Copulation der Gameten von der Zygote vier Chromosomen ausgestoßen und zwar je zwei zu gleicher Zeit und häufig in zwei senkrecht aufeinander stehenden Ebenen. Die Reduktionschromosomen gleichen an Struktur und Form denen des Syncaryons und werden wahrscheinlich durch protoplasmatische Strömungen nach der Peripherie geschafft, wo sie allmählich degenerieren und schließlich verschwinden. Die Arbeiten von MAJOR (1916), DAVIS (1916) und GEORGÉVITCH (1917), die disporee Myxosporidien untersucht haben, lassen dieses Problem noch völlig ungelöst. Im Sinne STEMPPELL'S (1919) kann man diese Frage auch nicht lösen. Die Schwierigkeit für seine Auffassung besteht darin, daß einmal die Reifeteilung in der Regel vor der Trennung der Kerne einsetzt, und ferner die Reifeteilungszellen anderweitig verwandt werden. STEMPPELL gibt p. 140 selbst zu, daß hierin etwas Sonderbares liegt.

Bei den polysporeen Myxosporidien will KEYSSELITZ (1908) als erste Reduktionsteilung „eventuell“ die bei der Umwandlung der Propagationszellen in Gametoblasten erfolgende Abschnürung der Hüllzelle ansehen und dieselbe in Parallele mit der Äquationsteilung der Eizelle setzen (Textfig. 4). Die später beim „Zwölfzellenstadium“ auftretenden vier rundlichen Körper hält der Autor für Reduktionskerne, also für die zweite Reduktionsteilung.



Textfig. 4. „Eventuelle Reduktion“ nach KEYSSELITZ (1908). Taf. 13, Fig. 40—44.

ERDMANN (1917) hat den Beweis erbracht, daß die bei der von KEYSSELITZ beobachteten „eventuellen Reduktionsteilung“ auftretende kleine Zelle stets die Zelle oder die Kerne der Hülle der Sporen oder der Sporencysten-hülle liefert und daher nichts mit der Reduktionsteilung zu tun hat.

GEORGÉVITCH (1914) spricht von Reduktion überhaupt nicht, obwohl bei seinem Objekt echte Chromosomen in der großen Zelle der Gametocyte vorhanden sind. Wie seine Abbildungen (T. 54, Fig. 31—38) zeigen, werden die kleinen Zellen zu Hüllzellen verwandt.

DAVIS (1923) beobachtete bei *Lentospora ovalis* keine Anzeichen für das Ausstoßen von Chromatinkörperchen aus Sporoblastenkernen.

Höchstens vereinzelt traf er chromatische Brocken an, deren Sitz und Zahl unbestimmt war (p. 444). Der Autor zweifelt daran, daß es sich um echte Reduktionskerne handelt, da sie auch sonst bei allen Spezies beobachtet werden müßten.

Neuerdings gibt GEORGÉVITCH (1919) an, die Natur des Sexualphänomens und seinen Platz im Entwicklungskreise exakt erkannt zu haben, und als erster eine zahlenmäßige Reduktion des Chromatins, wie sie bei den Metazoen bekannt ist, gefunden zu haben. Am Ende der Sporulation, im Stadium der sechs großen generativen und zwei kleinen vegetativen Kerne, stoßen zwei generative je ein Chromatinkorn von der Größe ihrer Caryosome aus; ferner hat der Autor einigemale Gametenkerne mit zwei Chromosomen gefunden (vgl. Fig. 13, 14), während bei der Kernteilung von *Myxidium gadi* vier Chromosomen gebildet werden.

Vergleicht man kurz die Befunde von GEORGÉVITCH mit meinen eigenen, so ist bei beiden Myxosporidiengattungen eine zahlenmäßige Reduktion des Chromatins gefunden worden; aber es bestehen folgende Unterschiede:

1. Bei *Leptotheca macrospora* tritt die Reduktion nach der Gametencopulation ein, während bei *Myxidium gadi* die Reduktion vor der Gametencopulation nachgewiesen wurde.

2. Die Gameten von *Myxidium gadi* besitzen die einfache generative Komponente, sind haploid, während bei *Leptotheca macrospora* die Geschlechtskerne das generative Chromatin und das „Reduktionschromatin“ besitzen.

Die Vermutung, die ERDMANN (1917) schon aussprach (p. 309), daß das Auftreten der Reduktionsteilung wahrscheinlich vor oder nach der Vereinigung der Gametenkerne stattfindet, dürfte jetzt bestätigt sein; und es wird Aufgabe späterer Untersuchung sein, festzustellen, ob die anderen Myxosporidiengattungen sich nach dem Typus *Leptotheca* oder *Myxidium* verhalten oder beide Typen vermischt bei der gleichen Spezies vorkommen.

3. Die der Reduktionsteilung folgende Mitose.

Schon während der Reduktion sind am Kern der Zygote verschiedene Teilungserscheinungen aufgefallen, die aber der besseren Übersicht halber bisher nicht erörtert wurden. So zeigt Taf. 14 Fig. 6b das Auftreten von vergrößertem Chromatin, und Taf. 14, Fig. 8 verschieden große Chromatinkugeln. Bevor auf die Teilungserscheinungen selbst eingegangen werden soll, sei vorausgeschickt, daß

meine Untersuchungen die Annahme einer echten Mitose bei *Leptotheca macrospora* gerechtfertigt erscheinen lassen.

In sehr häufigen Bildern kann man das frühe Prophasestadium beobachten (Taf. 14, Fig. 6 b u. 8). Als erste deutlich werdende Teilungserscheinung kommt es zur Entmischung und Ausdifferenzierung von Chromatin in kleinen Partikeln im Außenkern; Taf. 15, Fig. 1 zeigt eine gleichmäßige, feinkörnige Ablagerung von Chromatin im Außenkern. Manchmal ist noch die ursprüngliche, radiäre Anordnung vorhanden. Die Chromatinpartikel nehmen an Größe und Färbbarkeit zu; in Taf. 15, Fig. 2 sind die Granula schon ziemlich groß und haben in einer hellen Saftzone drei Fäden im Außenkern gebildet, während der Rand dunkler gefärbt ist. Das Resultat dieses Stadiums ist die Ausbildung kurzverzweigter, geknickter Chromatinfäden, die oft Anastomosen bilden. In Taf. 15, Fig. 3 bilden die Chromosomen eine x-förmige Verästelung, während der Binnenkörper in einem hellen Hof im rechten Kernraum liegt. Die Beobachtung BREMER'S (1922), daß die den Kernraum umspannende Membran schwindet und eine allmähliche Mischung zwischen Kernsubstanz und Cytoplasma stattfindet, konnte für *Leptotheca macrospora* nicht bestätigt werden, sondern Taf. 15, Fig. 2—8 zeigen die Kernmembran deutlich in allen Teilungsphasen. Während der Ausdifferenzierung des Chromatins quillt der Binnenkörper auf und scheint sich aufzulockern (Taf. 15, Fig. 2). Ob bei *Leptotheca macrospora* irgendwelche Partikel vom Kernkörperchen abgestoßen werden, die zum Aufbau von Chromatinfäden gebraucht werden, konnte ich nicht definitiv feststellen. In Taf. 15, Fig. 3 ist der Binnenkörper noch nachzuweisen, während er in späteren Stadien nicht mehr beobachtet werden konnte.

Durch Verkürzung und Verdickung der Fäden entstehen die eigentlichen Chromatinfäden, deren Viererzahl deutlich festzustellen ist (Taf. 15, Fig. 4). Die Chromosomen sind von verschiedener Größe; darüber genauere Angaben zu machen, ist schwierig, da die perspektivische Verkürzung einzelner Teile eine Beurteilung der Größe erschwert, und die Chromosomen auch nie in einer Ebene zu sehen sind.

Zentripetale Kräfte vereinigen die Chromosomen im Stadium der Metaphase im Zentrum des Kernes, wo ihre Schleifenmitten einander zugekehrt sind (Taf. 15, Fig. 4).

In der Anaphase beginnt die Spaltung der Chromosomen; ob es sich dabei um eine Längsspaltung handelt, wie SCHUURMANS-STEKHOVEN jr. annimmt, konnte nicht festgestellt werden, da dieses Stadium offenbar sehr schnell abläuft und man meistens verklumpte Tochterplatten zu sehen bekommt (Taf. 15, Fig. 5—7).

Beim Übergang in den Ruhezustand lockern sich die Tochterplatten wahrscheinlich durch Flüssigkeitsaufnahme wieder auf.

Zusammenfassung und Diskussion.

Die Darstellung der Kernteilung von *Leptotheca macrospora* hat gezeigt, daß sie im allgemeinen als echte Mitose aufzufassen ist. Bisher sind bei den disporeen Myxosporidien noch nicht so häufig Kernteilungsbilder gefunden worden.

