(Aus dem Zool. Institut der Universität Marbnrg.)

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 anch die der Dactvlophoriden an der Gattung Pterocephalus fest, and skizzierten dann in zwei kürzeren Aufsätzen 1902 nnd 1903 die Grandzüge der Fortpflanzung bei den Vertretern dieser Gattung. Es mnßte 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 Gregarinen in größerem Umfange festzustellen, als dies bisher geschehen war, nnd 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 Fterocephalus 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 Caawazz benuzte sie 1902 bei seinen Studien über die Bewegung der Grearinen, und ebensowenig behandelt ist die zweite Art der Gattung. E. horrida (Léoza), die 1899 von L. Léoza in Liliböius calcuratus aufgefunden wurde, aber sicher näher an Pterocephalus zu stellen ist als hispida. Dher die anderen Vertreter der Familie sind ebenfalls nur die Gattungs- und Art-Charakteristika nud 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 Actinocenhalus 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 nmgekehrt, 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 anch 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 Schaudens bei seinen Studien über das Coccidium schubergi (1900) anwandte. Große Glaßgefäße wurden so gut wie möglich desinfäziert und am Boden mit dicken Lagen von ebenfalls desinfiziertem Fließpapier belegt, darüber zum Teil mit losen fenchten Ballen davon angefüllt. So konnten die Cysten in den ausgeschiedenen Kotballen mit Leichtigkeit gefunden werden and iegliche Pilzbildnng, die die Cysten sehr bald nnd bei starker Überhandnahme anch 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 mnß 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, nnd auch die künstliche Infektion wurde in der Weise ansgeführt, daß die Sporenballen auf sie aufgetragen nnd dann den Lithobien vorgehalten wurden, bis man sich überzeugt hatte, daß sie gefressen waren.

Die Konservierungsmethoden boten ungleich größere Schwierigkeiten infolge der starken Cystenhüllen, 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 anfkommen lassen: typisch für ihre Wirkungen sind Zeichnungen von CECCONI (Arch. d'Anat. micr. Vol. V. Taf. V, 6, 8) und die bekannten Fignren von Wolters, wie man sie für andere Formen durch Konservieren mit der Cystenhülle leicht künstlich herstellen kann. Es blieb mir nach langen vergeblichen Versuchen nichts anderes übrig, als die Hüllen mit feinen Nadeln zn entfernen, was nach einiger Übnng auch recht gut gelingt, vor allem wenn die Cysten nicht zu fencht 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 Dubosco und Brasil (1895) angegebenen Flüssigkeit:

> Pikrinsäure 1 g. Essigsäure 10 ccm. Formol (wässerige 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 HEIDENHALTSchem Hämatoxylin und Nachfärbung mit Bordeanxrot, 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 Löszen's und Denoscy's bisher bekannt ist, weist für die Protozoen insofern äußerst bemerkenswerte Verhältnisse auf, als sich hier allem Anschein nach in der Entwicklung des Individnums eine Wiederholung der Stammesgeschichte zeigt.

Im allgemeinen läßt sich diese Regel anfstellen, daß ein völliges Eindringen der Sporozoiten der polycystiden Darmgregarinen nicht stattfindet - wenn man von einer Ansnahme 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 Puximia in der Weise, daß sich das eingedrungene Ende des Sporozoiten dnrch einfaches Längenwachstum zum definitiven Epimerit ansbildet. Der Protomerit wird wie anch bei allen anderen Arten durch Entstehung eines ektoplasmatischen Septums in dem außerhalb der Darmzelle liegenden Teile der Gregarine gebildet, Die zweite Grappe, durch die Gattung Gregarina dargestellt, läßt ans dem eingedrungenen Teile des fast kugelförmigen Sporozoiten ein Knöpfchen hervorgehen, das ebenfalls durch Wachstnm zum definitiven Epimerit wird. Es scheint nun fast so, als ob es möglich wäre, auf diese beiden Typen die Mehrzahl der vorhandenen Epimeritformen zurückzuführen: iedenfalls hat man einerseits bei sehr vielen vermocht, freilich nur auf Grund rein morphologischer Betrachtungen. ohne die Ontogenie znm Beweise heranzuziehen, die Epimeritform von dem Knöpfchen der Gattung Gregaring abzuleiten. Anderersefts 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 gestalletes sekundäres Epimerit angelegt, bei Pterocephalus als primäres Epimerit der geschlängelte intracelluläre Faden der Pyrinia.

Da Léger and Dubosco darch die Untersuchung der Ontogenie dieser letzteren Gattnng 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 nngefähr 10-11 u lange Sporozoit dringt bis zur Hälfte in eine Darmepithelzelle einer Scolopendra 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 Darmenithel mit einem beträchtlichen Teil ihrer Körperoberfläche angeschmiegt ist; aus ihm sprießt nach unten der Haftannarat hervor, ans langen his 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 verwandt wurde, nicht wenige: von Gregariniden 1) 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, nnd alle drei können in einem Darm vorkommen. Gegen Irrtümer, die diese Tiere hervorrufen könuten, vermag man sich einmal dadurch zn schützen, daß man nach Schaudinn's Angaben (1900) die Versnchstiere 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 Sporozoitenstadien 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 anch 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 nnr 4,3—4,5 µ lang ist, anberdem 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 Darmlamen 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 langgestreckten Tieres, der vordere Pol ist ausgezeichnet durch das esch bei allen anderen Formen vorhandene Rostrum, das ist eine Zuspitznng 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 Abweichnng 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 Standen alten Stadien sieht man anch 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 nberhaupt nicht mehr auf, sondern das Tier schreitet gleich zur Bildnng 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 Wachstnm ersetzt wird (Fig. 2, 3, 4, 5). Anch 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 fingerfömige Gestalt angenommen haben. (Fig. 8 und Textfigur 1, die zugleich ein Bild von der Stärke mancher Infektionen gehen soll.) Sie vermögen an verschiedenen Stellen ins Plasma einzndringen, 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 Lithobins 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 nad 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 20 μ in dem ziemlich langem 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 μ und darüber.

Bei dieser Darstellnig habe ich das Verhalten des Kernes gar nicht berücksichtigt, nnd doch hat auch er ohne Zweifel in gewissem Sinne Teil an der geschilderten Entwickling: das scheinen wenigstens die bemerkenswerten Wanderungen, denen er sich gleichzeitig nnterzieht, zu beweisen. Bei Phrocephalus sind sie nicht nachgewiesen, dagegen in hervorragender Weise bei den Gattungen Gregorina 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 nnserer 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 Anheftnngsstelle 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 dentlich 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 Struktnr des Sporozoitenkernes ist Echinomera trotz der Kleinheit einigermaßen günstig: wenigstens zeigt er nicht, wie das die meisten der von Léoer und Dubosco untersuchten Sporozoiten tnn. im ersten Stadium eine völlig kompakte und nndurchsichtige 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, wobel anch das nach Ansicht jener Forscher vorher verdeckte Karyosom hervortrit. 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 eutfernen sie sich mehr oder weniger dem beschriebenen Trypus – ich möchte speziell auf Sylorbynchus hinweisen. Wesentlich ist jedenfalls die Annahme, daß das Karyosom präformiert sei, der als die erste eine Beobachtung Berndts (1902) bei Gregarina cuneda entgegensteht.

