

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Beobachtungen über vegetative, degenerative und germinative Vorgänge bei den Gregarinen des Mehlwurmdarms.

Von

Sergius Kuschakewitsch (Odessa).

(Hierzu Tafel XIII—XVI und 12 Textfiguren.)

Als Objekt der vorliegenden Beobachtungen haben mir die Gregarinen gedient, die im Darne der Larve von *Tenebrio molitor* (Mehlwurm) ihren Sitz haben. In den letzten Jahren wurden dieselben Tiere zweimal untersucht. BERNDT (1902) hat den Lebenscyclus von *Gregarina cuneata*, *Gregarina polymorpha* und *Gregarina steini* verfolgt. Ihm haben wir eine ausführliche Zusammenstellung der Beobachtungen der früheren Forscher, welche sich mit den Mehlwurmgregarinen beschäftigt haben, zu verdanken, was mir jetzt die Mühe einer historischen Einleitung erspart. LÉGER und DUBOSQ (1904), indem sie dieselben Gregarinen nachuntersuchten, haben gezeigt, daß BERNDT unter dem Namen von *Gregarina polymorpha*, außer dem richtigen Vertreter dieser Art, noch eine zweite selbständige Form beschrieben hatte, die von ihnen mit dem Namen *Steinina ovalis* belegt wurde. Die französischen Forscher haben die ersten vegetativen Stadien von *Gregarina cuneata* und *Steinina ovalis* hauptsächlich untersucht, und zwar das Eindringen des Sporozoiten in die Epithelzelle und seine Umwandlung zu dem erwachsenen Sporonten.

Ich habe ebenfalls in dem Darne der Mehlwürmer, die mir Vogelhändler in München geliefert hatten, die vier oben erwähnten Arten gefunden: *Gregarina cuneata* (F. ST.), *Gregarina polymorpha*

(HAMM), *Gregarina steini* (BERNDT) und *Steinina ovalis* (F. ST.). Die letztere Form war immer sehr schwach vertreten und verschwand zeitweise ganz und gar; deshalb konnte ich sie bei meinen Beobachtungen nicht berücksichtigen.

Untersuchungsmethoden.

Als Fixierungsflüssigkeiten habe ich die SCHAUDINN'sche (Alkohol-Sublimat-Essigsäure) und die CARNOY'sche (Alkohol-Chloroform-Eisessig) am besten gefunden. Für die Beobachtungen an vegetativen Stadien wurden Ausstrich-, Total- und eventuell auch Schnittpräparate angefertigt. Die Cysten wurden in lebendigem Zustande sowie an Präparaten, die auf verschiedene Weise angefertigt waren, untersucht. Gute Totalpräparate haben mir für das Verständnis der Grundzüge des Entwicklungsgangs der Cyste den größten Dienst geleistet, und die Behauptung von BERNDT, daß an solchen Präparaten nur das Vorhandensein von zwei Individuen in jeder Cyste sich konstatieren läßt, hat sich als unbegründet erwiesen. Für die Untersuchung der Einzelheiten wurden die vorher in toto durchmusterter Cysten in Schnitte zerlegt oder in Nelkenöl zertrümmert. Eine sehr ausgiebige Methode, um in kurzer Zeit eine Menge von lehrreichen Präparaten anzufertigen, ist das von LÉGER (1904) angewandte Zerquetschen der lebendigen Cysten auf einem Deckgläschen, deren rasches Fixieren und weiteres Behandeln nach Art von Ausstrichpräparaten.

Unter natürlichen Bedingungen ist die Entwicklung der Cysten im Mehlwurmdarme auf die ersten Stadien beschränkt, auf denen sie mit den Fäces entleert werden. Für die Annahme eines von BERNDT vermuteten endogenen Cyclus habe ich keine Andeutung gefunden. Die späteren Stadien wurden gewonnen, indem die aus dem Darne herausgenommenen Cysten in einer feuchten Kammer weiter gezüchtet wurden. Als Kulturmedium diente ein Darmsafttropfen. Das sehr schädliche Auftreten von Pilzen in den Kulturen läßt sich leicht durch peinliche Reulichkeit (jedemaliges Waschen der Kammer mit Seife und Anwendung eines nur dünnen Darmsaftes als Kulturflüssigkeit (eventuelle Verdünnung mit Cöloflüssigkeit des Wirtes) vermeiden. In dem Darne selbst waren die späteren Stadien zu bekommen, indem der After des Mehlwurms mit einer dicken Lösung von Mastix in Äther verklebt wurde.

Als Farbstoff für die Ausstrich- und Totalpräparate der Trophoziten und die Cystentotalpräparate habe ich ausschließlich Borax-

Karmin benutzt, welches bei nachträglicher Anhellung der Objekte in Nelken- oder Cedernöl die klarsten Bilder gegeben hat. Für die Schnitte und Ansstriche der zersprengten Cysten wurden hauptsächlich Hämatoxylin nach DELAFIELD und das Eisen-Hämatoxylinverfahren angewandt.

Die vegetativen Vorgänge.

Bezüglich der äußeren Gestalt der Tiere kann ich auf die Arbeiten von BERNDT (1902) und LÉGER u. DUBOSCQ (1904) verweisen, die in dieser Zeitschrift erschienen sind. Hier werde ich nur einige den Epimerit der *Gregarina polymorpha* betreffende Tatsachen anführen. Die kleinsten der von mir beobachteten Tiere ($26\ \mu$) besitzen keinen abgesetzten Epimerit, sondern nur eine doppelkonturierte Verdickung der Pellicula, die das etwas schmalere vordere Protomeritende als eine Kappe deckt (Textfig. A). Bei größeren Tieren (meistens schon von $30\ \mu$ an) erscheint die Oberfläche dieser Kappe mit abgerundeten Warzen besetzt, so daß der Kappenrand im optischen Längsschnitte gefranzt aussieht (Textfig. B). Dann gewinnt der vordere Abschnitt des Protomerits mehr Selbständigkeit, indem eine Ringfurche ihn von dessen übrigen Teil abgrenzt. Auf diese



Fig. A.
Oc. 4 Ob. 2.



Fig. B.
Oc. 4 Ob. 2.



Fig. C.
Oc. 4 Ob. 2.

Weise bekommen wir einen regelrechten Epimerit. Sein Ectoplasma zieht sich stellenweise von der verdickten Pellicula zurück, und es werden auf diese Weise kleine kugelige Hohlräume gebildet. Ihre äußere Wand besteht aus der alten doppelkonturierten Pellicula, die innere — aus einer neu ausgeschiedenen dünnen und festen Membran (Textfig. C). In dieser Form scheint der primäre Epimerit den Höhepunkt der Entwicklung zu erlangen und verloren zu gehen. Meistens haben die $60\text{--}70\ \mu$ großen Tiere das Sporontenstadium erreicht.

Anfallenderweise erscheinen in einigen Kulturen auch die viel größeren Individuen mit Epimeriten versehen. Es ist höchst wahrscheinlich, daß es sich dabei um eine Regeneration des Epimerits handelt. In der Tat konnte ich vollständige Serien von dem Neu-

bildungsprozeß des Epimerits finden, wie es die Textfiguren D—G an Tieren veranschaulichen, deren Größe von 90 bis 150 μ schwankt.

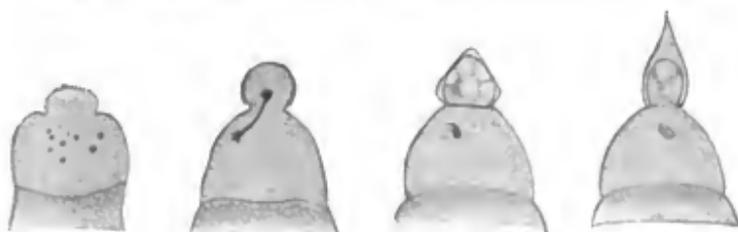


Fig. D.

Oc. 4 Ob. 2.

Fig. E.

Oc. 4 Ob. 2.

Fig. F.

Oc. 4 Ob. 2.

Fig. G.

Oc. 4 Ob. 2.

Die auf diese Weise gebildeten Epimerite sind spitz kegelförmig und haben eine glatte Oberfläche (Textfig. G), unterscheiden sich also



Fig. H.

Oc. 4 Ob. 2.

Fig. I.

Oc. 4 Ob. 2.

beträchtlich von denen der kleinen Cephalonten. Auf den Textfiguren H und I sind die Vorderenden zwei noch größerer Tiere (208 resp. 225 μ) mit etwas abweichend gestalteten Epimeriten abgebildet.

Die Regeneration des Epimerits wurde schon von LÉGER und DUBOSCQ (1902) bei der Gregarine *Pyxinia möbuszi* beobachtet. Die Autoren fassen die Fähigkeit der betreffenden Art, den Epimerit abzuwerfen und dann wieder zu bilden, als eine Anpassung an die Häutungen des Wirtes auf. Die Bildung eines transitorischen Epimerits, der rückgebildet und durch den definitiven ersetzt wird, haben dieselben Forscher (1904) für *Stylorhynchus longicollis* beschrieben.

Ich will jetzt gewisse Einzelheiten der inneren Struktur der von mir untersuchten Objekte erörtern. In Anbetracht der großen Ähnlichkeit der drei Arten werde ich nur *Gregarina cuneata* näher beschreiben und dabei auf einige Besonderheiten der beiden anderen Species im einzelnen eingehen.

Auf einem Querschnitte (Fig. 1) kann man deutlich drei Schichten des Tierkörpers unterscheiden. Die äußerste Schicht bildet die dicke Pellicula mit ihren gewöhnlichen Längsleisten, die sich im Querschnitt als eine Zahnradkontur darstellt. Nach dem Centrum zu folgt dann eine Zone von kompaktem, feinalveolarem Ectoplasma, das meistens frei von jeglichen Einschlüssen ist. Im Centrum findet sich die Entoplasmamasse. Diese hat im allgemeinen eine deutliche Wabenstruktur, wobei die Alveolen bald kaum erkennbar klein, bald zu großen Vacuolen angewachsen sind. Im Entoplasma finden sich dreierlei Einschlüsse.

In den Wabenlumina treten Paraglykogenkörner auf. Dies sind runde, stark lichtbrechende Körper, die im Durchmesser eine Größe von 6μ erreichen können und eine deutliche konzentrische Struktur zeigen (Textfig. K). Die letztere ist schon in frischem Zustande als eine Reihenfolge von dunkleren und helleren Schichten zu unterscheiden, tritt aber besonders deutlich nach Behandlung mit Jodlösungen oder an den mit Anilinfarbstoffen (Safranin, Gentiana, Magenta) gefärbten Präparaten hervor.