So hat AWERINZEW (1909) nur zweimal Amöboide von *Ceratomyxa drepanopsettae* im Stadium der Äquatorialplatte gesehen (p. 78).

MAVOR (1916) konnte bei den vegetativen Formen nicht die exakte Natur der Kernteilung des ersten Stadiums untersuchen (p. 556).

GEORGÉVITCH (1917) äußert sich nur sehr kurz, daß man eine karyokinetische Spindel zwischen den beiden ungleichen Caryosomen der Zygote sieht (p. 384).

DAVIS (1916) „glaubt“, daß der zweikernige Trophozoit aus dem einkernigen durch mitotische Teilung hervorgeht (p. 338); den Teilungsvorgang selbst beschreibt der Autor bei den Propagationskernen.

Auch STEMPELL (1919) konnte bei den vegetativen Formen die Kernteilung nicht häufig beobachten (p. 123) und faßt sie als eine Art „primitiver Caryokinese“ auf. Aus der Kombination der Bilder ergibt sich, daß der Kern sich streckt, während die Kernmembran undeutlich wird und sich hantelförmig einschnürt. Über das Verhalten des Binnenkörpers gibt der Forscher keine definitive Auskunft; wahrscheinlich wird seine Substanz während der Prophase aufgelöst.

Während also die Arbeiten über die disporeen Myxosporidien in dieser Hinsicht deutliche Mängel aufweisen, konnten die Untersuchungen der modernen Forscher bei den polysporeen Myxosporidien im allgemeinen die echte Mitose konstatieren. Mit Rücksicht auf die große Arbeit BREMER's (1922) ist es nicht nötig, auf die Ansichten der einzelnen Autoren einzugehen. Jedenfalls haben die Untersuchungen dieses Autors gezeigt, daß die Kernteilung bei *Myxidium lieberkühnii* als echte Mitose aufzufassen ist. Es ist BREMER's Postulat nur zuzustimmen, daß die echte Mitose als Kernteilungsprinzip der Myxosporidien überhaupt betrachtet werden muß. Auch meine eigenen Beobachtungen bei *Leptotheca macrospora* scheinen dafür eine Bestätigung zu liefern.

Daraus ergibt sich die Forderung, daß echte Chromosomen d. h. solche mit autonomer Form und konstanter Zahl auftreten. Je mehr Myxosporidien gefunden werden, deren Kernteilung in dieser Richtung

verläuft, in desto stärkerem Grade müssen alle diejenigen Fälle, in denen ein anderes Verhalten des Chromatins bei der Kernteilung gefunden wird, als Ausnahmefälle erscheinen und nachgeprüft werden, ob sie auf mangelhafter Beobachtung oder in besonderen Lebensverhältnissen beruhen. Die Bildung echter Chromosomen wird daher immer mehr als eine allgemeine Lebenserscheinung der Myxosporidien beobachtet. In dieser Richtung liegen bisher folgende Resultate:

<i>Myxobolus pfeifferi</i>	4	(n. KEYSELITZ, MERCIER 1908).
„ <i>swellengrebelli</i>	4	(n. SCHUURMANS-STEKHOVEN jr. 1919).
„ <i>destruens</i>	4	(n. „ „ 1920).
„ <i>rohitae</i>	2	(n. SOUTHWELL u. PRASHAD 1918).
<i>Henneguya gigantea</i>	4	(n. GEORGÉWITCH 1914).
<i>Myxidium gadi</i>	4	(n. „ 1919).
„ <i>lieberkühnii</i>	4	(n. BREMER 1922).
<i>Sphaerospora dimorpha</i>	6	(n. DAVIS 1916).
<i>Leptotheca chagasi</i>	4	(n. NEMECZEK 1926, in den Schalenkernen festgestellt).
„ <i>macrospora</i>	4	(n. eigener Angabe).

Es sei nur das Überwiegen der Zahl vier festgestellt. Ob Größenunterschiede, wie DAVIS (1916) angibt, konstant sind, sei aus den oben erwähnten Gründen dahingestellt. Hinsichtlich der Entstehung des Fadennäuels wird von BREMER hervorgehoben, daß er „einzig und allein“ bei *Myxidium* aus dem Außenkern hervorgehe. Entgegengesetzte Vermutungen sprechen DAVIS und SCHUURMANS-STEKHOVEN jr. aus. Ob bei *Leptotheca macrospora* die Chromosomen „einzig und allein“ durch Kondensierung des im Kernraum fein verteilten Chromatins hervorgehen und auch unter Beteiligung der im Binnenkörper vorhandenen Chromatinsammlung, konnte ich nicht definitiv entscheiden.

Ebenso konnten die eigenen Untersuchungen keine Klärung bringen, ob Längs- oder Querteilung der Chromosomen stattfindet. Es dürfte ein näher zu untersuchendes Problem sein, ob in dieser Hinsicht sich bei der Myxosporidienkernteilung eine Analogie mit den Metazoen nachweisen ließe.

Morphologie und Cytologie der ein- und zweikernigen Schizonten nach der Reduktion.

Auf die weitere Entwicklung des ein- und zweikernigen Tieres nach der Reduktion soll hier nur kurz eingegangen werden. Aus der Tatsache, daß die Parasiten oft nur an wenigen Stellen der

Gallenblase gedrängt und in großen Mengen versammelt sind, während andere fast frei sind, läßt sich auf eine ausgedehnte vegetative Vermehrung schließen, die im Gegensatz zu der sich an die Befruchtung anschließenden Fortpflanzungsform als Schizogonie bezeichnet wird; und den Tieren, die sich auf diese Weise vermehren, wird der Name Schizonten beigelegt.

Die Schizogonie wird dadurch eingeleitet, daß das Cytoplasma des Muttertieres sich an mehreren Stellen erhebt oder einbuchtet; die Ursache dafür ist vielleicht eine stärkere Nahrungsaufnahme. Schließlich schnüren sich durch Tieferwerden der Einbuchtungen kernhaltige Protoplasmastücke ab. Taf. 15, Fig. 1 zeigt zwei einkernige Tiere, die nahe aneinanderliegen und deren Genese so zu deuten wäre. Derartige Protoplasmateilungen sind schon häufiger bei anderen Myxosporidiengattungen beschrieben worden (DOFLEIN 1898, p. 317, ERDMANN 1917, p. 293, GEORGÉVITCH 1917, p. 385 und 1919, p. 264, STEMPELL 1919, p. 125) und daher fast sichergestellt.

1. Lagebeziehungen.

Über die Lagebeziehungen der Schizonten ist nur wenig zu sagen, und es finden sich nur spärliche Angaben in der Literatur. Häufig werden die jungen Tiere der Gallenblasenwand aufsitzend angetroffen; doch das ist durchaus nicht die Regel, in vielen Fällen schwammen die Parasiten frei umher; vielleicht sind die freischwimmenden Stadien jünger als die festsitzenden. AUERBACH, der *Leptotheca macrospora* zuerst beschrieben hat, macht noch keine Angaben über die Lagebeziehungen. STEMPELL (1919) erwähnt p. 119, daß bei *Leptotheca coris* die amöboiden Protoplasmakörper der Gallenblasenwand fest aufsitzen. Niemals hat er in unverletzten Gallenblasen freischwimmende Parasiten jüngerer Stadien angetroffen. Auch die älteren Stadien sitzen nach Ansicht dieses Autors normalerweise dem Epithel auf, und erst die Sporen lösen sich mit den Resten anhaftenden Protoplasmas los. An der Grenze des Epithels konnte er einen eigentlichen Stäbchensaum nicht nachweisen, möglicherweise handelte es sich bei stellenweisen Beobachtungen um Kunstprodukte.

Hinsichtlich der aufgelagerten Formen stimme ich nicht mit STEMPELL überein, und scheint sich *Leptotheca macrospora* anders zu verhalten als *Leptotheca coris*. Die dem Epithel aufsitzenden Tiere waren nicht mit ihrer ganzen Basis an der Gallenblasenwand verankert, sondern ein mehr oder weniger breites Pseudopod hielt das Tier fest. In einem Falle, wo das Tier fast kugelige Gestalt hatte, verbanden es drei strangförmige Pseudopodien mit der Gallenblasenwand.

2. Größenverhältnisse.

Die Größenverhältnisse der jungen Tiere sind ganz verschieden. THÉLOHAN (1895) macht Zahlenangaben über die Größe der vegetativen Formen verschiedener Spezies von *Leptotheca* (p. 332). Nach meiner Ansicht haben diese Zahlen für unsere Untersuchungen wenig vergleichenden Wert, da sie ausnahmslos ältere Schizontenstadien betreffen. Erwähnt sei noch, daß nach AUERBACH die „vegetativen Formen“ von *Leptotheca macrospora* durchschnittlich im Durchmesser 26—30 μ messen, woraus hervorgeht, daß es sich um ältere Stadien handelt. Vergleichenden Wert haben vielleicht eher STEMPELL'S Untersuchungen, obwohl sie sich auf *Leptotheca coris* beziehen. Nach seinen Angaben sind die Jugendformen etwa 7—15 μ groß.