Bei Echinomera zeigt der Kern der Sporozoiten von Anfang an eine wandständige Lagerung des Chromatins, so daß man sein Inneres deutlich übersehen kann, nnd es ist nichts von einer ursprünglichen Anwesenheit des Karvosoms zu erkennen (Fig. 1). Vielmehr verläuft seine Entstehung in folgender Weise: im Anfang sieht man an einer beliebigen Stelle des wandständigen Chromatins eine kleine Verdicknng 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 Bröckchen, 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 Karvosomentstehnng vergleichen ließen, und das sind die vereinzelten Untersuchungen an Sporozoiten der Coccidien, die in der Regel, solange sie frei sind, kein Karvosom 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 Siedlecki. Dann bemerkte neuerdings Th. Moroff (1906) einen analogen Vorgang in den Merozoiten von Adelea zonula, allerdings im Plasma, aus dem das Karvosom 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 Karpsoms bei den zu Geschlichtstieren heranreifenden Schizonten von Aggregata (nach einer jetzt erschienenen vorlänfigen Mittellung Th. Monorv's) zn finden zu sein: sie verläuft fast genau in derselben Weise wie bei Echinomera.

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

Über das weitere Verhalten des Kernes wäre zu bemerken, daß das Chromatin anßerhalb des Karyosons immer mehr verschwindet (Fig. 7), letzteres dagegen au Größe ständig zunimmt, so daß Liozza und Droosco mit hirer 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 rickläufig 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 Einzelkarvosoms 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 Karvosom 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 Karvosomvermehrung entspricht am meisten noch der von W. S. Marshall (1892) bei Gregarina blattarum vermuteten.1)

5. Plasmaeinschlüsse.

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

¹) Ausstoßungen von kugelförnigen Körpern ans dem alten Karyosom, das dabei vakuolisiert wird, aber immer noch durch seine Größe hervorragt, sind von Löden u. Duroscq anch bei Pterocephalus beschrieben, aber die Abkömmlinge werden nicht als Karyosome bezeichnet. Ähnliches ist jetzt von Tn. Monorr für die Aopreaden vorläuße mitsetellt.

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 Kngel 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 Dubosco untersuchten Formen liegt, hier vor dem Kern, ein "Centrosom", wie die Antoren es nennen. Es verschwindet freilich nachber 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 Gehilde 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 vorhauden, 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 färbbare Substanz eine bemerkbare Größe erreicht haben. Légen 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 Légge und Duboscy direkt von einem "noyan protomeritique", der bei dieser Form komstant 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 regelmäßt ein ein

Archiv für Protistenkunde. Bd. 1X.

308 C. Schellack

Eisen-Hämatoxylin stark fürbbare Körnelung auftritt (Fig. 10, 11). Aufschluß über die eigentliche Bedentung all dieser Snbstanzen 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 anch 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 ansgeschiedene 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 Epicytstreifen. 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 au das Epicyt 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 Bewegnngsvorgänge am Epicyt 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 Schneckenfußes 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 Befrnchtung ausprägt, sondern in einzelnen Fällen anch in der vegetativen Periode schon anf Grand morphologischer Merkmale eine Unterscheidung von Männchen und Weibchen gestattet. Ende des Jahres 1904 hat Léger zum erstenmal zusammenfassend darauf hingewiesen und nuterdes ist noch allerlei Neues dazn gekommen. Zunächst die Vorgänge bei der Befrnchtung: während bei den Coccidiiden die Befrnchtung 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 Andentungen 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,

20*

¹) Eine eigenartige Stellung scheint die digenetische Gattung Aggregata einzunehmen (nach einer vorläufigen Mitteilung von Tm. Monory 1897), deren Vertreter anisogam sind und ebenfalls während der geschlechtlieben Vermehrungsperiode starke sexuelle Differenzen aufweisen. Die Verhältnisse sind aber nicht mit Sicherheit zu beurrellen, ebe nicht die definitive Arbeit erscheint.

die eine typische Anisogamie aufweisen, wie Stulorhunchus, lassen in den freien Gregarinen gar keine Unterschiede erkeunen, und die isogame Monocustis 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 elerci 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 kngelige 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 Fterocephalus 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 außevordentlich viel langgestreckter sind. Es ist mir nicht unwahrscheinlich, daß diese Unterschiede sexueller Natur sind — wie vorhim erwähnt, ist für Skenophora zuräuns von LEoza das gleiche vermutet.

Die Kopulationen je zweier Individnen, durch die die Fortpflanzungsperiode eingeleitet wird, gehen immer erst im untersten
Abschuitt des Darmes vor sich, in der Weise, daß die Tiere sich
mit den Protomeriten aneinander legen unter Abrundung ihres Korpers zu einer Halbkugel. Darin weichen sie von den meisten anderen
Gregarinen ab, die sich bekanntlich mit entgegengesetzten Körperenden aneinander legen: an unsere Form sehließen sich an Pterocephalus, die Stylorlyn ein den und Monocustis austäute: auch bei

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

Die Vorgänge bei der ersten Mitose.

Sofort mit der Encystierung beginnen sich anch starke Kernveränderungen bemerklich zu machen: zunächst scheint der Kern im Verhältnis zum Körper der Gregarine beträchtlich an Größe zuznnehmen, wohl durch Anfnahme 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 Karvosom, ein Vorgang, der in Fig. 20 schon ziemlich weit fortgeschritten ist. Die Kugeln werden im Kernsaft immer kleiner and sind bald nicht mehr von dem Chromatin zu unterscheiden, das in sehr spärlichen Mengen bereits dort vorhanden war (Fig. 20). Ganz entleert werden die Karvosome 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 Karvosome sämtlich in einen einzigen großen, wobei es ganz den Auschein hat, als ob sie ans 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 Vakuolisierung 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 sielt man häufig in ihnen einige wenige kleine tiefschwarze Körnchen auftreten.

Das sind alles einleitende Prozesse für die erste Keruteilung, über die ich zunächst das bisher Bekannte fangeben 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 L£GER in seiner Arbeit über Stylorhyndens, 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 auzustechen oder zu entfernen, ohne ein Zerplatzen der Cyste enden, und eine Konservierung mit der Hülle ist unmöglich, weil bereits jetzt für alle Flüssigkeiten fast undurchdringlich ist. Ein Ausweg, bei dem die Kerne aber sehr stark schrumpfen, ist die Konservierung unterh litze, abeide Flüssigkeiten und Anstechen vor dem Einbetten.

Die bisherigen Ergebnisse 1) lassen sich dahin zusammenfassen, daß Cuénot (1901) von Monocustis und Duplocustis. Prowazek (1902) ebenfalls von Monocystis-Arten, und Mrazek (1899) von einer Gregarine aus Rhynchelmis übereinstimmend berichten, daß die erste Mitose ausgeht von einem kleinen hellen Bläschen mit chromatischem Inhalt, - dem Micronukleus Cuénor'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 Dubosco (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 Arren nicht berücksichtigt, die zur Kenvermehrung die agunzlich verseibeitene Form der endegenen mültighen Teilung anwedene, wie sie von CATLIANY u. Massin. (1900- für Schenidium dargestellt und neuerlings 1997) in Beichst interseanter Weiss für die Meinzal dier Vertretter der Gattung Aggregate von Tit. Monory vorläufig mitgeteilt ist. Nur eine Art (das Weibehen von Aggregate electris ischeint sich an unsere Formen nazuschlieben.