Fig. K.
Oc. 12 Ob. 2.

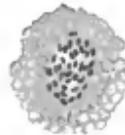


Fig. L.
Oc. 8 Ob. 2.

Fast immer sind im Entoplasma kleine bräunliche, stark lichtbrechende Körperchen zu sehen, die bei Betrachtung von der Oberfläche sehr hell, bei tieferer Einstellung sehr dunkel erscheinen. Sie treten zuerst in den Wabenwänden auf, bei ansehnlicherer Größe scheinen sie in die Wabenlumina hineinzufallen. Dort scheinen sie dem Paraglykogen als Ansammlungscentra zu dienen, da man sie häufig in der Mitte der Paraglykogenkörner finden kann (Textfig. K). Manchmal habe ich Anhäufungen dieser bräunlichen Körperchen in besonderen, größeren Vacuolen gesehen (Textfig. L). In anderen Fällen waren Ansammlungen auf der Grenze zwischen Ecto- und Entoplasma zu konstatieren. Die Hauptmasse dieser Gebilde liegt bisweilen im Protomerit. Ich glaube, daß diese Körnchen mit denen identisch sind, die unlängst LÉGER (1906) für die Gregarine *Taeniocystis mira* beschrieb, und die er, anscheinend mit Recht, für Exkretstoffe hält. Ähnliche Gebilde sind schon lange bei anderen Protozoen bekannt: Ciliata, Flagellata (BÜTSCHLI 1880—89), Rhizopoda (PÉNARD 1902).

Als konstante Bestandteile des Entoplasmas sind, meiner Meinung nach, die kleinen Chromatinkörnchen zu betrachten, die in den Wabenwänden eingelagert sind. Bald treten sie vereinzelt auf, bald durchsetzen sie das Plasma so dicht, daß sie den Charakter eines Chromidialnetzes annehmen (Fig. 1). Dieses Netz kann im ganzen Entoplasma des Tieres gleichmäßig verbreitet oder nur stellenweise vorhanden sein. Dann nimmt das Protoplasma des Tierkörpers auf den Totalpräparaten ein fleckiges Aussehen an. In anderen Fällen durchzieht das Chromidialnetz das Plasma in Form von langen Strängen.

Das Chromidialnetz scheint also, wenn es auch verschieden stark entwickelt und verbreitet vorkommt, fast niemals vollständig zu fehlen. In dieser Hinsicht erinnert es an den Chromidialapparat von *Actinosphaerium* (R. HERTWIG, 1904). — Was für eine Bedeutung hat nun dies Gebilde? Bedeutet es eine Anscheidung von Kernteilen, die funktionell unbrauchbar sind, wie es R. HERTWIG für die Chromidien von *Actinosphaerium* annimmt? Oder ist es Chromatin, das im Leben der Zelle noch eine funktionelle Rolle zu spielen hat, was mehr den Anschauungen von GOLDSCHMIDT (1905 b) entsprechend wäre? Die Frage ist zurzeit kaum zu entscheiden.

Es können im Entoplasma auch viel größere, unregelmäßige, chromatische Körper auftreten (Fig. 58). Einzelne von ihnen erreichen manchmal die Größe des Kernes (Textfig. M, *Gr. steini*). Sie werden wahrscheinlich durch das Zusammenballen der kleineren Chromatinkörner gebildet.

Die extranucleären Chromatinelemente, die schon SCHNEIDER (1875) bei den Gregarinen gefunden hatte, wurden in den letzten Jahren von verschiedenen Autoren bei den Vertretern dieser Gruppe beobachtet (DRZEWECKI, 1903; LÉGER 1904 a, 1906, 1907; LÉGER u. DUBOSCQ 1902, 1904). Große kernartige Chromidialgebilde hat DRZEWECKI bei jungen *Monocystis* von *Lumbricus* und wahrscheinlich BRASS (1883—84) bei *Gregarina polymorpha* gesehen.

Der Kern unterscheidet sich nicht von dem für die Gregarinen gewöhnlichen Schema. Es ist ein Bläschen, das durch eine deut-

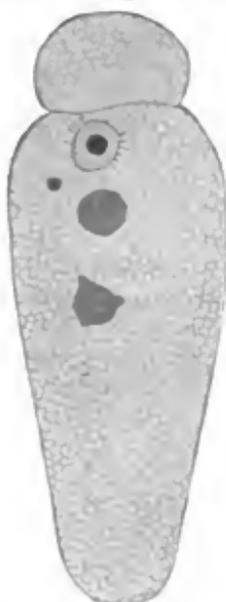


Fig. M.
Oc. 4 Ob. 2.

liche Membran von dem Plasma abgegrenzt ist. Was die Beschaffenheit dieser Kernmembran betrifft, so scheint sie protoplasmatischer Natur zu sein. Sie färbt sich wenigstens immer auf dieselbe Weise, wie das Plasma, bei Anwendung von allen von mir benutzten Färbemethoden. In dieser Beziehung stimmen meine Beobachtungen mit denen von DOFLEIN (*Noctiluca*, 1900), ZUELZER (1904), PÉNARD (1902), AWERINZEW (1907) (Süßwasserrhizopoden) und STRASSBURGER (1884) überein. BÜTSCHLI (1876), PFITZNER (1883), R. HERTWIG (1896, 1898), WASSILIEFF (1902) leiten dagegen die Kernmembran vom Kerngerüste ab.

Das Kernbläschen ist mit feinwabigem Caryoplasma angefüllt, in dem ein runder Nucleolus (Caryosom der Autoren) sich findet. Als Ausgangspunkt kann man einen Kern betrachten, dessen ganzes Chromatin im Nucleolus konzentriert ist. In diesem ziemlich seltenen Falle sind keine Chromatinelemente sogar bei Anwendung der E.-H.-Färbungsmethode im Liningerüst zu finden (Fig. 3). Der Nucleolus scheint aus einer homogenen, stark färbaren Grundsubstanz zu bestehen, die mit verhältnismäßig kleinen und spärlichen Vacuolen durchsetzt ist. Nicht selten ist in dem Nucleolus eine Anhäufung der oben beschriebenen Exkretkörnchen zu sehen. Ein solcher Zustand des Kernes ist als Ausdruck seiner funktionellen Ruhe zu betrachten.

Viel häufiger findet man Kerne im Zustande einer mehr oder weniger intensiven Tätigkeit, wo ein Teil des Chromatins so zu sagen mobilisiert wird, indem dasselbe in Form von Körperchen von verschiedener Größe den Nucleolus verläßt und das Liningerüst durchsetzt. Der in Hauptzügen von BERNDT (1902) beschriebene Prozeß des Austretens des Chromatins aus dem Nucleolus findet folgendermaßen statt: In den peripheren Vacuolen des letzteren werden kleine rundliche Gebilde sichtbar, die eine blasse centrale Masse und eine stark färbare äußere Schicht aufweisen. Die Vacuole nähert sich der Oberfläche des Nucleolus, und dann gerät das chromatische Körperchen in das Caryoplasma, indem die Scheidewand zu platzen scheint, die die Vacuole vom Caryoplasma trennte (Fig. 4). Auch kann das Körperchen eine Zeitlang an der Oberfläche des Nucleolus durch ein farbloses Stielchen befestigt bleiben. Man findet manchmal Nucleoli, die von einer großen Zahl von solchen Körperchen bedeckt sind (Fig. 5). Früher oder später lösen sich die letzteren ab und zerfallen in winzige Körnchen, die sich im Kerngerüst verteilen. Die Größe der besprochenen Körperchen kann sehr verschieden sein. Ich konnte aber nicht zwei Sorten von ihnen unter-

scheiden (kleinere basophile und größere acidophile), wie es LÉGER u. DUBOSCQ (1904) bei *Stylorhynchus* getan haben.

Einen ähnlichen Prozeß der Chromatinverteilung im Kernraume hat R. HERTWIG (1898) bei Actinosphaerien, die in voller Assimilation begriffen waren, beobachtet und seine Bedeutung hervorgehoben. „Die feine Verteilung des Chromatins bei stark assimilierenden Tieren ist eine Erscheinung, die vollkommen zu der herrschenden Auffassung von der Funktion des Kerns, speziell des Chromatins paßt. Wenn es richtig ist, daß der Kern auf den Verlauf der Lebensfunktionen des Protoplasmas einen Einfluß ausübt und zwar durch Vermittlung des Chromatins, so muß letzteres in stark funktionierenden Zellen eine Anordnung gewinnen, welche für Entfaltung seiner Eigenschaften die günstigste ist. Eine derartige Anordnung ist wohl sicher in der feinen Verteilung gegeben.“

Wahrscheinlich bei erhöhter funktioneller Tätigkeit, wenn das Kerngerüst besonders reich an Chromatinkörnchen ist, zeigt der Nucleolus die folgende Struktur, die am deutlichsten an den mit FLEMMING'scher Flüssigkeit fixierten und mit Safranin-Lichtgrün gefärbten Schnittpräparaten hervortritt. Der Nucleolus befindet sich in einem Erschöpfungszustande. Bald ist er grob vacuolisiert, wobei doch eine Insel von kompakterer Substanz erhalten bleibt (Fig. 6); bald zeigt er ein achromatisches Stroma, das seiner Struktur und Färbbarkeit nach dem Liningerüst auffallend ähnlich erscheint. In diesem letzteren Falle erscheinen die Reste des Chromatins entweder in Form eines groben Gerüsts, das in dem achromatischen Stroma sich stellenweise ausbreitet (Fig. 7), oder sammeln sich an der Peripherie desselben, sei es als kompakter Ring (Fig. 8), sei es als einzelne Kugeln (Fig. 9).

Ich glaube, daß dieser Zustand des Nucleolus es uns erlaubt, einen richtigen Begriff von seiner feineren Struktur zu gewinnen. Als Grundlage für den Aufbau des Nucleolus scheint ein Liningerüst zu dienen, das von einer Verbindung von Nucleolar- und Chromatin-substanz durchtränkt und meistens verdeckt ist. Aber sobald diese letzteren Bestandteile gewisse Bezirke des Nucleolus verlassen, tritt an den entsprechenden Stellen die wabige Natur desselben deutlich hervor. Dabei möchte ich darauf hindeuten, daß auch andere Autoren zu ähnlichen Anschauungen über die Natur des Nucleolus an anderen Objekten gekommen sind. So faßt DOPLEIN (1900) die Nucleoli bei *Noctiluca* „nur wie Verdichtungen in dem achromatischen Netzwerk . . . , innerhalb deren die Chromatinbrocken besonders dicht und dick gelagert sind“, auf. VAHLKAMPF (1904) vermutet, daß

„die achromatische Substanz im Kerne von *Basidiobolus lacertae* ein Netz innerhalb der Kernmembran bildet, dessen centrale Alveolen (Caryosom) von Chromatin und dessen periphere von Kernsaft ausgefüllt sind“.