Es folgen hier zwei Tabellen über die Ausdehnungen ein- und zweikerniger Leptothecen, wobei gleichzeitig die Kernlänge und -breite angegeben ist.

Tabelle 1.

Die Ausdehnungen der einkernigen Tiere in μ .

Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8
Zelllänge	5,0	7,0	2,0	3,0	12,0	6,0	12,0	15,0
Zellbreite	4,0	4,0	6,0	4,0	6,0	5,0	4,0	4,0
Kernlänge	2,8	3,0	1,5	2,0	2,5	2,8	3,0	2,5
Kernbreite	2,5	2,0	1,5	2,0	2,9	2,8	3,2	2,4

Tabelle 2.

Die Ausdehnungen der zweikernigen Tiere in μ .

Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Zelllänge	6,0	3,0	7,0	10,0	5,0	5,0	5,0	8,0	7,0	10,0
Zellbreite	3,0	4,0	4,0	4,0	5,0	5,0	3,0	5,0	5,0	2,0
Kernlänge 1	1,0	1,5	1,0	0,9	1,8	2,0	2,0	2,0	2,5	2,0
Kernbreite 1	1,0	1,3	1,0	0,9	1,5	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0
Kernlänge 2	1,0	1,3	1,0	0,8	1,0	2,0	1,8	1,2	2,0	1,8
Kernbreite 2	1,0	1,4	1,0	0,8	1,0	2,0	1,8	1,4	2,0	1,3

Die Tabellen zeigen, wie schwankend die Größenverhältnisse sind; nach meinen Erfahrungen kann man vielleicht eine mittlere Größe für die einkernigen Leptothecen von $6-8 \times 5-7 \mu$, für die zweikernigen von $6-7 \times 4-4,5 \mu$ annehmen, doch sind auch diese Zahlenangaben natürlich sehr relativ.

3. Die Gestalt.

Die Gestalt der jugendlichen Formen ist sehr verschieden; dies hängt einmal mit den amöboiden Bewegungen zusammen, und ob die Tiere festsitzen oder frei schwimmen. Sehr häufig kommen Kugelformen vor (Taf. 14, Fig. 1, 5 u. 7 a; Taf. 15, Fig. 3 u. 6); daneben kommen ovale, eliptische, sack- und flaschenförmige Übergänge vor (Taf. 15, Fig. 4 u. 8).

4. Pseudopodien und Ectoplasma.

Wie schon oben erwähnt, besitzen die jüngsten Tiere fast gar keine Pseudopodien (Taf. 13, Fig. 2). Bei älteren sind sie lappen- oder strangförmig; manchmal sind sie gezackt und laufen in spitze Fäden aus. Taf. 14, Fig. 2, 3 u. 7 zeigen teils strang-, teils fadenförmige Pseudopodien. THÉLOHAN (1895) beschreibt bei *Leptotheca agilis* fadenförmige, bei *Leptotheca elongata* kurz lappige, bei *Leptotheca parva* lappige, LABBÉ (1899) bei *Leptotheca polymorpha* lappige oder fadenförmige. AUERBACH (1910) bildet in seiner großen Monographie die vegetativen Tiere von *Leptotheca macrospora* mit kurzen, lappigen Pseudopodien ab. STEMPELL (1919) erwähnt, daß die Pseudopodien bei den jüngeren Formen von *Leptotheca coris* meist fadenförmig und kurz und nicht sehr zahlreich sind (vgl. Taf. 5, Fig. 2), wogegen sie bei sporulierenden Individuen häufig sehr lang ausgewachsen und verzweigt sind. Bei *L. chagasi* erscheinen die Pseudopodien nach NEMECZEK (1926) hyalin.

Oft verankern kurze Stränge das Tier an der Gallenblasenwand. Ich möchte diese Pseudopodien nach DOFLEIN als Haft- oder Stempelpseudopodien bezeichnen, während die an der dem Lumen zugewandten Partie auftretenden sicherlich zur Oberflächenvergrößerung und Nahrungsaufnahme dienen. Taf. 14, Fig. 2 und 7 a zeigen an der Basis die Haftpseudopodien. Die feinere Struktur der Pseudopodien ist meist feinkörniger oder homogener als die des Entoplasmas (Taf. 13, Fig. 5; Taf. 14, Fig. 2 und 3). Färbt man mit BEST'schem Glycogen, so scheinen die Pseudopodien eine feinere und geringere Körnelung zu besitzen; vielleicht ein Zeichen, daß dort die Assimilations- und Stoffwechselforgänge weniger intensiv vor sich gehen (Taf. 13, Fig. 6; Taf. 15, Fig. 7).

Das Ectoplasma nimmt eine schmale Zone ein und ist bei diesen jungen Formen nicht immer deutlich abgesetzt. In Taf. 13, Fig. 5 ist es durch einen wallartigen Kranz von Granula vom Entoplasma getrennt. Seine Struktur ist homogener oder feingekörnter als die des Entoplasmas. Taf. 14, Fig. 3 zeigt an der linken Seite eine breite ectoplasmatische Zone.

Ein deutlich von Entoplasma getrenntes Ectoplasma beschreibt AUERBACH (1909) bei *L. macrospora* (p. 167), STEMPELL (1919) bei *L. coris* ein homogenes Ectoplasma und Pseudopodien (p. 121).

5. Entoplasma.

Bei den jungen Leptothecen läßt das Protoplasma bei starker Vergrößerung eine schöne Wabenstruktur mit relativ großen Waberräumen erkennen (Taf. 14, Fig. 5, 7 u. 8). Es färbt sich mit Eisenhämatoxylin-HEIDENHAIN braun bis gelblich grün, was vielleicht von der Färbung der Galle bei den einzelnen Tieren abhängig ist. Meistens lagern kleine Körnchen in konzentrischer Anordnung um die Kerne (Taf. 14, Fig. 2, 3 u. 4). Bisweilen verlaufen feine granulierten Züge den Zellgrenzen parallel und scheiden das Ecto- und Entoplasma (Taf., 13 Fig. 5). In Taf. 13, Fig. 9 scheint das Cytoplasma aus feinen, dünnen, wellenförmigen Fädchen zu bestehen. Es wäre vielleicht interessant, die Natur dieser Körner oder Fädchen zu studieren, ob und in welchem Maße sie eine Rolle bei der amöboiden Bewegung spielen, oder ob es sich um Stoffwechselprodukte handelt.

Macht man eine Glykogenfärbung, so ist das Cytoplasma von kleineren oder größeren rot tingierten Körnern erfüllt (Taf. 13, Fig. 6; Taf. 14, Fig. 6; Taf. 15, Fig. 1, 6—8). Ein granuläres Cytoplasma wurde von THÉLOHAN (1895) p. 333 bei *Leptotheca parva*, ein mehr homogenes bei *L. elongata*, von LABBÉ (1899) ein granuläres bei *L. polymorpha* und von AUERBACH (1910) p. 167 bei *L. macrospora* beschrieben. STEMPELL (1919) spricht von Körnerplasma bei *L. coris*. Bei *L. chagasi* erscheint das Protoplasma des Trophozoiten nach NEMECZEK (1926) granuliert und von stark lichtbrechenden Körnern durchsetzt. Ekto- und Entoplasma ist nicht genau unterscheidbar.

6. Kernbau.

Hinsichtlich der Nomenklatur möchten wir uns der Ansicht BREMER'S (1922) anschließen und den Begriff „generativer Kern“ in seinem Sinne fassen. Daraus folgt, daß alle bisher beschriebenen Stadien generative Kerne haben, da sie das gesamte Erbgut enthalten und jederzeit für die Fortpflanzung in Betracht kommen, auch wenn sie diese Funktion nicht ausüben. Ausgenommen sind natürlich die Reduktionskerne. Auch vom morphologischen Standpunkt läßt sich diese Bezeichnung aufrechterhalten, da in den bisher beschriebenen Jugendformen keine Strukturunterschiede nachweisbar

waren, die auf ein Vorkommen von somatischen oder Plasmakernen schließen ließen. Wahrscheinlich treten diese erst dann auf, wenn die Umwandlung in Propagationskerne erfolgt.