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 zn verfolgen. Auf dem Stadium nämlich, auf dem die Karyosome bereits völlig ineinander geflossen sind, fand ich im Innern des Kerns nehen dem Restkörper ein Gebilde (Fig. 29), das ich wohl mit dem von Cuénor, Prowazek und Mrazek immer anßerhalb 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 färhbarem 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 derselhen 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 ühereinstimmt, also sehr klein ist im Verhältnis znm 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 ausgetreten, 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 üher 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 Chromatinhrocken noch nicht zu den bei späteren Teilungen auftretenden typischen fünf Chromosomen zusammengeflossen (Fig. 30),

Es fallt ohne weiteres auf. — auch Cufxor's Bezeichunng weist schon darauf hin — daß in der ersten Mitose des Kernes weitgebende Analogien zu den Kernverhältnissen der Infusioren vorliegen. Das helle Bläschen erinnert an den Mikronuklens, trotzdem es zunächst im Kern liegt, und der Karvosomrestkörrer au den Makronukleus: 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 den Makronukleus wieder reproduzieren können, so bildet hier bei Edinomera, wie wir sehen werden, jeder Tochterkern sein Karycsom 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 Haunt- und Nebenkern einzuzehen laben.

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 Untersnehung 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 Karvosome 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 Karvosome ausnahmslose Regel. Hinweisen möchte ich gleich hier daranf, daß eine Unterscheidung zwischen somatischen und generativen Kernen, wie sie Léger für Stylorhynchus entdeckte, hier nicht durchführhar ist, denn Kerne von größerem Umfang mit mehreren Karvosomen 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 Teilnngsperiode 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 Korschelt's 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 wirden, ließ schon eine Figur, die Léora und Drosocq über Pierocephalus davon gaben (1903), vermuten. Ich gehe zunächst auf die
Centrosome ein. Bei Pierocephalus charakterisieren sie Léora und
Dusocq (1903) folgendermäßen: ... présence d'un corpuscule
ceutral en forme d'un grain simple on 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
corpusenle se de double dans le commencement de la télophase." Abbildungen sind nicht gegeben.

Bei Stulorhunchus erwähnt Léger (1904) Sphäre mit Centriol im Innern, bei Gregarina ovata Schnitzler (1905) nur das färbbare 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 novau un cône surbaissé porte à son sommet un centrosome nunctiforme, ou mieux un centriole, d'où émanent de fines fibrilles radiaires. 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 snrface nucléaire." Dieser "cône d'attraction" rnndet 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 Echimonero kam ich zu folgendem Resultat, das ich an Mitosen der vier oder fünf ersten Teilungsperioden erhielt; die "cönes d'attraction" sind sehr stark ausgebildet und liegen in einer Delle des rubendem Kernes; die Centriolen, die Baasta, Löcza und Drusowals kleine stark fürbbare Körner bezeichnen, konnte ich als Bläschen mit chromatischen stambförmigem Inhalt erkennen, der sich zum Teil anch in dem Attraktionskoms vorfindet. Vor allem lag aber dies Bläschen in keiner Weise in letzterem dariu, sondern war him dentlich aberesetzt anfelagert (Fig. 31, 33). Dieser ganze Apparat teilt sich dann, im Gegensatz zu den Beobachtungen bei Pterocephalus 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 Ceutrosoms gibt keiner der genannten Forscher etwas an: ich habe von der ersten Teilung an bis zur Bildung der Gamceten von keinem ruhenden Kerne behaupten können, daß ihm das Centrosom fehle, möchte also für Echinomera wenigstens die Permanenz annehmen.

Die herangezogenen Angahen über die Centrosomverbältnisse der Gregarinen beziehen sich, wie man bemerkt, haupstächlich auf die Formen, bei denen die Mixos vorherrecht. Über andere Formen war bisber fast gar nichts bekannt, bis jetzt die sebon erwähente Mitteilungen Tim. Mosor's bei der Gattung Aggrogati die intertessantseten Anfachlüsse versprechen. Zum Beweise führe ich am besten die eigenen Worte Mosory's am seiner vorlängen Mitteilung (1907) na:

"Wir begegnen Formen, wo ein Körnchen die Funktion eines Centrosoms en der Teilung im Kern und verhält sich wie das Nuklecentrosom von Euglena und Adelea zennta (Keutrus-Monoru)

Bei anderen Arten sieht man das betreffende Centroson (Centriol) in Form eines Stibbena, das über den Kren wie der Stiel demer Binen mit seinem grüßten Teil nach außen vorragt, wieder bei anderen Arten ist ein typisches Centriol vorhanden, wie es bei den Metansen nicht beser ausgebület, as ein pflegt. Soviel ist sieber, daß die Centriolen ihre Entstebung überall ans dem Kern nehmen. Bei manchen Arten wird die Polstrahlung vom achromatischen Netz des Kernes, bei anderen vom Plassan selbst geliefert."

Die Teilungen selbst vollziehen sich in folgender Weise: im Anfang ist in der rubenden Kernen das Chromatin zum größten Teil
wandstandig gelagert, die vorhandenen Karyosome finden sich fast
immer an dem dem Centresoma entgegengesetzten Pole des Kerns.
Sofort wenn nun der Attraktionskomts sich geteilt hat, beginnt das
Chromatin sich in Fäden anzuorduen, die immer länger werden und
sich durch das ganze Kerninnere hindurchwinden. Es scheint nicht
der Fall zu sein, daß alle sich in eineu einzigen Faden vereinigen,
denn an der Basis des Komus sieht man immer mehrer freie Enden
dicht anliegen (Fiz. 36. Je mehr nun die Centrosome anf der Kernmembran an die Pole grieiten, desto mehr käuseln 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 augegeben: ich stelle sie in folgender Tabelle zusammen.

Art	Chromosomenzahl
Stylorhynchus longicollis	4
Gregarina ovata	4
Urospora lagidis	4
Gregarina aus Rhynchelmis (MRAZEK)	4
Pterocephalus nobilis	5
Echinomera hispida	ō
Monocystis aus Lumbricus (nach Curnot)	89
Aggregata jacquemeti (nach Moroff)	8?

Es fallt bei Echinomera und Merorepholus 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 Léora und Dunosco bei Pterocepholus nannten, wo sie es 1903 entdeckten, aber nicht näher auf seine Bedeutum eingingen. Bei Echinomera ist es, wie vorhin sehon angedeutet und in Fig. 37, 38 gut zu erkennen, bereits in der Äquatorialplatte dadurch bemerkhar, daß eins der Chromatinfädehen sich nicht verkürzt, sondern weit in das Kerniumere hineirangt, sielt dabei sogar etwas

um das neben der Äquatorialplatte liegende Karvosom herumschlingt. 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 Stulorhunchus die gewöhnliche Längsspaltung, wobei die vier freien Enden der beiden Tochterchromosome znletzt 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 Läuge der gauzen 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, mauchmal 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 Spnren der alten einhüllenden Kernmembran erkennen, die hier gewissermaßen die Kolle 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 aufügen über die Berechtigung des Namens "axiales" Chromoson. Léoza und Druosco nannten es deshalb so, weil sie bei Pterorephalus der Ansicht waren, daß es nieht 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 einsettig 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 aussüben, so muß der einseitige Widerstand des sich erst später telleuden 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, Orphania deuticauda nach de Sinéty, 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 ie 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 Pherocephalus darstellen. Sind dann die Tochterplatten weit genug auseinandergerückt, so bilden sich die Tochterkerne, auf die ich näher eingelen 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 Karyosome serwähnt wurde, trotzdem bei der ersten Mitose die Karyosome unch Abgabe von Substanz in den Restkörper zusammengeflossen nad 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. 40, 47, 48 dargestellt und verläuft in folgender Weise: das erste, was ich bemerken konnte, war eine staubformige Ausstrahlung von Chromatin aus den Karyosome eines großen Kerns

