

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Zool. Institut der Universität Marburg.)

Über die Entwicklung und Fortpflanzung von *Echinomera hispida* (A. SCHN.)

Von
C. Schellack.

(Hierzu Tafel IX—XI und 3 Textfiguren.)

Im Jahre 1902 stellten LÉGER und DUBOSCQ in einer eingehenden Arbeit über die Ontogenie der hauptsächlichsten Gregariniden-Familien auch die der Dactylophoriden an der Gattung *Pteroccephalus* fest, und skizzierten dann in zwei kürzeren Aufsätzen 1902 und 1903 die Grundzüge der Fortpflanzung bei den Vertretern dieser Gattung. Es mußte zweifelhaft bleiben, inwieweit ihre Resultate für die ganze Familie charakteristisch sind, wenn auch die Verwandtschaftsverhältnisse der bis jetzt bekannten fünf Gattungen mit acht Arten (sämtlich in Chilopoden gefunden) nicht allzu weite sind. Da es wünschenswert erscheint, die Entwicklung und geschlechtliche Fortpflanzung der Gregariniden in größerem Umfange festzustellen, als dies bisher geschehen war, und da auch eine ganze Reihe nicht unwichtiger einzelner Züge noch eingehender zu erforschen war, so machte ich es mir zur Aufgabe, an der Gattung *Echinomera* die bisher nur bei *Pteroccephalus* in einzelnen Arbeiten verfolgten Verhältnisse zusammenfassend zu studieren. Außer ihr wäre von Dactylophoriden nur noch *Dactylophora* in Betracht gekommen, die aber in hiesiger Gegend seltener zu finden ist. *Echinomera hispida* wurde im Darmkanal von *Lithobius forficatus* L. 1875 von AIMÉ SCHNEIDER entdeckt und als *Echinocephalus* beschrieben — von LABBÉ in obiger

Weise benannt, da der alte Name einem Nematoden zukommt —. Spezielle Arbeiten über die Form sind nicht vorhanden, nur CRAWLEY benutzte sie 1902 bei seinen Studien über die Bewegung der Gregarinen, und ebensowenig behandelt ist die zweite Art der Gattung, *E. horrida* (LÉGER), die 1899 von L. LÉGER in *Lithobius calcaratus* aufgefunden wurde, aber sicher näher an *Pterocephalus* zu stellen ist als *hispida*. Über die anderen Vertreter der Familie sind ebenfalls nur die Gattungs- und Art-Charakteristika und einzelne morphologische Befunde an Cysten und Sporen vorhanden.

Material und Methode der Untersuchung.

Das Material, das ich zu meinen Untersuchungen nötig hatte, stand mir aus den Wäldern in der Umgebung Marburgs in reichlichem Maße zur Verfügung. Beim Sammeln der Tiere konnte ich eine biologische Eigentümlichkeit, die bereits dem Entdecker der *Echinomera* aufgefallen war, oft bestätigen: unter den Gregarinen hat noch eine zweite Form, *Actinocephalus dujardini*, ihren Wohnsitz im Darm des *Lithobius*, und man bemerkt bald, wie scharf die beiden Formen auf einem sehr engen Verbreitungsgebiet, manchmal nur etwa zwei Quadratkilometern, sich gegenseitig ausschließen; dabei bevorzugt *Echinomera* ganz offenbar die waldigen Gegenden, während ich *Actinocephalus* nie außer in Gärten und Anpflanzungen gefunden habe; wenn Ausnahmen vorkamen, so bestanden sie immer nur darin, daß *Echinomera* in das Gebiet des *Actinocephalus* eingedrungen war, nie umgekehrt, und dann kann es auch in einigen sehr seltenen Fällen vorkommen, daß beide zugleich denselben Darm bewohnen, *Echinomera* aber in weit geringerer Anzahl. Was das Vorkommen in den verschiedenen Jahreszeiten anbetrifft, so war zu bemerken, daß die Gregarine in ihren Wirtstieren überwintert, wie man auch *Gregarina orata* (L. DUFOUR) mitten im Winter in einzelnen Riesenexemplaren in den wenigen am Leben bleibenden *Forficula* finden kann: im Dezember oder Januar eingebrachte Lithobien beginnen meist nach einigen Wochen mit einer sehr reichlichen Cystenentleerung.

Die Pflege der Tiere und die Aufzucht der Cysten bot mir im Anfang einige Schwierigkeiten, bis ich auf dieselbe Methode kam, die SCHAUDINN bei seinen Studien über das *Coccidium schubergi* (1900) anwandte. Große Glasgefäße wurden so gut wie möglich desinfiziert und am Boden mit dicken Lagen von ebenfalls desin-

fiziertem Fließpapier belegt, darüber zum Teil mit losen feuchten Ballen davon angefüllt. So konnten die Cysten in den ausgeschiedenen Kotballen mit Leichtigkeit gefunden werden und jegliche Pilzbildung, die die Cysten sehr bald und bei starker Überhandnahme auch die Wirtstiere tötet, durch ständiges Entfernen der oberen Lagen des Papiers vermieden werden. In ähnlichen kleineren Gefäßen wurden auch die Cysten zur Reifung gebracht — in beiden Fällen ist aber die erste Bedingung ständiges Feuchthalten des Papiers. Will man die reifen Sporen sammeln, so muß man nach etwa fünf Tagen die Wände der kleinen Gefäße absuchen, an die die kleinen schwarzen Sporenballen mit großer Vehemenz angeschleudert und angeklebt werden. Gefüttert wurden die Lithobien mit klein zerschnittenen Mehlwürmern, und auch die künstliche Infektion wurde in der Weise angeführt, daß die Sporenballen auf sie aufgetragen und dann den Lithobien vorgehalten wurden, bis man sich überzeugt hatte, daß sie gefressen waren.

Die Konservierungsmethoden boten ngleich größere Schwierigkeiten infolge der starken Cystenwänden, die so undurchlässig sind, nm nur ein Beispiel zu erörtern, daß die Cysten nach der Konservierung und Überführung in *Alcohol absolutus* hierin einfach völlig austrocknen, ohne daß der Alkohol eindringt und es danach wochenlang dauert, ehe Xylol und Paraffin eindringen. Allein diese Hüllen sind es, die in der Gregarinenliteratur so viele Irrtümer haben ankommen lassen: typisch für ihre Wirkungen sind Zeichnungen von CECCONI (Arch. d'Anat. micr. Vol. V. Taf. V, 6, 8) und die bekannten Figuren von WOLTERS, wie man sie für andere Formen durch Konservieren mit der Cystenwände leicht künstlich herstellen kann. Es blieb mir nach langen vergeblichen Versuchen nichts anderes übrig, als die Hüllen mit feinen Nadeln zu entfernen, was nach einiger Übung auch recht gut gelingt, vor allem wenn die Cysten nicht zu feucht gehalten werden: dann genügt meist ein leiser Druck sie zu sprengen, und man kann die völlig unverletzten Tiere sofort in die Konservierungsflüssigkeit bringen. Recht gute Erfolge erzielte ich für die Mitosen, speziell die Sphären und Centrosome, der jüngeren Tochterkerne mit der neuerdings von DUBOSCQ und BRASIL (1895) angegebenen Flüssigkeit:

Pikrinsäure 1 g.

Essigsäure 10 ccm.

Formol (wässrige Handelslösung) 50 ccm.

Alkohol 75 % 150 ccm.

Die Därme mit den Sporozoiten und reifen Gregarinen wurden etwa eine Minute lang in starker Flemmingscher Lösung konserviert. Die Färbung wurde ausgeführt mit HEIDENHAIN'schem Hämatoxylin und Nachfärbung mit Bordeauxrot, das in geringen Spuren in dem differenzierenden Eisenalaun gelöst war, oder Eosin.

I. Die Darmgregarinen.

1. Sporozoiten-Entwicklung.

Die Ontogenie der polycystiden Darmgregarinen, soweit sie nach den Untersuchungen LÉGER's und DUBOSCQ's bisher bekannt ist, weist für die Protozoen insofern äußerst bemerkenswerte Verhältnisse auf, als sich hier allem Anschein nach in der Entwicklung des Individuums eine Wiederholung der Stammesgeschichte zeigt.

Im allgemeinen läßt sich diese Regel anstellen, daß ein völliges Eindringen der Sporozoiten der polycystiden Darmgregarinen nicht stattfindet — wenn man von einer Ausnahme in *Gregarina ovata* (PÄHLER 1904) absieht — vielmehr immer nur eine Einsenkung bis höchstens zur Körpermitte erfolgt: und speziell lassen sich zunächst zwei primitivere Gruppen unterscheiden, soweit Feststellungen der Ontogenie der Gregarinen bisher überhaupt erfolgt sind. Es handelt sich um die Entstehung des Epimerits und sie verläuft bei der Gattung *Pyzimia* in der Weise, daß sich das eingedrungene Ende des Sporozoiten durch einfaches Längenwachstum zum definitiven Epimerit ansbildet. Der Protomerit wird wie auch bei allen anderen Arten durch Entstehung eines ektoplasmatischen Septums in dem außerhalb der Darmzelle liegenden Teile der Gregarine gebildet. Die zweite Gruppe, durch die Gattung *Gregarina* dargestellt, läßt ans dem eingedrungenen Teile des fast kugelförmigen Sporozoiten ein Knöpfchen hervorgehen, das ebenfalls durch Wachstum zum definitiven Epimerit wird. Es scheint nun fast so, als ob es möglich wäre, auf diese beiden Typen die Mehrzahl der vorhandenen Epimeritformen zurückzuführen: jedenfalls hat man einerseits bei sehr vielen vermocht, freilich nur auf Grund rein morphologischer Betrachtungen, ohne die Ontogenie zum Beweise heranzuziehen, die Epimeritform von dem Knöpfchen der Gattung *Gregarina* abzuleiten. Andererseits aber — und das ist das Bemerkenswerte — treten die erwähnten Grundtypen transitorisch auch in der Ontogenie verschiedener Formen

auf: bei *Stylorhynchus* wird das knöpfchenförmige Epimerit der Gattung *Gregarina* gebildet, dann völlig resorbiert und ein ganz anders gestaltetes sekundäres Epimerit angelegt, bei *Pterocephalus* als primäres Epimerit der geschlängelte intracelluläre Faden der *Pyzimia*.

Da LÉGER und DUBOSCQ durch die Untersuchung der Ontogenie dieser letzteren Gattung *Pterocephalus* den allgemeinen Typus für die Dactylophoriden festgelegt zu haben glauben, meine Untersuchungen an *Echinomera hispida* ihn aber einigermaßen modifizieren, möchte ich auf die Entwicklung des *Pterocephalus* etwas näher eingehen: der ungefähr 10—11 μ lange Sporozoit dringt bis zur Hälfte in eine Darmepithelzelle einer *Scotopendra cingulata* Newp. ein, der außerhalb liegende Teil verdickt sich, der innere behält seine fadenförmige Gestalt bei und schlängelt sich etwas, wodurch er die größte Ähnlichkeit mit dem definitiven Epimerit der *Pyzimia* erhält; dann aber wird er völlig reduziert, und gleichzeitig legt sich die Gregarine selbst in einer höchst eigentümlichen Weise seitwärts um, bis sie dem Darmepithel mit einem beträchtlichen Teil ihrer Körperoberfläche angeschmiegt ist; aus ihm sprießt nach unten der Haftapparat hervor, ans langen bis an den Grund der Zelle reichenden Filamenten bestehend, und nach oben hin bildet sich das Protomerit.

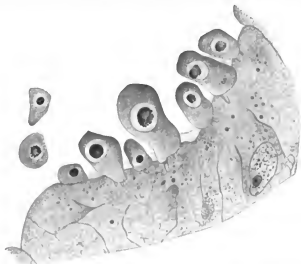
Bei *Echinomera hispida* mußte ich mich zunächst vergewissern, daß ich nicht durch ähnliche Stadien anderer Parasiten getäuscht wurde, und es gibt deren bei *Lithobius forficatus*, der allein verwendet wurde, nicht wenige: von Gregariniden¹⁾ noch *Actinocephalus dujardini*, aber wie erwähnt, schließen diese Formen sich aus, und es bietet keine Schwierigkeiten, Wirtstiere nur von *Echinomera* zu erhalten. Nach A. LALBÉ (Tierreich 1899) sind die anderen vorkommenden Parasiten Coccidien; in hiesiger Gegend im ganzen drei Arten: *Adelea ovata*, *Coccidium schubergi* und *Coccidium lacazei*, und alle drei können in einem Darm vorkommen. Gegen Irrtümer, die diese Tiere hervorrufen könnten, vermag man sich einmal dadurch zu schützen, daß man nach SCHAUDINN'S Angaben (1900) die Versuchstiere von der Coccidiose heilt — das wurde ausgeführt und ist vorteilhaft, weil man dadurch bei ihnen ein normales Darmepithel erhält, das sonst immer mehr oder weniger stark von den Coccidien angegriffen wird. Nötig ist es nicht, denn andererseits sind die Sporozitenstadien dieser Formen an ihrer Größe zu erkennen, die

¹⁾ Erwähnen möchte ich, daß ich einmal das Coelom eines *Lith. forf.* völlig angefüllt fand mit einer Monocystidee; Cysten und auch Stadien noch im Darmepithel waren vorhanden. Es ist mir aber wahrscheinlich, daß die Infektion durch Fressen eines Regenwurmhodens erfolgt ist.

je nach der Art 15—40 μ beträgt, während der Sporozoit von *Echinomera* nur 4,3—4,5 μ lang ist, außerdem den Kern nicht in der Mitte des Körpers besitzt, wie alle Coccidien, sondern am distalen Pol. Die Merozoiten kommen ebensowenig in Betracht.

Gehen wir von den Stadien aus, die sich nach dem Verlassen der Sporocyste frei im Darmlumen bewegen, so kann man an ihnen ohne weiteres das vordere von dem hinteren Körperende unterscheiden; Fig. 1a zeigt einen solchen freien Sporozoiten eine Stunde nach der Infektion. Der Kern liegt an dem hinteren mehr verdickten Pol des spindelförmigen, wenig laaggestreckten Tieres, der vordere Pol ist ausgezeichnet durch das auch bei allen anderen Formen vorhandene Rostrum, das ist eine Zuspitzung des helleren und dichteren Plasmas an dieser Stelle. Mit ihm dringt der Sporozoit durchschnittlich bereits in der zweiten Stunde nach der Aufnahme in den Darm zwischen den Stäbchensaum der einzelnen Zellen ein und setzt sich fest. Die erste Abweichung von dem Verfahren des *Pterocephalus* ist dann die, daß sich das Rostrum nur ganz wenig in das Plasma der Zelle einbohrt; auf manchen bis zu fünfzehn Stunden alten Stadien sieht man auch das kaum — ein Irrtum wäre wegen der Kleinheit der Verhältnisse und der vielen Faltungen des Plasmas der Darmzelle leicht möglich, aber man kann sich durch Messungen überzeugen, daß das Tier immer in seiner normalen Länge und später darüber hinaus aus dem Epithel hervorragt. Und von einem Wachstumsprozeß in die Zelle hinein ist bisher bei keiner Form die Rede gewesen. Das sogenannte „transitorische Epimerit“ tritt hier also überhaupt nicht mehr auf, sondern das Tier schreitet gleich zur Bildung des sekundären Haftapparates. Dieser Vorgang ist prinzipiell von dem des *Pterocephalus* nicht unterschieden, auch hier werden die Seitenwände des Körpers des Sporozoiten dazu benutzt, aber in ganz anderer Weise herangezogen: die Achse legt sich nicht um, sondern bleibt senkrecht zum Epithel stehen, und der Sporozoit fließt gewissermaßen an ihr herab unter bedentender Zunahme der Breite und geringerer der Länge, die durch das Wachstum ersetzt wird (Fig. 2, 3, 4, 5). Auch das kleine eingedrungene Spitzchen wird nun deutlicher sichtbar, da es ebenfalls verbreitert wird und auch weiter hineingerät. Nach etwa 109 Stunden war bei meinen Infektionsversuchen das Stadium beendet und nun sproßt (Fig. 6, 7) der Haftapparat selbst hervor. Zuerst zeigt sich (Fig. 6) eine etwas hervortretende Ansammlung helleren und dichteren Plasmas, die immer weiter hervorwächst, sich auch an andern Stellen wiederholt, bis die Fortsätze schließlich eine etwa fingerförmige Gestalt ange-

nommen haben. (Fig. 8 und Textfigur 1, die zugleich ein Bild von der Stärke mancher Infektionen geben soll.) Sie vermögen an verschiedenen Stellen ins Plasma einzudringen, auch zwischen die Zellgrenzen, und ihre Zahl kann sich bei weiterem Wachstum über die eine Zelle hinaus noch beliebig vergrößern: so findet man bei älteren Exemplaren oft an die zwanzig bis dreißig. Über den feineren Bau wäre zu bemerken, daß ihre Wand, vor allem an der Basis, sicher aus einer besonderen konsistenteren Substanz besteht, wie sich aus der Färbung ergibt und aus Schrumpfungen, denen sie bei Anwendung von anderen als Osmium-Gemischen leicht ausgesetzt sind. Es



Textfig. 1. Darmepithel von *Lithobius forficatus* mit jungen *Echinomera hispida*.
(Künstliche Infektion.)

folgt die Bildung des Protomerits, die etwa nach drei Wochen überall vollendet ist (Fig. 9). Sie äußert sich zunächst darin, daß die gröberen Körnelungen des Plasmas im vorderen Teile der Gregarine verschwinden, so daß es dort heller und dichter wird; dann beginnt von den Seiten her eine Einschnürung, der im Inneren die Ausbildung eines Septums parallel läuft, dem Anschein nach über die ganze Fläche hin gleichzeitig entstehend. Damit hat die Gregarine bei einer Größe von etwa 20μ in dem ziemlich langen Zeitraum von etwa 3 Wochen alle ihre Organe fertiggestellt und es erfolgt nur noch ein bedeutendes Größenwachstum. Die reife Gregarine erreicht eine Länge von etwa $60-80 \mu$ und darüber.