Der ruhende Kern ist selten zu beobachten und stellt im allgemeinen einen rundlichen Körper dar. Schon seit THÉLOHAN ist es den verschiedenen Forschern aufgefallen, daß die Größe recht wechselnd ist, und SCHROEDER (1907) p. 363 und später BOSANQUET (1910) haben die Kerngröße und Kernstruktur in feste Beziehung gebracht und zwei allgemeingültige Kerntypen aufgestellt: „a large number of nuclei apparently of two varieties some vesiculär, others smaller and solid looking“. Das stimmt nach meinen Beobachtungen für *Leptotheca macrospora* nicht; man trifft im Gegenteil kleine bläschenförmige und große kompakte Kerne an. Vielleicht erklärt man die für prinzipiell wichtig gehaltenen Größenunterschiede durch Wachstumsdifferenzen der den einzelnen Elementen relativ unabhängig voneinander innewohnenden Vitalkräfte. Als anderes Moment kommt vielleicht noch die Verschiedenartigkeit des Entwicklungsstadiums z. B. Quellung zu Beginn der Prophase in Betracht. Im übrigen soll wegen der Maße auf Tabelle 1 u. 2 hingewiesen werden.

Bei günstigen Untersuchungsobjekten findet man im Innern des Kerns einen homogenen, rundlichen Körper, den Binnenkörper, der gewöhnlich stärker lichtbricht und exzentrisch gelagert ist. In Taf. 15, Fig. 1, wo einkernige Schizontenstadien abgebildet sind, bei denen die Reduktion wahrscheinlich schon vor sich gegangen ist, ist der Kern mit Binnenkörpern versehen. Am unteren fällt die polygonale Form des Kernkörperchens auf. Die Größe des Binnenkörpers ist proportional der des Kerns: will man dieses Verhältnis durch eine Zahl ausdrücken, so entspricht der Binnenkörper ungefähr $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{5}$ der Größe des Kerns.

Da wo Strukturen im Außenkern zu sehen sind, handelt es sich um ein Netz- oder Maschenwerk, das aus zahllosen teils dichteren teils weniger dichten Komponenten zusammengesetzt ist. Taf. 14, Fig. 9 zeigt ein nach DELAFIELD gefärbtes Präparat, in dem der Kern länglich oval ist, und das Chromatin in Form von fein gekörnten Granula abgeschieden ist. Der Binnenkörper ist in dieser Abbildung nur angedeutet und liegt exzentrisch.

Die einseitige Orientierung der neueren und neuesten Myxosporidienliteratur nach der entwicklungsgeschichtlichen Seite hin hat gerade die Probleme des Kernbaus der jungen Tiere etwas vernachlässigt; andererseits zeigt die ausgezeichnete Arbeit BREMER'S (1922), der diesen durchaus berechtigten Mangel fühlt, die umgekehrte

Tendenz, indem ein rein cytologisches Problem in den Vordergrund gestellt wird, wodurch die anderen Fragen wieder nicht berücksichtigt werden.

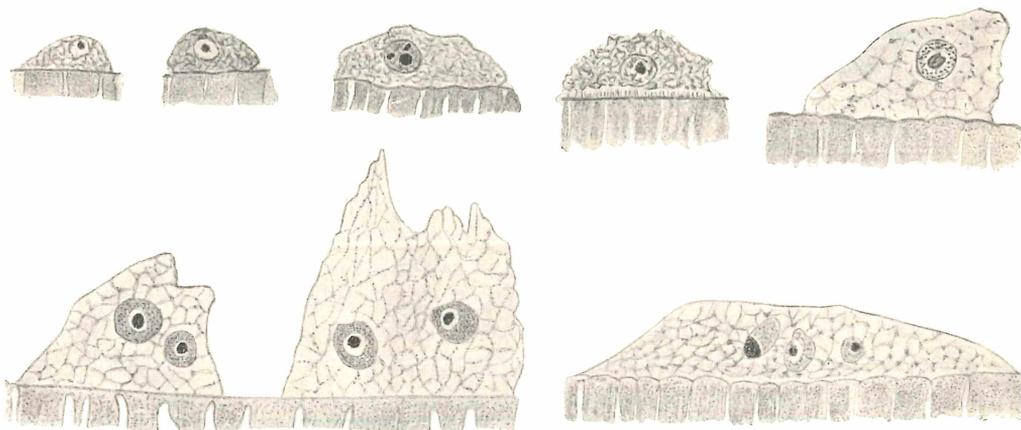
Bei der dispooreen *Ceratomyxa drepanopsettae* erinnert nach AWERINZEW (1909) die Struktur der Kerne an die sog. siegelringförmigen Kerne einiger Myxosporidienarten. Der Autor unterscheidet schon früh scharf zwischen den „vegetativen und generativen“ Kernen. Die Gametocyten und Gameten besitzen gleich dem Keim der Spore Kerne von demselben Bau wie die Zygote (p. 86, 87). An einem Kernpole bemerkt man eine ziemlich starke Chromatinanhäufung von halbmondförmiger Gestalt, die mit dem Binnenkörper oder Caryosom verglichen wird. Der übrige Teil des Kerns ist von einem weitmaschigen Netz von achromatischer Substanz, dem Linin, eingenommen, dessen Waben mit Kernsaft und Chromatin ausgefüllt sind. Die „vegetativen“ Kerne, die sich in dem zweikernigen Amöboid gebildet haben, zeigen bei Malloryfärbung deutliche Nuancen der Färbung des Chromatins in den Caryosomen (p. 80). Noch klarer tritt der Unterschied mit Hilfe von Methylalkohol-Eosin-Methylenblau-lösung mit nachfolgender Differenzierung durch Aceton hervor. Während das Paar „vegetativer Kerne“ satt rosa gefärbt ist, nimmt das andere Kernpaar diese Färbung nicht an. Die Caryosome werden jedoch in beiden Kernpaaren gleichmäßig intensiv blau gefärbt.

MAVOR (1916) beschreibt die Kernstruktur des jungen Tieres, nachdem in der einkernigen *Ceratomyxa acadensis* durch heteropole Kernteilung zwei Kerne entstanden sind. Seite 556 heißt es: „one of these nuclei, usually the larger, stains faint red, or almost pink with GIEMSA's stain, while the other stains a deep crimson. Both nuclei show an alveolar structure of the achromatin, in the walls of which relatively large chromatin granules are found. When stained with DELAFIELD's Haematoxylin, these nuclei show at one end, under certain conditions a „Binnenkörper“, distinguishable as a granule slightly larger than the others, and surrounded by a clear area (pl. 1 fig. 4); but the intensity with which the two nuclei are stained is usually as in case of GIEMSA's stain markedly different“.

DAVIS (1916) schildert bei dem einkernigen Trophozoiten den gut begrenzten Kern (p. 338). Innerhalb desselben bildet das Chromatin ein deutliches Netzwerk von unregelmäßigen Körnern verschiedener Größe, deren Sitz besonders in der Peripherie ist. Der Nucleolus ist immer vorhanden und zeigt eine stark färbbare Außenportion um eine weniger gefärbte Innenportion. Das Kernkörperchen liegt

exzentrisch an der Kernmembran (Textfig. 3). Im nächsten Stadium, dem zweikernigen Trophozoiten, in dem beide aus dem vorherigen einkernigen durch mitotische Teilung entstanden sind, wird der eine Kern zum vegetativen, während der andere zum sporenbildenden wird. Strukturunterschiede fehlen bei beiden Kernen.

STEMPELL (1919) konnte die Kerne der „vegetativen Formen“ wegen ihrer starken Schrumpfung und sehr dichten Lage nicht studieren (p. 122). Nach Fixierung in FLEMMING'scher Flüssigkeit erscheinen sie bei Eisenhämatoxylinfärbungen als 1,3—3,5 μ messende



Textfig. 5. STEMPPELL (1919), einkernige freie Amöboidkeime und Bildung der beiden generativen Kerne und des vegetativen Restkerns, Taf. 5, Fig. 1—4, 10 u. 11.

kuglige Körper mit deutlicher Kernmembran und einem großen exzentrisch gelegenen Binnenkörper (Textfig. 5). Bei GIEMSA-Präparaten ist das den Kernkörper umgebende Gerüst sehr feinwabig und färbt sich deutlich rot.

Zusammenfassung und Diskussion.

Vergleicht man in der Literatur die Darstellungen der verschiedenen Forscher, so zeigt sich überall schon früh der Gegensatz zwischen den vegetativen Plasmakernen (somatischen Restkernen) und den generativen Kernen. Die Mehrzahl der Autoren schildert die Entwicklung in dem Sinne, daß der vegetative Restkern schon bei den jüngsten Stadien durch eine heteropole Teilung entsteht. Die eigenen Untersuchungen konnten sein frühes Auftreten nicht bestätigen; dagegen soll sein Vorkommen an sich nicht in Abrede gestellt werden.