BERNDT (1902) glaubt, daß das Anstreten des Chromatins aus dem Nucleolus einem gewissen Alter der Gregarinen entspricht. Einen solchen Zusammenhang konnte ich nicht konstatieren. Einerseits habe ich öfters verhältnismäßig kleine solitäre Individuen mit durch Abgabe von Chromatin erschöpften Nucleoli gefunden, andererseits finden sich chromatinreiche Nucleoli bei Syzygiten, die in der Encystierung begriffen sind. Es scheint mir deshalb wahrscheinlicher zu sein, daß wir es mit einer periodischen Erscheinung zu tun haben: wiederholt findet eine Anhäufung des Chromatins in dem Nucleolus und dessen nachheriger Übergang in das Caryoplasma bei erhöhter funktioneller Tätigkeit des Tieres statt.

Ein Teil des im Caryoplasma vorhandenen Chromatins kann zweifellos auch bei Vorhandensein der Kernmembran in das Protoplasma übertreten. Meistens läßt sich ein solcher Prozeß aus der Lage der Chromidialbrückchen in der Nähe des Kernes erschließen. Ich möchte außerdem ein Präparat erwähnen, auf dem der Vorgang besonders gut zu beobachten war. Bei einigen *Gregarina steini* war eine ununterbrochene Reihe von Chromatinbrückchen von der Kernoberfläche bis zum Septum und von da aus in den Protomerit zu verfolgen. Das Caryoplasma war mit ebensolchen Chromatinelementen gefüllt, deren einige sich der Kernmembran anschmiegen.

Der Nucleolus von *Gregarina steini* scheint die Fähigkeit zu haben, mit dem Protoplasma in unmittelbare Beziehung zu treten. Nicht selten sieht man den Nucleolus ganz an der Peripherie des Kernes liegen und eine Lücke in der Kernmembran ausfüllen (Fig. 13). Die nicht weit im Plasma befindlichen Chromatinkörnchen können direkt vom Nucleolus stammen. Eine ähnliche Lage des Nucleolus wurde von DOGIEL (1906) für *Cystobia chirodotae* beobachtet. Der Verfasser glaubt aber, daß es sich nur um einen Austausch von flüssigen Bestandteilen handele.

In dem Kerne von *Gregarina polymorpha* ist der Nucleolus dadurch bemerkenswert, daß er aus zwei Teilen besteht, und zwar aus einem chromatinreichen und einem ganz unfärbbaren, der dem ersteren in Form einer Kappe anliegt (Fig. 10). Im optischen Schnitte erscheint der farblose Teil als eine Sichel, die schon von BERNDT gesehen wurde. Die achromatische Kappe stellt kein beständiges Gebilde dar; ihr Vorhandensein oder ihre Abwesenheit stehen in

keinem Zusammenhange mit der Größe der Individuen. Das Gebilde scheint eine Verdichtung vom Liningerüst zu sein und sich zeitweise in dasselbe umzuwandeln. Ich konnte wenigstens manchmal sehen, wie die viel kleiner gewordene „Sichel“ einen unregelmäßigen, in Ansläufer ausgezogenen äußeren Rand aufweist, der in das Liningerüst übergeht. Zwei verschiedene Teile konnte auch DOGIEL (1906) in dem Nucleolus von *Cystobia* unterscheiden.

Bis jetzt habe ich die Kernveränderungen berücksichtigt, die sich im Inneren einer in der äußeren Form beständigen Kernmembran abspielen. Auf einer weiteren Stufe der Kerntätigkeit fängt der Kern an, seine gewöhnliche abgerundete Form zu verändern. Die Kernmembran wird dünner. An der Kernoberfläche bilden sich Fortsätze, so daß der Kern im ganzen einer Amöbe nicht unähnlich sieht (Fig. 15). Der Prozeß spielt sich meistens bei Tieren mit chromatinreichem Kerngerüst ab.

Die Erscheinung der Bildung von pseudopodienartigen Kernausläufern scheint in Tier- und Pflanzenreich eine sehr verbreitete zu sein. Abgesehen von den wenigen Fällen, in denen die merkwürdige Kernform durch mechanische Verhältnisse hervorgehoben zu sein scheint (z. B. bei *Spirogyra* durch den auf die Kernmembran ausgeübten Zug seitens der an derselben haftenden Protoplasmastränge, MEUNIER 1888) und keine weitere Bedeutung hat, hat sie offenbar die Aufgabe einen regen Stoffaustausch zwischen Kern und Plasma zu ermöglichen, da einerseits die dünner gewordene Kernmembran durchlässiger erscheint, andererseits, wie es schon von KORSCHULT (1889) hervorgehoben wurde, die Kernoberfläche sich dabei bedeutend vergrößert. Hierher gehören die zahlreichen Beobachtungen an Ei- und Drüsenzellen (KORSCHULT, 1889; VAN BAMBEKE, 1898; bei beiden ausführliche Zusammenstellung der Befunde der früheren Autoren), an *Euglypha* in Vorbereitungsteilungsstadien (SCHEWIAKOFF, 1888), an Macrogameten von *Adele* (PÉREZ, 1903; LÉGER, 1904a; MOROFF, 1906). Nur einen Schritt weiter in diesem Prozeß stellen die „gefamnten“ Kerne von den Gregarinen dar, die in anderem Zusammenhange behandelt werden sollen.

Bisweilen scheinen die pseudopodienartigen Ausläufer des Kernes sich abrunden zu können. So sieht man auf der Fig. 16 den Rand des Kernes von rundlichen Höckern besetzt. Die Höcker lösen sich teilweise ab und zerstreuen sich im Plasma als Körperchen, die aus einem mit zerstäubtem Chromatin durchsetzten Stroma bestehen.

Bei den bis jetzt beschriebenen Veränderungen des Kernes hatte derselbe seine morphologische Abgrenzung vom Protoplasma beibe-

halten. Man findet aber Tiere, bei denen der Kern und das umgebende Plasma eine so tiefgreifende Umgestaltung erlitten haben, daß es nicht mehr möglich ist, eine Grenze zwischen beiden zu ziehen. Die Kernmembran ist nicht mehr zu sehen. Im Protoplasma ist teilweise oder ganz die primäre Wabenstruktur verschwunden. Es erscheint als ein schwammartiges Gerüst von größeren Strängen, die ihrerseits eine ganz feine alveolare Struktur zeigen. Diese Stränge gehen ununterbrochen in das Kerngerüst über (Fig. 17). Das Protoplasma hat, mit anderen Worten, eine dem Caryoplasma ähnliche Struktur angenommen. Das Kerngerüst kann seinerseits sich in Stränge auflösen, die doch die primäre feinwabige Struktur behalten und dabei immer engere Maschen bilden, als die ebenso beschaffenen Plasmastränge, in die sie übergehen (Fig. 18). Je nachdem das Kerngerüst chromatinarm oder -reich gewesen war, sind die oben erwähnten Plasmastränge fast chromatinfrei (Fig. 17) oder mit Chromatinkörnchen reichlich durchsetzt (Fig. 18). Stellenweise kann ein kleiner Rest von der Kernmembran erhalten bleiben (Fig. 18). Auffallenderweise ist eine solche Veränderung von Kern und Protoplasma mit einer fast vollständigen Abwesenheit von Paraglykogen im Entoplasma verbunden. Ich bin geneigt, diese Tatsache so aufzufassen, daß wir entweder eine Periode von erhöhtem Reservestoffverbrauch (Wachstum, Hunger usw.) vor uns haben, oder einen Zustand von beginnender intensiver Paraglykogen-Neubildung, die einer solchen Periode folgt. Jedenfalls scheint hier der Kern in hohem Grade in Anspruch genommen zu sein, was durch diese innige Verbindung zwischen Kern und Plasma zum Ausdruck kommt.

Ähnliche Befunde wurden schon früher von verschiedenen Autoren gemacht. So, z. B., haben BARFURTH (1885) und LANGE (1902) in den Speicheldrüsen von Gasteropoden, MARCUS (1906) in den Oocyten von *Ascaris mystax* die zackige Ausbildung des Kernes und den unmittelbaren Übergang des Kerngerüsts ins Plasma beobachtet und mit der erhöhten Tätigkeit (Sekretion, Glykogenbildung) in Zusammenhang gebracht. SIEDLECKI (1905) hat ebenfalls während der vegetativen Periode von einer Coccidie (*Caryotropha mesnili*) den Schwund der Grenze zwischen dem Kern und dem Protoplasma beobachtet.

Ich halte also den Vorgang für ganz normal; mit dem Eintreten einer Periode von verhältnismäßiger Ruhe in der Funktion der Zelle scheinen der Kern und das Plasma wieder die entsprechende, am Anfange beschriebene Struktur anzunehmen. Als Reste von diesen Zuständen, die also einer erhöhten Funktion der Zelle entsprechen, betrachte ich die feinalveolaren, bald chromatinfreien, bald chromatin-

reichen Stränge, die manchmal das gewöhnliche Entoplasma von scheinbar funktionell ruhenden Zellen in verschiedenen Richtungen durchziehen.

Die bisher besprochenen Erscheinungen habe ich als vegetative Vorgänge aufgefaßt. Sie scheinen im Laufe des Parasitenlebens sich wiederholt abzuspielen und ein Ausdruck von vorübergehenden funktionellen Zuständen der Zelle zu sein. Jetzt wende ich mich zu einer Reihe von Kernveränderungen, denen ich eine andere Bedeutung beimesse.

Die degenerativen Vorgänge.

Ans praktischen Gründen werde ich die von mir in diese Abteilung gebrachten Kernveränderungen in einzelne Gruppen einteilen. Ich will dabei im voraus sagen, daß meine Einteilung ganz künstlich ist; in Wirklichkeit ist es ganz unmöglich, eine scharfe Grenze zwischen den von mir aufgestellten Kategorien aufrecht zu erhalten.

Die Vorgänge spielen sich fast identisch bei allen drei von mir untersuchten Arten ab. Um überflüssige Wiederholungen zu vermeiden, werde ich die Zustände immer für die betreffende Art beschreiben, wo ich sie in möglichst ausgeprägter Weise gefunden habe. Dabei wird eventuell auf die Abweichungen bei den anderen Arten aufmerksam gemacht werden.