Bei dieser Darstellung habe ich das Verhalten des Kernes gar nicht berücksichtigt, und doch hat auch er ohne Zweifel in gewissem Sinne Teil an der geschilderten Entwicklung: das scheinen wenigstens die bemerkenswerten Wanderungen, denen er sich gleichzeitig unterzieht, zu beweisen. Bei *Pterocephalus* sind sie nicht nachgewiesen, dagegen in hervorragender Weise bei den Gattungen *Gregarina* und *Stylorhynchus*; der Kern verläßt seine ursprüngliche Lage beim Beginn der Entwicklung, um zuerst ganz in den vorderen Pol der Sporozoiten zu rücken: während er dann gewissermaßen in zwei Etappen zurückkehrt, wird jedesmal kurz nach dem Verlassen des betreffenden Körperteils das dahin gehörige Organ gebildet: liegt er wieder am distalen Pol, so ist Epimerit, Protomerit und Dentomerit fertig. In ganz ähnlicher Weise, wenn auch nicht so ausgeprägtem Maße, ist auch bei *Echinomera* der Kern an der Differenzierung der betreffenden Körperabschnitte beteiligt.

Es wurde bereits erwähnt, daß der Kern im Sporozoiten von *Echinomera* ganz am distalen Pol liegt: das ist nach den neueren Forschungen für alle polycystiden Darmgregarinen als ein recht charakteristisches Merkmal anzusehen, denn es hat sich bisher nur eine einzige Ausnahme davon gefunden in *Stylorhynchus longicollis*. Er bleibt bei unserer Form dort ziemlich lange liegen, entsprechend der späten Ausbildung des Epimerits: erst am Beginn der zweiten Woche (Fig. 5, Sporozoit im Alter von 185 Stunden) sieht man, wie der Kern plötzlich seine Gestalt und Lage verändert. Ich konnte häufiger beobachten, wie zunächst eine pseudopodienartige Ausstülpung nach der Anheftungsstelle des Sporozoiten zu erfolgt, worauf dann die Wanderung aus dem distalen Pol herans vor sich geht — gleichzeitig mit dem Erscheinen der ersten Anlagen des Epimerits. Ist er ganz fertig, so findet man den Kern auch wieder auf der Rückwanderung begriffen (Fig. 8). Und noch ein zweites Mal tritt er die Wanderung nach unten an, wie Fig. 9 deutlich zeigt, bis zur Einschnürung des Gregarinenkörpers, die die Ausbildung des Protomeritseptums im Inneren andeutet. Im ganzen späteren Leben des Tieres hat er seine beständige Lage ungefähr in der Mitte des Deutomerits.

2. Entstehung des Karyosoms.

Für das Studium der inneren Struktur des Sporozoitenkernes ist *Echinomera* trotz der Kleinheit einigermaßen günstig: wenigstens zeigt er nicht, wie das die meisten der von LÉGER und DUBOSCQ untersuchten Sporozoiten tun, im ersten Stadium eine völlig kompakte

und undurchsichtige Lagerung des Chromatins; bei diesen Formen soll die Bildung der normalen Kernform in der Weise erfolgen, daß die chromatische Substanz sich zunächst in zwei Kalotten an die Kernpole lagert, wobei auch das nach Ansicht jener Forscher vorher verdeckte Karyosom hervortritt. Dann erst nimmt das Chromatin die typische wandständige Lagerung an. In solch scharf ausgesprochener Weise zeigen das aber die Figuren der Autoren nicht, vielmehr nähern oder entfernen sie sich mehr oder weniger dem beschriebenen Typus — ich möchte speziell auf *Stylorhynchus* hinweisen. Wesentlich ist jedenfalls die Annahme, daß das Karyosom präformiert sei, der als die erste eine Beobachtung BERNDTS (1902) bei *Gregarina cuneata* entgegensteht.

Bei *Echinomera* zeigt der Kern der Sporozoiten von Anfang an eine wandständige Lagerung des Chromatins, so daß man sein Inneres deutlich übersehen kann, und es ist nichts von einer ursprünglichen Anwesenheit des Karyosoms zu erkennen (Fig. 1). Vielmehr verläuft seine Entstehung in folgender Weise: im Anfang sieht man an einer beliebigen Stelle des wandständigen Chromatins eine kleine Verdickung auftreten (Fig. 1, 2), der sich vom Innern des Kernes aus ein winziges, aber deutlich erkennbares helles Bläschen anlegt. In dies hinein wandert das Chromatin der Verdickung in einzelnen Brückchen, bis es schließlich ganz kompakt und intensiv schwarz färbbar geworden ist; dann verläßt es die seitliche Lage und rückt in die Mitte des Kernes (Fig. 4, 5). Es liegen nur wenige Beobachtungen vor, die sich mit dieser Methode der Karyosomentstehung vergleichen ließen, und das sind die vereinzelt Untersuchungen an Sporozoiten der Coccidien, die in der Regel, solange sie frei sind, kein Karyosom besitzen; nach SCHAUDINN (1900) soll der Vorgang in den Sporozoiten von *Coccidium schubergi* in der Weise erfolgen, daß ebenfalls, aber central, ein helles Bläschen auftritt, in das das Chromatin dann einwandert — ähnlich wie bei *Cyclospora caryolytica* nach SIEDLECKL. Dann bemerkte neuerdings TH. MOROFF (1906) einen analogen Vorgang in den Merozoiten von *Adelea zonula*, allerdings im Plasma, aus dem das Karyosom nachher in den Kern wandert.¹⁾

Wesentlich und von Bedeutung ist jedenfalls die Tatsache, daß das Karyosom nach obigen Beobachtungen ans typischem Chroma-

¹⁾ Eine wesentliche Bestätigung meines Befundes scheint dagegen in der Entstehung des Karyosoms bei den zu Geschlechtstieren heranreifenden Schizonten von *Aggregata* (nach einer jetzt erschienenen vorläufigen Mitteilung TH. MOROFF'S) zu finden zu sein: sie verläuft fast genau in derselben Weise wie bei *Echinomera*.

tin entstehen kann; die Substanz des hellen Bläschens wird Linin oder Platin sein.

Über das weitere Verhalten des Kernes wäre zu bemerken, daß das Chromatin außerhalb des Karyosoms immer mehr verschwindet (Fig. 7), letzteres dagegen an Größe ständig zunimmt, so daß LÉGER und DUBOSCQ mit ihrer Ansicht recht zu haben scheinen, daß schließlich das gesamte Chromatin des Kernes vom Karyosom aufgenommen würde. Das Kernnetz wird sekundär gebildet, indem nachher das Karyosom rückläufig einen Teil des Chromatins wieder abgibt; es ist aber trotzdem auf den meisten Stadien in seine unmittelbare Nähe gelagert (Fig. 8, 9, 10, 13, 17, 18).

3. Vermehrung der Karyosome.

Eine noch nicht entschiedene Streitfrage ist die Vermehrung des Karyosoms, da es bei vielen Gregarinen, auch *Echinomera*, in ziemlich großer Zahl auftreten kann. Bei *Stylorhynchus* sprechen die französischen Forscher von einer Entstehung durch Knospung und darauf folgenden Abschnürung, einer Ansicht, der ich mich für *Echinomera* nicht anschließen kann, vielmehr sieht man oft (Fig. 11, 13), wie im Innern des großen Einzelkaryosoms die helle Grundsubstanz wieder mehr hervortritt, das vorhandene Chromatin sich zu Kugeln zusammenballt und schließlich austritt, wobei der farblose Restkörper mehr oder weniger vom Chromatin befreit zurückbleibt (Fig. 13). Die so entstandenen Karyosome selbst können sich dann wieder in ähnlicher Weise verhalten (Fig. 9), wodurch ihre Zahl manchmal ziemlich groß wird. Überhaupt muß man sagen, daß das Gesamtbild des Kernes in dieser vegetativen Periode in hervorragender Weise durch das Karyosom beherrscht wird, und es ist außerordentlich wechselnd je nach dem Ernährungszustand der Lithobien selbst, von dem es in bedeutender Weise abzuhängen scheint. Die beschriebene Methode der Karyosomvermehrung entspricht am meisten noch der von W. S. MARSHALL (1892) bei *Gregarina blattarum* vermuteten.¹⁾

5. Plasmaeinschlüsse.

Hinweisen möchte ich noch auf die verschiedenartigen chromatischen Einschlüsse des Plasmas. Sie sind auch bei anderen Grega-

¹⁾ Ausstüßungen von kugelförmigen Körpern aus dem alten Karyosom, das dabei vakuolisiert wird, aber immer noch durch seine Größe hervorrage, sind von LÉGER u. DUBOSCQ auch bei *Pterocephalus* beschrieben, aber die Abkömmlinge werden nicht als Karyosome bezeichnet. Ähnliches ist jetzt von TH. MOROZ für die *Aggregaten* vorläufig mitgeteilt.

rinen nicht selten, z. B. *Stenophora*, *Didymophyes gigantea*, *Stylorhynchus* und anderen; *Gregarina maculata* (LÉGER) aus den Larven von *Olocrates gibbus* hat hinter dem Kern im Endabschnitt ihres Körpers konstant eine chromatoide Kugel liegen, die ihrer Größe nach einen zweiten Kern vortäuscht und der Form den Namen gegeben hat. Schon in den Sporozoiten ist etwas Ähnliches nachgewiesen; bei den meisten von LÉGER und DUBOSCQ untersuchten Formen liegt, hier vor dem Kern, ein „Centrosom“, wie die Autoren es nennen. Es verschwindet freilich nachher unter der Menge anderer chromatischer Körnchen, wäre es aber ein Centrosoma, so müßte es auf einem bestimmten Stadium in den Kern hineinrücken, wie aus den Vorgängen bei der ersten Mitose zu ersehen sein wird. Diese „Centrosome“ sind bei den Sporozoiten von *Echinomera* nicht nachzuweisen, wohl aber tritt unter anderem ein Gebilde auf, das die größte Ähnlichkeit mit der bei *Gregarina maculata* beschriebenen Kugel hat, aber etwas kleiner ist. Man sieht es zuerst auf Stadien, die etwa zwei Wochen alt sind (Fig. 8); es ist in der Regel in der Einzahl zu finden, aber konstant vorhanden, und liegt im Anfang neben dem Kern, nachher immer hinter ihm (Fig. 8, 9, 10, 17, 18), von einem hellen Plasmahof umgeben. Veränderungen sind an ihm insofern wahrzunehmen, als manchmal die gesamte chromatoide Substanz sich aus ihnen heraus begeben hat, aber in flüssig gelöstem Zustande, so daß es in der Umgebung nicht mehr nachweisbar ist (Fig. 18). In seltenen Fällen ist es in der Mehrzahl vorhanden, wie in Fig. 11 dargestellt, wo auch die Vakuolen ohne die dunkel färbare Substanz eine bemerkbare Größe erreicht haben. LÉGER hält die Kugeln für Ausscheidungen des Kernes, nicht für Chromidien, ohne aber seine Ansicht zu begründen — vielleicht sind sie es dennoch, möglicherweise Sammelstellen für vegetative Chromidien: denn in den Fällen, wo ich sie nicht fand, war das ganze Plasma der Gregarine mit echten Chromidien fast überladen (Fig. 16). Man trifft solche Bilder oft und sie scheinen in engem Zusammenhang mit den Ernährungsverhältnissen des Wirtes zu stehen.

Im Protomerit ist ähnliches festzustellen. Bei *Pterocephalus* sprechen LÉGER und DUBOSCQ direkt von einem „noyau protoméritique“, der bei dieser Form konstant bis in die Cyste hinein vorkommt. Das ist bei *Echinomera* nicht der Fall, aber ständig kann man bei ihr im Protomerit eine chromatoide Wolke finden, die meist in ihrem Inneren ähnliche Vakuolen erkennen läßt, wie sie im Deutomerit vorkommen (Fig. 10, 11). Sie versorgt offenbar auch die fingerförmigen Fortsätze des Haftorgans, in denen regelmäßig eine mit

Eisen-Hämatoxylin stark färbbare Körnelung auftritt (Fig. 10, 11). Aufschluß über die eigentliche Bedeutung all dieser Substanzen könnten vielleicht Versuche mit verschiedener Ernährung der Wirtstiere geben, wozu die Lithobien sehr geeignet wären, da sie leicht wochenlange Hungerperioden zu überstehen vermögen.

6. Bewegung der Gregarine.

Es ist im Anfang bereits erwähnt, daß CRAWLEY (1902) bei seinen Versuchen über die Bewegungsursachen der Gregarinen neben *Stenophora juli* auch *Echinomera* benutzte. Seine Beobachtungen widersprechen der bekannten Erklärungsweise SCHEWIAKOFF's (1894), werden aber von LÜHE in dessen zusammenfassendem Bericht (1904) für bedeutend plausibler als SCHEWIAKOFF's Theorie gehalten. CRAWLEY sah ebensowenig bei *Stenophora* wie bei *Echinomera* die ausgeschiedenen Gallertfäden, sondern nur unregelmäßige aus Tröpfchen bestehende Komplexe. Das konnte ich bei *Echinomera* bestätigen, und die angeschiedene Gallerte muß ebenso wie bei *Stenophora* stark elastisch sein, da man oft sieht, wie sie mit anhängenden Körnchen zum Hinterende der Gregarine zurückschnellt. CRAWLEY baut seine Bewegungstheorie auf beobachteten sehr kleinen seitlichen pendelnden Bewegungen des Vorderendes und Kontraktionen der Myoneme auf: es ist nach ihm ein aktives Vorwärtsschieben mittels eines auf die Unterlage nach rückwärts wirkenden Druckes der Myoneme.

Vielleicht äußert sich die beobachtete kontrahierende Tätigkeit der Myoneme in einer schnellen Wellenbewegung der Epicyststreifen, die bei *Echinomera* wie bei anderen Formen ausgebildet (Fig. 15), aber im Leben nicht zu sehen sind; zum Beweise führe ich einmal an, daß ich diese Wellenfigur auf flach getroffenen Längsschnitten manchmal beobachten konnte, vor allem aber, da diese Figuren eventuell Wirkungen der Konservierung sein könnten, folgende Tatsache. Verfolgt man die Bewegung des Tieres längere Zeit bei Ölimmersion, so sieht man, wie Körnchen der umgebenden Flüssigkeit, die durch die ausgeschiedene Gallerte hindurch ganz dicht bis an das Epicyst geraten sind, mit einer großen Geschwindigkeit an ihm bis zum Hinterende heruntergleiten — die Geschwindigkeit ist jedenfalls bedeutend größer als die der Gregarine selbst. Das läßt mit Sicherheit auf Bewegungsvorgänge am Epicyst schließen und ich möchte eben annehmen, daß dies längs verlaufende (transversale oder auch longitudinale) Wellenzüge sind, die aber noch sicherer nachgewiesen werden müßten. Die Bewegung an der Unterseite des Schnecken-

fußes ist vielleicht nicht ganz unähnlich: die SCHEWIAKOFF'sche Erklärung berücksichtigt ja auch gar nicht, weshalb eigentlich die so stark entwickelten Myoneme vorhanden sind.

II. Die Fortpflanzungsperiode.

Erst die Forschungen der letzten Jahre haben bei den Gregariniden eine Tatsache aus Licht gefördert, die bei der verwandten Gruppe der Coccidiiden schon länger bekannt war, nämlich eine sexuelle Differenzierung in der Geschlechtsperiode, die so weit geht, daß sie sich nicht nur in einer Anisogamie bei der Befruchtung ausprägt, sondern in einzelnen Fällen auch in der vegetativen Periode schon auf Grund morphologischer Merkmale eine Unterscheidung von Männchen und Weibchen gestattet. Ende des Jahres 1904 hat LÉGER zum erstenmal zusammenfassend darauf hingewiesen und unterdes ist noch allerlei Neues dazu gekommen. Zunächst die Vorgänge bei der Befruchtung: während bei den Coccidiiden die Befruchtung ausschließlich anisogam ist, haben sich bei den Gregariniden alle Übergänge von der Isogamie bis zur höchsten Anisogamie ergeben, und zwar in eigentümlicher Weise über die Familien verteilt; bei den Monocystideen scheint im allgemeinen Isogamie zu herrschen, doch zeigen sich nach BRASIL (1905) bei *Urospora lagidis* schon die ersten sicheren Andeutungen einer Verschiedenheit der Gameten, die bei den Pseudomonocystideen in *Schaudinnella* ziemlich weit geht. Bei den Polycystideen ist wiederum bei der niedrigsten Familie, den Gregariniden, Isogamie vorhanden, wenn auch nur zum Teil, denn bei einzelnen Formen behauptet LÉGER schon Anisogamie. Und wieder steigt die Verschiedenheit der Ansbildung der Gameten heran über die Stylorhynchiden zu ihrer höchsten Ausbildung in den Dactylophoriden.¹⁾ Auf die Formen der Gameten selbst werde ich später noch einzugehen haben.

Die Befunde, die nach LÉGER auf eine Sexualität der reifen Gregarinen hindeuten, scheinen in keinem rechten Zusammenhange mit den eben erwähnten Unterschieden zu stehen; gerade Formen,

¹⁾ Eine eigenartige Stellung scheint die digenetische Gattung *Aggregata* einzunehmen (nach einer vorläufigen Mitteilung von TH. MONOFF 1907), deren Vertreter anisogam sind und ebenfalls während der geschlechtlichen Vermehrungsperiode starke sexuelle Differenzen aufweisen. Die Verhältnisse sind aber nicht mit Sicherheit zu beurteilen, ehe nicht die definitive Arbeit erscheint.

die eine typische Anisogamie aufweisen, wie *Stylorhynchus*, lassen in den freien Gregarinen gar keine Unterschiede erkennen, und die isogame *Monocystis ascidiae* läßt gleich von Anfang der sexuellen Entwicklung an ein verschiedenes Verhalten der Sporonten erkennen. Die Unterschiede bei dieser Form bestehen hauptsächlich in einer zu Beginn der Copulation erfolgenden Einsenkung des einen Tieres in das andere, das dann kappenförmige Gestalt annimmt; dasselbe ist bekannt von *Diplocystis clerici* und *Pterocephalus*. Unterschiede in den Darmgregarinen selbst, die eine sexuelle Differenzierung auf diesem Stadium schon erkennen lassen, sind bekannt von *Stenophora varians*, bei der sich kugelige und längliche Tiere unterscheiden lassen; bei *Aggregata vagans* ist der Primit stets größer als der Satellit, bei *Gregarina munieri* ist der Primit gelb gefärbt, der Satellit weniger, und bei *Pterocephalus* sind es muskelartige Stränge unter der Wand der vorderen Körperhälfte, die nach LÉGER das Männchen von dem Weibchen unterscheiden sollen. Das ist kurz das bisher Bekannte, und es ist hier zusammengefaßt worden, da der Entwicklungsgang von *Echinomera hispida* gerade wegen der hohen Ausbildung der sexuellen Differenzierung speziell in der Cystenperiode bemerkenswert ist, wie sich aber schon von vornherein nach der engen Verwandtschaft mit *Pterocephalus* erwarten ließ.