MAVOR (1916), DAVIS (1916) und GEORGÉVITCH (1917) äußern sich sehr bestimmt bei den von ihnen untersuchten Myxosporidienarten, die disporogener Natur waren, dahin, daß aus dem ursprünglich einkernigen Stadium ein solches mit einem generativen und somatischen Kern hervorgehe. *Leptotheca coris* enthält nach STEMPELL (1919) vor der Sporenbildung drei Kerne, von denen der kleinere zum Restkern und die beiden größeren zu generativen Kernen werden (p. 125). Ob der Restkern aus dem einkernigen oder zweikernigen Tier entstanden ist, wird nicht genau gesagt.

Nimmt man die eben skizzierten Auffassungen an, so lassen sich meine Angaben leicht mit denen anderer Autoren in Übereinstimmung bringen. Die ein- und zweikernigen Schizontenstadien von *Leptotheca macrospora* zeigen noch keine Trennung in somatisches und sporogenes Chromatin. Wahrscheinlich tritt diese Trennung erst bei der Teilung des zweikernigen Tieres ein, wenn sich die Kerne in Propagationskerne umgewandelt haben. Man kann daher die bisher beschriebenen Kerne als schlechthin „generativ“ bezeichnen.

Die weitere Entwicklung von *Leptotheca macrospora* zeigt kein von den anderen Myxosporidien abweichendes Bild. Die Kerne der Schizonten bilden sich zu Sporenanlagen um, deren Zahl im allgemeinen zwei, ausnahmsweise aber auch ein oder drei beträgt; und aus ihnen entsteht in typischer Weise die Spore.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Nach experimenteller Infektion von *Coris giofredi* mit *Leptotheca*-sporen kann man in der Gallenblase eben ausgeschlüpfte junge Keime nachweisen. Der Akt des Ausschlüpfens selbst konnte an den Schnittpräparaten nicht beobachtet werden. Die eben zum Vorschein gekommene Jugendform ist gewöhnlich zweikernig.

Im Gegensatz zum Sporoplasma zeigt das eben befreite Tier rundliche bis ovale Form und ein dichteres Cytoplasma; Pseudopodien sind fast noch gar nicht vorhanden, höchstens kurze, strangförmige. Die beiden Kerne erscheinen von nahezu homogener Struktur, und in ihnen läßt sich gewöhnlich ein exzentrisch gelegenes Caryosom nachweisen.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung nähern sich die Kernachsen an zwei Punkten bis zur Berührung; an dieser Stelle reißen die Kernmembranen ein, und das Chromatin vermischt sich zu einem Tropfen. Dabei läßt sich sein Abströmen von der Kernmembran beobachten, und es entsteht längs deren Rande eine achromatische Zone.

Nach vollzogener Verschmelzung der beiden Gametenkerne findet eine Vergrößerung der chromatischen Bestandteile statt, und der bis dahin ungefähr rundliche Kern der Zygote wird mehr polygonal und stößt an einer Ecke zwei Reihen von Chromatinkügelchen aus, die, wenn die Vorgänge in einem späteren Stadium in Erscheinung treten, als zwei kompakte Chromosomen oder als größere Chromatinkugel zu erkennen sind. Der Vergleich mit denen des Syncaryons zeigt, daß es sich um echte Chromosomen handelt. Durch Strömungen im Cytoplasma werden diese beiden Reduktionschromosomen von dem Syncaryon entfernt, so daß sie schließlich bis zur Zellgrenze zu liegen kommen, wo sie degenerieren und schließlich ganz verschwinden.

Kurz darauf werden noch zwei weitere Reduktionschromosomen ausgestoßen; häufig in einer zur ersten senkrechten Ebene. Ihr Schicksal ist das gleiche wie das des ersten Paares.

Schon während der Reduktionsteilung treten am Syncaryon Teilungserscheinungen auf. Als erster Teilungsakt kommt es zu einer Ausdifferenzierung und Entmischung von Chromatin in kleinen Partikeln im Außenkern. Diese nehmen an Größe zu und ordnen sich längs achromatischer Fäden an, während der Binnenkörper sich auflockert. Im weiteren Verlauf entsteht der Fadenknäuel, der aus einer Mehrzahl von Chromatinfäden besteht. Durch zentripetale Kräfte vereinigen sich die Chromosomen — es sind vier an der Zahl — im Zentrum des Kerns, wo ihre Schleifenmitten einander zugekehrt sind. Polar wirkende Kräfte bringen die Chromosomen auf eine senkrecht durch den Kernraum verlaufende Achse. In der Anaphase spalten sich die Chromosomen und kommen an die Pole des Kerns zu liegen, wo sie verschmelzen. Beim Übergehen in den Ruhestand lockern sich die Tochterplatten durch Flüssigkeitsaufnahme wieder auf und werden rundlich.

Es findet nun eine ausgedehnte Schizogonie statt, und die ein- oder zweikernigen Schizonten sitzen bisweilen der Gallenblasenwand auf, teils schwimmen sie frei. Jedoch scheinen sie nicht mit ihrer ganzen Basis am Epithel zu haften, sondern nur mit einem oder mehreren Pseudopodien.

Die Größenverhältnisse der jungen *Leptothecen* sind sehr verschieden und schwanken nach meinen Beobachtungen bei den ein- kernigen von $6-8 \times 5-7 \mu$, bei den zweikernigen von $6-7 \times 4-4,5 \mu$. Doch geben diese Zahlen ein nur sehr relatives Bild.

Die Form der Tiere ist gewöhnlich rundlich und hängt wahrscheinlich von den Lebensbedingungen ab, unter denen sie sich gerade befinden; daher kommen auch elliptische bis ovale Übergänge vor.

Pseudopodien fehlen bei den eben ausgekrochenen Formen fast völlig und treten später bei den festsitzenden Tieren sowohl an der dem Lumen zugekehrten Seite wie an der Basis auf; ebenso sind sie bei den freischwimmenden Tieren an beliebigen Stellen zu finden. Ihre Struktur ist homogener als die des Entoplasmas. Das Entoplasma nimmt nur eine schmale Zone ein und ist deutlich getrennt und von homogener Struktur.

Das Entoplasma zeigt deutliche Wabenstruktur mit relativ großen Wabenräumen und färbt sich bei Eisenhämatoxylinfärbung gelblich-braun bis gelblichgrün je nach dem Zustand der Galle. Sein Aussehen ist fein- bis grobkörnig, und bisweilen verlaufen an der Grenze von Ecto- und Entoplasma feine Züge von Granula. Bei Glycogenfärbung nach BEST trifft man gröbere und feinere Körnelung an, die das ganze Cytoplasma diffus oder circumscripirt erfüllt.

Der ruhende Kern ist im allgemeinen rundlich und enthält einen Binnenkörper, dessen Größe etwa $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{5}$ der Kerngröße ausmacht. Somatisches und generatives Chromatin ist in diesen frühen Stadien noch nicht zu trennen.

Literaturverzeichnis.

- AUERBACH, M. (1909): Bericht über eine Studienreise nach Bergen (Norwegen). Verh. d. Naturw. Vereins zu Karlsruhe Bd. 21 p. 37—79.
- (1909): Bemerkungen über Myxosporidien. Zool. Anz. Bd. 34 p. 65—82.
- (1910): Die Cnidosporidien. Verlag von W. Klinkhart, Leipzig, p. 1—261.
- (1913): Studien über die Myxosporidien der norwegischen Seefische und ihre Verbreitung. Zool. Jahrb., Abt. Syst., Bd. 34 p. 1—50.
- AWERINZEW, S. (1909): Studien über parasitische Protozoen. I. Die Sporenbildung bei *Ceratomyxa drepanopsettae* mihi. Arch. f. Protistenk. Bd. 14 p. 74—112.
- BOSANQUET, C. W. (1910): Brief notes on two Myxosporidian Organisms. Zool. Anz. Bd. 36.
- BREMER, H. (1922): Studien über den Kernbau und die Kernteilung von *Myxidium lieberkühnii* BÜTSCHLI. Zugleich ein Referat über den Stand der Kernprobleme bei den Myxosporidien. Arch. f. Protistenk. Bd. 45 p. 273—343.
- (1922): Bemerkungen zur multiplikativen Vermehrung von *Myxidium lieberkühnii* BÜTSCHLI. Zool. Anz. Bd. 54 S. 268—273.
- DAVIS, H. S. (1916): The structure and development of a Myxosporidian parasite of the Queteague, *Cynoscion Regalis*. Journ. of Morphol. Vol. 27 p. 333—378.
- (1923): Studies on Sporulation and development of cysts in a new species of Myxosporidia *Lentospora ovalis*. Journ. of Morphol. Vol. 37 p. 425—447.
- DOFLEIN, F. (1898): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Über Myxosporidien. Zool. Jahrb., Abt. Anat. usw., Bd. 11 p. 281—350.
- (1901): Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger [nach biologischen Gesichtspunkten dargestellt]. G. Fischer Jena.