etwa in der vierten Teilungsperiode; die Karyosome waren in der Zweizahl vorhanden, das Chromatin zum größten Teil noch wandständig gelagert, aber der Attraktionskonns zeigte bereits die Polstrahlungen (Fig. 34). In Kernen mit einem Karyosom konnte ich das mit solcher Dentlichkeit 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 Karvosom mehr uud 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 kanu zwischen den Tochterplatten höchstens noch manchmal eine fadenförmige Anordnung einzelner Körnchen wahrnehmen (Fig. 45).

Dann bilden sich ans 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 Dubocso vermuteten für Pterocenhalus 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 anch der neue Kern wieder mit einem Karvosom (Fig. 49) versehen, und der Vorgang wiederholt sich, wie gesagt, bei ieder Mitose. Es ergibt sich auch ganz natürlich, weshalb das Karvosom

immer entgegengesetzt dem Centrosom gelagert ist; L£63% und Drosoco 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 Tbeorie des Nikleocentrosomas bei dem Karyosom der Coccidien. Die Spindel eines großen mit zwei Karyosomen versebenen Kernes (Fig. 35) zeigt dieselben Verhältnisse, wenn auch das unpaære 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 Reskforper 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 zumächst ganz, was wohl bedingt ist durch die überwiegende Masse der während der ganzen vegetativen Periode aufreseneicheren Karvosombestandteile.

Ehe ich fortdare, möchte ich kurz auf die Untersuchungen über das Verhalten des Karyosoms während der generativen Periode bei anderen Gregarinen eingehen. Es ist zunächst durcbaus 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 hichste bei Gregarinen vorkommende Differenzierung der Mitose vor uns haben, einen kurzen Überblick über diese Verbältnisse zu geben, zumal das bisher noch nicht gesebeen ist – unr einmal (1900), sweit es damals möglich war, von Cartlern und Meszut. in einer Arbeit über Seiendium, das die am tiefsten stehend Methode der Kernvernehrung aufweihung.

Mitosen sind sehr häufig: man findet sie bei Stylorhynchus longioilis (Léole 1994), Pterocephalus nobilis (Léole 1994), Pterocephalus nobilis (Léole nd Dur. 1993), Gregorina ordus (Sulvitzuke 1995), Momogystis austidiae (Sulvitzuke 1995), Momogystis austidiae (Sulvituke 1995), Momogystis austidiae (Sulvituke 1996), Momogystis austidiae (Sulvituke 1999), und wohl auch bei der Feredamine aus Rhynchelmis (Muszuk 1899), und wohl auch bei der Pseudomonocystidee Schaudinella henlace (Nussnarm 1993). Die erste Abweichung davon wurde bei der Coelomgregarine der Grille Diploguist major (Cuxtos 1991) festgestellt; trotzelm 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 Monocustis 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 eudogene 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 Kerns 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 kanm noch vergleichen läßt. Das große Einzelkarvosom zerschnürt sich in viele kleine Teilstücke. wovon jedes einen Teil des Chromatins des alten Kerns 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 Dubosco'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 Schaudens, des Entdeckers der multiplen Kernteilung, hinweisen, in der er verspricht, multiple Kernteilung auch bei den Gregarinen des Lithoblusdarmes nachzuweisen (Coccidium schuberai, 1900).

Nicht minder mannigfaltig ist das Verhalten der Karvosome in den Geschlechtskernen: man kann da scharf zwei Gruppen nnterscheiden, die sich auch, soweit man wenigstens ietzt zu erkennen vermag, einigermaßen der systematischen Gruppierung einfügen. Die einen besitzen in ihrem generativen Kern gar kein Karvosom mehr, es ist bereits verschwanden bei der ersten Mitose in der Cyste, die anderen dagegen verlieren es während ieder 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 Diplocustis 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 nntersucht ist von ihnen Stylorhynchus longicollis von Léger. Bei dieser Form ist noch ein zweifaches Verhalten möglich: sind die Karvosome in der Mehrzahl vorhanden, wie in den somatischen Kernen der Cyste, so werden sie bei der Mitose zu gleichen Teilen anf die Tochterkerne verteilt, verschwinden also nicht, oder aber sie werden ins Plasma ausgestoßen und dort aufgelöst, wie das die Regel ist für das eine Karvosom 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 Pterocephalus nobilis, die sich wahrscheinlich an Echinomera hispida anschließt, da auch bei ihr das unpaare Chromosom auftritt und das Karvosom 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

Archiv für Protistenkunde. Bd. 1X.

stärkere oder spiralig gedrelte Spindelfasern. Und drittens endlich erwählt Makzar (1898) bei seiner Gregarine aus Blynchelmis, daß das in der Einzahl vorhandene Karyosom während der Mitose aufgelöst wird. Die Chromosome sind bei dieser Form wie Stylorkynchus in der Vierzahl vorhanden und alle gleich ausgebildet — es hat sich also ein fünftes Chromosom, dem wie Pterocephalus und Echimomera die Aufgabe der Karyosombilding zukommt, nicht herausgebildet — vielleicht wird das noch von bestimmten Teilen jedes der vier Chromosom 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 Legen 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 anßen 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 Umrisse 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 Kernkoningation 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 Monocustis ascidiae auch ein Austausch von Plasmabestandteilen im Beginn der Aneinanderlagerung entdeckt, und man kennt durch die Arbeiten von Caullery und Mesnil (1900) und Nusbaum

(1903) jetzt alle Übergänge von Gametenbildung ganz freier Individuen, nnr zeitweiser Znsammenlagerung, bis zur hohen Differenzierung der Cystenbildung bei den Dactylophoriden. Schaudinnella 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 Hanptgrund 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 Ausbildnng der sog. "Pseudokyste latéral" zur Ansschleuderung der Sporen.

Die Kerne, die sich währenddes 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 Restkörner der Karvosome ist inzwischen ganz verflüssigt, und die Wolke chromatischen Stanbes, die bei der Auflösung der ersten Kernmembran ins Plasma trat, hat sich über das ganze Innere verbreitet und sich schließlich als ganz ebenmäßige 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 nennten 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 vorauf gehen, wie es Léger und Dubosco 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 augelangt 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 dass Plasma verbreiten, und zwar innerhalb dieser Partien so, daß sich die Kerne nach der Teilung überall gewissernaßen 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 gebrancht, 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 schätznngsweise Zählung vergewissern, daß nur eine Mitose iedes 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 anseinanderrücken, 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 α und α' in Fig. 50 durch Teilung ans 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.) mitten zwischen und parallel den beiden Wänden der Tochterkerne. Es soll nun erreicht werden, daß zur Bildnug 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 do). Ehe dann die Teilung bei d. (Fig. 50 und 51) ganz durchgeführt wird, vertiefen sich die kleinen zickzackförmigen Einschnürungen um ieden Kern herum (Fig. 51) bis zu ihr hin, und so sind in der Tat die Eier entstanden, ohne daß irgendwo nur eine Spar von Plasma zarückbleibt 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 fertiggestells ind, und von der Teilungsebene d_i fortrücken, wiederum alternierend, wie vorher ihre Kerne lagen, zwischeneinander schieben — nach entgegengesetzten Richtungen über die Teilungsebene d_z hinaus. Zweck ist die Verkettung der Sporen, auf die nachher einzeranzen wirt.