Sexuelle Unterschiede bei den Darmgregarinen von *Echinomera*.

Wenn die reifen Gregarinen ihr Epimerit resorbiert haben, kann man bei ihnen die äußere Form betreffende Unterschiede konstatieren, zwischen denen kontinuierliche Übergänge kaum aufzufinden sind, die auch nicht durch Veränderung der Gestalt auseinander hervorgehen. Die einen weisen eine ovoide Form auf, so etwa, daß der Durchmesser durch die Körpermitte etwa ein Drittel der ganzen Körperlänge beträgt, während die anderen ganz außerordentlich viel langgestreckter sind. Es ist mir nicht unwahrscheinlich, daß diese Unterschiede sexueller Natur sind — wie vorhin erwähnt, ist für *Stenophora varians* von LÉGER das gleiche vermutet.

Die Kopulationen je zweier Individuen, durch die die Fortpflanzungsperiode eingeleitet wird, gehen immer erst im untersten Abschnitt des Darmes vor sich, in der Weise, daß die Tiere sich mit den Protomeriten aneinander legen unter Abrundung ihres Körpers zu einer Halbkugel. Darin weichen sie von den meisten anderen Gregarinen ab, die sich bekanntlich mit entgegengesetzten Körperenden aneinander legen: an unsere Form schließen sich an *Pterocephalus*, die *Stylorhynchiden* und *Monocystis ascidiae*; auch bei

Actinocephalus dujardini konnte ich dasselbe beobachten. Sofort nach dem Abkugeln wird die äußere Cystenhülle ausgeschieden, die bei *Echinomera* nur von einer sehr dünnen Gallerthülle umgeben ist im Gegensatz zu den meisten anderen Gregarinen. Für *Pteroccephalus* stellte LÉGER bereits auf diesem Stadium die ersten sicheren Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen fest, die in muskelartigen Schnüren unter der Anheftungsfläche des Männchens an das Weibchen bestehen sollen: bei *Echinomera* sind sie nicht vorhanden, oder ich müßte sie in schwachen Verdichtungen unter der Cuticula suchen, die aber auch in dem anderen Sporonten der Cyste vorhanden sind. Dagegen ist die stärkere Färbbarkeit, die das Männchen von *Pteroccephalus* auszeichnet, auch für *Echinomera* zu finden, und zwar um so stärker, je älter die Cyste wird. Nennenswerte Unterschiede in Struktur und Reservestoffeinschlüssen des Plasmas sind kaum festzustellen.

Die Vorgänge bei der ersten Mitose.

Sofort mit der Encystierung beginnen sich auch starke Kernveränderungen bemerklich zu machen: zunächst scheint der Kern im Verhältnis zum Körper der Gregarine beträchtlich an Größe zuzunehmen, wohl durch Aufnahme von Flüssigkeit (Fig. 20, 21), die größten Veränderungen aber gehen an den Karyosomen vor sich, die in Fig. (20, 21, 29, 30) veranschaulicht werden sollen. Das Chromatin, das in ihnen vorhanden ist, ballt sich zum Teil zusammen, und verläßt in kleinen Kugeln das Karyosom, ein Vorgang, der in Fig. 20 schon ziemlich weit fortgeschritten ist. Die Kugeln werden im Kernsaft immer kleiner und sind bald nicht mehr von dem Chromatin zu unterscheiden, das in sehr spärlichen Mengen bereits dort vorhanden war (Fig. 20). Ganz entleert werden die Karyosome aber in der Regel nicht, vielmehr sieht man immer noch einige wenige, die mit HEIDENHAIN'schem Hämatoxylin ganz schwarz gefärbt werden, und in den meisten anderen haben sich die letzten Reste von Chromatin wandständig gelagert. In ihnen treten auch bereits Vakuolisierungen auf. Recht eigentümlich ist ihr weiteres Verhalten, das für *Echinomera* spezifisch zu sein scheint, denn ich konnte bei anderen Gregarinen nichts Analoges auffinden. Es sammeln sich nämlich die Restkörper der Karyosome sämtlich in einen einzigen großen, wobei es ganz den Anschein hat, als ob sie aus tropfbar flüssiger Substanz beständen, denn ganz in Form eines zähen Tropfens ziehen sie sich beim Hinübertreten in den großen Restkörper in die Länge, um in ihn hineinzufließen (Fig. 21). Dabei tritt die Vakuoli-

sierung immer mehr hervor und erreicht schließlich einen so hohen Grad, daß der Restkörper nur noch aus Vakuolen zu bestehen scheint, die sich bedeutend heller färben als die Grundsubstanz; auch sieht man häufig in ihnen einige wenige kleine tiefschwarze Körnchen auftreten.

Das sind alles einleitende Prozesse für die erste Kernteilung, über die ich zunächst das bisher Bekannte angeben möchte: zu einem befriedigenden Resultat ist man trotz vieler Versuche bisher nicht gelangt, vor allem sind die Prophasen der Teilung innerhalb des großen Kernes selbst noch von keinem Forscher verfolgt. Die Gründe dafür erwähnt LÉGER in seiner Arbeit über *Stylorhynchus*, bei dem er in dieser Beziehung fast gar keine Resultate erzielt hat: die Cystenhülle, die gerade von dem Tiere ausgeschieden wird, hängt noch so fest mit dem Plasma zusammen, daß nur sehr wenige Versuche, sie anzustechen oder zu entfernen, ohne ein Zerplatzen der Cyste enden, und eine Konservierung mit der Hülle ist unmöglich, weil sie bereits jetzt für alle Flüssigkeiten fast undurchdringlich ist. Ein Ausweg, bei dem die Kerne aber sehr stark schrumpfen, ist die Konservierung durch Hitze, also heiße Flüssigkeiten, und Anstechen vor dem Einbetten.

Die bisherigen Ergebnisse¹⁾ lassen sich dahin zusammenfassen, daß CÉNOT (1901) von *Monocystis* und *Dyplocystis*, PROWAZEK (1902) ebenfalls von *Monocystis*-Arten, und MRÁZEK (1899) von einer Gregarine aus *Rhynchelmis* übereinstimmend berichten, daß die erste Mitose ausgeht von einem kleinen hellen Bläschen mit chromatischem Inhalt, — dem Micronukleus CÉNOT's — das neben dem Hauptkern liegt: darüber, ob und in welcher Form das Bläschen vorher im Kern selbst gebildet wird, vermögen sie sichere Angaben nicht zu machen, nur soll es nicht wahrscheinlich sein, daß es im Plasma gebildet wird, sondern es soll aus dem Kern heraustreten. Andererseits sahen SIEDLECKI (1899) bei *Monocystis ascidiae* und SCHNITZLER (1905) bei *Gregarina ovata* nichts von einem solchen hellen Bläschen, sondern fanden die Spindel bereits im Kern, SIEDLECKI zuerst im Moment des Platzens der Kernmembran, SCHNITZLER schon vorher. LÉGER und DUBOSCQ (1903) konnten von *Pterocephalus* nur angeben, daß einzelne Chromatinteile im Kern wahrscheinlich in Form eines Fädchens angeordnet seien und die erste Teilung wohl mitotisch verlaufe.

¹⁾ Dabei sind die Arten nicht berücksichtigt, die zur Kernvermehrung die gänzlich verschiedene Form der endogenen multiplen Teilung anwenden, wie sie von CAULLERY u. MESSIL (1900) für *Selenidium* dargestellt und neuerdings (1907) in höchst interessanter Weise für die Mehrzahl der Vertreter der Gattung *Aggregata* von TH. MOROFF vorläufig mitgeteilt ist. Nur eine Art (das Weibchen von *Aggregata eberthi*) scheint sich an unsere Formen anzuschließen.

Bei *Echinomera* war ich so glücklich, die obigen Beobachtungen in gewisser Weise miteinander verknüpfen zu können, wenn ich auch nicht in der Lage war, den ganzen Vorgang lückenlos zu verfolgen. Auf dem Stadium nämlich, auf dem die Karyosome bereits völlig ineinander geflossen sind, fand ich im Innern des Kernes neben dem Restkörper ein Gebilde (Fig. 29), das ich wohl mit dem von CUVÉNOT, PROWAZEK und MRÁZEK immer außerhalb des Kernes gefundenen Bläschen identifizieren darf: es ist ebenfalls ein Bläschen mit scharf begrenzten Umrissen, aber außerordentlich zart, im Inneren mit geringen Mengen chromatischen Staubes und einzelnen größeren Brocken. Außerdem ist ihm direkt aufgelagert eine etwas dichtere und dunklere Partie von nicht ganz regelmäßiger Umrandung mit stark färbbarem Korn in seiner oberen Partie, wohl dem Centrosom, das wir in ähnlicher Form bei den späteren Teilungen kennen lernen werden. Eine zufällige Bildung kann dies Bläschen nicht sein, weil ich es auch in dem zweiten Kern derselben Cyste auffand, wenn auch etwas kleiner, und ich gehe wohl nicht fehl, wenn ich es als das Vorstadium zur ersten Mitose ansehe.

Diese Mitose, die auch mit den Größenverhältnissen des Bläschens übereinstimmt, also sehr klein ist im Verhältnis zum ganzen Kern, fand ich ebenfalls; aber die Kernmembran ist auf dem Stadium schon ganz aufgelöst, das vorhandene Chromatin ist mit dem Kernsaft in Form einer Wolke angetreten, wie ich es mehrmals sah, während der Restkörper noch ziemlich unverändert ist, aber ebenfalls in das Plasma zu liegen kommt, wo man ihn noch lange findet, ehe er ganz aufgelöst wird. Die jüngste Spindel, die ich auffand, lag in der chromatischen Wolke darin, zeigte sehr deutliche Centrosome mit Sphären, auf die ich bei den späteren Mitosen näher eingehen werde, gute Polstrahlungen und Spindelfasern: das Chromatin, in Form einer Äquatorialplatte angeordnet, zeigte die eigenartigen Verhältnisse, auf die H. PRANDTL (1906) in einer Arbeit über *Didinium nasutum* hinweist: bei diesem Infusor bilden sich die Chromosome erst in der Äquatorialplatte aus einzelnen kleinen Körnchen; so sind hier in der erwähnten Spindel auch die einzelnen Chromatinbrocken noch nicht zu den bei späteren Teilungen auftretenden typischen fünf Chromosomen zusammengefloßen (Fig. 30).

Es fällt ohne weiteres auf, — auch CUVÉNOT'S Bezeichnung weist schon darauf hin — daß in der ersten Mitose des Kernes weitgehende Analogien zu den Kernverhältnissen der Infusorien vorliegen. Das helle Bläschen erinnert an den Mikronukleus, trotzdem es zunächst im Kern liegt, und der Karyosomrestkörper an den Makro-

nukleus: letzterer wird sogar in ähnlicher Weise wie der Restkörper während der Teilungen des Mikronukleus ins Plasma verflüssigt, und wie die Abkömmlinge des Mikronukleus am Ende des Makronukleus wieder reproduzieren können, so bildet hier bei *Echinomera*, wie wir sehen werden, jeder Tochterkern sein Karyosom auch wieder aus sich heraus, allerdings in prinzipiell verschiedener Weise. Sobald diese Verhältnisse im folgenden eingehender dargelegt worden sind, werde ich noch spezieller auf den eben beschriebenen Dimorphismus von Haupt- und Nebenkern einzugehen haben.

Die folgenden Mitosen.

Es ist wohl nicht wahrscheinlich, daß diese erste Mitose in ihrem weiteren Verlauf wesentlich von den folgenden abweichen wird, und so habe ich sie bei den erwähnten Schwierigkeiten der Untersuchung nicht weiter verfolgt, zumal ich bei den folgenden Mitosen wieder über ein sehr reichliches Material verfügen konnte. Die ersten zwei Tochterkerne habe ich aufgefunden und zwar kurz nach der Teilung; sie unterscheiden sich nicht von denen, die aus den folgenden Teilungen resultieren. Zu bemerken ist nur, daß sie, wie die nächsten Kerne auch, im Ruhestadium bis zu drei Karyosome besitzen können; je zahlreicher aber die Kerne werden, desto weniger ist das der Fall, und schließlich, schon ehe die Kerne an die Peripherie gerückt sind, ist die Einzahl der Karyosome ausnahmslose Regel. Hinweisen möchte ich gleich hier darauf, daß eine Unterscheidung zwischen somatischen und generativen Kernen, wie sie LÉGER für *Stylorhynchus* entdeckte, hier nicht durchführbar ist, denn Kerne von größerem Umfang mit mehreren Karyosomen treten nicht auf, auch ist überhaupt von degenerierenden Kernen nichts zu bemerken. Vor allem bleiben in der Schnelligkeit der Teilungsfolge keine hinter den anderen zurück, vielmehr ist gerade hier die außerordentliche Konkordanz der Teilungen sehr auffällig: ehe nicht sämtliche Kerne der einen Teilungsperiode sich geteilt haben, tritt die folgende nicht ein, und zeitlich fallen diese Perioden für die beiden Kammern der Cyste mit erstaunlicher Genauigkeit zusammen. Man kann sich des Gedankens nicht erwehren, daß irgend eine Beziehung zwischen den beiden Einzeltieren der Cyste doch stattfindet — wenn auch sicher nicht in Form einer Konjugation der Kerne — ohne daß sie einen Ausdruck findet wie z. B. in den Strahlungen im Innern der *Monocystis ascidiae*. Überzeugend in dieser Richtung wirkten auf mich unveröffentlichte Studien KORSCHLTS über die Monocystideen des

Regenwurms, in deren Cysten sehr auffällige Verlagerungen der ungeteilten Kerne zu konstatieren waren.

Daß die Teilungsvorgänge selbst von großem Interesse sein würden, ließ schon eine Figur, die LÉGER und DUBOSCQ über *Pterocephalus* davon gaben (1903), vermuten. Ich gehe zunächst auf die Centrosome ein. Bei *Pterocephalus* charakterisieren sie LÉGER und DUBOSCQ (1903) folgendermaßen: „... présence d'un corpuscule central en forme d'un grain simple ou géminé, très petit et bien distinct de l'appareil conique sidérophile, dont l'ensemble a la valeur d'une sphère ou de la plaque polaire d'autres Protozoaires. Ce corpuscule se dedouble dans le commencement de la télophase.“ Abbildungen sind nicht gegeben.

Bei *Stylorhynchus* erwähnt LÉGER (1904) Sphäre mit Centriol im Innern, bei *Gregarina ovata* SCHNITZLER (1905) nur das färbare Körnchen; von vielen Bearbeitern werden „umfangreiche Sphären“ beschrieben, aber bemerkenswert ist, daß keiner von ihnen Centriolen im Sinne BOVERI's in diesen Sphären gefunden hat. Der einzige, der überhaupt näher auf die Morphologie der Centrosome eingegangen ist und sie abgebildet hat, ist BRASIL (1905) bei *Gonospora* und *Urospora*; an seine Beobachtungen schließen sich die meinigen bei *Echinomera* eng an. BRASIL faßt kurz in folgender Weise zusammen: „A l'un des poles du noyau un cône surbaissé porte à son sommet un centrosome punctiforme, ou mieux un centriole, d'où émanent de fines fibrilles radiales. Ce cône s'appuie sur sa base sur une volumineuse plaque polaire achromatique. Les phénomènes de division débutent par la duplication du centriole et du cône d'attraction. Les deux appareils s'éloignent l'un de l'autre en glissant sur la surface nucléaire.“ Dieser „cône d'attraction“ rundet sich nach der Teilung ab und an seiner Peripherie liegt polwärts immer das Centriol; daher ist BRASIL im Zweifel, ob er, wie in den angeführten Worten LÉGER und DUBOSCQ tun, diesen Conus als Sphäre bezeichnen darf.

Bei *Echinomera* kam ich zu folgendem Resultat, das ich an Mitosen der vier oder fünf ersten Teilungsperioden erhielt: die „cônes d'attraction“ sind sehr stark ausgebildet und liegen in einer Delle des ruhenden Kernes; die Centriolen, die BRASIL, LÉGER und DUBOSCQ als kleine stark färbare Körner bezeichnen, konnte ich als Bläschen mit chromatischen staubförmigem Inhalt erkennen, der sich zum Teil auch in dem Attraktionskonus vorfindet. Vor allem lag aber dies Bläschen in keiner Weise in letzterem darin, sondern war ihm deutlich abgesetzt angelagert (Fig. 31, 33). Dieser ganze

Apparat teilt sich dann, im Gegensatz zu den Beobachtungen bei *Pteroccephalus* und übereinstimmend mit BRASIL, auf dem noch ruhenden Kern, um dann auf seiner Peripherie an entgegengesetzte Pole zu gleiten (Fig. 32). Bei großen Mitosen (Fig. 35) ist, wenn die Chromosome etwa noch in der Äquatorialplatte angeordnet sind, das centrosomatische Bläschen immer noch in seiner alten Struktur ungeteilt zu erkennen, während die Sphäre meist ganz schwarz gefärbt ist, nach unten hin keine Kontur mehr zeigt, sondern hier die Spindelfasern allmählich in sich verschwinden läßt. Die hier beschriebene Natur der centrosomatischen Gebilde gibt BRASIL vollends darin Recht, den Attraktionskonus nicht als Sphäre zu bezeichnen. Über die Permanenz des Centrosoms gibt keiner der genannten Forscher etwas an: ich habe von der ersten Teilung an bis zur Bildung der Gameten von keinem ruhenden Kerne behaupten können, daß ihm das Centrosom fehle, möchte also für *Echinomera* wenigstens die Permanenz annehmen.