- DOFLEIN, F. (1916): Lehrbuch der Protozoenkunde. 4. Aufl. G. Fischer, Jena.
- ERDMANN, RH. (1911): Zur Lebensgeschichte des *Chloromyxum leydigi*, einer myxosporeen Myxosporidie. Teil I. Arch. f. Protistenk. Bd. 24 p. 149—162.
- (1917): *Chloromyxum leydigi* und seine Beziehungen zu anderen Myxosporidien. Arch. f. Protistenk. Bd. 37 p. 276—326.
- (1917): New facts and views concerning the occurrence of a sexual process in the Myxosporidian life cycle. The American Naturalist Vol. 51 p. 719—739.
- GEORGÉVITCH, L. (1914): Etude du cycle évolutif des Myxosporidies. Arch. de zool. expér. et génér. T. 54 p. 387—409.
- (1917): Recherches sur le développement de *Ceratomyxa herouardi* GEORG. Arch. de zool. expér. et génér. T. 56 p. 375—399.
- (1919): Etudes sur le développement de *Myxidium gadi* GEORG. Arch. de Zool. expér. et génér. T. 58 p. 251—289.
- HARTMANN, M. (1909): Autogamie bei den Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Arch. f. Protistenk. Bd. 14 p. 265—334.
- u. SCHILLING, CL. (1917): Die pathogenen Protozoen und die durch sie verursachten Krankheiten; zugleich eine Einführung in die allgemeine Protozoenlehre. Berlin (Springer), 1917.
- KEYSSELITZ, G. (1908): Die Entwicklung von *Myxobolus pfeifferi*. Teil I u. II. Arch. f. Protistenk. Bd. 11 p. 252—308.
- LABBÉ (1899): Sporozoa. in: Das Tierreich. Berlin. p. 87—89.
- MAVOR, I. W. (1916): On the life-history of *Ceratomyxa acadensis*, a new species of Myxosporidia from the eastern coast of Canada. Proc. of Americ. Acad. of Arts and Sciences. Vol. 51 p. 551—576.
- NEMECZEK, A. (1926): Beiträge zur Kenntnis der Myxosporidienfauna Brasiliens. Arch. f. Protistenk. Bd. 54, S. 137—149.
- SCHRÖDER, O. (1907): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Myxosporidien. Arch. f. Protistenk. Bd. 9^o p. 359—381.
- SCHUURMANS-STEKHOVEN jr., J. H. (1919): Die Sexualität der Myxosporidia. Arch. f. Protistenk. Bd. 40 p. 27—75.
- (1920): Myxosporidienstudien: Die multiplikative und propagative Entwicklung der Myxosporidien. Arch. f. Protistenk. Bd. 41 p. 249—307.
- STEMPELL, W. (1919): Untersuchungen über *Leptotheca coris* n. sp. und das in dieser schmarotzende *Nosema marionis* THÉL. Arch. f. Protistenk. Bd. 40 p. 113—157.
- THÉLOHAN, P. (1895): Recherches sur les Myxosporidies. Bull. scient. de la France et de la Belgique.
- WEISSENBERG, R. (1922): Über einen myxosporidienartigen intracellulären Glomerulusparasiten der Hechtniere. Zool. Anz. Bd. 55 S. 66—74.
- ZANDT, F. (1923): Über ein Myxosporid des Seesablings (*Salmo salvelinus* L.). Zool. Anz. Bd. 57 S. 21—24.

Tafelerklärung.

Alle Abbildungen sind mit dem Zeichenapparat in Höhe des Objektische entworfen.

Abkürzungen: S.A. = Sublimat-Alkohol-Fixierung.
 E.H.H. = Färbung mit Eisenhämatoxylin-HEIDENHAIN.
 D.H.E. = Färbung mit DELAFIELD's Hämatoxylin-Eosin.
 B.G. = Glycogenfärbung nach BEST.

Tafel 13.

Fig. 1. Reife Spore mit Sporoplasma; in der einen Sporenhälfte ist nur eine Polkapsel getroffen, in der anderen sind die Polkapseln nicht gezeichnet, da sie in einer anderen Ebene liegen. Der eine Keim enthält zwei getrennt liegende Kerne, während sie sich in dem anderen teilweise überschneiden. Im Restprotoplasma zwei somatische Kerne und eine nicht entwickelte Sporenanlage. — Präp. 25, S.A., D.H.E., HIMMLER's Comp. Oc. 12, hom. Immers. 1,8 mm.

Fig. 2. Frisch ausgeschlüpfte, frei schwimmende Jugendform mit zwei getrennt liegenden Kernen von annähernd gleicher Größe. Der eine Kern ist gedreht; exzentrisch gelegene Caryosome. — Präp. 25, S.A., D.H.E., HIMMLER's Comp. Oc. 12, hom. Immers. 1,8 mm.

Fig. 3. Frisch ausgeschlüpfte, frei schwimmende Jugendform mit fein granuliertem Cytoplasma; zwei strangförmige Pseudopodien; die beiden Kerne getrennt, der eine gedreht mit Verbindungsstück in einer anderen Ebene, daher heller gezeichnet. — Präp. 25, S.A., E.H.H., ZEISS Comp. Oc. 15, Ölimmers. 2 mm.

Fig. 4. Frei schwimmendes Tier, beginnende Gametenkerncopulation; Abströmen der Chromatinmassen durch ein Loch an der Berührungsfäche der Kernmembranen; loböse Pseudopodien. — Präp. 25, S.A., D.H.E., HIMMLER's Comp. Oc. 12, hom. Immers. 1,8 mm.

Fig. 5. An der Gallenblasenwand festsitzende Zygote; vollendete Kernverschmelzung; Kernstruktur nicht deutlich; kranz- und ringförmige Körnelung des Cytoplasmas; loböse und strangförmige Pseudopodien. Homogenes Ektoplasma. — Präp. 25, S.A., E.H.H., ZEISS Comp. Oc. 15, Ölimmers. 2 mm.

Fig. 6. Frei schwimmende Zygote; Syncaryon mit vergrößertem Gerüstwerk; Cytoplasma mit feinen glycogenhaltigen Granula angefüllt. Großes strangförmiges Pseudopod mit geringerem Glycogengehalt. — Präp. 29, S.A., B.G., ZEISS Comp. Oc. 12, Ölimmers. 2 mm.

Fig. 7. Frei schwimmende Zygote; Syncaryon mit acht Chromatinkörpern. Größere und feinere glycogenhaltige Körner besonders im Ectoplasma. Loböses Pseudopod. — Präp. 29, S.A., B.G., ZEISS Comp. Oc. 12, Ölimmers. 2 mm.

Fig. 8. An der Gallenblasenwand festsitzende Zygote; im Syncaryon acht Chromatinkugeln. Wabenstruktur des Cytoplasmas; loböse Pseudopodien. — Präp. 25, S.A., E.H.H., LEITZ Oc. 4, Ölimmers. 1,8 mm.

Fig. 9. An der Gallenblasenwand festsitzende Zygote. Im Syncaryon zwei Reihen abgetrennter Chromatinkügelchen; Fadenstruktur des Protoplasmas; strangförmige Pseudopodien. — Präp. 25, S.A., E.H.H., ZEISS Comp. Oc. 15, Ölimmers. 2 mm.

Tafel 14.

Fig. 1. Frei schwimmende Zygote, feine Körnelung des Cytoplasmas, keine Pseudopodien; großer längsovaler Kern ohne Struktur, ausgestoßener Reduktionskern. — Präp. 25, S.A., E.H.H., LEITZ Comp. Oc. 15, Ölimmers. 1,8 mm.

Fig. 2. An der Gallenblasenwand festsitzende Zygote. Feine Körnelung des Cytoplasmas, Haftpseudopod an der Basis des Tieres. Kern ohne deutliche Struktur mit runden Reduktionskörpern zu beiden Seiten. Der Reduktionskörper links ist noch durch ein feines Chromatinband mit dem Kern verbunden, der rechte liegt frei im Cytoplasma. Deutliche Aushöhlung des Kerns an der linken Ausstoßungsstelle. — Präp. 25, S.A., E.H.H., LEITZ Comp. Oc. 15, Ölimmers. 1,8 mm.

Fig. 3. Frei schwimmende Zygote; feine Körnelung des Entoplasmas; loböse und strangförmige Pseudopodien von homogener Struktur. Kern mit drei Reduktionskörpern. — Präp. 25, S.A., E.H.H. LEITZ Comp. Oc. 15, Ölimmers. 1,8 mm.

Fig. 4. Große an der Gallenblasenwand festsitzende Zygote; feingekörneltes Cytoplasma; kurze, strangförmige Pseudopodien. Großer Kern ohne deutliche Struktur, vier Reduktionskörper. — Präp. 25, S.A., E.H.H., LEITZ Comp. Oc. 15, Ölimmers. 1,8 mm.