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 Karysosom bemerkbar und an seinem distalen Pol das Centrosoma, wie es scheint, immer noch dem Attraktionskonns anfsitzend. Das Chromatin ist wieder wandständig. Der ziemlich starke Größenunterschied der Karysosom in Fig. 50 und 51 ist nicht ganz typisch, da anch die Kerne etwas größer und überhaupt die Karysosome in verschiedenen Gyent verschieden größ sind. Trotzdem muß dahigestellt bleiben, ob nicht doch eine gewisse Verkleinerung des Karysosoms in den Eiern zustande kommt entweder durch Abgabe von Chromatin oder durch festere Zusammenlagerung. Die relativ große Plasmamasse des Eis ist stark wabig gebant und es sind auf den Wabenwänden immer kleine durch Eisenhämatoxylin intensiv färbbare Körnchen vertellt.

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. Einigermaßen 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 Ohjektträger sehr fest, worauf man wie bei einem Schnitt verfährt.

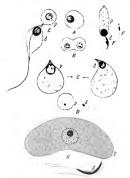
Von der Entwicklungsweise der Eier unterscheidet sich die der Spermatozoen sofort dadurch, daß der Plasmakörper des Männchens fast völlig erhalten bleibt (Fig. 27), während der des Weibchens restlos in die Oogenese eingeht. Man sieht, wie schon erwähnt, die männlichen Kerne zunächst an der Peripherie des Männchens oft in mehreren Schichten ühereinander gelagert, und ich konnte auf einem Cystenstadium, in dem die Eier fast der Vollendung nahe waren, folgenden Ban 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 Karvosoms, das ebenso wie bei den jüngeren Tochterkernen der Cyste das Bestreben hat, sich an den diesem Körnchen entgegengesetzten Pol des Kernes zu lagern. Das Karvosom 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 Aufschliß über die innere Struktur geben, zeigt bereits die Gestaltung, 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 Karvosom ist nichts mehr zu sehen. Man darf der Menge des vorhandenen Chromatins nach vermnten, daß es sich ganz unter das andere Chromatin aufgelöst hat. Dagegen ließen sich die Centrosomen wieder feststellen, nnd zwar, wie ich mit ziemlicher Sicherheit behaupten kann, in der Zweizahl 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 anch 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. 67f).

Was Léger und Duboscq von den Spermatozoiden des Pterocenhalus nobilis mitteilen konnten, ist von meinen Beobachtungen etwas. wenn auch nicht prinzipiell verschieden. Die Länge geben sie auf 7 μ an, während sie bei Echinomera höchstens 5 μ 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 vorbandenen 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. 64a, 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 binaus zu verfolgen vermochte: vielleicht ist eben die Schwanzgeißel durch die undulierende Membran ersetzt. Zu bemerken ist, daß auch L£6ek und Druosco 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 nm 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. Mauchmal 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 Plas ma des Makrogameten selbst nie sah, daß wie bei
Ptercoephalos 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 Plasma-Körper eine Hülle – entsprechend der Sporoduktenbille der Gattung Gregorina – 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 Ausführung der Befruchtung muß sie also von ihnen durchbrochen werden. Ein Grund dafür ist vielleicht die Verhinderung der Verschnetzung von unreifen Elementen, die ohne sie an den Berührungsstellen 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 Lüdes männlichen Körpers liegen, wo sie degeneirieren (Fig. 63).

Das wäre der Geschlechtsprozeß bei Echinomera: zieht man den wahrscheinlich ganz analogen von Pterocephalus noblik hinza, so wird man sagen müssen, daß die Gregarinen in der Familie der Dactylophoriden eine Höbe 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 bisberigen Stand der Untersuchungen 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. Mam wird erkennen, das Alle möglichen Übergänge



Textfig. 2. Verschiedene Gametenformen.

Fig. A.-F. Zusammenstellung der Hanpttypen der Gameten bei Gregarinen.

Α.	Einer Monocystis-Art des Regenwurms (nach Curnor)	Teogramie
В.	Gregarina ovata (nach Schnitzler)	Isoganiie.
c.	Urospora lagidis (nach Brasil))
n	Schaudinella haulege (nach Nunnaru)	l

E. Stylorhynchus longicollis (nach Leger)
F. Pterocephalus nobilis (nach Duboscq n. Leger)
F'. Spermatozoid von Echinomera hispida

Fig. G. Anisogamie bei Coccidium sehubergi (nach Schaudinn).

Anisogamie.

bis zu ihnen hin vorhanden sind: bei den Monocystis-Arten des Regenwurms (Textfig. 2A) ebenso bei Monocystis ascidiae und Gregarina orata (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, nnd 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 Stulorhynchus (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 anch 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

³ Von höchstem Interesse werden in diesem Zusammenhange Untersuchungen Tin Monory's sein, die sich nech vorländigen Mitteilungen and die Gattung Aggregate beziehen. Bereits 1906 charakterisierte Monory die Spernatozoide von Aggregate beziehen. Bereits 1906 charakterisierte Monory die Spernatozoide von Bereits von 1 n in vie Echsionnera eine undmlierende Membran und eine Endgeißelbestitzen sollen; der Kern immet vend die Häfte der Länge ein. Darnach scheinen auch die Spernatozoide wie die ganzen Formen überhangt eine gewisse Mittelstellung zwie-been Occeliden und Gregarinen einannehmen.

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 "Fpuration nucléaire" nach Siedlecki als eine Reifungserscheinung ist, blieb bisher dahingestellt. Nur bei einer Form, Gregarina orata ist von Schnttzler (1905) eine Reduktion durch Mitose festestellt.

Ich möchte zunächst die bei Echinomera gefundenen Tatsachen anführen. Eine Reduktion dnrch 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 ia bei dessen Größe auch nicht schwer hält. Anch Léger and Dubosco konnten das für Pterocephalus und Stulorhynchus mit ebensolcher Sicherheit behaupten, beschreiben dafür aber bei Pterocephalus eine ganz eigenartige "reduction 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 anch bei Echinomera hispida derselbe Prozeß sich abspiele, denn ich besaß eine genügende Anzahl von Präparaten, die mir dieselben Bilder lieferten, wie sie LEGER und Dubosco geben; schließlich aber fiel es mir auf, daß sie auf Schnitten nie zu finden waren, sondern stets nnr, wenn ich die Eier in einen Tropfen physiologischer Kochsalzlösung ausstrich und nach schwachem Räuchern in Osminmsäuredämpfen antrocknen ließ. Ich zweifle nicht daran, daß das heranstretende 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 anftretenden Chromatin zu unterscheiden, in der Weise verfahren, daß man die Durchfärbung des Schnittes mit Eisenhämatoxylin sehr lange Zeit dauern läßt, und dann außerordentlich statk differenziert; una wird dadurch immer erreichen köunen, daß das Chromatin wieder völlig farblos wird, aber es wird schwer sein, dem Karoysom 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 Karyosomesten 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 Förm nicht mehr auftritt, sondern, wie bereits beschrieben, erst im Darm des Wirtstieres wieder gebildet wird.