Die herangezogenen Angaben über die Centrosomverhältnisse der Gregariuen beziehen sich, wie man bemerkt, hauptsächlich auf die Formen, bei denen die Mitose vorherrscht. Über andere Formen war bisher fast gar nichts bekannt, bis jetzt die schon erwähten Mitteilungen TH. MONOFF's bei der Gattung *Aggregata* die interessantesten Aufschlüsse versprechen. Zum Beweise führe ich am besten die eigenen Worte MONOFF's aus seiner vorläufigen Mitteilung (1907) an:

„Wir begegnen Formen, wo ein Körnchen die Funktion eines Centrosoms übernommen hat; dasselbe bleibt während der Teilung im Kern und verhält sich wie das Nukleocentrosom von *Euglena* und *Adelea zonda* (KEUTEN-MONOFF).

Bei anderen Arten sieht man das betreffende Centrosom (Centriol) in Form eines Stäbchens, das über den Kern wie der Stiel einer Birne mit seinem größten Teil nach außen vorragt, wieder bei anderen Arten ist ein typisches Centriol vorhanden, wie es bei den Metazoen nicht besser ausgebildet zu sein pflegt. Soviel ist sicher, daß die Centriolen ihre Entstehung überall aus dem Kern nehmen. Bei manchen Arten wird die Polstrahlung vom achromatischen Netz des Kernes, bei anderen vom Plasma selbst geliefert.“

Die Teilungen selbst vollziehen sich in folgender Weise: im Anfang ist in den ruhenden Kernen das Chromatin zum größten Teil wandständig gelagert, die vorhandenen Karyosome finden sich fast immer an dem dem Centrosoma entgegengesetzten Pole des Kernes. Sofort wenn nun der Attraktionskonus sich geteilt hat, beginnt das Chromatin sich in Fäden anzuordnen, die immer länger werden und sich durch das ganze Kerninnere hindurchwinden. Es scheint nicht der Fall zu sein, daß alle sich in einen einzigen Faden vereinigen, denn an der Basis des Konus sieht man immer mehrere freie Enden dicht anliegen (Fig. 36). Je mehr nun die Centrosome auf der Kernmembran an die Pole gleiten, desto mehr knäueln sich die Fäden in

der Äquatorialplatte zwischen ihnen zusammen; außer den Polstrahlungen, die vorher schon vorhanden waren, sind nun auch deutliche Spindelfasern aufgetreten, bei den größeren Mitosen von erstaunlicher Stärke, so daß man sie ohne Mühe sogar zählen kann (Fig. 35). Sie scheinen sich gleichzeitig mit dem Zurückweichen der freien Enden der Chromatinfäden von der Basis der Attraktionskonen zu bilden, vielleicht mit ihrer Hilfe. Der dichte Knäuel der Fäden zerfällt, indem sie sich stark verkürzen und verdichten, in die einzelnen Chromosome, die sich peripherisch anordnen (Fig. 37). Die Verkürzung der Fäden geht nicht sehr schnell vor sich, denn noch lange sieht man einzelne freie Enden der Fäden weit in das Kerninnere hineinragen: schließlich jedoch verkürzen sie sich alle bis auf einen, auf den ich nachher zurückkomme, und zwar so stark, daß sie ganz dicht aneinander gedrängt und meist nicht mehr zu zählen sind. An günstigen Querschnitten, wie Fig. 37, konnte ich ihre Zahl deutlich auf fünf feststellen, wie sie auch in den Tochterplatten großer Mitosen zu erkennen ist. Trotz der vielen Bearbeitungen von Gregarinen ist die Zahl der Chromosome nur bei wenigen angegeben; ich stelle sie in folgender Tabelle zusammen.

Art	Chromosomenzahl
<i>Stylorhynchus longicollis</i>	4
<i>Gregarina ovata</i>	4
<i>Urospora lagidis</i>	4
<i>Gregarina aus Rhynchelmis</i> (MRAZER)	4
<i>Pterocephalus nobilis</i>	5
<i>Echinomera hispida</i>	5
<i>Monocystis aus Lumbricus</i> (nach CUVENOT)	8?
<i>Aggregata jacquemeti</i> (nach MONOFF)	8?

Es fällt bei *Echinomera* und *Pterocephalus* die ungerade Zahl der Chromosome auf, die bei den anderen Formen nicht statthat, sie ist bedingt durch das Auftreten des sogenannten „axialen“ Chromosoms, wie es LÉGER und DUBOSCQ bei *Pterocephalus* nannten, wo sie es 1903 entdeckten, aber nicht näher auf seine Bedeutung eingingen. Bei *Echinomera* ist es, wie vorhin schon angedeutet und in Fig. 37, 38 gut zu erkennen, bereits in der Äquatorialplatte dadurch bemerkbar, daß eins der Chromatinfädchen sich nicht verkürzt, sondern weit in das Kerninnere hineinragt, sich dabei sogar etwas

um das neben der Äquatorialplatte liegende Karyosom herum-schlingt. Es bilden sich dann die Tochterplatten, wobei aber wegen der dichten Aneinanderlagerung der vier gewöhnlichen Chromosome nur schwer festzustellen ist, welchen Teilungsmodus sie einschlagen, wahrscheinlich wie bei *Urospora lagidis* und *Stylorhynchus* die gewöhnliche Längsspaltung, wobei die vier freien Enden der beiden Tochterchromosome zuletzt auseinanderweichen: bei dem „axialen“ Chromosom ist der Vorgang leicht zu verfolgen und verhält sich abweichend (Fig. 39). Es wird an einem Ende beginnend längs auseinandergespalten, und zwar, wie bemerkt werden muß, zeitlich nach der Teilung der anderen Chromosome: wenn diese schon weit zu den Tochterplatten auseinandergerückt sind, hängen seine beiden anderen Enden in der Mitte noch immer zusammen. Das ist bedingt durch seine große Länge, die etwa das Vierfache der gewöhnlichen Chromosome erreicht, und damit hängt wohl auch die weit übernormale Länge der ganzen Spindel zusammen, trotzdem, wie Fig. 44 zeigt, die Tochterplatten auch dann noch weiter auseinanderrücken, wenn das „axiale“ Chromosom bereits längst geteilt ist.

Das Verhalten der alten Kernmembran bei der Mitose ist insofern ein höchst eigenartiges, als sie so lange die Kugelgestalt beibehält, bis die Äquatorialplatten gebildet sind, manchmal sogar noch länger: und zwar um so länger, wie es scheint, je weiter die Vermehrung der Kerne fortschreitet. Sogar wenn die Spindel schon fast durchgeteilt ist, kann man Spinnen der alten einhüllenden Kernmembran erkennen, die hier gewissermaßen die Rolle von Mantelfasern spielen. Die Spindelbildung ist demnach auch bei den Tochterkernen als eine ziemlich weitgehende intranukleäre zu bezeichnen.

Ehe ich fortfahre, möchte ich kurz einige Bemerkungen anfügen über die Berechtigung des Namens „axiales“ Chromosom. LÉGER und DUBOSCQ nannten es deshalb so, weil sie bei *Pterocephalus* der Ansicht waren, daß es nicht in die Peripherie des Chromosomenkreises eingeordnet sei, sondern in der Achse der Spindel liege. Das ist bei *Echinomera* nicht der Fall: es ist sogar durch die einseitig periphere Lage des langen Chromosoms eine eigentümliche Abweichung der Spindelachse von der geraden Linie gegeben. Stellt man sich die Wirkung der Centrosome so vor, daß sie einen Zug ausüben, so muß der einseitige Widerstand des sich erst später teilenden Chromosoms bewirken, daß die Tochterplatten ihre Ebenen in einen bestimmten Winkel zueinanderstellen. Wenigstens möchte ich mir so die ständig auftretende Verbiegung der Spindelachse (Fig. 44, 45)

und die eigentümliche Lage der Tochterkerne erklären (Fig. 46). Den angeführten Tatsachen gemäß werde ich im folgenden den Namen „unpaares Chromosom“ anwenden.

Es ist noch darauf hinzuweisen, daß dies unpaare Chromosom auf den ersten Blick unbedingt an die sogenannten „accessorischen“ Chromosome, wie sie in immer weiterem Umfange bei den Vorgängen der Samenreifung der Arthropoden nachgewiesen werden, erinnert, speziell an die Fälle, in denen es in der Einzahl auftritt. Als Beispiele erwähne ich die accessorischen Chromosome von *Lithobius forficatus* nach TÖNNIGES, *Orphanina deuticauda* nach DE SIXÉTY, *Locusta viridissima* nach OTTE, der im hiesigen Institut mit Untersuchungen über die Spermatogenese dieser Form beschäftigt ist. Diese Chromosome haben mit dem unpaaren Chromosom von *Echinomera* das Gemeinsame, daß sie sich in der Größe bedeutend von den anderen Chromosomen unterscheiden und daß sie in der Teilung zeitlich hinter ihnen zurückbleiben. Über diese formelle Ähnlichkeit geht es aber wohl nicht hinaus, denn einmal sind diese Chromosome bisher nur in den Samenzellen nachgewiesen worden, und andererseits sind sie vor allem dadurch charakterisiert, daß sie die Teilung von den Spermatocyten II. Ordnung zur Spermatide nicht mitmachen, also immer nur in je eine Spermatide überwandern: beides ist, wie späterhin nachgewiesen werden wird, bei dem unpaaren Chromosom von *Echinomera* nicht der Fall.

Ehe dies Chromosom geteilt wird, ist in der Teilungsstelle oft eine kleine kugelige Verdickung (Fig. 41) zu erkennen, wie sie auch LÉGER und DUBOSCQ bereits in ihrer Figur für *Pterocephalus* darstellen. Sind dann die Tochterplatten weit genug auseinandergerückt, so bilden sich die Tochterkerne, auf die ich näher eingehen werde, nachdem ich das Verhalten eines anderen Organs des Kernes während der Mitose behandelt habe.

Es wird aufgefallen sein, daß bereits mehrere Male für die Tochterkerne die Anwesenheit des Karyosoms erwähnt wurde, trotzdem bei der ersten Mitose die Karyosome nach Abgabe von Substanz in den Restkörper zusammengefloßen und ausgeschieden sind. Wenn sie trotzdem wieder in jedem Tochterkern regelmäßig auftreten, so müssen sie neu entstehen: und diese Neuentstehung findet nicht nur nach der ersten Mitose statt, sondern, wie ich verfolgen konnte, in jedem Kern, der sich durch Mitose aus dem alten bildet. Der Vorgang ist in der Fig. 46, 47, 48 dargestellt und verläuft in folgender Weise: das erste, was ich bemerken konnte, war eine staubförmige Ausstrahlung von Chromatin aus den Karyosomen eines großen Kernes

etwa in der vierten Teilungsperiode; die Karyosome waren in der Zweifzahl vorhanden, das Chromatin zum größten Teil noch wandständig gelagert, aber der Attraktionskonus zeigte bereits die Polstrahlungen (Fig. 34). In Kernen mit einem Karyosom konnte ich das mit solcher Deutlichkeit nicht wieder auffinden. Dann teilen sich die Centrosome, die Äquatorialplatte wird gebildet und das Karyosom liegt völlig unbeteiligt neben der intranukleären Spindel, bis die Kernmembran unter dem Einfluß der Centrosome sich zu strecken beginnt und das Karyosom mehr und mehr in die Mitte zwischen die beiden Tochterplatten gerät. Es sieht ganz so aus, als ob die zähflüssige Masse nunmehr einem seitlichen Druck ausgesetzt würde, denn sie verläßt die Kugelgestalt und streckt sich manchmal ziemlich stark in der Richtung der Spindelachse (Fig. 44). Vor allem aber nimmt auch seine Größe dabei immer mehr ab (aus Fig. 44 ersichtlich durch das nebengezeichnete Karyosom aus ruhenden Kernen derselben Teilungsperiode). Schließlich ist es völlig verschwunden, und zwar ins Plasma verflüssigt; man kann zwischen den Tochterplatten höchstens noch manchmal eine fadenförmige Anordnung einzelner Körnchen wahrnehmen (Fig. 45).

Dann bilden sich aus jeder Tochterplatte und dem zugehörigen Attraktionskonus die Tochterkerne, in denen sehr bald wieder ein Karyosom zu erkennen ist. Es fragt sich, wie es entsteht.

LÉGER und DUBOCSQ vermuteten für *Pterocephalus* bereits, daß es vielleicht aus dem unpaaren Chromosom gebildet würde; es gelang mir, das zu beweisen. Man kann beobachten (Fig. 46), wie sich die Tochterplatte nach der Durchteilung der mitotischen Figur dicht an die Basis des Attraktionskonus anlegt, wie die Kernmembran in Form eines Bläschens auftritt, und wie sich schließlich das unpaare Chromosom ganz dicht an diese Membran anlegt. Es wird dabei schnell dünner, auch wohl etwas länger, denn sein freies Ende liegt schließlich ganz an dem Pole des Kernes, der dem Attraktionskonus entgegengesetzt ist (Fig. 47); dann wird die Bildung des Karyosoms dadurch eingeleitet, daß sich an der Spitze des Chromosoms ein Kügelchen bildet, das am Ende die gesamte chromatische Substanz derselben aufnimmt, indem sie gewissermaßen herunterfließt (Fig. 47). Auf den letzten Stadien (Fig. 48) ist diese Kugel nur durch ein sehr dünnes Fädchen mit der alten Tochterplatte verbunden, die aber inzwischen ebenfalls allmählich an der Kernmembran heruntergeflossen ist. So ist auch der neue Kern wieder mit einem Karyosom (Fig. 49) versehen, und der Vorgang wiederholt sich, wie gesagt, bei jeder Mitose. Es ergibt sich auch ganz natürlich, weshalb das Karyosom

immer entgegengesetzt dem Centrosom gelagert ist; LÉGER und DUBOSCQ stellen sich das so vor, als ob diese beiden Kernelemente gewissermaßen gleichnamig elektrisch seien, das Chromatin ungleichnamig, vielleicht um so einen Anschluß zu erhalten an die Theorie des Nukleocentrosomas bei dem Karyosom der Coccidien. Die Spindel eines großen mit zwei Karyosomen versehenen Kernes (Fig. 35) zeigt dieselben Verhältnisse, wenn auch das unpaare Chromosom in der Aufsicht gezeichnet nicht so deutlich hervortritt. Rechts sind die beiden Karyosome als in der Auflösung begriffen zu erkennen: sie hatten ursprünglich dieselbe Größe wie die Karyosome aus den Kernen derselben Teilungsperiode in Fig. 33, 34.

Das wäre über die Vermehrung der Tochterkerne zu sagen; vergleicht man sie mit den Verhältnissen bei der ersten Mitose, so läßt sich eine gewisse Analogie zwischen beiden nicht verkennen. In jedem Falle geben zu Beginn der Teilung die Karyosome einen Teil ihrer chromatischen Substanz ab, der Restkörper bleibt während der Mitose untätig liegen und wird am Ende ins Plasma aufgelöst; die Teilung selbst verläuft mehr oder weniger intranukleär, bei der ersten Mitose zunächst ganz, was wohl bedingt ist durch die überwiegende Masse der während der ganzen vegetativen Periode aufgespeicherten Karyosombestandteile.

Ehe ich fortfahre, möchte ich kurz auf die Untersuchungen über das Verhalten des Karyosoms während der generativen Periode bei anderen Gregarinen eingehen. Es ist zunächst durchaus nicht der Fall, daß diese Vermehrung mitotisch vor sich geben muß, vielmehr ist es erstaunlich, welche Mannigfaltigkeit in dieser Beziehung bei den verschiedenen Arten herrscht. Es ist vielleicht angebracht, hier, wo wir bei *Echinomera* die höchste bei Gregarinen vorkommende Differenzierung der Mitose vor uns haben, einen kurzen Überblick über diese Verhältnisse zu geben, zumal das bisher noch nicht geschehen ist — nur einmal (1900), soweit es damals möglich war, von CAULLERY und MESNIL in einer Arbeit über *Selenidium*, das die am tiefsten stehende Methode der Kernvermehrung aufweist.