I. Die einfachste Reihe von Kerndegenerationen beginnt damit, daß eine Hemisphäre des vorher runden Kernes eine Invagination erleidet. Infolgedessen erscheint der Kern im optischen Schnitte halbmondförmig. Die Kernmembran bleibt dabei vollständig erhalten. Der Nucleolus bekommt ungefähr dieselbe äußere Form, wie der ganze Kern und fängt an, sich zu entfärben, indem farblose Flecken in ihm auftreten. Das Volumen des Kernes und des Nucleolus hat sich dabei zweifellos vermindert, da die Verkürzung des Durchmessers in einer Richtung nicht durch eine entsprechende Verlängerung in einer anderen Richtung kompensiert wird (Fig. 19). In weiterem Verlaufe des Prozesses nähern sich die konkave und die konvexe Hälfte der Kernmembran immer mehr und mehr einander. Der Nucleolus verschwindet spurlos, das Kerngerüst ist bis auf einige farblose Linienstränge reduziert. Die Kernmembran bleibt immer erhalten. Das ganze Gebilde ist chromatinfrei (Fig. 20). Doch auch diese letzten Spuren vom Kerne scheinen zu verschwinden, und wir haben eine vollständig kernlose Form, wie sie für *Gregarina steini* auf der Figur 55 dargestellt ist.

‘ Kerne mit eingestülptem Teile der Kernmembran haben schon BERNDT (1902) bei *Gregarina cuneata* und DRZEWECKI (1903) bei *Monocystis porrecta* gesehen. Vielleicht waren es Anfangsstadien des von mir geschilderten Prozesses.

II. In diesem Abschnitt werde ich eine zweite Reihe von degenerativen Kernveränderungen beschreiben, und zwar zuerst für *Gregarina cuneata*, wo diese Kernumgestaltungen ganz besonders charakteristisch zu sein scheinen. Als erstes Zeichen von Kernumwandlungen erscheint eine Veränderung in der Beschaffenheit des Liningerüsts. Nämlich ein Teil desselben verliert die charakteristische feinwabige Struktur und erscheint ganz homogen (Fig. 21). Der Prozeß verbreitet sich, und bald bildet der ganze Kerninhalt eine einheitliche kompakte Masse, in der man noch den scharf abgegrenzten Nucleolus dank seiner Färbbarkeit unterscheidet (Fig. 22). Bald fängt jedoch der Nucleolus an, immer blasser und blasser zu werden. Dabei verliert er seine ursprüngliche scharfe Abgrenzung, indessen wird seine Lage noch eine Zeitlang durch einen farbigen verschwommenen Fleck gekennzeichnet (Fig. 23). Doch auch dieser verschwindet nach einiger Zeit; dann sieht der ganze Inhalt des Kernes wie eine homogene, beinahe farblose Masse aus. Die Kernmembran bleibt während der ersten Stadien des Prozesses unverändert, verschwindet dann aber vollständig im weiteren Verlaufe desselben. Allmählich nimmt der Kern eine alveolare Struktur an, die bald von dem plasmatischen Wabenwerk nicht mehr zu unterscheiden ist (Fig. 24).

In der soeben angeführten Reihe von Kernveränderungen haben wir zum ersten Male mit einem Falle zu tun, wo, im Gegensatz zu dem früher beschriebenen Schwunde des Kernes, kein Verdrängen des Nucleus durch das Plasma, sondern eine allmähliche Umwandlung des ersteren in das letztere stattfindet. Am besten kann man sich an solchen Präparaten davon überzeugen, wo der Kern protoplasmatische Beschaffenheit angenommen hat, aber mit dem Plasma doch noch nicht verschmolzen ist, indem er eine Abgrenzung von diesem aufweist, die bei Schrumpfung durch Anwendung von Reagentien als eine Spalte zu beobachten ist (Fig. 24).

Den beiden besprochenen Kategorien von Kernveränderungen ist die von Anfang an eintretende Hypochromasie der Kerne gemeinsam.

Die in dem Abschnitte II beschriebenen Kerndegenerationen sind in einer Beziehung dem von R. HERTWIG (1904) beobachteten Vorgange der Bildung der nucleolaren Riesenkerne bei *Actinosphaerium*

ähnlich. Wie dort bekommt man auch in meinem Falle am Ende des Prozesses im Innern des Kernes anstatt des früheren Kerngerüsts eine homogene Masse, die vielleicht auch nucleolarer Natur ist. Es gibt aber wichtige Unterschiede im Verlaufe der Kernveränderungen in den beiden Fällen. Bei *Actinosphaerium* wird das Kerngerüst durch den riesig anwachsenden Nucleolus verdrängt, bei meinen Gregarinen findet eine Umwandlung des Liningerüsts in eine homogene, von dem Nucleolus morphologisch nicht unterscheidbare Substanz, die mit dem entfärbten Nucleolus zuletzt eine kontinuierliche Masse bildet. Einen genau solchen Vorgang scheint PIANESE bei einigen Kernveränderungen in den Carcinomenzellen beobachtet zu haben, wie es aus der HERTWIG'schen Wiedergabe (1904) zu erschließen ist. Weitere Unterschiede von den für *Actinosphaerium* festgestellten Tatsachen bestehen in meinem Falle darin, daß die Kerne der Gregarinen keine Volumenzunahme dabei aufweisen und nicht ansgestoßen werden, sondern sich in ein mit dem Plasma identisches Gerüst an Ort und Stelle umwandeln.

Die oben beschriebene Umwandlung des wabigen Liningerüsts in einen homogenen Körper zeigt analoge Vorgänge in schon früher bekannten Erscheinungen. So beschreibt R. HERTWIG (1896) bei mit Strychnin behandelten Seeigeleiern in der Reihe von Kernmetamorphosen ein Stadium, wo „die Chromosomen . . . in einem homogenen glasartig aussehenden Körper liegen“. Denselben deutet der Verfasser „als das umgewandelte Liningerüst des Kernes“. Dabei führt HERTWIG als Beispiel von sonst beobachteten Umwandlungen einer differenzierten Lininstruktur in eine homogene Masse die für die Richtungsspindel bei *Ascaris* von BOVERT beschriebene Tatsache an, daß „Spindelfasern wiederum untereinander zu homogenem Körper verkleben können“.

Eine nicht seltene Variation des von mir zuletzt beschriebenen Prozesses besteht darin, daß die Umwandlung der kompakt gewordenen Lininmasse in ein Plasmagerüst schon beginnt, bevor der Nucleolus seine Färbbarkeit und Abgrenzung eingebüßt hat (Fig. 25). Dieser Fall führt zu der in dem nächsten Abschnitte behandelten Reihe von Kerndegenerationen über.

Als eine Modifikation von prinzipiell denselben Kernmetamorphosen sind die Fälle zu betrachten, wo der Prozeß durch einen Zerfall des Nucleolus eingeleitet wird. Besonders ist die Erscheinung für *Gregarina steini* charakteristisch, aber auch bei den zwei anderen Arten nicht selten zu beobachten. Ich konnte den Vorgang Schritt für Schritt an Serien von Präparaten verfolgen. Der Nucleolus ver-

liert seine runde Form, wird unregelmäßig und zieht sich in verschiedenen Richtungen aus. Bröckchen von wechselnder Größe lösen sich von ihm ab, meistens ganz regellos (Fig. 26), manchmal auch in radiär angeordneten Strömen (Fig. 27), bis schließlich von einem Mutternucleolus keine Rede mehr sein kann, und eine Menge von Chromatinschollen in dem ganzen Kerne mehr oder weniger gleichmäßig verbreitet ist (Fig. 28). Die Schollen zerstäuben sich und verschwinden dann ganz und gar. Es bildet sich ein chromatinloser Kern. Sein Linienwerk wird allmählich homogen und macht alle weiteren oben beschriebenen Umwandlungen durch. Die Figuren 29, 30 und 31 veranschaulichen einige Phasen dieses Prozesses von Nucleoluszerfall bei *Gr. cuneata* (Fig. 29) und *Greg. polymorpha* (Fig. 30, 31).

Der Zerfall eines einheitlichen Nucleolus im Laufe der vegetativen Entwicklung wurde vielfach bei verschiedenen Gregarinen beschrieben und meistens als Ausdruck von zunehmendem Alter der Gregarine betrachtet (s. bei LÜHE, 1904, die Zusammenstellung und kritische Besprechung der betreffenden Angaben). Speziell bei *Gregarina steini* wurden zerfallene Nucleoli von BERNDT (1902) beobachtet. Der Verfasser macht dabei darauf aufmerksam, daß die Erscheinung sich schon bei kleineren Tieren beobachten läßt, daß größere Tiere dagegen einen gut erhaltenen Nucleolus aufweisen. Ich halte den Vorgang für eine Kerndegeneration aus folgenden Gründen. Bei frisch encystierten Tieren habe ich immer nur einen einheitlichen Nucleolus gefunden. Der Nucleolus verschwindet zwar auch hier im Laufe der Entwicklung der Cyste, aber in ganz anderer Weise, wie ich unten zeigen werde. Andererseits habe ich die mit einem in Zerfall sich befindenden Nucleolus versehenen Tiere fast ausschließlich in Gesellschaft mit solchen gefunden, die eine ausgesprochene Kerndegeneration zeigten.

III. Die im folgenden geschilderten Kernveränderungen sind von den früher angeführten erstens dadurch verschieden, daß die Kerne sehr hartnäckig das Chromatin in sich bewahren, zweitens dadurch, daß der Nucleolus eine Tendenz, möglichst lange seine Individualität aufrecht zu erhalten, zeigt.

In diesem Falle fangen die Kernveränderungen damit an, daß der Nucleolus nicht mehr vacuolisiert, sondern grobfaserig erscheint und sich unregelmäßig färbt (Fig. 32). Dann verliert auch das Linienwerk seine feinwabige Beschaffenheit und stellt eine faserige Masse dar, deren Fasern der Kernoberfläche parallel verlaufen. Meistens beginnt der Kern zu derselben Zeit von einem Pole aus

sich zu vacuolisieren und allmählich sich in ein dem Plasma ähnliches Wabenwerk umzuwandeln. Dabei wird auch der Nucleolus in Mitleidenschaft gezogen (Fig. 33). Die Figur 34 stellt einen weiteren Fortschritt des Vorganges dar. Ungefähr ein Quadrant des optischen Schnittes durch den Kern und den Nucleolus zeigt eine mit dem Protoplasma identische Struktur. Der Rest des Kernes ist durch die persistierende Kernmembran abgegrenzt und stellt ein Wabenwerk mit größeren und intensiver gefärbten Wabenwänden dar. Dieselben Eigenschaften sind noch bedeutender in dem Überbleibsel des Nucleolus ausgeprägt, infolgedessen sticht der letztere in Form eines gebogenen Streifens von der Umgebung scharf ab. Auf der Figur 35 sieht man noch im Plasma eine Stelle mit etwas verdickten und stärker färbaren Wabenwänden: es ist der letzte Rest eines auf diese Weise verschwindenden Kernes. Man hätte nie die Bedeutung dieses Gebildes richtig beurteilen können, wenn man nicht die ganze bis zum normalen Kerne hinaufführende Stufenfolge besäße. Es ist klar, daß von den Formen mit den soeben beschriebenen Kernrudimenten bis zu kernlosen Individuen (Fig. 54) nur ein ganz unbedeutender Übergang bleibt.