Einen entsprechenden Vorgang hat Léors auch für das Karyosom der Makroganneten von Stylorhunchus longiodilis nachgewiesen: das im Anfaug zentral liegende Karyosom rückt an die Kernmembran, die sich öffnet, und entsendet von dort aus ins Plasma einen Tell-seinsbatsanz durch Abschnürung. Eine typische chromatische Heduktion aber bestreitet er für diese Form ebenso wie für Pterocephalus. Hinwisen möchte ich darauf, daß ama für Echnomera 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 kaun: dem für diese beitelm 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 Occidien zum Vergleich heranzuziehen; denn einmal sind diese doch unzweifelhaften Verwandten der Gregarinen infolge günstigerer Bedingungen für das Studium viel genauer durchforsetht und dann bieten sich in der Tat sehr brauchbare Vergleichsmomente. Es kommen für die Reifungsvorgänge eigentlich nur Austoßungen 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 uoch nicht treffen können, vielmehr schwankt man — ebenso wie bei den Gregarinen selbst — noch zwischen den beiden Möglichkeiten, daß die Ausstoßung nur eine Kernreinigung (Epuwation

nucleaire nach Siedlecki) oder eine Reduktion sein kann. Jedoch ist darauf hinzuweisen, das 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 mesnitii (Siedlecki 1905) nad die vielfach vorkommende Verschmelzung des gesanten Chromatins mit ihm.

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

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

Tritt Siedlekk (1905) dennoch für den Gedanken einer Kerneinigung ein, weil das ansgestoßene Karyosom bei einigen Formen (Cürgotropha mesnilii) wegen seiner beherrschenden Tätigkeit in der Wachstumsperiode sich als vegetative Sübstauz erwiesen habe, so mnß man daraf aufmerksam machen, daß oder schließlich anch das Karyosom, zum mindesten, um vererbt werden zu können, eine gewisse Grundlage an generativer Sübstanz besitzen muß. Ein gutes Beispiel dafür ist wieder Echimomera, 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 Sübstanz, auftritt. Ähnliches ist bei Sülgerhynchus longicoliis der Fall, wo unbedingt das Karyosom während der Mitosen der generativen Kerne in einem oder allen der vier Chromosome vorhauden sein muß, da es in jedem Tochterkern zu konstatieren ist.

Von prinzipieller Bedeutung aber für die Frage auch bei den Gregarinen sind die Worte Schaudts's (1900) in seiner berühmten Arbeit über Coccidium schubergi: "Ich glanbe, daß wir (über die Frage der Kernreinigung oder Kernreinktion) gar nichts aussagen Können, wir wissen nur, daß bei den bisher untersachten Coccidien vor oder nach der Befruchtung ein Teil des Kernes zugrunde geht, d. h. die Kernsubstanz wird verringert, moh mr 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 Rednktion 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 Chromatinausstoßung 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 Keruteilung 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 nnterscheiden, 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 daranfhin 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 iedenfalls einen Dnalismus des Kernchromatins vor uns, and 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 ansgetretene Chromatin verhält, wohl aber macht er darauf aufmerksam, daß zwischen den nachher auftretenden generativen Kernen einzelne der Lage. der Größe, dem Teilungsmodns und dem Karvosominhalt nach unterschiedene Kerne zu finden sind, die bei Beginn der Gametenbildung degenerieren. Das ist nach Schauding die vegetative Komponente des Kerndualismus bei Stulorhunchus, die demnach ebenfalls in Kernform auftritt. Nicht berücksichtigt ist dabei das aus dem ersten Kern ausgetretenen Chromatin, das bei den anderen Formen - ich beschränke mich auf die typischen Fälle bei Gregarina ovata, Pterocephalus and 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 Karvosomrestkörpern oder einem großen. Kann man diese gesamte ansgestoßene Chromatinmasse unter dem Namen eines veretativen 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 ansgetretenen Chromatins ganz entgegen dem Verhalten typischen Chromatins verflüssigt wird. das andere dagegen wie ein echtes Chromidium immer feiner stanbförmig 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 Makronuklens der Infusorien, der bei ihnen als die vegetative Komponente des Kerndualismus augesehen wird, denn er verflüssigt sich in derselben Weise wie die Karvosomrestkörper 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 Karvosomausstoßung - 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 Karvosomreste in gewissem Sinne als zum vegetativen Chromidinm gehörig betrachtet werden dürfen, dagegen aber die Tatsache, daß bei Stylorhynchus ebenfalls solche Ausstoßungen 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 verwicklicht sind: es kann die vegetative nud generative Komponente des Kerndualismus in Form typischer Kerne auftreten, oder nur die letztere und dann die erstere in Form eines Chromidiums.

Bildung und Zerstreuung der Sporocysten.

Sofort nach der Befruchtung bildet sich um das Ei die erste Hille, die sogenante Exospore, und nach enliger Zeit teilt sich der vorhandene eine Kern in zwei, wahrscheinlich durch Mitose, was aber infolge der Hulle 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 hänfigsten, die man findet (Fig. 58). Es bildet sich währendes die Endospore, und in der Regel beginnt jetzt auch oder hat bereits begonnen die Verfärbung des in seiner Gesamtheit birnförmigen Sporeninhaltes der Cyste, der immer noch den Raum des früheren weiblichen Tieres der Cyste einnimmt. Während der männliche Restkörper bis zum Schuld milchweiß bleibt, farbt 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 ningeben, die besonders stark an deenn hetvortritt, die direkt nnter der Cystenhaut liegen: die Schwarzfärbung wird deswegen wohl als eine Interferenzerscheinung anzusehen sein. Festgestellt ist sie außerdem bisher bei den Dactylophoriden-Gattungen Rhopalomia, Pterocephalus und Dactylophora. Inzwischen hat sich auch die Reifung der Sporozoite im Innern der Sporozyste 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 abgeschuürt, die spindelförmige Gestalt annimmt. Der Kern lietzi ledesmal am distalen Pol.

Das Gesetz der Richtung der Teilungsachsen im befruchteten Ei ist so, daß die Ax eder ersten Teilung zusammenfallt 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 Sporozyste.

Ganz ist das Plasma bei der Bildung der Sporozoite nicht verbrancht worden, sondern in der Mitte der Sporozyste zwischen den beiden polwärtsgelagerten Bündeln von je vier Sporozoiten liegt ein kugelformiger Restkörper mit einigen stark liehtbrechenden Tröpf-chen im Innern. Ein Tröpfchen von ungefähr denselben Lichtbrechungsvermögen, aber bedeutenderer Größe ist dem einen Pol der Endospore angelagert (Fig. 59).

Die Form der ganzen Sporocyste ist im allgemeinen noch immer walzenfürmig 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 Beschäffenheit, 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 berihren, wie im nachstehenden Schema (Textifig. 3) angedeutet. So wird es ermöglicht, daß sie sich nachher beim Auseinanderziehen in Ketten anordnen.