Mitosen sind sehr häufig: man findet sie bei *Stylorhynchus longieollis* (LÉGER 1904), *Pterocephalus nobilis* (LÉG. und DUB. 1903), *Gregarina ovata* (SCHNITZLER 1905), *Monocystis ascidia* (SIEDLECKI 1899), den Monocystideen des Regenwurms (PROWAZEK 1902), der Gregarine aus *Rhynchelmis* (MBÁZEK 1899), und wohl auch bei der Pseudomonocystidee *Schaudinella henleae* (NUSSBAUM 1903). Die erste Abweichung davon wurde bei der Coelomgregarine der Grille *Diplocystis major* (CRÉNOT 1901) festgestellt: trotzdem Attraktionsphären

vorhanden sind, ordnet sich das Chromatin nicht in Chromosome, sondern wird einfach in einen Klumpen zusammengeballt und dann durchgeschnürt. Das ist die erste Andeutung einer Amitose, die in den Sporen derselben Form, auch *Monocystis ascidiae* (SIEDLECKI 1899) ganz typisch auftreten soll. Amitose wurde auch beobachtet bei der Teilung der älteren Tochterkerne von *Monocystis ascidiae* und es wird behauptet, daß die Amitosen um so typischer werden, je häufiger die Teilungen stattgefunden haben; gerade umgekehrt gibt WOODCOCK (1904) von *Cystobia irregularis* an, daß zuerst die Amitose vorherrschen soll und nachher allmählich übergehe in die typische Mitose. Vor allen Dingen sind erwähnenswert die verschiedenen Methoden der multiplen Kernteilung: man wird da mit CAULLERY und MESNIL eine exogene und endogene multiple Kernteilung zu unterscheiden haben, die erstere in typischer Weise allerdings nur bei Coccidien zu finden, aber angedeutet auch bei der Bildung des ersten generativen Kernes in *Schaudinella henleae*, wo sich der Vorgang in der Weise vollziehen soll, daß das Chromatin des alten Kernes in feinen Körnchen in das Plasma übertritt und aus einem derselben der neue Kern gebildet wird, während der alte degeneriert. Für die endogene multiple Teilung haben wir dagegen einen typischen Vertreter in *Selenidium* aus *Spio martinensis* (CAULLERY und MESNIL 1900): der Vorgang, der hier der ersten Mitose bei *Echinomera* entsprechen würde, hat so wenig Ähnlichkeit damit, daß er sich kaum noch vergleichen läßt. Das große Einzelkaryosom zerschnürt sich in viele kleine Teilstücke, wovon jedes einen Teil des Chromatins des alten Kernes um sich sammelt: so entstehen, man könnte vielleicht sagen, viele Mikronuklei im Hauptkern, der sich bandförmig streckt, schließlich aufgelöst wird und die kleinen Kerne entläßt. Diese selbst aber haben sich vorher noch amitotisch vermehrt. Diese Fälle der multiplen Kernteilung scheinen nach neueren Untersuchungen LÉGER's und DUBOSCQ's (1906), MOROFF's (1906, 1907) an Aggregaten bei den Gregarinen noch häufiger vorzukommen. Dabei ist aber zu bemerken, daß die hierher gehörigen Formen — früher in der Tat für Coccidien gehalten — eine Mittelstellung zwischen Gregarinen und Coccidien einzunehmen scheinen, denn sie besitzen nach den bis jetzt erfolgten kurzen Mitteilungen obiger Forscher eine Schizogonie in Crustaceen und eine geschlechtliche Periode in Cephalopoden. Von TH. MOROFF werden bisher bereits sieben verschiedene Typen der Kernteilung bei zwölf Arten der Gattung *Aggregata* behauptet.

Zu erwähnen wäre noch, daß sich auch die Merozoiten bei der Schizogonie der *Gonospora longissima* (CAULLERY und MESNIL 1898)

durch vorhergehende exogene multiple Kernteilung bilden sollen. Schließlich möchte ich des historischen Interesses wegen noch auf eine Bemerkung SCHAUDINN'S, des Entdeckers der multiplen Kernteilung, hinweisen, in der er verspricht, multiple Kernteilung auch bei den Gregarinen des Lithobiusdarmes nachzuweisen (*Coccidium schubergi*, 1900).

Nicht minder mannigfaltig ist das Verhalten der Karyosome in den Geschlechtskernen: man kann da scharf zwei Gruppen unterscheiden, die sich auch, soweit man wenigstens jetzt zu erkennen vermag, einigermaßen der systematischen Gruppierung einfügen. Die einen besitzen in ihrem generativen Kern gar kein Karyosom mehr, es ist bereits verschwunden bei der ersten Mitose in der Cyste, die anderen dagegen verlieren es während jeder Mitose und besitzen es dann wieder in den ruhenden Kernen: und zwar scheint es, als ob die erstere Gruppe sich hauptsächlich aus den niederen Gregarinen zusammensetze; denn das völlige Verschwinden des Karyosoms nach der ersten Teilung ist bekannt vor allem von Monocystideen, so den *Monocystis*-Arten des Regenwurms, *Gonospora varia*, *Urospora lagidis* und *Monocystis ascidiae*. Wahrscheinlich gehört auch die Coelomgregarine *Diplocystis major* hierher, und in der niedersten Familie der Polycystideen, den Gregariniden, ist bei *Gregarina ovata* kein Karyosom in den Mitosen aufgefunden. In die andere Gruppe wären bisher nur drei Arten einzuordnen: am genauesten untersucht ist von ihnen *Stylorhynchus longicollis* von LÉGER. Bei dieser Form ist noch ein zweifaches Verhalten möglich: sind die Karyosome in der Mehrzahl vorhanden, wie in den somatischen Kernen der Cyste, so werden sie bei der Mitose zu gleichen Teilen auf die Tochterkerne verteilt, verschwinden also nicht, oder aber sie werden ins Plasma ausgestoßen und dort aufgelöst, wie das die Regel ist für das eine Karyosom der Geschlechtskerne. Jedenfalls sind sie in den Tochterkernen nach der Mitose immer wieder vorhanden, müssen also in den Fällen, wo sie aus dem Mutterkern nicht direkt übernommen sind, aus dem vorhandenen Chromatin neu gebildet werden. So vermutet wenigstens LÉGER. Die zweite Form ist *Pteroccephalus nobilis*, die sich wahrscheinlich an *Echinomera hispida* anschließt, da auch bei ihr das unpaare Chromosom auftritt und das Karyosom während der Mitose verschwindet. Diese Form scheint neben *Echinomera* die einzige zu sein, bei der das axiale oder unpaare Chromosom auftritt, denn ich glaube nicht, daß BRASIL recht hat, wenn er es den Figuren PROWAZEK'S nach auch bei *Monocystis* aus *Lumbricus* vermutet: das, was ihn dazu bewegt, sind wohl nur

stärkere oder spiralig gedrehte Spindelfasern. Und drittens endlich erwähnt MRÁZEK (1898) bei seiner Gregarine aus *Rhynchelmis*, daß das in der Einzahl vorhandene Karyosom während der Mitose aufgelöst wird. Die Chromosome sind bei dieser Form wie *Stylorhynchus* in der Vierzahl vorhanden und alle gleich ausgebildet — es hat sich also ein fünftes Chromosom, dem wie *Pterocephalus* und *Echinomera* die Aufgabe der Karyosombildung zukommt, nicht herausgebildet — vielleicht wird das noch von bestimmten Teilen jedes der vier Chromosome geleistet.

Verhalten der Syzygiten bis zur Gametenbildung.

Während der beschriebenen Kernvermehrungen gehen an den beiden Einzeltieren der Cyste höchst bemerkenswerte Veränderungen vor, die ganz den bei *Pterocephalus* von LÉGER und DUBOSCQ festgestellten analog sind.

Zunächst sind es Veränderungen in der Gestalt, die es ermöglichen, bereits vom Beginn der Kernteilungen an die Tiere voneinander zu unterscheiden, die später männliche und weibliche Gameten hervorbringen: man bemerkt gleich nach der Encystierung, wie das eine Tier — es ist das Weibchen — die Fläche, mit der es dem anderen anliegt, konvex nach außen hervorbuchtet, und wie sich das Männchen dieser Formveränderung immer mehr anpaßt, bis es schließlich ganz die Gestalt einer dem Weibchen aufgelagerten Kalotte annimmt. Das Weibchen selbst ist dabei etwas birnenförmig geworden und das schmalere Ende ragt in die männliche Kammer hinein (Fig. 23—27). Von einem Verschwinden oder Schwächerwerden der Umriss der Einzeltiere ist an keiner Stelle etwas zu bemerken, man sieht sogar das flachgedrückte Protomerit mit seinem immer spärlicher werdenden chromatischen Inhalt manchmal noch ziemlich lange erhalten bleiben. Ebenso ist von einer radiär strahligen Anordnung des Plasmas in den Einzeltieren, wie es SIEDLECKI bei *Monocystis ascidiae* feststellte, nichts wahrnehmbar. Zu erwähnen ist, daß man neuerdings, nachdem die Annahme einer Kernkonjugation völlig widerlegt ist, die eigentümliche Aneinanderlagerung der Gregarinen in der Fortpflanzungsperiode, wie sie auch bei den Makrogameten und Mikrogametocyten der Coccidiengattung *Adelea* vorkommt, mit einer chemotaktischen Reizwirkung in Zusammenhang bringen will, die die Bildung der Gameten auslösen soll. Tatsächlich ist bei *Monocystis ascidiae* auch ein Austausch von Plasmabestandteilen im Beginn der Aneinanderlagerung entdeckt, und man kennt durch die Arbeiten von CAULLERY und MESSIL (1900) und NUSBAUM

(1903) jetzt alle Übergänge von Gametenbildung ganz freier Individuen, nur zeitweiser Zusammenlagerung, bis zur hohen Differenzierung der Cystenbildung bei den Dactylophoriden. Bei *Schaudinella henleae* ist sogar die Encystierung ganz beliebig von Männchen mit Männchen, Weibchen mit Weibchen oder Männchen mit Weibchen in einer Cyste nachgewiesen, die sich dann vor der Gametenbildung wieder trennen: da bleibt als Grund für die Encystierung nur die zeitweise Aneinanderlagerung übrig, und es ist sicher denkbar, daß vielleicht auftretende Diffusionsströmungen die Veranlassung zur Gametenbildung geben sollen. Für die höher differenzierten Formen ist aber der Hauptgrund wohl doch die Sicherung für das gegenseitige Auffinden der Gameten, die durch das Einschließen in eine Cystenhülle gewährleistet wird. Die Formveränderungen der Einzeltiere selbst, die oben für *Echinomera* beschrieben sind, werden bedingt, wie man bald erkennen wird, durch die spätere Ausbildung der sog. „Pseudokyste lateral“ zur Annschleuderung der Sporen.

Die Kerne, die sich während des stark vermehrt haben — man kann zum Schluß ihre Anzahl auf etwa 2000 schätzen, was elf Teilungsperioden entsprechen würde — ordnen sich innerhalb der Syzygiten in gesetzmäßig bestimmter Weise an: nach den ersten Teilungen verbreiten sich die entstandenen Kerne regelmäßig über das ganze Innere beider Tiere (Fig. 23); der große Restkörper der Karyosome ist inzwischen ganz verflüssigt, und die Wolke chromatischen Stabes, die bei der Auflösung der ersten Kernmembran ins Plasma trat, hat sich über das ganze Innere verbreitet und sich schließlich als ganz ebene Schicht der Wand der einzelnen Syzygiten angelagert — sie könnte mit vollem Recht als ein vegetatives Chromidium betrachtet werden (Fig. 23). Dahin folgen ihr etwa bei der achten oder neunten Teilungsperiode sämtliche Kerne nach, nur ganz ausnahmsweise sieht man einige vorher degenerieren. Bei vielen Gregarinen, z. B. Monocystideen und Gregariniden, teilen sie sich dort weiter und bleiben bis zur definitiven Ausbildung der Gameten liegen. Das ist bei *Echinomera* genau wie bei *Pterocephalus* aber nur mit den männlichen Kernen der Fall, die weiblichen treten unter Vermehrung ihrer Zahl wieder ins Innere zurück und zwar in eigentümlichen faltenartigen Zügen (Fig. 25). Ihnen voraus gehen, wie es LÉGER und DUBOSCQ bei *Pterocephalus* abgebildet haben, große Kugeln stark verdichteten Plasmas, die sich aus der Wandpartie gebildet haben; diese Kugeln lassen, wie bei *Echinomera* zu beobachten ist, einen Teil ihrer Substanz in die Züge der Kerne hineinfließen

— um so mehr, je weiter sie dem Zentrum zurücken. Dort angelangt vereinigt sich dann ihr Rest zu einer Hohlkugel, wie sie Fig. 25 im Schnitt zeigt. Aber auch sie verliert sich bald zwischen die Kerne. Diese teilen sich nunmehr zum letztenmal, wobei sich die großen Faltenzüge in einzelnen Partien über das Plasma verbreiten, und zwar innerhalb dieser Partien so, daß sich die Kerne nach der Teilung überall gewissermaßen in zwei Wänden gegenüberstehen (Fig. 26 und Fig. 50). Diese Kerne bilden dann die weiblichen Gameten, die männlichen Kerne haben sich unterdes an der Peripherie ebenfalls stark vermehrt und sind dabei sehr klein geworden, viel kleiner als die weiblichen.

Bildung der Eier.

Die Cyste gebrannt, um dies Stadium zu erreichen, von der Ausstoßung aus dem Darm an gerechnet, etwa 2—3 Tage, und zwar um so weniger, je wärmer es bei entsprechender Luftfeuchtigkeit ist. Dann geht also die Bildung der Gameten vor sich, zunächst der weiblichen, die etwas früher fertig sind als die männlichen. Ihre Entstehungsweise, speziell die Entwicklungsmechanik, die Lage der Teilungsebenen des Plasmas betreffend, zeigt ganz interessante Verhältnisse, auf die ich kurz aufmerksam machen möchte.

Gehen wir zurück auf das Stadium, in dem die Kerne in den erwähnten faltenartigen im Anfang ungefähr radiär verlaufenden Zügen angeordnet sind, so kann man sich durch eine schätzungsweise Zählung vergewissern, daß nur eine Mitose jedes Kernes nötig ist, das letzte Stadium zu erreichen: durch diese Mitose wird ein solcher aus einer Lage von Mutterkernen bestehender Zug in zwei Züge vermehrt, die aneinanderrücken, bis sie sich an einen ebensolchen von anderer Seite gebildeten dicht anlegen können. Der ganze Zug zerfällt dabei meist in kleinere, die sich in beliebiger Richtung orientieren können. So erklärt es sich, daß in der durch Zusammenlegung entstandenen Doppelwand von Kernen sämtliche Centrosome auf den nach innen gerichteten Polen der Kerne sitzen, also in den beiden Einzelwänden alle einander zugekehrt sind (Fig. 50 stellt bei a und a' zwei solche Doppelwände im Schnitt dar, wie sie in großer Anzahl auch in Fig. 26 zu sehen sind): wie teilt sich jetzt das Plasma um die Kerne ab, damit das Ei zustande kommt? Es ist klar geworden, daß die zwei Wände a und a' in Fig. 50 durch Teilung aus einer Wand von Mutterkernen entstanden sind, also ergibt sich eine Teilungsebene für das Plasma durch die bekannte entwicklungsmechanische Regel, daß sie senkrecht auf der

Achse der letzten mitotischen Figur stehen muß, in unserem Falle (Fig. 50, 51 bei d_1) mitten zwischen und parallel den beiden Wänden der Tochterkerne. Es soll nun erreicht werden, daß zur Bildung der Eier das ganze Plasma ohne Rest unter sie verteilt wird: das wird ermöglicht durch das Verhalten des Plasmas, das zwischen den Wänden der Doppelwand (Fig. 50, a oder a') ursprünglich eingelagert ist. Es tritt ans dem Zwischenraum zwischen den Einzelwänden hinter die Einzelkerne heraus, einen freien Raum lassend, dessen zickzackförmige Gestalt im Schnitt durch die streng alternierende Anordnung der einzelnen Kerne bedingt ist (Fig. 50 und 51 bei d_2). Ehe dann die Teilung bei d_1 (Fig. 50 und 51) ganz durchgeführt wird, vertiefen sich die kleinen zickzackförmigen Einschnürungen um jeden Kern herum (Fig. 51) bis zu ihr hin, und so sind in der Tat die Eier entstanden, ohne daß irgendwo nur eine Spur von Plasma zurückbleibt oder die Eier verschieden groß wären. Man wird zugeben, daß die Aufgabe mechanisch nicht ganz leicht ist, die gegebene Plasmamasse gleichzeitig in gleich große Teile zu zerlegen und weil es mir interessant erschien, die Lösung zu verfolgen, bin ich auf die Einzelheiten eingegangen.

Zu erwähnen ist noch, daß die Eier sich, wenn sie fertiggestellt sind, und von der Teilungsebene d_1 fortrücken, wiederum alternierend, wie vorher ihre Kerne lagen, zwischeneinander schieben — nach entgegengesetzten Richtungen über die Teilungsebene d_2 hinaus. Zweck ist die Verkettung der Sporen, auf die nachher eingegangen wird.

Das Ei selbst ist von cylindrischer Gestalt, an seinem einen Pol ist der Kern gelagert, während der andere zunächst noch etwas verdickt ist, sich aber bald walzenförmig abrundet (Fig. 52). Im Kern selbst ist mit aller Deutlichkeit das Karyosom bemerkbar und an seinem distalen Pol das Centrosoma, wie es scheint, immer noch dem Attraktionskonns ansitzend. Das Chromatin ist wieder wandständig. Der ziemlich starke Größenunterschied der Karyosome in Fig. 50 und 51 ist nicht ganz typisch, da auch die Kerne etwas größer und überhaupt die Karyosome in verschiedenen Cysten verschieden groß sind. Trotzdem muß dahingestellt bleiben, ob nicht doch eine gewisse Verkleinerung des Karyosoms in den Eiern zustande kommt entweder durch Abgabe von Chromatin oder durch festere Zusammenlagerung. Die relativ große Plasmamasse des Eis ist stark wabig gebaut und es sind auf den Wabenwänden immer kleine durch Eisenhämatoxylin intensiv färbbare Körnchen verteilt.

Entstehung der Mikrogameten.

Beim Studium der Entwicklung der Mikrogametenkerne in dem männlichen Syzygiten selbst traten sehr unangenehme Mißstände in der Konservierung auf, die es mir — ganz abgesehen von der eminenten Kleinheit der Verhältnisse — unmöglich machten, die Genese ganz lückenlos zu verfolgen. Auf den letzten Stadien färben sich die Kerne, trotzdem die verschiedensten Konservierungsflüssigkeiten angewandt wurden, stets intensiv schwarz, ohne daß es möglich war, eine Differenzierung zu erzielen. Einigermäßen annehmbare Resultate erhält man mit ZENKER'scher oder DUBOSCQ'scher Flüssigkeit. Sind aber die Kerne erst ganz aus dem Plasma des männlichen Tieres herausgetreten, so daß sich Strichpräparate herstellen lassen, so erhält man in folgender Weise auch für die Eier sehr brauchbare Resultate: Man zerdrückt die Cysten des betreffenden Stadiums in einem Tropfen der glashellen Körperflüssigkeit eines Mehlwurms, streicht ihn auf dem Objektträger etwas aus, und legt diesen dann möglichst schnell umgekehrt in eine Schale mit ZENKER'scher Lösung. Die Blutflüssigkeit gerinnt sofort und haftet auf dem Objektträger sehr fest, worauf man wie bei einem Schnitt verfährt.