Der zuletzt angeführte Typus von Kernmetamorphosen scheint besonders reich an Variationen zu sein. Der faserig gewordene Nucleolus kann ganz überraschende Formen annehmen. Als Beispiele sollen die Figuren 36 und 37 dienen. Die erste stellt einen Kern dar, dessen Nucleolus eine dreigeteilte, mit großen Löchern versehene Platte von faseriger Substanz bildet, die zweite — einen Kern mit einem sich der einen Hälfte der Membran anschmiegenden Nucleolus, welcher lange Ausläufer bis zum entgegengesetzten Pole des Kernes ausschickt. Alle solche Kernformen bilden zweifellos den Ausgangspunkt für eine Reihe von Kerndegenerationen, die zur Bildung der kernlosen Tiere führen.

Eine ununterbrochene Reihe von Übergängen führt von degenerierenden Kernen mit einem persistierenden Nucleolus zu solchen, wo dieser von Anfang an nicht mehr zu unterscheiden ist. Besonders oft sind Kerne zu finden, die als rundliche, ein grobes Schwammwerk darstellende und intensiv gefärbte Gebilde erscheinen und von dem sie umgebenden Plasma scharf abgesetzt sind (Fig. 38). Ihre weiteren Veränderungen bestehen darin, daß ihre Struktur und Färbbarkeit immer mehr und mehr denen des Plasmas ähnlich werden, bis wir eine Sachlage, wie die von der Figur 35 bekommen.

Ich will nicht versäumen zu betonen, daß ich bei den in diesem III. Abschnitte beschriebenen Kernumwandlungen, ebenso wie bei

denen des II. Abschnittes niemals die Anflösung des Kernes als solchen, sei es in toto oder nach Zerfall in mehrere Stücke, habe beobachten können. Die Kernsubstanz wird nicht von der Plasmasubstanz verdrängt, sondern die erstere nimmt allmählich die Beschaffenheit der letzteren an. Deshalb sollte man nicht in den angeführten Fällen von „Caryolysis“ oder „Caryorhexis“ nach der Nomenklatur der pathologischen Anatomie sprechen. Als passend betrachte ich dagegen den Ausdruck „Metaplasie“ des Kernes in das Protoplasma, wenn es erlaubt ist, einen für ganze Zellen und Zellkomplexe gewonnenen Begriff für Zellteile anzuwenden.

IV. Die von mir in diesem letzten Abschnitte behandelten Kernveränderungen bieten die interessantesten Bilder, die gleichzeitig am häufigsten bei den beschriebenen drei Arten zu beobachten sind. Es kommt vor, daß man bei Parasiten, welche aus demselben Wirtindividuum stammen, fast keine gewöhnlichen Kerne findet. Die meisten Kerne zeichnen sich durch eine sie umgebende schöne Plasmastrahlung und eine auffallend erhöhte Färbbarkeit des Kerninhaltes aus (Fig. 39 für *Gregarina cuneata*, 46 — *Gr. steini*, 51 — *Gr. polymorpha*). Die Strahlung ist manchmal so zierlich und angedehnt, daß sie in dieser Hinsicht den klassischen Archoplasmastrahlungen der Seeigelspindel nicht nachsteht. Man kann sich leicht überzeugen, daß die Strahlungsfigur zustande kommt, indem die senkrecht zur Kernoberfläche angeordneten Wabenwände des Protoplasmas sich verstärken, die parallel zur Kernoberfläche verlaufenden dagegen verschwinden. Die „Strahlen“ scheinen optische Schnitte der zur Kernoberfläche senkrechten Wabenwände zu sein; an dem distalen Ende gehen sie in das gewöhnliche „Plasmareticulum“ über, wie es WILSON (1895) für die Archoplasmastrahlungen der befruchteten Echinodermeneiern dargestellt hat. Der Nucleolus bleibt dabei wohl erhalten und hat nicht nur von seiner Färbbarkeit nichts eingebüßt, sondern er scheint sogar chromatinreicher geworden zu sein. Man kann also im ganzen eine Zunahme des Chromatingehaltes im Kerne konstatieren.

Auf der Oberfläche von solchen strahlenden, hyperchromatischen Kernen scheinen anfangs winzige, dann stärkere Ausläufer sich zu bilden, die wie ein Wald von Protuberanzen in das umgebende Plasma ausstrahlen (Fig. 40). Es sind die „gefamnten“ Kerne von WOLTERS (1891). Der Kern verkleinert sich beträchtlich und wird immer färbbarer; die Ausläufer nehmen eine konische Gestalt an, so daß der Kern im ganzen stechapfelförmig ansieht. An Totalpräparaten sind die Konturen des Nucleolus nicht mehr zu unterscheiden.

Nur einige Exkretkörnchen deuten seine frühere Lage in der Mitte des Kernes an (Fig. 41, 49). Das Zusammenziehen des hyperchromatischen Kernes geht weiter vor sich, die Kerngestalt wird unregelmäßig. An der Stelle des Kernes finden wir einen formlosen Chromatinklumpen, der allmählich in kleinere Bröckchen zerklüftet wird (Fig. 42, 50). Auf diese Weise bekommen wir wieder kernlose Individuen, welche zerstreute Chromatinkörnchen aufweisen oder ganz chromatinfrei erscheinen.

Die Kerne, die auf den ersten Stadien der soeben geschilderten Umwandlungen sich befinden, zeigen eine ausgesprochene Neigung, einen Teil der Kernsubstanz in das Plasma abzugeben. Die sich loslösenden Kernpartikelchen haben entweder die Form von kompakten abgerundeten Chromatinkörnchen (Fig. 39), oder erscheinen mehr als unregelmäßige Körperchen, die als Teile von dem mit Chromatin durchtränkten Linienwerk sich erweisen (Fig. 51). In beiden Fällen gleiten sie von dem Kerne den „Strahlen“ entlang fort. Meistens scheinen sie von wenigen kurzen und plumpen, bisweilen wellig verlaufenden, sekundären „Strahlen“ umgeben zu sein.

Es können aber viel größere Teile des Kernes sich ablösen und sich weit von dem Kerne ins Plasma entfernen. Sie sind immer von einer deutlichen Plasmastrahlung umgeben, die dieselbe Natur wie die Strahlung des Stammkernes zu haben scheint (Fig. 47, 52). Als extreme Fälle sind die hervorzuheben, wo der Kern sich in zwei gleich große Hälften zerschnürt. So, z. B., veranschaulicht die Fig. 48 einen solchen Kern bei *Gregarina steini*; der Mutterkern ist nur noch an den Exkretkörnchen des verschwundenen Nucleolus zu erkennen.

Hier wird es vielleicht am Platz sein, von den chromatischen Gebilden im Protomerit zu sprechen, die von einigen Autoren in verschiedener Form beobachtet wurden (s. LÉGER et DUBOSCQ, 1902; LÉGER 1904, 1906). Bei *Gregarina polymorpha* haben dieselben BERNDT (1902) und scheinbar auch BRASS (1883—84) gesehen. Nach meinen Beobachtungen sind sie in der Regel bei den jungen Cephalonten von *Gr. polymorpha* vorhanden (Textfig. B n. C) und bei Individuen derselben Art, die im Begriff sind, einen Epimerit zu regenerieren (Textfig. D—G). Ihre Form kann außerordentlich wechseln. Bald treten sie als unregelmäßige Klumpen auf (Fig. 11 a), bald sind sie in die Länge angezogen und bisquitartig, als ob sie in Teilung begriffen wären (Fig. 11 b). Verhältnismäßig oft sieht man sie als rosenkranzförmige Gebilde, die bogen- oder ringartig gestaltet sind (Fig. 11 d—e). Nicht selten treten sie als Körperchen auf, die von einer kurzen Strahlung umgeben sind (Fig. 11 c).

Bis jetzt haben wir keine Kenntnisse über die Herkunft und den morphologischen Wert dieser chromatischen Gebilde. Die oben beschriebenen Vorgänge scheinen indessen doch eine Erklärung derselben zuzulassen. So sehen wir auf der Figur 53 eine *Gr. polymorpha* mit einem in Regeneration begriffenen Epimerit. An dem Septum sind zwei chromatische Körperchen zu sehen. Das eine von denselben bleibt noch jenseits des Septums und steht durch einen langen Faden mit dem strahlenden Kerne in Verbindung, das andere erscheint schon im Protomerit. Die beiden sind von einer Art Strahlung umgeben und von gleicher Beschaffenheit; ebenso stimmen sie mit den soeben von mir beschriebenen, sich von den strahlenden Kernen ablösenden Körperchen überein. Es ist zweifellos, daß das sich im Protomerit befindende Körperchen eine mit diesen gleiche Herkunft hat.

Im Deutomerit scheinen die vom Kerne auf die geschilderte Weise abgelösten Teile, das Chromatin in Form von Körnchen abzugeben und schließlich zu verschwinden. Wenigstens habe ich manchmal solche Körperchen, aber ganz blaß und von einem Hof von Chromatinpartikelchen umgeben, im Plasma liegend gefunden. Im Protomerit von primären oder regenerierten Cephalonten scheinen sie längere Zeit zu bleiben. Da sie sonst im Protomerit meistens fehlen, scheinen sie dort ebenfalls aufgelöst zu werden.