Fig. 5. An der Gallenblasenwand festsitzende Zygote. Großer Kern mit exzentrischem Caryosom und zwei groben Chromatinbrocken; drei Reduktionskörper. — Präp. 25, S.A., E.H.H., Oc. 4, Ölimmers. 1,8 mm.

Fig. 6a. Frei schwimmender Schizont nach der Reduktion; feingranulierte glykogenhaltiges Cytoplasma; zwei Kerne mit exzentrischen Chromatinkugeln. Am Rande links Rest des Reduktionskernes. — Präp. 29, S.A., B.G., ZEISS Comp. Oc. 12, Ölimmers 2 mm.

Fig. 6b. Frei schwimmende Zygote. Feingekörneltes Cytoplasma mit faden- und keilförmigen Pseudopodien. Großer etwas ausgehöhlter, feingranulierter Kern; an der Peripherie des Tieres vier Reduktionschromosomen.

Fig. 7a. An der Gallenblasenwand festsitzende Zygote; deutliches Haftpseudopod an der Basis. Großer Kern ohne Struktur, vier Reduktionschromosomen in zwei senkrecht stehenden Ebenen. — Präp. 25, S.A., E.H.H., LEITZ Oc. 15, Ölimmers. $\frac{1}{2}$ mm.

Fig. 7b. An der Gallenblasenwand festsitzende Zygote; wabiges Cytoplasma, keilförmige Pseudopodien. Großer Kern ohne deutliche Struktur, Reduktionskern mit zwei Reduktionschromosomen.

Fig. 8. An der Gallenblasenwand festsitzende Zygote; wabiges Cytoplasma; keil- und fadenförmige Pseudopodien. Großer Kern mit zahlreichen groben Chromatinkörnern; am Rande drei Reduktionschromosomen. — Präp. 25, S.A., E.H.H., ZEISS Comp. Oc. 15, Ölimmers. 2 mm.

Fig. 9. An der Gallenblasenwand festsitzende Zygote; feinkörniges Cytoplasma, keilförmige Pseudopodien. Großer Ruhekern, links Reduktionskern mit vier aufeinander senkrecht stehenden Chromosomen. — Präp. 29, S.A., D.H.E., HIMMLER's Comp. Oc. 12, hom. Immers. 1,8 mm.

Tafel 15.

Fig. 1a. Einkerniger, frei schwimmender Schizont nach der Reduktion; Cytoplasma teils grob-, teils feinkörnig; strangförmige Pseudopodien. Ruhekern mit exzentrisch gelegenen Caryosom.

Fig. 1b. Einkerniger, frei schwimmender Schizont nach der Reduktion;

Cytoplasma granuliert, Ruhekern mit exzentrisch gelegenen Caryosom. — Präp. 29, S.A., B.G., ZEISS Comp. Oc. 12, Ölimmers. 2 mm.

Fig. 2a. Freischwimmender Schizont nach der Reduktion; wabiges Ectoplasma, vakuolisirtes Entoplasma; strang- und fadenförmige Pseudopodien. Großer Kern; Quellung des Caryosoms, Bildung von drei chromosomenähnlichen Körpern durch Aneinanderlegen von Chromatinkugeln im Außenkern.

Fig. 2b. Kern desselben Tieres noch einmal gezeichnet. — Präp. 29, S.A., D.H.E., LEITZ Comp. Oc. 15, Ölimmers. 1,8 mm.

Fig. 3. Frei schwimmender Schizont nach der Reduktion; wabiges Cytoplasma mit lobösen Pseudopodien. Kern in Teilung, Kernkörperchen rechts in hellerem Hof. Chromatinfäden sich teilweise überschneidend, deutliche Kernmembran. Präp. 29, S.A., D.H.E., HIMMLER'S Comp. Oc. 12, hom. Immers. 1,8 mm.

Fig. 4. An der Gallenblasenwand festsitzender Schizont nach der Reduktion; wabiges Cytoplasma, loböses Pseudopod von homogener Struktur. Im Kern vier Chromosomen aus Chromatinkugeln bestehend. Präp. 25, S.A., E.H.H., ZEISS Comp. Oc. 15, Ölimmers. 2 mm.

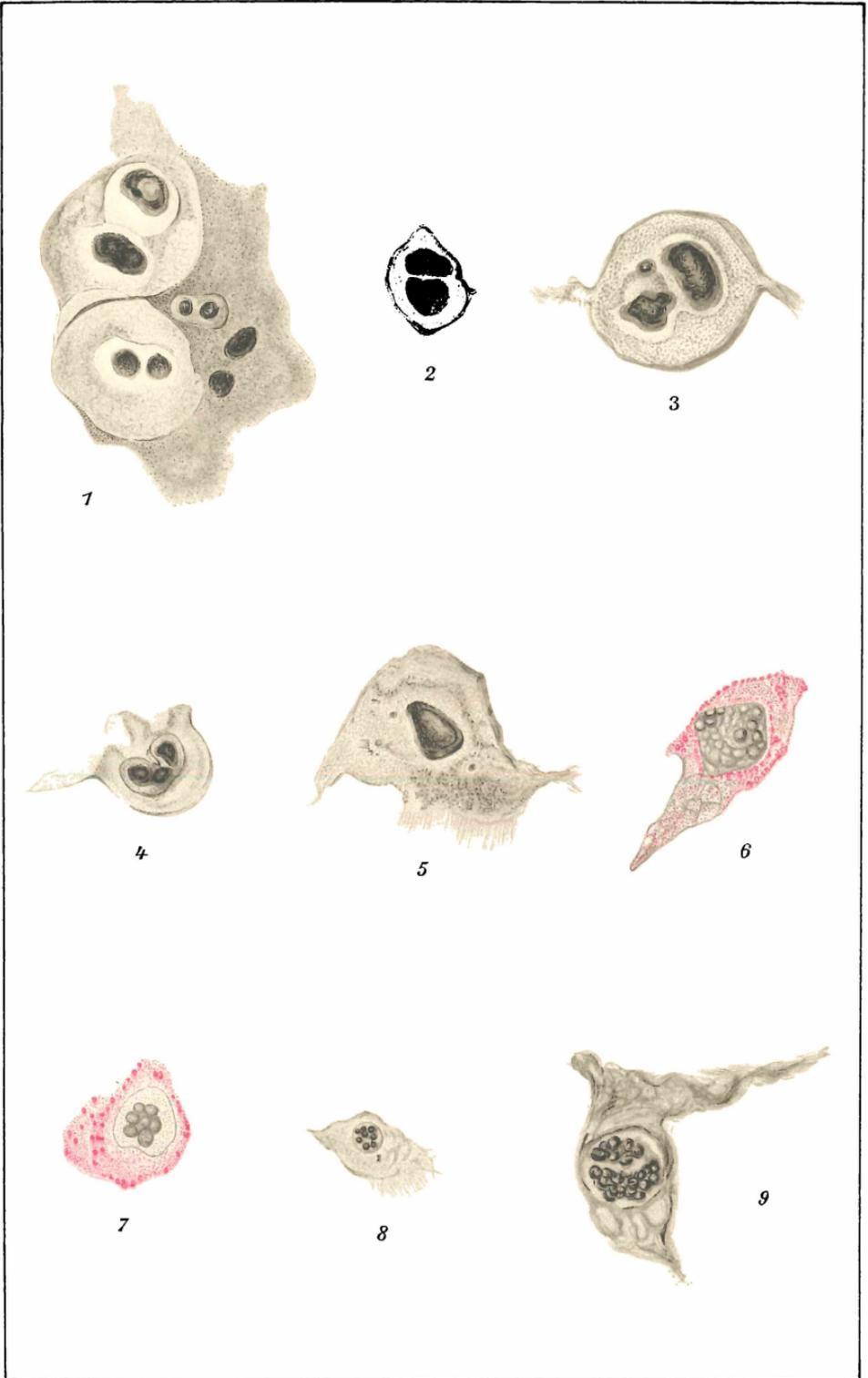
Fig. 5. An der Gallenblasenwand festsitzender Schizont nach der Reduktion. Körniges Cytoplasma, breite haft- und fadenförmige Pseudopodien. Kern in Teilung: Auseinanderweichen der Tochterplatten. Präp. 29, S.A., D.H.E., HIMMLER'S Comp. Oc. 12, hom. Immers. 1,8 mm.