Von der Entwicklungsweise der Eier unterscheidet sich die der Spermatozoen sofort dadurch, daß der Plasmakörper des Männchens fast völlig erhalten bleibt (Fig. 27), während der des Weibchens restlos in die Oogenese eingeht. Man sieht, wie schon erwähnt, die männlichen Kerne zunächst an der Peripherie des Männchens oft in mehreren Schichten übereinander gelagert, und ich konnte auf einem Cystenstadium, in dem die Eier fast der Vollendung nahe waren, folgenden Bau erkennen (Fig. 62). Die Kerne sind im allgemeinen von rundlicher Gestalt, beginnen aber bereits etwas, sich in die Länge zu strecken; an dem einen Pol ist immer ein Körnchen erkennbar, das wohl ziemlich sicher als das Centrosom anzusehen ist: dafür spricht auch die Lagerung des Karyosoms, das ebenso wie bei den jüngeren Tochterkernen der Cyste das Bestreben hat, sich an den diesem Körnchen entgegengesetzten Pol des Kernes zu lagern. Das Karyosom selbst ist in den meisten Fällen von runder Gestalt, hat aber, wie das auch in Fig. 62 hervortritt, das Bestreben, sich ganz dicht an die Kernmembran anzuschmiegen, indem es sich dabei abplattet. Ganz verfolgen konnte ich das nicht, da sich in den folgenden Stadien das Kerninnere fast gar nicht mehr differenzieren läßt. Der Kern tritt dann aus dem Plasma des männlichen Tieres heraus, wobei er nur von einer ganz außerordentlich

dünnen Plasmahülle umgeben ist; in den meisten Fällen ist sie überhaupt nicht zu erkennen, höchstens als stärker lichtbrechende Membran. Das Stadium, auf dem meine Strichpräparate mir wieder Aufschluß über die innere Struktur geben, zeigt bereits die Gestalt, wie sie in Fig. 64 a abgebildet ist: der Kern ist ziemlich längs gestreckt, in ihm ist das Chromatin in zwei Partien an die Pole verlagert, aber von einem Karyosom ist nichts mehr zu sehen. Man darf der Menge des vorhandenen Chromatins nach vermuten, daß es sich ganz unter das andere Chromatin aufgelöst hat. Dagegen ließen sich die Centrosomen wieder feststellen, und zwar, wie ich mit ziemlicher Sicherheit behaupten kann, in der Zweifzahl an dem einen Ende des Mikrogameten: sie sind in den gezeichneten Stadien (Fig. 64 a—f) mehr oder weniger gut sichtbar. Zwischen ihnen hat sich eine kurze Geißel gebildet. Eine plasmatische Differenzierung am Vorderende in Form eines kleinen Rostrums (Fig. 67 d) war nur selten deutlich erkennbar. Je weiter das Spermatozoid in der Reifung fortschreitet, desto länger streckt sich auch der Kern, bis er schließlich ganz spindelförmig und an beiden Enden zugespitzt ist; dabei wird er seitlich etwas abgeflacht. Das Chromatin sammelt sich schließlich auch in der Mitte des Kernes an, aber wiederum eine hellere Partie vor und hinter sich freilassend (Fig. 67 f).

Was LÉGER und DUBOSCQ von den Spermatozoiden des *Pterocephalus nobilis* mitteilen konnten, ist von meinen Beobachtungen etwas, wenn auch nicht prinzipiell verschieden. Die Länge geben sie auf 7μ an, während sie bei *Echinomera* höchstens 5μ erreicht. Von Centrosomen ist nichts erwähnt, dagegen soll das Chromatin etwas anders angeordnet sein: in dem ziemlich stark abgeplatteten und nach einer Seite eingekrümmten, aber ebenfalls spindelförmig zugespitzten Kerne liegt es zu einem Teil auf der Dorsalseite, zum anderen auf der Ventralseite, und vor letzterem soll auch eine hellere Partie ähnlich den bei *Echinomera* vorhandenen zu erkennen sein. Das nach innen gebogene Rostrum an der Spitze ist überall deutlich. Interessant ist die Angabe, daß am lebenden Objekt eine undulierende Membran sichtbar sein soll. Meine Beobachtungen bei *Echinomera*, die ich nur an konserviertem Material vornahm, scheinen ebenfalls auf das Vorhandensein einer solchen Membran hinzuweisen: fast immer konnte ich (Fig. 64 a, b, c, e) in der nächsten Umgebung des Gameten eine hellere abgegrenzte Partie feststellen, die einer Membran nicht unähnlich war; das wird bekräftigt dadurch, daß ich die untere Geißel nie über das zweite Centrosoma hinaus zu verfolgen vermochte: vielleicht ist eben die Schwanzgeißel durch die undulierende

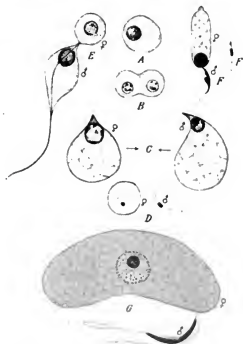
Membran ersetzt. Zu bemerken ist, daß auch LÉGER und DUBOSCQ von der unteren Geißel des Spermatozoids von *Pterocephalus* angeben, sie sei abgestumpft. Entscheiden kann ich aber nicht, ob ich mich nicht dadurch habe täuschen lassen, daß die helleren Partien um das Tier herum Abbildungen einer schlängelnden Bewegung vor dem Tode sind.

Die Befruchtung erfolgt dann in der Weise, daß die Spermatozoiden sich über das ganze Innere der weiblichen Kammer verbreiten und jedes in ein Ei eindringt. Manchmal sah ich, wie es mit seiner Spitze dem Plasmakörper anlag, und ein solches Stadium habe ich in Fig. 55 abgebildet, meistens aber scheint ein Eindringen des Spermatozoiden in den Kern des Eies direkt zu erfolgen. Daher möchte ich es für wahrscheinlich halten, wenn ich auch einen Mikrogameten im Plasma des Makrogameten selbst nie sah, daß wie bei *Pterocephalus* auch hier die Befruchtung von einer beliebigen Stelle aus erfolgen kann. Zum Schluß liegt der Kern des Spermatozoids immer als eine spindelförmige aufgelockerte chromatische Masse im Eikern darin, dessen Chromatin sich von der Wand zu entfernen und sich mit dem des männlichen Kernes zu vereinigen beginnt (Fig. 56).

Auf eine auffällige Tatsache möchte ich noch hinweisen, die Wanderung der Spermatozoiden aus der männlichen in die weibliche Kammer betreffend: es bildet sich nämlich um den männlichen Plasmakörper eine Hülle — entsprechend der Sporoduktenhülle der Gattung *Gregarina* —, auf deren Bedeutung ich nachher eingehe. Es ist interessant, daß diese Hülle in ihren ersten Anfängen bereits vorhanden ist, ehe die Spermatozoiden ganz reif sind: zum Zweck der Ausföhrung der Befruchtung muß sie also von ihnen durchbrochen werden. Ein Grund dafür ist vielleicht die Verhinderung der Verschmelzung von unreifen Elementen, die ohne sie an den Beröhrungsstellen von Männchen und Weibchen dicht aneinander liegen würden. Trotzdem aber werden durch sie viele vielleicht etwas zu spät gereifte Spermatozoiden verhindert, an dem Befruchtungsprozeß teilzunehmen: man sieht sie dann in dichte Bündel geschart in Lücken des männlichen Körpers liegen, wo sie degenerieren (Fig. 63).

Das wäre der Geschlechtsprozeß bei *Echinomera*: zieht man den wahrscheinlich ganz analogen von *Pterocephalus nobilis* hinzu, so wird man sagen müssen, daß die Gregarinen in der Familie der Dactylophoriden eine Höhe in der Ausbildung anisogamer Befruchtungselemente erreicht haben, wie sie auch von den Coccidien nicht übertroffen worden ist. Weiter oben habe ich bereits kurz zusammengestellt, in welcher Weise nach dem bisherigen Stand der Unter-

suchungen Isogamie und Anisogamie über die Gregarinen verteilt sind, und möchte dem hier anschließen eine gedrängte Übersicht über den Bau der einzelnen Typen der Gameten, in die sich dann die bei den Dactylophoriden gefundenen Verhältnisse leicht werden einordnen lassen. Man wird erkennen, daß alle möglichen Übergänge



Textfig. 2. Verschiedene Gametenformen.

Fig. A—F. Zusammenstellung der Haupttypen der Gameten bei Gregarinen.

- | | |
|--|---------------|
| A. Einer <i>Monocystis</i> -Art des Regenwurms (nach CUENOT) | } Isogamie. |
| B. <i>Gregarina ovata</i> (nach SCHNITZLER) | |
| C. <i>Urospora lagidis</i> (nach BRASIL) | } Anisogamie. |
| D. <i>Schaudinella keuleae</i> (nach NUSBAUM) | |
| E. <i>Stylorhynchus longicollis</i> (nach LEGER) | |
| F. <i>Pterocephalus nobilis</i> (nach DEBOSCQ u. LEGER) | |
| F'. Spermatozoid von <i>Echinomera hispida</i> | |

Fig. G. Anisogamie bei *Coccidium schubergi* (nach SCHAUDINN).

bis zu ihnen hin vorhanden sind: bei den *Monocystis*-Arten des Regenwurms (Textfig. 2A) ebenso bei *Monocystis ascidiae* und *Gregarina ovata* (B) ist die primitivste Isogamie festgestellt, indem die Gameten

beide einfach kugelförmig sind von gleicher Größe des Plasmas und des Kerns. Die erste Andeutung zur Anisogamie tritt bei *Urospora lagidis* (C) nach BRASIL auf: die Quantität des immer noch kugelförmigen Plasmakörpers ist bei beiden Geschlechtern ungefähr dieselbe, aber der männliche Kern ist bedeutend dichter gefügt und kleiner, und es bietet sich bereits eine Homologie zu dem Typus der Dactylophoriden darin (F), daß wie bei den Eiern dieser Familie auch die Kerne an einen Pol verlagert sind und an ihrer Spitze die Centrosome tragen. Noch weiter geht die Ähnlichkeit bei *Schaudinella henleae* (D), wo nun auch das Plasma schon in überwiegendem Maße dem Ei zugeteilt wird, das wieder kugelförmig ist; das Spermatozoid nähert sich bereits dem flagellatenähnlichen Typus, wenn sich auch der Kern noch nicht mitstreckt und die beiden Pole des Gameten ganz gleichwertig sind. Das ändert sich bei *Stylorhynchus* (E), indem bei den Spermatozoiden dieser Form wie bei *Pterocephalus* und *Echinomera* vorn das Rostrum und hinten die Geißel zu konstatieren ist: der Kern ist freilich ebenfalls noch rund, und eine ganz gegen die allgemeine Regel verstoßende Eigentümlichkeit der Gameten besteht darin, daß das bewegliche Spermatozoid eine größere Plasmamenge besitzt als das runde unbewegliche Ei. Um zu dem Spermatozoid von *Echinomera* überzuleiten, braucht man nur noch eine Streckung des Kerns anzunehmen: es geraten dann auch die Centrosome an ihre richtige Lage, da sie bei *Stylorhynchus* am hinteren Pol des Kernes zu zweien am intracellulären Schwanzfaden anliegend gefunden sind. Zum Vergleich der Größe und dem Bau nach habe ich auch die typischen Anisogameten des *Coccidium schubergi* bei derselben Vergrößerung in die Textfigur aufgenommen (G). Was vor allem bei den sieben dargestellten Typen auffällt, sind die riesigen Größenunterschiede, zumal in der Plasmaverteilung.¹⁾

Reifung der Makrogameten.

In welcher Weise bei den Gregariniden der Reduktionsprozeß vor sich geht, ist noch eine sehr umstrittene Frage: ob sie in der

¹⁾ Von höchstem Interesse werden in diesem Zusammenhang Untersuchungen TH. MONOFF'S sein, die sich nach vorläufigen Mitteilungen auf die Gattung *Aggregata* beziehen. Bereits 1906 charakterisierte MONOFF die Spermatozoide von *Aggregata jacquemati* (MONOFF) dahin, daß sie (bei einer Länge von 50 μ und Breite von 1 μ) wie *Echinomera* eine undulierende Membran und eine Endgeißel besitzen sollen; der Kern nimmt etwa die Hälfte der Länge ein. Darnach scheinen auch die Spermatozoide wie die ganzen Formen überhaupt eine gewisse Mittelstellung zwischen Coccidien und Gregarinen einzunehmen.

starken Ausstoßung von Chromatin bei der ersten Mitose zu suchen ist, oder in Reduktion des Karyosoms während der Befruchtung, schließlich auch, ob das alles nicht viel mehr eine „Euration nucléaire“ nach SIEDLECKI als eine Reifungserscheinung ist, blieb bisher dahingestellt. Nur bei einer Form, *Gregarina ovata* ist von SCHNITZLER (1905) eine Reduktion durch Mitose festgestellt.

Ich möchte zunächst die bei *Echinomera* gefundenen Tatsachen anführen. Eine Reduktion durch Mitose an den Gameten selbst ist für *Echinomera* sicher nicht vorhanden, denn es wurde große Mühe darauf verwandt, den Entwicklungsgang des Eies ganz kontinuierlich zu verfolgen, was ja bei dessen Größe auch nicht schwer hält. Auch LÉGER und DUBOSCQ konnten das für *Pterocephalus* und *Stylo-rhynchus* mit ebensolcher Sicherheit behaupten, beschreiben dafür aber bei *Pterocephalus* eine ganz eigenartige „rednction cytoplasmique“: sie soll in der Weise vor sich gehen, daß, ehe die Befruchtung sich vollzieht, an dem plasmatischen Pol des Eies ein Tröpfchen Plasma sich abschnürt, ohne daß aber chromatische Substanz darin festzustellen wäre. Lange Zeit glaubte ich, daß auch bei *Echinomera hispida* derselbe Prozeß sich abspiele, denn ich besaß eine genügende Anzahl von Präparaten, die mir dieselben Bilder lieferten, wie sie LÉGER und DUBOSCQ geben; schließlich aber fiel es mir auf, daß sie auf Schnitten nie zu finden waren, sondern stets nur, wenn ich die Eier in einen Tropfen physiologischer Kochsalzlösung ausstrich und nach schwachem Räuchern in Osminsäuredämpfen antrocknen ließ. Ich zweifle nicht daran, daß das heranretende Tröpfchen eine Folge des Antrocknens des doch ziemlich umfangreichen Eies war; daß es am plasmatischen Pol austrat, ist dadurch erklärlich, daß hier die Eier am längsten miteinander zusammengehangen haben und also wohl am wenigsten widerstandsfähig sind.

Dagegen bemerkte ich, wie sich am Karyosom ein Vorgang vollzieht, der wohl eher für die Reduktionsfrage in Betracht kommt.

Zunächst kann man, wenn die kugelige Gestalt des Karyosoms allein nicht genügen sollte, es von anderem auftretenden Chromatin zu unterscheiden, in der Weise verfahren, daß man die Durchfärbung des Schnittes mit Eisenhämatoxylin sehr lange Zeit dauern läßt, und dann außerordentlich stark differenziert; man wird dadurch immer erreichen können, daß das Chromatin wieder völlig farblos wird, aber es wird schwer sein, dem Karyosom und dem Centrosom die Farbe überhaupt wieder zu entziehen. Auf diese Weise glaube ich erkannt zu haben, daß in den jüngsten Stadien der Eier das Karyosom immer in der Einzahl vorhanden ist (Fig. 52, 53), sich später

aber immer in mehrere — in der Regel drei — kleinere zersprengt findet: zwei der ebenfalls kugeligen Teile findet man fast immer im Kern (Fig. 55) und eines entweder im Plasma des Eies, in dem vorher chromatische Bestandteile von der Größe nicht vorhanden waren, oder auch frei zwischen den Eiern; jedenfalls waren an letzterer Stelle stark färbbare karyosomähnliche Kugeln immer auffindbar, wenn ich sie auch nicht direkt identifizieren konnte, da ich den Teilungsvorgang des Karyosoms selbst nicht verfolgen konnte. Ist die Befruchtung eingetreten, so sieht man auch von den runden Karyosomresten im Kern kaum noch etwas, wahrscheinlich haben sie sich in der Form dem übrigen Chromatin angepaßt (Fig. 55). Tatsache ist jedenfalls, daß in den nunmehr folgenden Stadien bis zum Sporozoiten hin ein Karyosom in der typischen Form nicht mehr auftritt, sondern, wie bereits beschrieben, erst im Darm des Wirtstieres wieder gebildet wird.

Einen entsprechenden Vorgang hat LÉGER auch für das Karyosom der Makrogameten von *Stylorhynchus longicollis* nachgewiesen: das im Anfang zentral liegende Karyosom rückt an die Kernmembran, die sich öffnet, und entsendet von dort aus ins Plasma einen Teil seiner Substanz durch Abschnürung. Eine typische chromatische Reduktion aber bestreitet er für diese Form ebenso wie für *Pterocephalus*. Hinweisen möchte ich darauf, daß man für *Echinomera* und *Pterocephalus* auch einen gewissen indirekten Beweis dafür führen kann, daß eine solche typische Reduktion, d. h. Halbierung der Zahl der Chromosome, während der letzten Teilungen bis zur Bildung des Eies nicht stattfinden kann: denn für diese beiden Arten ist die Zahl der Chromosome auf fünf erkannt, und da das unpaare Chromosom das Karyosom bildet, müßte die Hälfte der Gameten ohne Karyosom sein. Das ist aber nicht der Fall.

Um zu einiger Klarheit über die Frage der Reifung zu kommen, läge es sehr nahe, die Verhältnisse bei den Coccidien zum Vergleich heranzuziehen; denn einmal sind diese doch unzweifelhaften Verwandten der Gregarinen infolge günstigerer Bedingungen für das Studium viel genauer durchforscht und dann bieten sich in der Tat sehr brauchbare Vergleichsmomente. Es kommen für die Reifungsvorgänge eigentlich nur Ausstößungen von Karyosomen in Frage, genau von der Art, wie sie für *Echinomera* und *Stylorhynchus* beschrieben sind. Aber man hat auch bei den Coccidien eine Entscheidung noch nicht treffen können, vielmehr schwankt man — ebenso wie bei den Gregarinen selbst — noch zwischen den beiden Möglichkeiten, daß die Ausstoßung nur eine Kernreinigung (Euration

nucléaire nach SIEDLECKI) oder eine Reduktion sein kann. Jedoch ist darauf hinzuweisen, daß immer mehr eine Beziehung des Karyosoms zum typischen Chromatin der Kerne erkannt wird; man vergleiche die bereits erwähnte Entstehung des Karyosoms in manchen Sporozoiten, die interessante Regeneration des ganzen Kernes aus ihm bei *Caryotropha mesnili* (SIEDLECKI 1905) und die vielfach vorkommende Verschmelzung des gesamten Chromatins mit ihm.