Bei den in den drei ersten Abschnitten beschriebenen Degenerationsumwandlungen des Kerns findet man im Durchschnitt alle Stufen der Kernveränderungen ungefähr in gleicher Anzahl — von den Anfangsstadien an bis zu den kernlosen Formen. Merkwürdigerweise ist das nicht der Fall bei den zuletzt beschriebenen Kernumwandlungen. Die strahlenden, stark chromatischen Kerne sind auffallend oft zu beobachten. Die Individuen mit stechapfelförmigen und verklumpten Kernen und die kernlosen Tiere bilden dabei immer die ausgesprochene Minderzahl. Ich glaube, diese Tatsache ist damit zu erklären, daß der betreffende Prozeß auf den ersten Stadien meistens wieder rückgängig wird. Die strahlenden Kerne scheinen die Fähigkeit zu haben, sich wieder in einen Ruhezustand zu versetzen. Es wird auch dadurch bewiesen, daß strahlende Körperchen manchmal im Plasma von Tieren mit gewöhnlichem Kerne zu finden sind; der letztere ist wahrscheinlich vor kurzer Zeit strahlend gewesen und hat in diesem Zustande die erwähnten Körperchen abgelöst. Die Wiederherstellung des normalen Zustandes scheint durch die Vermittlung eines amöboiden Stadiums erreicht zu werden. Wenigstens habe ich nicht selten gefunden, daß die amöboiden Kerne,

die oben unter den vegetativen Kernveränderungen schon beschrieben wurden, bei Individuen anzutreffen waren, die mit solchen Individuen zusammen aufgefunden wurden, welche strahlende oder geflamme Kerne besaßen. In solchen Fällen zeigten oft die amöboiden Kerne eine ausgesprochene Hyperchromasie.

Die strahlenden Kerne scheinen eine ganz besonders ausgesprochene Tendenz zu besitzen, sich mit dem Ectoplasma in Verbindung zu setzen. So konnte ich häufig beobachten, daß der strahlende hyperchromatische Kern an dem bekanntlich ectoplasmatischen Septum hing (Fig. 45). Etwas seltener kommen die betreffenden Kerne mit dem Ectoplasma in Berührung, das der Pellicula anliegt. Die Fig. 44 stellt einen solchen hyperchromatischen amöboiden Kern dar. Ähnliche Bilder sind von DRZEWECKI (1903) gesehen worden, wie z. B. seine Fig. 21 darstellt. Es sei hier noch auf die Befunde von SIEDLECKI (1905) hingewiesen, der den vorübergehenden Zusammenhang des Kernes mit der Körperperipherie bei einer Coccidie (*Caryotropha mesnili*) im vegetativen Zustande beobachtet hat.

Die strahlenden Kerne können außerdem verschiedenen anderen degenerativen Prozessen unterliegen, die sich meistens in der für den II. Abschnitt charakteristischen Richtung abspielen. So zeigt die Fig. 43 einen im Anfang von Degeneration dieser Art begriffenen Kern mit noch deutlicher Strahlung.

Wir haben gesehen, daß jede von den vier von mir unterschiedenen Reihen von Kernumwandlungen zur Bildung von kernlosen Individuen führt (Fig. 54, 55, 57). Einige von denselben zeigen eine ganz normale äußere Form und Plasmabeschaffenheit. Daneben findet man aber immer eine Anzahl zweifellos im Absterben sich befindender Tiere. Der aufgeblasene Körper, die geschrumpfte Pellicula, das ungewöhnlich stark lichtbrechende, ganz farblose Plasma sind unzweideutige Zeichen davon (Fig. 56). Endlich sind von Zeit zu Zeit ganz leere Pelliculae von Gregarinen zu finden. Es scheint zweifellos zu sein, daß wir hier eine ansehnliche Sterblichkeit von Gregarinen, und zwar in kernlosem Zustande vor uns haben.

Ich habe mir die größte Mühe gegeben, experimentell die Bedingungen zu finden, unter denen die besprochenen Kernumwandlungen zustande kommen. Es ist mir leider nicht gelungen, irgend welche sichere Resultate zu bekommen. Ich habe sowie in der Wärme, als auch in der Kälte die Mehlwürmer kultiviert und Hungerkulturen angesetzt. Aber diese veränderten Existenzbedingungen haben zu keinen wesentlichen Schwankungen des schon unter nor-

malen Verhältnissen sehr hohen Prozentgehaltes an Kerndegenerationen geführt und lassen somit keine positiven Schlüsse nach dieser Richtung zu. Bei hungernden Tieren schwinden, wie es schon von BERNDT (1902) konstatiert wurde, die Parasiten im Laufe von einigen Wochen. Der Durst (gut angetrocknetes Futter) scheint denselben Einfluß auszuüben. Ich glaube, daß die Parasiten teilweise in encystiertem Zustande aus dem Darne entleert werden, teilweise unter Degenerationserscheinungen aussterben, da ich in solchen Fällen Cysten sowie degenerierende Tiere reichlich gefunden habe.

Einiges Interesse scheinen mir Gesetzmäßigkeiten zu bieten, die ich schon unter gewöhnlichen Bedingungen (Zimmertemperatur und reichliche Fütterung) beobachten konnte. 1. Je mehr Parasiten ein Mehlwürmdarm beherbergte, desto sicherer konnte man sein, Gregarinen mit Kerndegenerationen darin zu finden. Die reichlichste Ansbeute für das Studium der Kerndegenerationen läßt sich aus den Gregarinenpfropfen gewinnen, d. h. aus dichten Ansammlungen von Parasiten, die sich an verschiedenen Stellen des Darmtractus bilden. Umgekehrt, bei ganz spärlicher Gregarinenbevölkerung sind fast immer nur Tiere mit normalen Kernen anwesend. 2. Die Kerndegenerationen treten beinahe nie vereinzelt auf. Man kann gewissermaßen von „Epidemien“ sprechen, da meistens die Mehrzahl von den Individuen aus demselben Darne auf verschiedenen Stadien von beschriebenen Kernumwandlungen sich befinden. Wenn zwei oder drei Arten dabei gleichzeitig sich finden, sind sie oft alle in Kerndegenerationen begriffen. 3. Die reichliche Cystenbildung fällt sehr häufig mit dem Auftreten von Kerndegenerationen bei Tieren aus demselben Darne zusammen.

Die drei soeben angeführten Gesetzmäßigkeiten stellen nichts Ausnahmloses dar, und manche Fälle scheinen mit ihnen in Widerspruch zu stehen. Indessen je zahlreicher meine Beobachtungen waren, desto klarer trat ihre allgemeine Gültigkeit hervor.

Meine Auffassung der von mir beobachteten und in diesem Kapitel beschriebenen Tatsachen ist schon aus dem Kapiteltitlel zu ersehen. Ich habe sie für „degenerative Vorgänge“ gehalten. Es wird meine nächste Aufgabe sein, diesen Standpunkt zu prüfen. Haben wir es wirklich mit degenerativen Prozessen zu tun, d. h. mit solchen, die als Ausdruck einer Erschütterung der normalen Lebenstätigkeit der Zelle gelten können und die in letzter Instanz zum Tode derselben führen?

Vor vier Jahren wurde eine Arbeit von DRZEWECKI (1903) veröffentlicht, die denselben Gegenstand behandelte, d. h. die Kernumwandlungen bei den Gregarinen im vegetativen Zustande. Als Untersuchungsmaterial dienten dabei drei *Monocystis* aus dem Regenwurmhoden — *magna*, *agilis* und *porrecta*. Da diese Arbeit mit meinen oben dargestellten Beobachtungen sehr viele Berührungspunkte hat, werde ich ihre Hauptergebnisse hier kurz wiedergeben.

Anf Grund von seinen Untersuchungen ist der Verfasser zur Annahme gekommen, daß im Laufe des Wachstums der *Monocystis* von *Lumbricus* der Kern wiederholt aufgelöst und ein neuer Nucleus, ganz unabhängig von seinem Vorgänger wieder gebildet wird. Inzwischen befindet sich das Tier in einem Zustande, wo nicht nur kein Kern, sondern auch keine Chromatinpartikelchen im Protoplasma zu konstatieren sind. Obgleich DRZEWECKI Schritt für Schritt den Prozeß an konserviertem Material beobachtet zu haben glaubt, scheint er doch über seine Bedeutung im Zweifel zu sein. Wenigstens finden wir in seiner Zusammenfassung den folgenden Passus: „Ist das (d. h. völliger Schwund des Kernes) eine echt pathologische, zum Tode des Tieres führende Erscheinung oder der höchste, selten vorkommende Grad der Reorganisation des Kernes. Mich will das letztere wahrscheinlicher dünken, doch lasse ich es dahingestellt sein, bis weitere Untersuchungen einen sicheren Anlaß zur Entscheidung dieser Frage geben.“

Die Angaben von DRZEWECKI wurden bis jetzt eher mit Skepsis aufgenommen (LÜHE 1904; GOLDSCHMIDT 1905 a). Die von mir an Gregarinen des Mehlwurms gemachten Beobachtungen geben mir Veranlassung, mich bezüglich der von dem erwähnten Verfasser angeführten Tatsachen und deren Deutung zu äußern. In einem wichtigen Punkte stimmen unsere Beobachtungen überein: es kommt auf den verschiedenen Stadien des Wachstums der Gregarine zum allmählichen Schwunde des Kernes und zur Bildung von Individuen ohne Nucleus, bisweilen sogar ohne Chromatinpartikelchen im Plasma. Freilich, der jeweilige Vorgang hat einen ganz verschiedenen Verlauf in den beiden von uns untersuchten Fällen, wie aus dem Vergleich unserer Figuren am besten zu sehen ist; aber die Unterschiede scheinen mir keine prinzipielle Bedeutung zu haben und auf die Verschiedenheit der Organisation und Existenzbedingungen der von uns untersuchten Gregarinen zurückzuführen zu sein.

In einem viel schärferen Widerspruch stehen unsere Angaben über das weitere Schicksal der kernlosen Tiere. Nach DRZEWECKI sollen sich in denselben neue Kerne aus den im Plasma entstehenden

Chromidien bilden; ich glaube den Untergang der kernlosen Individuen feststellen zu können. Dementsprechend stellt das Verschwinden der Kerne für DRZEWECKI einen normalen vegetativen, sich wiederholenden Vorgang, für mich — einen degenerativen Prozeß dar.

Zugunsten meiner Auffassung scheinen mir folgende Tatsachen zu sprechen. Die von mir oben beschriebenen Erscheinungen verlaufen nie mit der Regelmäßigkeit, die sonst für die normalen Entwicklungsvorgänge charakteristisch ist. Zwar können wir einzelne Stadien von Umwandlungen unterscheiden und sie in ununterbrochenen Reihen verfolgen. Diese sind aber immer nur eine Abstraktion. Einerseits sind diese Reihen nie scharf voneinander abgegrenzt, andererseits können nicht alle Kernmodifikationen, die überhaupt auftreten, in sie eingegliedert werden. Kurz und gut — die in Frage gestellten Erscheinungen zeigen eine Mannigfaltigkeit, die immer für pathologische Vorgänge bezeichnend ist, wo infolge der herabgesetzten Lebenstätigkeit der Zelle auch die Einrichtungen gestört sind, die regulierend auf die Lebensprozesse wirken.