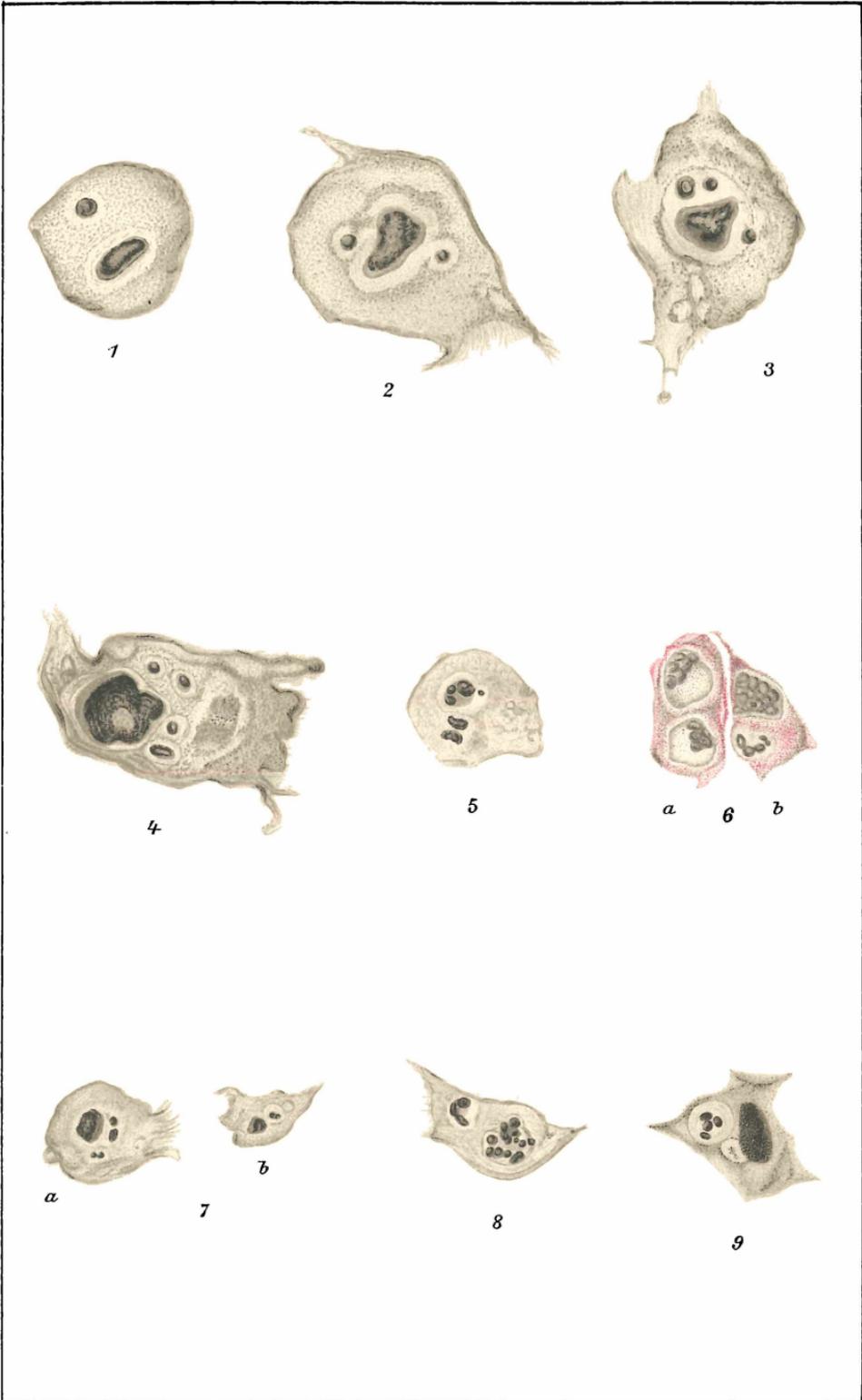
Fig. 6. Zweikerniger, frei schwimmender Schizont nach der Reduktion. Feinkörniges, glykogenhaltiges Cytoplasma, zirkumskripte gröbere Körnelung. Kerne in Anaphase. Präp. 29, S.A., B.G., ZEISS Comp. Oc. 12, Ölimmers. 2 mm.

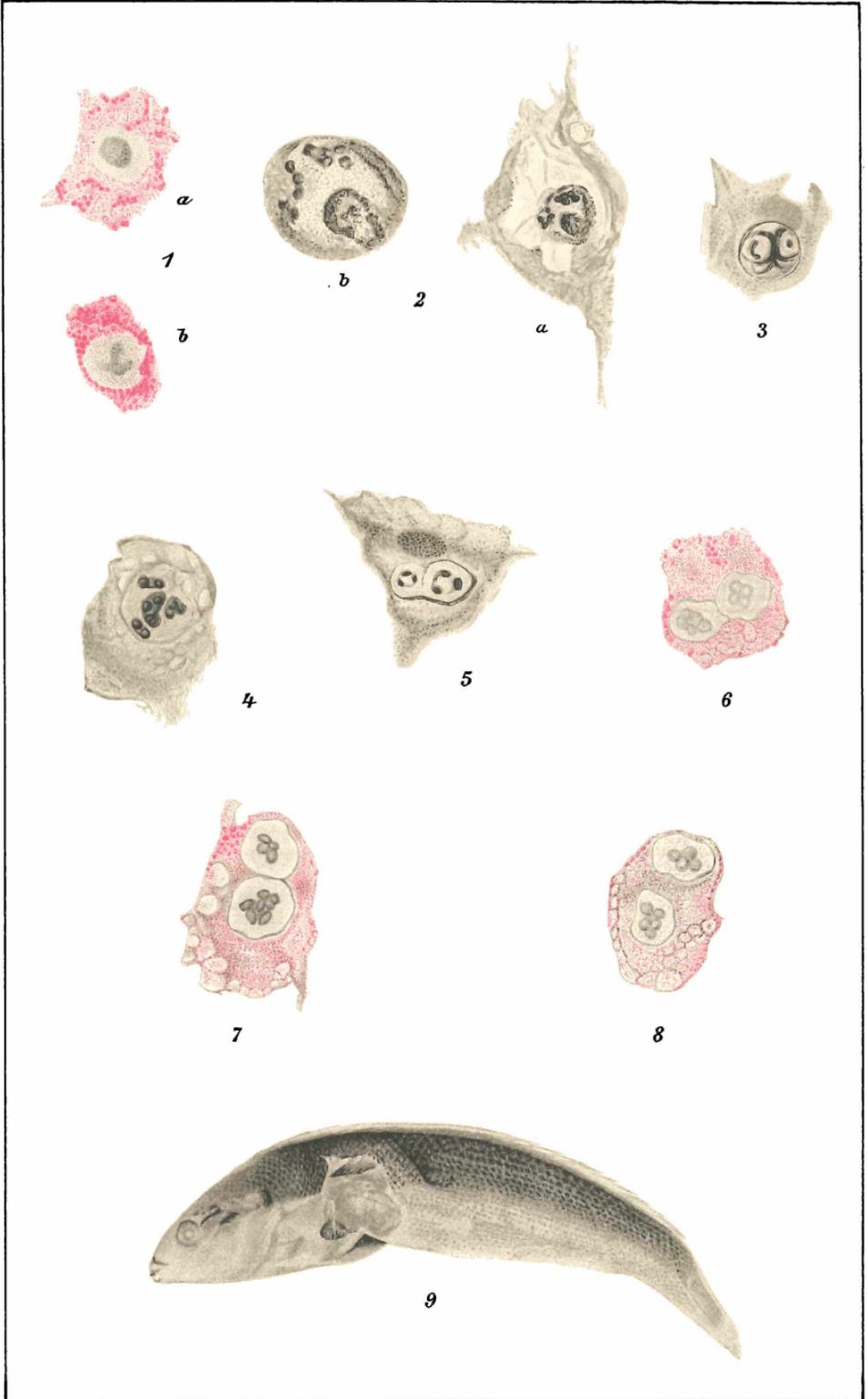
Fig. 7. Zweikerniger, freischwimmender Schizont nach der Reduktion; feingranuliertes, teilweise vakuolisirtes Cytoplasma. Zirkumskripte gröbere Körnelung; strangförmige Pseudopodien. Kerne im Anaphasestadium. Präp. 29, S.A., B.G., ZEISS Comp. Oc. 12, Ölimmers. 2 mm.

Fig. 8. Zweikerniger, frei schwimmender Schizont nach der Reduktion; feinkörniges Cytoplasma, teilweise vakuolisirt. Kerne in Anaphase. Beginnende Plasmotomie. — Präp. 29, S.A., B.G., ZEISS Comp. Oc. 12, Ölimmers. 2 mm.

Fig. 9. Photographie eines nach der Infektion mit *Leptotheca*-Sporen gestorbenen *Coris giofredi*, der schon von den Mitbewohnern des Bassins angefressen wurde. Der Tod erfolgte 3 Tage nach der Infektion.







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1926

Band/Volume: [56_1926](#)

Autor(en)/Author(s): Kalenscher Hellmuth

Artikel/Article: [Studien zur Jugendgeschichte von *Leptotheca macrospora*.
einer disporeen Myxosporidie 357-396](#)