Bei Gregarinen tritt die Beziehung des Chromatins zum Karyosom aus den angeführten Tatsachen für *Echinomera hispida* zur Genüge hervor, einmal die Entstehung des Karyosoms aus dem Kernchromatin in den Sporozoiten wie bei den Coccidien, dann die Verschmelzung des gesamten Chromatins mit ihm und der nachherige Neuanbau des Kernnetzes ans ihm, schließlich und vor allem die Bildung des Karyosoms aus dem nnpaaren Chromosom.

Alle diese Beobachtungen sollten es einigermaßen wahrscheinlich machen, daß die Anstoßung eines Teiles der Substanz des Karyosoms mehr als Reduktion des Chromatins der Geschlechtskerne zu betrachten ist denn als Kernreinigung.

Tritt SIEDLECKI (1905) dennoch für den Gedanken einer Kernreinigung ein, weil das angestoßene Karyosom bei einigen Formen (*Caryotropha mesnili*) wegen seiner beherrschenden Tätigkeit in der Wachstumsperiode sich als vegetative Substanz erwiesen habe, so muß man darauf aufmerksam machen, daß doch schließlich auch das Karyosom, zum mindesten, um vererbt werden zu können, eine gewisse Grundlage an generativer Substanz besitzen muß. Ein gutes Beispiel dafür ist wieder *Echinomera*, bei der dem Kerne der vegetativen Periode allein von dem Karyosom der Charakter aufgeprägt wird, dieses Karyosom aber nachher dennoch als Chromosom, also in der Form typischer generativer Substanz, auftritt. Ähnliches ist bei *Stylorhynchus longicollis* der Fall, wo unbedingt das Karyosom während der Mitosen der generativen Kerne in einem oder allen der vier Chromosome vorhanden sein muß, da es in jedem Tochterkern zu konstatieren ist.

Von prinzipieller Bedeutung aber für die Frage auch bei den Gregarinen sind die Worte SCHAUDIN'S (1900) in seiner berühmten Arbeit über *Coccidium schubergi*: „Ich glaube, daß wir (über die Frage der Kernreinigung oder Kernreduktion) gar nichts aussagen können, wir wissen nur, daß bei den bisher untersuchten Coccidien vor oder nach der Befruchtung ein Teil des Kernes zugrunde geht, d. h. die Kernsubstanz wird verringert, und nur in diesem weitesten Sinne kann man von Reduktion sprechen. Von der physiologischen

Bedeutung dieser Vorgänge können wir nichts aussagen. Sie aber direkt mit der komplizierten Reduktion bei der Richtungskörperbildung der Metazoeneier in Beziehung zu bringen, scheint mir, solange wir keine Übergänge haben, nicht gut möglich“.

Vielleicht ist aber doch bei den Gregarinen in dieser Beziehung mehr zu erwarten als bei den Coccidien, wenn die Vorgänge umfassender studiert werden, denn bei ihnen haben wir wenigstens die Mitose, die für den Begriff einer Reduktion im Sinne der Metazoenreduktion wesentlich ist.

Zum Schluß möchte ich bemerken, daß wohl die Chromatin-ausstößung bei der ersten Mitose der Gregarinen am allerwenigsten als Reduktion angesehen werden kann, denn dagegen spricht zu sehr die durch das ganze Tierreich gehende Regel, daß mit den Reifungsvorgängen die Bildung der Gameten abgeschlossen wird, und nicht erst noch viele Mitosen mit dem bereits reduzierten Chromatin dazwischen liegen, wie das hier der Fall sein würde.

Der Kerndualismus bei den Gregarinen.

Es ist bereits an früherer Stelle kurz ein Vergleich der Verhältnisse bei der ersten Kernteilung der Gregarinen mit den Konjugationsvorgängen der Infusorien durchgeführt worden: nachdem jetzt die Deutung als Reduktion zurückgewiesen ist, wird hier der Ort sein, der Frage näher zu treten im Anschluß an jene großen allgemeinen Gesichtspunkte, die SCHAUDINN über die Befruchtungsvorgänge der Protozoen aufgestellt hat (kurz zusammengefaßt in einem Vortrag auf der 15. Tagung der deutschen zool. Gesellschaft). SCHAUDINN suchte die Tatsache des Kerndualismus, wie er in klassischer Weise bei den Infusorien auftritt, unter Zuhilfenahme des Begriffs des Chromidiums für das ganze Protozoenreich zu verallgemeinern: überall läßt sich eine vegetative und generative Substanz während der geschlechtlichen Periode unterscheiden, jede fähig aufzutreten entweder als typischer Kern oder als Chromidium. Es scheint gelungen zu sein, eine große Anzahl auf den ersten Blick sehr verschiedenartiger und mannigfacher Verhältnisse in diesen einfachen Worten zusammen zu fassen und unter einen Gesichtspunkt zu bringen: ich gehe auf die wenigen und dennoch recht bemerkenswerten ein, die uns bei den Gregarinen entgegentreten.

Das Gemeinsame bei der ersten Kernteilung aller bisher daraufhin untersuchten Arten besteht darin, daß zur Bildung der Gametenkerne

nur ein verhältnismäßig sehr kleiner Teil des gesamten Chromatins verwandt wird; der Rest tritt ins Plasma. Formell haben wir also jedenfalls einen Dualismus des Kernchromatins vor uns, und soviel ist sicher, daß das generative Chromatin immer in Form eines typischen Kernes auftritt: minder einheitlich und komplizierter ist die Frage nach dem vegetativen Teil des Chromatins. Auf den Fall des *Stylorhynchus longicollis* wies bereits SCHAUDINN selbst hin: LÉGER gibt nichts darüber an, wie sich das ins Plasma angetretene Chromatin verhält, wohl aber macht er darauf aufmerksam, daß zwischen den nachher auftretenden generativen Kernen einzelne der Lage, der Größe, dem Teilungsmodus und dem Karyosominhalt nach unterschiedene Kerne zu finden sind, die bei Beginn der Gametenbildung degenerieren. Das ist nach SCHAUDINN die vegetative Komponente des Kerndualismus bei *Stylorhynchus*, die demnach ebenfalls in Kernform auftritt. Nicht berücksichtigt ist dabei das aus dem ersten Kern ausgetretene Chromatin, das bei den anderen Formen — ich beschränke mich auf die typischen Fälle bei *Gregarina ovata*, *Pteroccephalus* und *Echinomera* — eine so in die Augen fallende Rolle spielt. Will man SCHAUDINN's allgemeine Betrachtungsweise auch hier anwenden, so kann man bei ihnen nur dies Chromatin als die vegetative Komponente bezeichnen: es tritt in Form einer chromatischen Wolke aus, untermischt entweder mit einzelnen kleineren Karyosomrestkörpern oder einem großen. Kann man diese gesamte angestoßene Chromatinmasse unter dem Namen eines vegetativen Chromidiums zusammenfassen, so daß also der Kerndualismus bei diesen Formen darin bestände, daß die generative Substanz in Form von Kernen, die vegetative in Form eines Chromidiums auftritt?

Zu berücksichtigen ist, wie es bei allen drei erwähnten Arten beschrieben ist, daß der eine Teil des angetretenen Chromatins ganz entgegen dem Verhalten typischen Chromatins verflüssigt wird, das andere dagegen wie ein echtes Chromidium immer feiner staubförmig wird, und sich an die Peripherie der Cyste lagert. Soll man nicht doch nur dies letztere als das vegetative Chromidium ansehen? Dagegen spricht das Verhalten des Makronukleus der Infusorien, der bei ihnen als die vegetative Komponente des Kerndualismus angesehen wird, denn er verflüssigt sich in derselben Weise wie die Karyosomrestkörper der Gregarinen. Auch müßte man sonst diesen Teil als degenerierend und wertlos während der Fortpflanzungsperiode ansehen, vielleicht als eine Kernreinigung im Sinne SIEDLECKI's nach der langen vegetativen Periode: es ist aber zu beachten, daß sich dieser Prozeß der Karyosomausstoßung — wie bei *Echinomera*

nachgewiesen — in der generativen Periode bei jeder Kernteilung mit großer Exaktheit wiederholt. Man ist versucht zu glauben, daß eine so häufige „Kernreinigung“ nicht nötig wäre, und daß dem ausgestoßenen und verflüssigten Körper wohl doch irgend eine Aufgabe zukommt, vor allem, wenn man bedenkt, daß die Kernteilungen fast ohne Pause vor sich gehen, dabei sicher eine große Energiemenge verbrauchen, deren Heranschaffung diese sich teilenden Kerne, indem sie sich am Stoffwechsel nicht betätigen können, vielleicht nicht zu bewältigen vermögen. Es scheint also etwas dafür zu sprechen, daß die Karyosomreste in gewissem Sinne als zum vegetativen Chromidium gehörig betrachtet werden dürfen, dagegen aber die Tatsache, daß bei *Stylorhynchus* ebenfalls solche Ausstöße vorkommen und dennoch die vegetative Komponente gesondert in Form typischer Kerne auftritt. Jedenfalls ist zur Genüge erwiesen, daß es doch nicht ganz klar ist, wenn man der Erklärung dieser Vorgänge die Anschauungen SCHAUDINN'S zugrunde legt, was eigentlich bei den Gregarinen als die vegetative Komponente des Kerndualismus anzusehen ist — in ihr nur alles nicht generative Chromatin zusammenzufassen, ist wie die obigen Ausführungen zeigen, doch wohl nicht ganz angängig.

Alles in allem scheint es aber, daß bei den Gregarinen zwei Möglichkeiten verwirklicht sind: es kann die vegetative und generative Komponente des Kerndualismus in Form typischer Kerne auftreten, oder nur die letztere und dann die erstere in Form eines Chromidiums.

Bildung und Zerstreung der Sporocysten.

Sofort nach der Befruchtung bildet sich um das Ei die erste Hülle, die sogenannte Exospore, und nach einiger Zeit teilt sich der vorhandene Kern in zwei, wahrscheinlich durch Mitose, was aber infolge der Hülle nicht mit gleicher Deutlichkeit wie bei den früheren erkannt werden kann. Die Tochterkerne lagern sich jeder an einen Pol der Spore (Fig. 57), und teilen sich hier nochmals, worauf eine längere Panse einzutreten scheint, denn diese Stadien sind die häufigsten, die man findet (Fig. 58.) Es bildet sich währenddessen die Endospore, und in der Regel beginnt jetzt auch oder hat bereits begonnen die Verfärbung des in seiner Gesamtheit birnförmigen Sporenhaltendes der Cyste, der immer noch den Raum des früheren weiblichen Tieres der Cyste einnimmt. Während der männliche Restkörper bis zum Schluß milchweiß bleibt, färbt sich der Sporenkörper immer

stärker bräunlich, bis er am Ende ganz tief blanschwarz geworden ist. An den einzelnen Sporen selbst kann man diese Färbung durchaus nicht wahrnehmen, wohl aber sieht man jede mit einer silberglänzenden Hülle von Luft umgeben, die besonders stark an denen hervortritt, die direkt unter der Cystenwand liegen: die Schwarzfärbung wird deswegen wohl als eine Interferenzerscheinung anzusehen sein. Festgestellt ist sie außerdem bisher bei den Dactylophoriden-Gattungen *Rhopalonia*, *Pterocephalus* und *Dactylophora*. Inzwischen hat sich auch die Reifung der Sporozoite im Innern der Sporocyste vollzogen: die beiden Kerne an jedem Pol haben sich nochmals geteilt (Fig. 58), und um jeden der nunmehr vorhandenen acht Kerne hat sich eine Plasmapartie abgeschnürt, die spindelförmige Gestalt annimmt. Der Kern liegt jedesmal am distalen Pol.

Das Gesetz der Richtung der Teilungsachsen im befruchteten Ei ist so, daß die Axe der ersten Teilung zusammenfällt mit der längsten Eiaxe selbst, die der beiden Tochterkerne an jedem Pol parallel zueinander etwa um 45° zu ihr geneigt sind, und die letzten vier Teilungen um 90° . In dieser Form scheint es für alle Dactylophoriden zu gelten, ist aber bei anderen Gregarinenformen ganz variabel je nach der schließlichen Lagerung der Sporozoite in der Sporocyste.

Ganz ist das Plasma bei der Bildung der Sporozoite nicht verbraucht worden, sondern in der Mitte der Sporocyste zwischen den beiden polwärts gelagerten Bündeln von je vier Sporozoiten liegt ein kugelförmiger Restkörper mit einigen stark lichtbrechenden Tröpfchen im Innern. Ein Tröpfchen von ungefähr demselben Lichtbrechungsvermögen, aber bedeutenderer Größe ist dem einen Pol der Endospore angelagert (Fig. 59).

Die Form der ganzen Sporocyste ist im allgemeinen noch immer walzenförmig wie die des Eies, aber an den Enden auf entgegengesetzten Seiten schräg abgerundet; nicht auf diesen abgerundeten Flächen, sondern jedesmal am oberen Ende der geraden Seitenlinie sitzt je ein Tröpfchen von sehr stark klebriger Beschaffenheit, das den Zweck hat, die einzelnen Sporen miteinander zu verkleben: man erinnert sich, wie bei der Bildung der Eier erwähnt wurde, daß diese sich alternierend ineinander schieben; das erreicht seine Vollendung bei den Sporen (Fig. 28), die durchweg in einzelnen Paketen so angeordnet sind, daß immer abwechselnd einmal oben und dann wieder unten zwei der klebrigen Tröpfchen einander berühren, wie im nachstehenden Schema (Textfig. 3) angedeutet. So wird es ermöglicht, daß sie sich nachher beim Auseinanderziehen in Ketten anordnen.

Die Zerstreung der Sporen aus der Cyste selbst geht durch einen sehr sinnreichen Mechanismus vor sich, die bereits erwähnte „pseudocyste latéral“, wie sie LÉGER (1892) in einer Zusammenstellung der verschiedenen Arten der Sporenerstreuung der Gregarinen nennt. Im ganzen wären nach ihm vier Typen zu unterscheiden, die einfachste



Textfig. 3.
Schema der Sporenverketzung
bei *Echinomera hispida*.

bei den Menosporiden, Acanthosporiden und Actinocephaliden, bei denen der Restkörper der Syzygiten zwischen die Sporen verteilt ist und durch Quellung die Hüllen zerreißt; dann die Sporodnkte bei den Gregariniden, deren Restkörper sich in Form einer Hohlkugel an die Cystenülle lagert und dort die sporoduktenbildende Haut um sich ausscheidet. Schließlich in den beiden anderen Fällen die Bildung der Pseudocyste, die bei den Stylorhynchiden in der Weise entsteht, daß der Restkörper des Männchens und Weibchens miteinander zu einer das Centrum der Cyste einnehmenden Kugel verschmelzen und sich mit einer Haut umgeben. Bei den Dactylophoriden dagegen ist an ihrer Bildung nur der kalottenförmige Restkörper des Männchens beteiligt, und die Pseudocyste liegt demnach nicht in der Mitte, sondern seitlich. Ihre eigentümliche Wirksamkeit ist von LÉGER beobachtet worden bei *Rhopalonia geophili* (1896) und *Pteroccephalus nobilis* (1902), die sich beide ganz gleich verhalten sollen.

Bei *Echinomera* spielte sich der Vorgang in der Weise ab, daß zunächst die beiden äußeren Cystenüllen platzten, bewirkt durch die Pseudocyste, die durch Aufnahme der Flüssigkeit zwischen den Sporen so stark aufgequollen war, daß sie die Kalottenform aufgeben mußte, mehr kugelförmig wurde und dabei die Cystenüllen sprengte. Der Sporenkörper bleibt aber noch an ihr haften, und zwar mit seiner schmaleren Basis in eine kleine tellerförmige Vertiefung derselben eingeklemmt (Fig. 28). Die Pseudocystenülle hat an dieser Stelle einen bemerkenswerten Bau, wie an Schnitten festzustellen ist: die Ränder des Tellers sind nämlich stark verdickt, am meisten dort, wo sie umgebogen sind. Ich vermute, daß diese Verdickungen irgendwie gegen Feuchtigkeit empfindlich sind, es wird sich wohl ihre äußere durch Platzen der Hüllen mit der freien Luft in Verbindung tretende Schicht durch Anstrocknen stark zusammenziehen können und so die immense Kraftentfaltung hervorrufen, die bei der nun erfolgenden Herausstülpung des Tellers den ganzen Sporenkörper wohl 8 cm weit fortschleudern kann. Die

Sporen werden dabei also nicht, wie es bei *Rhopalonia* und *Pterocephalus* geschehen soll, in langen Ketten zerstreut, sondern das geht erst an dem irgendwo angeklebten Sporenkörper vor sich, auch in viel geringerem Maße, indem nur einzelne kleine Kettchen aus der Oberfläche des sonst ganz kompakten Sporenkörpers hervorragen. Man wird LÉGER zustimmen müssen, wenn er diese Kettenbildung auf die Ausdehnung der zwischen den Sporen ausgeschiedenen Luft-hülle zurückführt, die, während die Sporen noch in der Cyste lagen, vielleicht stark komprimiert war. Auffällig bleibt aber doch, daß bei *Echinomera* ein selbsttätiges Fortschreiten der Kettenbildung und eine immer weiter gehende Auflockerung des Sporenkörpers noch Tage lang anhält.

Für eine noch weitere Verbreitung sorgt wohl das Wirtstier selbst, seine beständig tastenden Antennen vermögen bei der leisesten Berührung des Sporenkörpers lange Ketten daraus hervorzuziehen, und da der *Lithobius* die Gewohnheit hat, sie sehr häufig mit den Mundwerkzeugen zu reinigen, gelangen sie ohne Schwierigkeiten auch in den Darm.