Die regelmäßige Anwesenheit von zweifellos absterbenden Tieren (aufgeblasener Körper, geschrumpfte Pellicula, glashelles Plasma) in Kulturen, wo derartige Kernumwandlungen zu konstatieren sind, scheint auch für meine Deutung der Tatsachen zu sprechen. Dabei befinden sich die absterbenden Tiere entweder in kernlosem Zustande oder auf verschiedenen Stadien des Kernverschwindens.

Ich habe versucht durch eine große Zahl von Messungen eine Abhängigkeit zwischen der Körpergröße der Tiere und den bei ihnen vorhandenen Kernumwandlungen zu finden, aber vergeblich. Zwar sind einige Erscheinungen für kleine Tiere charakteristisch (II. Reihe von Kerngenerationen), gehören aber ebenso gut bei ganz erwachsenen syzygierenden Sporonten nicht zu den Seltenheiten. Daraus schließe ich, daß wir es, wenigstens in dem von mir beobachteten Falle, mit keinen für gewisse Entwicklungsstadien bezeichnenden Kernumwandlungen zu tun haben.

Trotz aller Mühe war ich nicht imstande, einen Prozeß zu finden, den ich als eine Neubildung eines Kernes aus Chromidien im vegetativen Zustande deuten könnte. In Anbetracht der ungeheuren Menge des von mir untersuchten Materials, glaube ich mit gewisser Berechtigung das Vorkommen eines solchen Prozesses leugnen zu dürfen. Es ist zwar immer bedenklich, die für eine Tierart gewonnenen Resultate auch auf andere anzuwenden. Ich glaube indessen, daß die Ergebnisse von DRZEWECKI über die Kernrekonstruktion bei *Monocystis* zum mindesten zu bezweifeln sind. Ich halte es

für sehr wahrscheinlich, daß die von dem Verfasser zusammengestellten Serien von Dauerpräparaten, die eine Kernneubildung veranschaulichen sollen, in entgegengesetzter Richtung als der Autor angibt, zu kombinieren sind. Dementsprechend würden sie auch einen degenerativen Prozeß darstellen.

Was nun die Ursache der in Frage stehenden degenerativen Erscheinungen betrifft, so ist sie aus den Beobachtungen an den Gregarinen selbst kaum zu erschließen. Die Schwierigkeiten liegen in der Natur des Untersuchungsobjekts. Jede Kultur besteht aus dem Darminhalte eines Mehlwurms. Man kann keine Stichproben untersuchen, ohne das Wirtstier zu töten. Und das weitere Verfolgen der Kultur in einer feuchten Kammer würde keine sicheren Resultate geben, da die Existenzbedingungen für die aus dem Wirt herausgenommenen Parasiten zu unnatürlich sind. Man ist also auf den Vergleich mit analogen Vorgängen bei anderen Protozoen angewiesen, die sich in dieser Beziehung als viel geeignetere Untersuchungsobjekte gezeigt haben und die daher auch Gegenstand von experimentellen Beobachtungen im Leben gewesen sind. In erster Linie sind die grundlegenden Arbeiten von R. HERTWIG zu besprechen.

Infolge von Beobachtungen an Infusorien (1899a, 1903) und *Actinosphaerium* (1900, 1904) ist der Verfasser zu der Ansicht gekommen, daß jede Protozoenzelle bei gewissen Bedingungen in einen Zustand gerät, den er mit dem von CALKINS (1902) entlichenen Ausdruck „Depression“ bezeichnet. Der Depressionszustand wird charakterisiert physiologisch durch das vorübergehende oder definitive Aufhören der Hauptfunktionen des Tieres (Nahrungsaufnahme, Bewegung, Teilung), morphologisch — durch Veränderungen in der äußeren Körperform und durch eine Reihe von Kernumwandlungen. Als Ursache des Depressionszustandes wird von dem Verfasser eine Störung der für die betreffende Zelle sonst charakteristischen „Kernplasmarelation“ angesehen. Diese Störung ist durch einen übermäßigen Zufluß von Chromatinpartikelchen zum Kern hervorgerufen, die sich im Plasma bei einer gesteigerten und ununterbrochenen Funktion (z. B. überreiche Fütterung) bilden. Darauf folgendes Hungern begünstigt das Auftreten der Depression, indem die Kernplasmarelation durch die Verminderung der Plasmamasse noch vergrößert wird. Durch rechtzeitige Elimination eines Teiles der Kernsubstanz kann die normale Kernplasmarelation wieder erreicht und der Depressionszustand beseitigt werden.

Als Grundpfeiler der angeführten theoretischen Betrachtungen sind folgende Tatsachen anzuführen: die Bildung der Riesen- und der hypertrophischen Kerne sowie deren nachheriges Ausstoßen bei Überfütterung von *Actinosphaerium* (1904) und die Hyperchromasie des Macronucleus und dessen Zerfall bei unter ähnlichen Verhältnissen gezüchteten Infusorien (*Paramacium* 1899 a; *Dileptus* 1903).

Einige von anderen Forschern beobachtete Vorgänge scheinen mit den Anschauungen von R. HERTWIG über das Wesen der Depression im besten Einklang zu stehen. So können als Beispiele von erfolgreicher Regulation der Kernplasmarelation der erneuerte Aufschwung von Lebenstätigkeit bei Malariaparasiten nach der Elimination eines Teiles der Kernsubstanz (SCHAUDINN 1902 b; Dentung von R. HERTWIG 1907) und ein ähnlicher Vorgang bei *Trypanoplasma* (KEYSSELITZ 1906) dienen. Als Versuch zu einer solchen Regulation sei die Abgabe von Kernteilen aus dem Macronucleus bei den hungernden Paramäcien (KASANZEFF 1901) angeführt. Hyperchromasie des Kernes bei in Depression begriffenen Amöben wurde von PRANDTL (1907) beobachtet und desgleichen bei hypotrichen Infusorien von WOODRUFF (1906), wie seine Tafelfiguren auf unzweideutigste Weise schließen lassen.

Fälle von Hyperchromasie des Kernes scheinen auch bei der physiologischen Degeneration der Gewebszellen vorzukommen. Die degenerierenden Epithelzellen der GRAAF'schen Follikel bei Kaninchen (FLEMMING 1885; s. Taf. X, Fig. 4; Taf. XI, Fig. 16), die degenerierenden Samenzellen bei *Salamandra* (FLEMMING 1887; s. Taf. XXV, Fig. 51 a—c), die scheinbar eine ähnliche Bedeutung habenden „Zwischenkörper“ des *Ascaris*-Hodens (O. HERTWIG 1890; s. Taf. II, Fig. 35 a—f) weisen eine ausgesprochene Hypertrophie der Kernsubstanz an, wie aus den zitierten Abbildungen zu schließen ist.

Ich glaube, daß meine IV. Reihe von Kerndegenerationen sich sehr gut, nach der Analogie mit den angeführten Tatsachen, als Ausdruck eines Depressionszustandes oder „physiologischer Degeneration“ auffassen läßt. Das Auftreten von einer Hyperchromasie der Kerne, Pyknosis und Zerfall in einigen Fällen und wahrscheinliche Wiederherstellung der Tiere durch Elimination von dem Kerne eines Teiles seiner Substanz in anderen Fällen, scheinen sehr dafür zu sprechen.

Meine drei ersten Reihen von Kerndegenerationen lassen sich viel schwerer vom Standpunkte der zitierten Theorie aus erklären. Entweder ist bei Beginn des Prozesses keine merkliche Zunahme der Chromatinmasse zu konstatieren (III. Reihe) oder es scheint gleich

zu einer Verminderung der Kerngröße (I. Reihe) oder wenigstens des Chromatingehaltes des Kernes (II. Reihe) zu kommen. Sollen wir in diesem Falle dem Prozesse eine ganz andere Bedeutung zusprechen? Ein solcher Schluß wäre, nach meiner Meinung, ziemlich gezwungen. Ich habe schon gesagt, daß in Wirklichkeit alle Reihen von Kernveränderungen ineinander übergehen können. Sie treten häufig in denselben Kulturen auf und stellen, aller Wahrscheinlichkeit nach, nur verschiedene Modifikationen desselben Vorganges — der physiologischen Degeneration — dar.

Andere Forscher haben auch schon Kerndegenerationen beobachtet, die von keiner Hyperchromasie begleitet waren, und zwar in Fällen, wo ein Depressionszustand der Zelle wahrscheinlich vorhanden war. Eine Hyperchromasie und sogar eine Achromasie der Kerne wurde von R. HERTWIG (1904) bei *Actinosphaerium* beobachtet, und zwar in einer Kultur „welche sich lange Zeit über durch ganz besondere Assimilations- und Vermehrungsenergie ausgezeichnet hatte“ (S. 343), also vor einem Depressionszustand stehen konnte. PRANDTL (1907) hat auch in den, allem Anscheine nach, sich in Depressionszustand befindenden Kulturen von *Amoeba proteus* neben den Tieren mit hyperchromatischen Kernen solche gefunden, die in Degeneration begriffene hypochromatische und achromatische Nuclei hatten. In dieselbe Kategorie von Tatsachen sind die von PFITZNER (1886) zusammengestellten Fälle einzureihen, wo bei der physiologischen Degeneration der Gewebszellen der höheren Tiere eine Chromatinarmut zu konstatieren ist. Die hypochromatischen Kerne in den Carcinomen (PIANESE, s. R. HERTWIG 1904) sind hier auch zu nennen. Indessen lassen sich derartige Befunde vorläufig noch nicht von R. HERTWIG's theoretischem Standpunkte über das Wesen des Depressionszustandes aus erklären. Weitere ausgedehnte experimentelle Untersuchungen an geeigneten Objekten aus verschiedenen Protozoengruppen werden zeigen, ob der Widerspruch nur scheinbar ist. Jedenfalls werden die Beobachtungen an Parasiten nie in dieser Frage entscheidend sein, da ihre Lebensbedingungen zu kompliziert sind und die auch bei ihnen zweifellos vorhandenen Depressionsvorgänge durch schwer kontrollierbare Einflüsse (Reaktion des Wirtorganismus, Autointoxikation durch eigene Stoffwechselprodukte bei reichlicher Infektion usw.) stark modifiziert sein können.