Die Zerstreuung der Sporen aus der Cyste selbst geht durch einen schr sinnreichen Mechanismus vor sich, die bereits erwähnte "pseudokyste lateral", wie sie Leßer (1892) in einer Zusammenstellung der verschiedenen Arten der Sporenzerstreuung der Gregarinen nennt. Im ganzen wären nach ihm vier Typen zu unterscheiden, die einfachste



Textfig. 3. Schema der Sporenverkettung bei Echinomera hispida.

bei den Menosporiden, Acanthosporiden nnd Actinocephalden, bei denen der Restkörper der Syzygiten zwischen die Sporen verteit ist und durch Qnellnng die Höllen zerreißt; dann die Sporodnkte bei den Gregariniden, deren Restkörper sich in Form einer Hohlkugel an die Cystenhülle lagert nnd dort die sporoduktenbildende Hant nm sich ausscheidet. Schließlich in den beiden anderen Fällen die Bildnng der Pseudocyste, die bei den Stylorhynchiden in

der Weise entsteht, daß der Restkörper des Männchens und Weibehens mitteinander zu einer das Centrum der Cyste einnehmenden Kngel verschmelzen und sich mit einer Haut ningeben. Bei den Dactylophoriden dagegen ist an ihrer Bildung nur der kalottenförmige Restkörper des Männchens beteiligt, und die Penodocyste liegt demaach nicht in der Mitte, sondern seitlich. Ihre eigentümliche Wirksamkeit ist von Löczus beobochlet worden bei Rhopalomia geophili (1893) net Petroczybalus nobilis (1902), die sich beide ganz gleich verhalten sollen.

Bei Echinomera spielte sich der Vorgang in der Weise ab. daß zunächst die beiden änßeren Cystenhüllen 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 Cystenhüllen 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 Pseudocystenhaut hat an dieser Stelle einen bemerkenswerten Ban, 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 bervorrufen, 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 Leger zustimmen müssen, wenn er diese Kettenbildung auf die Ausdehnung der zwischen den Sporen ausgeschiedenen Lufthülle 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 hänfig mit den Mundwerkzengen zu reinigen, gelangen sie ohne Schwierigkeiten auch in den Darm.

Dort werden die Sporozoite frei, nicht indem sich die Hüllen unter Einwirkung des Darmsaftes anflösen, 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 mnß, 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 Entwicklungscyklus 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. Korschelt in so anßerordentlichem Maße schuldig bin, hier auszusprechen. Ebenso sage ich den Herren Privatdozent Dr. Meisenkemke und Dr. Tönnfors für Ihr förderndes Interesse meinen Dank.

Marburg, Dezember 1906.

Literaturverzeichnis.

- Berndt, A: Beitrag zur Keuntnis der im Darm der Larve von Teuebris molitor lebenden Gregariuen. Arch. f. Protistenk. Bd. I Heft 3 1902.
- Brasil, L.: Contributiou à la connaissance de l'appareil digestif des Anuélides polychétes. Arch. de Zool. exp. et gén. Série IV Vol. II 1904.
- -: Recherches sur la réproduction des Grégarines monocystidées. Arch. de Zool. exp. et gén. Série IV Vol. III 1905.
- BUTSCHLI: Protozoa iu Bronn's Klassen und Ordn. des Tierreichs 1880—1882.

 CAULERRY et MESNIL: Sur une Grégarine coelomique présentant dans son cycle
- évolutif une phase de multiplication asporulée. Comptes Reud. de la Soc. de Biol. Vol. 50 1898.

 : Sur quelques parasites internes des Anuélides. Travaux de la Stat. 2001.
- Sur que que parasites internes des Amenides. Fravaix de la Stat. 2001.
 Winereux (Miscellau, dédlees au Prof. A. Giard). Paris 1899.
 —: Sur uu mode particulier de division nucléaire chez les Grégariues. Arch.
- d'Anat. microsc. Vol. 3 1900. Cecconi, J.: De la Spornlation de Monocystis agilis. Arch. d'Auat. microsc. Vol. 5
- 1902/3.

 Cugnor. L.: Evolution des Grég. coelomiques du Grillou domestique. Compt. Rend.
- de l'Acad, des Sci. de Paris Vol. 125 1897.

 -: L'épuration nucléaire au debut de l'Ontogéuése. Compt. Reud. de l'Acad. des Sci. de Paris Vol. 125 1897.
- Recherches sur l'évolutiou et la conjugaison des Grégarines, Arch. de Biol. Vol. XVII 1901.
- CRAWLEY, H.: The progressiv Movement of Gregarines. Proceed. of the Acad. of Natural Sci. Philadelphia 1902.
- Dogiel: Beiträge zur Kenntnis der Gregariueu. I. Cystobia chiridotae. Arch. für Protistenk, Bd. VII Heft 1 1906.
- Drzewecki: Über veget. Vorgänge im Kern uud Plasma der Greg. des Regeuwurmhodens. Arch. für Protistenk, Bd. III 1904.
- LAVERAN et Mésnil: Sur quelques particularitées de l'évol. d'uue Grégarine. Compt. Rend. de la Soc. de Biol. Paris Vol. LII 1900.
- LEGER, L.: Thèses présentées à la Fac. des Sci. de Paris 1892.
- —: Sur quelques types norveaux de Dactylophorides de la Région méditerranéenne. Travaux de la Stat, zool. de Wimereux (Miscell. biol. dédiées au Prof. A. Giamp 1899.
- -: La réproduction sexuée chez les Stylorhynchus. Arch. für Protistenk. Bd. III

- de Parasitologie Vol. VI 1902.

 : Les éléments sexuels et la fécondation chez les Pterocephalus. 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 réproduction sexuée chez Pterocephalus. Arch. de Zool. exp. et gén.
- Série IV Vol. I Notes et Revne 1903.

 -: Nonvelles Recherches sur les Grégarines et l'Epithelinm intestinal des
- Tracheates. Arch. für Protistenk. Vol. IV 1904.

 : Sur l'evolution 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 Societé 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 Natnrgesch. 59 I 1893. Moropp. Th.: Sur l'évolution des prétendues Coccidies des Céphalopodes. Compt.
- Rend. de l'Acad. des Sciences de Paris Vol. CXLII No. 11 1906.
- —: Bemerkungen üher den Kern der Aggregata Frenzel. Zool. Anzeiger Vol. 31 1907.
- -: Untersnehnigen über Cocc. Arch. für Protistenk. Vol. VIII Heft 1 1906.
- MRÁZEK, M.: Studia o Sporozoich J. Děleni jaderné a sporulace Gregarin. Vorläuf. Mitteil. in Sitzungsber. k. böhm. Ges. Wiss. 1899 No. 35.
- NUSSBAUN, J.: Über die geschlechtl. Fortpfl. einer im Darmkanale von Henlea leptodera Vejd. schmarotzende Gregarine Schandinnella henleae mihi. Zeitschr. für wissensch. Zoologie Vol. LXXV Heft 2 1903.
- Pähler, F.: Morphologie, Fortpfl. nnd Entwickl, von Gregarina ovata. Arch. für Protistenk. Bd. IV 1904.
- PROWAZEK, S.: Zur Entwicklung der Gregarinen. Arch. für Protistenk. Bd. I 1902. PRANDTI, H.: Konjugation von Didinium nasutum. Arch. für Protistenk. Bd. VII Helt 1 1906.
- SCHAUDINN, F.: Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb. Bd. XIII Hett 2 1900.
- Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. Verhandl, der dentsch. zool. Gesellschaft 1905.
- SCHMEIDER, A.: Sur quelques points de l'histoire de genre Gregarina. Arch. de Zool, exp. et gén. 1873.