Dort werden die Sporozoite frei, nicht indem sich die Hüllen unter Einwirkung des Darmsaftes auflösen, wie man früher allgemein annahm, sondern zunächst springt die Exospore an einem Pol zu zwei Schalen auseinander, die am anderen Pol noch zusammenhaften (Fig. 60). Das kann man ohne Schwierigkeit beobachten, wenn man die Sporocysten in die Darmflüssigkeit des getöteten *Lithobius* bringt, aber weiter spielt sich darin der Vorgang nie ab. Das stellte auch LÉGER bei den von ihm untersuchten Formen fest: das Ausschlüpfen der Sporozoite erfolgt nur im Darm selbst, den man bei *Pterocephalus* schon nach etwa 5 Minuten öffnen muß, wenn man es beobachten will. Bei *Echinomera* gelang mir das nicht, man kann die lebenden Sporozoite bei ihrer Kleinheit — 4,3 bis 4,5 μ gegen 10 bis 11 μ bei *Pterocephalus* — im Darmsaft nie entdecken; der Vorgang wird aber wohl in derselben Weise verlaufen wie bei letzterer Art. Ist die Endospore frei geworden, so tritt erst ein helles Tröpfchen aus dem einen Pol hervor — wohl dasselbe, das an dem einen Pol der Sporocysten von *Echinomera* immer zu sehen ist — und schafft so einen Ausgang, den die Sporozoite einer nach dem anderen benutzen. Sie irren nicht lange im Darm umher — bei *Stylorhynchus* kann das z. B. bis zu fünfzehn Tagen dauern. Nach etwa einer Stunde haben sie vielmehr alle ihren definitiven Platz am Darmepithel erreicht, um dann den Entwicklungszyklus von neuem zu beginnen, der im Anfang der Arbeit beschrieben ist.

Zum Schlusse ist es mir eine angenehme Pflicht, den Dank, den ich Herrn Prof. Dr. E. KORSCHLITZ in so außerordentlichem Maße schuldig bin, hier auszusprechen. Ebenso sage ich den Herren Privatdozent Dr. MEISENHEIMER und Dr. TÖNNIGES für Ihr förderndes Interesse meinen Dank.

Marburg, Dezember 1906.

Literaturverzeichnis.

- BERNDT, A.: Beitrag zur Kenntnis der im Darm der Larve von *Tenebris molitor* lebenden Gregarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. I Heft 3 1902.
- BRASIL, L.: Contribution à la connaissance de l'appareil digestif des Annelides polychètes. Arch. de Zool. exp. et gén. Série IV Vol. II 1904.
- : Recherches sur la reproduction des Grégaires monocystidées. Arch. de Zool. exp. et gén. Série IV Vol. III 1905.
- BÜTSCHLI: Protozoa in BRONN'S Klassen und Ordn. des Tierreichs 1880—1882.
- CAULLERY et MÉSNIL: Sur une Grégairine coelomique présentant dans son cycle évolutif une phase de multiplication asporulée. Comptes Rend. de la Soc. de Biol. Vol. 50 1898.
- —: Sur quelques parasites internes des Annelides. Travaux de la Stat. zool. Wimereux (Miscellau. dédiées au Prof. A. GIARD). Paris 1899.
- —: Sur un mode particulier de division nucléaire chez les Grégaires. Arch. d'Anat. microsc. Vol. 3 1900.
- CECCONI, J.: De la Sporulation de *Monocystis agilis*. Arch. d'Anat. microsc. Vol. 5 1902/3.
- CUÉNOT, L.: Evolution des Grég. coelomiques du Grillon domestique. Compt. Rend. de l'Acad. des Sci. de Paris Vol. 125 1897.
- : L'épuration nucléaire au début de l'ontogénèse. Compt. Rend. de l'Acad. des Sci. de Paris Vol. 125 1897.
- : Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégaires. Arch. de Biol. Vol. XVII 1901.
- CRAWLEY, H.: The progressive Movement of Gregarines. Proceed. of the Acad. of Natural Sci. Philadelphia 1902.
- DOGIEL: Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. I. *Cystobia chiridotae*. Arch. für Protistenk. Bd. VII Heft 1 1906.
- DREZWECKI: Über veget. Vorgänge im Kern und Plasma der Greg. des Regenwurmhodens. Arch. für Protistenk. Bd. III 1904.
- LAVERAN et MÉSNIL: Sur quelques particularités de l'évol. d'une Grégairine. Compt. Rend. de la Soc. de Biol. Paris Vol. LII 1900.
- LÉGER, L.: Thèses présentées à la Fac. des Sci. de Paris 1892.
- : Sur quelques types nouveaux de Dactylophorides de la Région méditerranéenne. Travaux de la Stat. zool. de Wimereux (Miscell. biol. dédiées au Prof. A. GIARD) 1899.
- : La reproduction sexuée chez les *Stylorhynchus*. Arch. für Protistenk. Bd. III 1904.

- LÉGER et DUBOSCQ: Grégarines et l'Epithélium intestinal chez les Trachéates. Arch. de Parasitologie Vol. VI 1902.
- —: Les éléments sexuels et la fécondation chez les Pterocéphalus. Compt. Rend. de l'Acad. des Sci. de Paris Vol. 134 1902.
- —: Recherches sur les Myriapodes de Corse et leurs Parasites. Arch. de Zool. exp. et gén. Série IV Vol. I 1903.
- —: La reproduction sexuée chez Pterocéphalus. Arch. de Zool. exp. et gén. Série IV Vol. I Notes et Revue 1903.
- —: Nouvelles Recherches sur les Grégarines et l'Epithélium intestinal des Trachéates. Arch. für Protistenk. Vol. IV 1904.
- —: Sur l'évolution des Grégarines gymnoporées des Crustacés. Compt. Rend. de l'Acad. des Sciences de Paris Vol. CXLII No. 22 1906.
- —: L'évolution d'une Aggregata de la Seiche chez le *Portunus depurator*. Compt. Rend. de la Société de Biologie Vol. LX No. 22 1906.
- LÜHE, M.: Bau und Entwicklung der Gregarinen. Arch. für Protistenk. Vol. IV 1904.
- MARSHALL, W. S.: Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. Arch. für Naturgesch. 59 I 1893.
- MOROFF, TH.: Sur l'évolution des prétendues Coccidies des Céphalopodes. Compt. Rend. de l'Acad. des Sciences de Paris Vol. CXLII No. 11 1906.
- : Bemerkungen über den Kern der Aggregata Frenzel. Zool. Anzeiger Vol. 31 1907.
- : Untersuchungen über Cocc. Arch. für Protistenk. Vol. VIII Heft 1 1906.
- MRÁZEK, M.: Studia o Sporozoich J. Děleni jaderné a sporulace Gregarin. Vorläuf. Mittel. in Sitzungsber. k. böhm. Ges. Wiss. 1899 No. 35.
- NUSSBAUM, J.: Über die geschlechtl. Fortpfl. einer im Darmkanale von *Henlea leptodera* Vejd. schmarotzende Gregarine *Schandinnella henleae* Mihl. Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie Vol. LXXV Heft 2 1903.
- PÄHLER, F.: Morphologie, Fortpfl. und Entwickl. von *Gregarina ovata*. Arch. für Protistenk. Bd. IV 1904.
- PROWAZEK, S.: Zur Entwicklung der Gregarinen. Arch. für Protistenk. Bd. I 1902.
- PRANDTL, H.: Konjugation von *Didinium nasutum*. Arch. für Protistenk. Bd. VII Heft 1 1906.
- SCHAUDINN, F.: Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb. Bd. XIII Heft 2 1900.
- : Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. Verhandl. der deutsch. zool. Gesellschaft 1905.
- SCHNEIDER, A.: Sur quelques points de l'histoire de genre *Gregarina*. Arch. de Zool. exp. et gén. 1873.
- : Contribution à l'histoire des Grégarines des Invertébr. à Paris et Roscoff. Arch. de Zool. exp. et gén. 1875.
- SCHNITZLER, H.: Über die Fortpflanzung von *Gregarina ovata*. Arch. für Protistenk. Bd. VII 1905.
- SKEDLECKI, M.: Über die geschlechtl. Vernehrung der *Monocystis ascidiae*. Bull. intern. Acad. Sci. de Cracovie 1899.
- : Über die Bedeutung des Karyosoms. Bull. intern. Acad. Sci. de Cracovie 1906.
- WOODCOCK, H. M.: On *Cystobia irregularis*. Arch. de Zool. exp. et gén. Série IV Vol. II 1904.
- WOLTERS, M.: Die Konjugation und Sporenbildung bei den Gregarinen. Arch. für mikrosk. Anatomie Bd. XXXVII 1891.

Tafelerklärung.

Tafel IX.

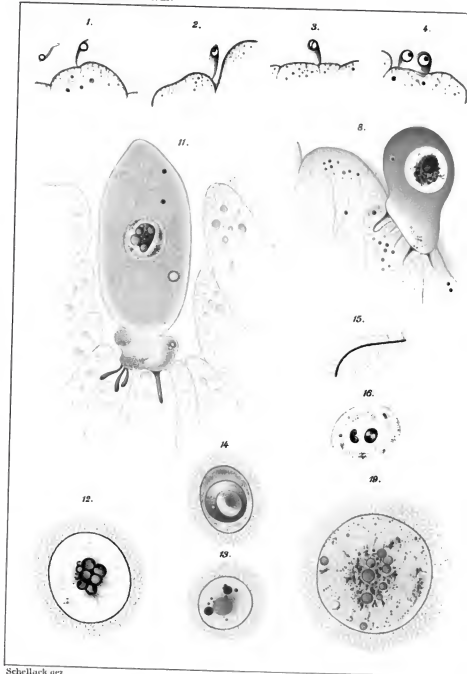
- Fig. 1—9. Ontogenie von *Echinomera hispida*. Konservierung: FLEMMING'sche Lösung. Färbung: Eisenhämatoxylin mit Bordeauxrot. Vergr. ca. 2350.
- Fig. 1. Festsetzen des Sporozoiten an das Darmepithel. Alter: 1 und 15 Stunden.
- Fig. 2. Entstehung des Karyosoms. " 15 "
- Fig. 3. " 15 "
- Fig. 4. " 60 "
- Fig. 5. } Entstehung des Epimerits und gleich-
Fig. 6. } zeitige Kernwanderung. " 109 "
Fig. 7. } " 185 "
Fig. 8. } " etwa 10—11 Tage.
- Fig. 9. Entstehung des Protomerits. " 2 Wochen.
- Fig. 9. Entstehung des Protomerits. " 3 "
- Fig. 10. } Reife Gregarinen mit chroma- { Konservierung: HERMANN'sche
Fig. 11. } toiden Plasmaeinschlüssen. { Lösung. Vergr. 650.
- Fig. 12. } Kerne der reifen Gregarinen. { Konservierung: FLEMMING'sche
Fig. 13. } { Lösung. Vergr. 1000.
- Fig. 14. } {
- Fig. 15. Epieytrstreifen der Gregarine. FLEMMING'sche Lösung. Vergr. 2350.
- Fig. 16. } Chromatoide Plasmaeinschlüsse. { Konservierung: FLEMMING'sche
Fig. 17. } { Lösung. Vergr. 650.
- Fig. 18. } {
- Fig. 19. Kern einer Gregarine kurz vor der Encystierung. Konservierung: HERMANN'sche Lösung. Vergr. ca. 900.
- Fig. 20. Kern einer Gregarine während der Encystierung. Konservierung: ZENKER'sche Lösung. Vergr. ca. 900.
- Fig. 21. Karyosomveränderungen vor der ersten Mitose. Konservierung: ZENKER'sche Lösung. Vergr. 1000.

Tafel X.

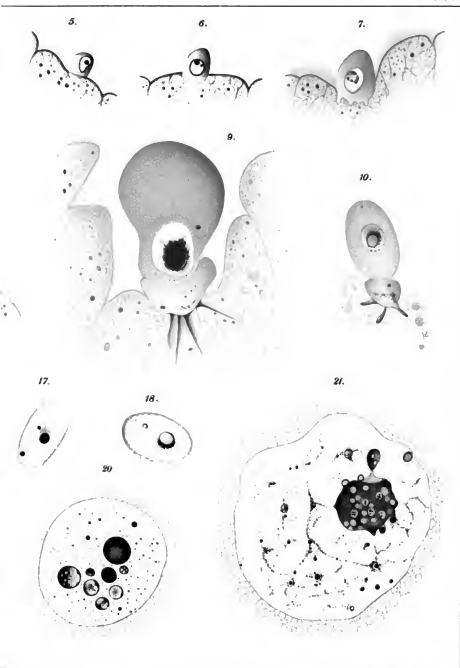
- Fig. 22—28. Gesamtübersicht über die Entwicklung der Gameten in der Cyste. Konservierung mit FLEMMING'scher, ZENKER'scher oder DUBOSCQ'scher Lösung. Vergr. 200.
- Fig. 29. Kern mit Mikronukleus und Karyosomrestkörper. ZENKER'sche Lösung. Vergr. 1000.
- Fig. 30. Erste Mitose (kombiniert aus 2 Schnitten). ZENKER'sche Lösung. Vergr. 1000.
- Fig. 31. Attraktionskonus mit Centrosom. } Konservierung: Subl.-Alkohol-
Fig. 32. Teilung derselben. } Eisessig. Vergr. ca. 2850.
- Fig. 33. Junger Tochterkern. Konservierung: Subl.-Alk.-Eisessig. Vergr. 2350.
- Fig. 34. Ansströmungen von Chromatin aus dem Karyosom. Konservierung: Subl.-Alkohol-Eisessig. Vergr. 2350.
- Fig. 35. Mitose. Konservierung: Subl.-Alkohol-Eisessig. Vergr. 2350.
- Fig. 36—49. Mitosen der Tochterkerne — Auflösung des Karyosoms und Neuentstehung desselben aus dem unpaaren Chromosom. Konservierung: DUBOSCQ'sche Lösung. Vergr. 2350.

Tafel XI.

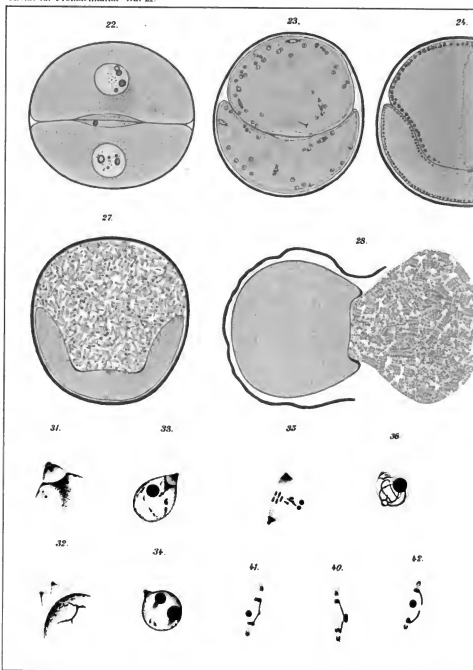
- Fig. 50. Vorstadien der Eibildung. Konservierung: FLEMMING'sche Lösung. Vergr. 2350.
- Fig. 51. Vorstadien der Eibildung. Konservierung: FLEMMING'sche Lösung. Vergr. 2350.
- Fig. 52, 53. Fertiges Ei. Konservierung: FLEMMING'sche Lösung. Vergr. 2350.
- Fig. 54. Reduktion des Karyosoms. Konservierung: HERMANN'sche Lösung. Vergr. 2350.
- Fig. 55. Ei mit Spermatozoid. Konservierung: HERMANN'sche Lösung. Vergrößerung 2350.
- Fig. 56. Ei nach der Befruchtung. Konservierung: DUBOSCQ's Lösung. Vergrößerung 2350.
- Fig. 57. Sporocyste mit 2 Kernen. Konservierung: ZENKER'sche Lösung. Vergr. 2350.
- Fig. 58. Sporocyste mit 4 Kernen. Konservierung: FLEMMING'sche Lösung. Vergr. 2350.
- Fig. 59. Sporocyste mit 8 Sporozoiten und dem Restkörper. Kombiniert nach dem Leben und nach Schnitten. Vergr. 2350.
- Fig. 60. Anspringen der Exospore im Darmsaft. Vergr. 1200.
- Fig. 61. Sporenketten. Nach dem Leben.
- Fig. 62. Im männlichen Plasmakörper befindliche Vorkerne der Spermatozoide. Konservierung: ZENKER'sche Lösung. Vergr. 2350.
- Fig. 63. Im männlichen Plasmakörper zurückgebliebene Spermatozoide. Konservierung: HERMANN'sche Lösung. Vergr. 2350.
- Fig. 64 a—f. Spermatozoide in der Entwicklung. Anstrich konserviert in ZENKER'scher Lösung. Vergr. 2350.
-



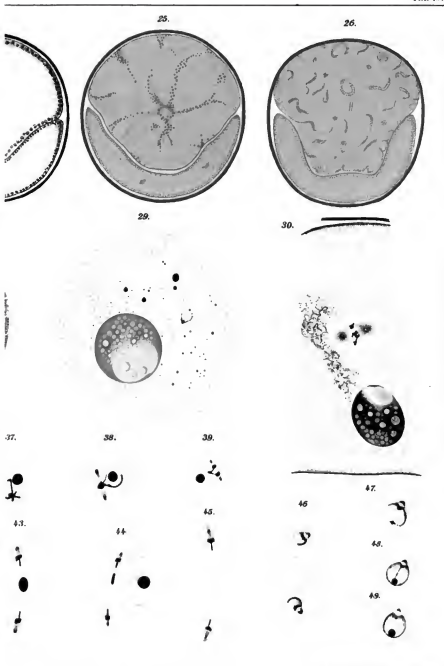
Schellack gez.



Im Auftr. des Herrn Prof. Dr. G. v. Siebold.



Schellack gez.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [9 1907](#)

Autor(en)/Author(s): Schellack C.

Artikel/Article: [Über die Entwicklung und Fortpflanzung von](#)

[Echinomera hispida \(A. Schn.\) 297-345](#)