 —: Contribution à l'histoire des Grégarines des Invertéhr. 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.

 Signlecki, M.: Über die geschlechti, Verinehrung 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 Konjngation und Sporenbildung hei den Gregarinen. Arch. für mikrosk. Anatomie Bd. XXXVII 1891,

Tafelerklärung.

Tafel IX.

	Fig. 1-	9. Ontogenie	von Echinome	ra hispida.	Konservie	rung: Fa	EMMING-	
sche	Lösnng.	nng. Färhung: Eisenhämatoxylin mit Bordeanxrot. Vergr. ca. 2350.						
	Fig. 1. Festsetzen des Sporozoiten an das Darmepithel. Alter: 1 und 15 Standen.							
	Fig. 2.	Entstehning d	es Karyosoms.			15		
	Flg. 3.)					15		
	Fig. 4.		Entstehung des Epimerits und gleich- zeitige Kernwanderung.		60			
	Fig. 5.	Entstehn		s und gleich	1- 2	109	,,	
	Fig. 6.			,	185	77		
	Fig. 7.		71	etwa 10-1	11 Tage.			
	Fig. 8.			,	2 1	Wochen.		
	Fig. 9.	Entstehung d	es Protomerits.			3		
	Fig. 10.	Reife Greg	arinen mit chro	ma- f Kon	servierung	: HERMAN	s'sche	

Fig. 11. / toiden Plasmaeinschlüssen. \ Lösung. Vergr. 650. Fig. 12. |
Fig. 13. | Kerne der reiten Gregarinen. | Konservierung: Flasmasio'sche Lösung. Vergr. 1000. Fig. 15. |
Fig. 15. | Chromatoide Plasmaeinschlüsse. | Konservierung: Flasmasio'sche Lösung. Vergr. 2350. |
Konservierung: Flasmasio'sche Lösung. Vergr. 2350. |
Konservierung: Flasmasio'sche Lösung. Vergr. 2350. |
Konservierung: Flasmasio'sche Lösung. Vergr. 2350. |
Konservierung: Flasmasio'sche Lösung. Vergr. 2350. |
Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Konservierung: Flasmasionschlüsser. | Kons

Fig. 16. Chromatoue Flasmaeinschusse. Lösung. Vergr. 650.
Fig. 19. Kern einer Gregarine knrz vor der Encystierung. Konservierung:
Hamansy sche Lösung. Vergr. ca. 900.
Fig. 20. Kern einer Gregarine während der Encystierung. Konservierung:

ZENKER'sche Lösung. Vergr. ca. 900. Fig. 21. Karposonwerdinderungen vor der ersten Mitose. Konservierung: ZENKER'sche Lösung. Vergr. 1000.

Tafel X.

Fig. 22—28. Gesamtühersicht üher die Entwicklung der Gameten in der Cyste. Konservierung mit Flemmino'scher, Zenken'scher oder Duboscy'scher Lösung. Vergr. 200.

Fig. 29. Kern mit Mikronuklens nnd Karyosomrestkörper. Zenker'sche Lösung. Vergr. 1000.

Fig. 30. Erste Mitose (komhiniert ans 2 Schnitten). Zenken'sche Lösung. Vergr. 1000.

Fig. 31. Attraktionskonus mit Controsom. \ Konservierung: Subl.-Alkohol-Fig. 32. Teilning derselben. \ \ Eisessig. Vergr. ca. 2850.

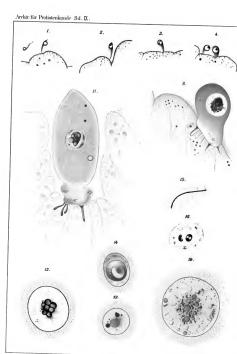
Fig. 33. Junger Tochterkern. Konservierung: Snhl.-Alk.-Eisessig. Vergr. 2350.
Fig. 34. Ansströmungen von Chromatin ans dem Karyosom. Konservierung:

Subl.-Alkohol-Eisessig, Vergr. 2350.
Fig. 35. Mitose. Konservierung: Subl.-Alkohol-Eisessig. Vergr. 2350.

Fig. 36—49. Mitosen der Tochterkerne — Anflösung des Karyosoms nud Nenentstehung desselhen aus dem unpaaren Chromosom. Konservierung: Duboscy's Lösung. Vergr. 2350.

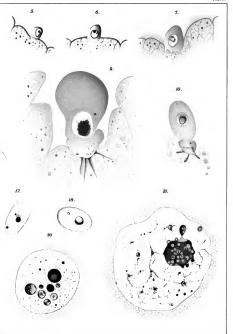
Tafel XI.

- Fig. 50. Vorstadien der Eibildung. Konservierung: Flemmino'sche Lösung. Vergr. 2350.
- Fig. 51. Vorstadien der Eibildung. Konservierung: Flemming'sche Lösung. Vergr. 2350.
- Fig. 52, 53. Fertiges Ei. Konservierung: Flemmino'sche Lösung. Vergr. 2350. Fig. 54. Rednktion 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: Dunosco's Lösung. Vergrößerung 2350.
- Fig. 57. Sporocyste mit 2 Kernen. Konservierung: Zenken'sche Lösung Vergr. 2350.
- Fig. 58, Sporocyste mit 4 Kernen. Konservierung: Flemming'sche Lösung. Vergr. 2350.
- Fig. 59. Sporocyste mit 8 Sporozoiten nnd dem Restkörper. Kombiniert nach dem Leben nnd nach Schnitten. Vergr. 2350.
 - Fig. 60. Anfspringen der Exospore im Darmsaft. Vergr. 1200.
 Fig. 61. Sporenketten. Nach dem Leben.
- Fig. 62. Im m\u00e4nnlichen Plasmak\u00f6rper be\u00e4ndliche Vorkerne der Spermatozoide. Konservierung: Zenken'sche L\u00f6snng. Vergr. 2350.
- Fig. 63. Im männlichen Plasmakörper zurückgebliebene Spermatozoide. Konservierung: Hermann'sche Lösnig. Vergr. 2350.
- Fig. 64a-f. Spermatozoide in der Entwicklung. Austrich konserviert in Zenken scher Lösung. Vergr. 2350.

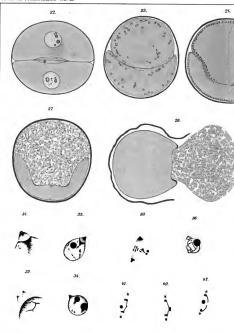


Schellack gez



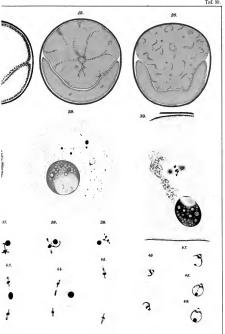


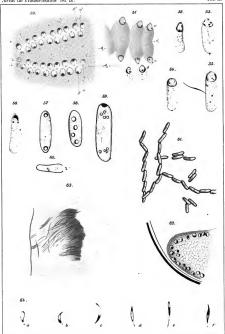
Technology and the second



Schellack gez.

Ver., v. Gustav Fisa





Schellnek or

Delice 11. Margan ac

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