Zum Schluß dieses Kapitels möchte ich mich noch über die mögliche Bedeutung der strahlenden und „flammenden“ Kerne aussprechen. Die Strahlung um einen nicht in Teilung begriffenen

Kern wurde schon vielfach für andere Objekte beschrieben. An unreifen Eiern haben dieselbe LEYDIG (*Gasteropoda*, 1876; *Phalangium*, 1888), KORSCHOLT (*Antedon rosacea*, 1889), VAN BAMBEKE (*Pholcus phalangioides*, 1898), LEBRUN (*Rana temporaria*, *Bufo vulgaris*, 1901), KING (*Bufo lentiginosus*, 1901) gesehen. Von R. HERTWIG (1896) und MORGAN (1900) wurde eine solche Strahlung an mit Strychnin behandelten Seeigeleiern beobachtet. PRANDTL (1906) hat eine ähnliche Erscheinung an den ♀ und ♂ Pronuclei bei dem Infusorium *Didinium nasutum* festgestellt.

Auffallenderweise sind Strahlungen um einen ruhenden Kern meistens in den Fällen zu beobachten, wo die Zelle für eine rege Teilung in der Zukunft bestimmt ist, vorläufig aber, aus noch unbekanntem Gründen, für eine längere Zeit die Teilungsfähigkeit eingebüßt zu haben scheint (Eier, Gregarinen). Bei den strychniniisierten Seeigeleiern sind wie die ruhenden strahlenden Kerne, so auch typische Spindeln gefunden worden (R. HERTWIG, 1896; MORGAN 1900; WASSILIEFF, 1902). Ich selbst habe die Gelegenheit gehabt, an den mit einer schwachen Strychninlösung behandelten Seeigeleiern alle Übergänge von einem „ruhenden“ strahlenden Kern zu einer Spindel mit Polarstrahlungen zu verfolgen. Es läßt sich nun fragen, ob überhaupt die Strahlung um einen „ruhenden“ Kern sich nicht auf prinzipiell gleiche, aber viel schwächer wirkende Ursachen zurückführen läßt, wie die Spindel mit Polarstrahlungen. Dann wäre vielleicht die erstere als Ausdruck eines mißlungenen Teilungsversuches aufzufassen. Für eine solche Deutung des Vorganges scheint die Neigung der strahlenden Kerne der Gregarinen zu sprechen, sich zu parzellieren und manchmal sogar in zwei gleiche Hälften zu zerschneiden. Von diesem Standpunkte aus wäre die häufig vorkommende Verbindung der strahlenden Kerne mit dem Ectoplasma als Tendenz zu verstehen, sich von dem mit Reservestoffen überladenen Entoplasma loszumachen.

Die „flammenden“ Kerne wurden bei nicht encystierten Sporonten von WOLTERS (*Monocystis* des *Lumbricus*, *Clepsidrina blattarum*, 1891), DRZEWECKI (*Monocystis* des *Lumbricus*, 1903), PAEHLER (*Gregarina ovata*, 1904) gesehen. Ich habe ihren genetischen Zusammenhang mit strahlenden Kernen bei den Mehlwurmgregarinen feststellen können, wie oben dargestellt wurde. Auch sonst sind Fälle bekannt, wo dasselbe Gebilde nicht nur bei verschiedenen, sondern auch bei demselben Tiere bald als strahlend, bald als „flammend“ sich wahrnehmen läßt. So sind die im Laufe der Spermatogenese bei *Asemeis megaloccephala* auftretenden Archoplasmaphären von O. HERTWIG

(1890) meistens als „flammende“, von BRAUER (1893) als strahlende Gebilde auf den Figuren dargestellt.

Es sei hier noch erwähnt, daß WOLTERS den Gedanken ausgesprochen hat, die „geflamnten“ Kerne seien Spindeln, die von dem gewohnten Typus abweichen.

Die germinativen Vorgänge bei *Gregarina cuneata*.

Meine Hauptaufgabe bei diesem Teil meiner Untersuchungen war, möglichst vollständig die ersten Kernveränderungen zu verfolgen, die zur Bildung der Gametenkerne aus den zwei Mutterkernen der Syzygiten führen. BERNDT (1902), der den Entwicklungscyclus von derselben Gregarine schon verfolgt hat, stellt die Sache folgendermaßen dar. Der Kern fängt an zu flammen, löst sich in kleine Stückchen auf und wandert nach der Peripherie der Cyste. Der Nucleolus bleibt dabei liegen und zerfällt. Unterwegs entwickeln sich aus den Kernstückchen primitive mitotische Figuren, und dann findet eine Teilung derselben statt. So werden die Kerne der Sporoblasten gebildet. Es träten also im Laufe der Bildung derselben nach einer „multiplen“ Teilung mitotische Teilungen auf.

Bei den meisten anderen ausführlich untersuchten Gregarinen wurden von verschiedenen Forschern klare Primärspindeln beobachtet (MRÁZEK bei *Monocystis* aus *Rhynchelmis*, 1899; SIEDLECKI bei *Monocystis ascidia*, 1899 a; CUÉNOT, 1900, PROWAZEK, 1902, BRASIL, 1905 — bei *Monocystis* aus *Lumbricus*; CUÉNOT bei *Diplocystis*, 1900; LÉGER et DUBOSCQ bei *Pterocephalus*, 1903; LÉGER bei *Stylorhynchus*, 1904 a; SCHNITZLER bei *Clepsidrina ovata*, 1905; LÉGER bei *Ophryocystis*, 1907). Es schien daher nicht ausgeschlossen zu sein, daß eine einheitliche Mutterspindel bei *Gregarina cuneata* von BERNDT übersehen worden war, was schon PAERLER (1904) hervorgehoben hat. Meine auf diesen Punkt besonders gerichteten Untersuchungen scheinen die Angaben von BERNDT insofern zu bestätigen, als ich, ebensowenig wie er, eine primäre Spindel finden konnte. Dabei bin ich jedoch zu einer ganz anderen Auffassung des ganzen Vorganges, der Entstehung der Gametenkerne aus den Mutterkernen, gekommen.

Auf die von BERNDT ganz richtig und ausführlich beschriebenen Erscheinungen der Encystierung brauche ich nicht weiter einzugehen. Was die Kerne der in der Cyste vereinigten Individuen anbetrifft, so sehen sie genau wie ruhende Kerne von freien Sporonten aus, wie die Fig. 65 es zeigt. Die Kernmembran ist ganz deutlich, der Nucleolus chromatinreich und mäßig vacuolisiert, das Kerngerüst

mit verhältnismäßig spärlichen, feinen Chromatinkörnchen durchsetzt. Die Kerngröße habe ich dabei in diesen Anfangsstadien beträchtlicher gefunden als bei den Sporonten, was mit den Angaben von BERNDT in Widerspruch steht.

Die Metamorphosen des Kernes werden durch die Wanderung desselben zur Peripherie der Cyste eingeleitet. Schon unterwegs ist der Kern tiefgreifenden Umwandlungen unterworfen. Der Nucleolus entfärbt sich allmählich und wird desorganisiert, so daß er als eine farblose durch stark lichtbrechende Stränge durchzogene Vacuole erscheint, in deren Innerem wir einen Haufen der schon oben erwähnten Exkretkörnchen finden. Das Caryoplasma ist entsprechend chromatinreicher geworden; das Chromatin scheint aber in gelöstem oder fein zerstücktem Zustande zu sein, da keine färbbaren Körnchen wahrnehmbar sind. Die Kernmembran verschwindet, und der Kern wird geflammt. Einen so veränderten, schon dicht unter dem Ectoplasma der Cyste liegenden Kern sehen wir auf der Fig. 66 dargestellt. Sein Volumen hat beträchtlich abgenommen.

Sobald der so veränderte Kern das Ectoplasma erreicht hat, entsteht an der entsprechenden Stelle der Cystenoberfläche eine tiefe trichterförmige Einsenkung. Der Boden derselben wird von dem immer noch flammenden Kerne gebildet, der unterdessen eine innige Beziehung zum Ectoplasma bekommen hat (Fig. 67). Schon auf diesem Stadium kann man sehen, daß die Wabenwände der peripheren Plasmaschichten in der Nähe des Kernes im Verhältnis zu den übrigen verdickt und färbbarer geworden sind. Von dem Nucleolus ist nichts mehr im Kerne zu sehen.

Gerade in dem zuletzt beschriebenen Zustande befinden sich die meisten (wenigstens 70 Proz.) aus dem Darne des Mehlwurms entnommenen Cysten. Es fragt sich, wie konnte BERNDT trotzdem dieses so charakteristische Stadium vollständig übersehen? Daran mag der Umstand schuld sein, daß er keine guten, unter dem Deckgläschen bewegbaren Cystentotalpräparate untersucht hat. An Schnitten läßt sich die Sachlage in diesem Falle nur dann gut verstehen, wenn die Schnittfläche der langen Achse der oben beschriebenen Einsenkung parallel verläuft. Dabei ist man natürlich auf einen günstigen Zufall angewiesen, der nur bei einer sehr großen Zahl von auf diese Weise untersuchten Cysten zu erwarten ist. Dagegen ist das entsprechende Bild sehr leicht beim Rollen einer in Nelkenöl beobachteten Cyste auf dem optischen Schnitte zu bekommen.

Die bis jetzt beschriebenen Veränderungen in der Cyste sind nicht am lebenden Objekt zu sehen. Die mit Reservestoffen dicht

gefüllte Cyste erscheint als eine dunkle Kugel, durch einen lichterem Streifen (die Scheidewand) in zwei Hälften geteilt. Ihre Oberfläche zeigt eine charakteristische Zeichnung, die durch die netzförmige Anordnung der Paraglykogenkörner bedingt ist (Fig. 59).

Im weiteren Verlaufe des Prozesses wird die Einsenkung an der Cystenperipherie immer flacher und breiter; die Trichterform geht in die Schüsselform über. Der Kern breitet sich auch beträchtlich dabei aus. Die Wabenwände der äußeren Schicht des Plasmas gewinnen in der Umgebung des Kernes immer mehr und mehr an Dicke und Färbbarkeit (Fig. 68). In einem kurz darauf folgenden Stadium ist der Kern nicht mehr zu sehen. Man bekommt den Eindruck, als ob er in die periphere Plasmaschicht allmählich aufgenommen wurde, indem er derselben einen besonderen Charakter dabei verleiht. Das auf diese Weise entstandene Stadium ist in hohem Maße interessant. Die Scheidewand ist meistens verschwunden. Keine Spur von einem Kern ist auch bei sorgfältigster Durchmusterung von tadellosen Schnittserien zu finden. Dafür hat die ganze periphere Plasmaschicht der Cyste eine eigentümliche Beschaffenheit angenommen. Sie stellt ein Wabenwerk mit sehr massiven Wabenwänden dar, so daß man manchmal den Eindruck gewinnt, als hätte man eine homogene, mit kleinen Alveolen durchsetzte Substanz vor sich. Dieselbe zeigt eine starke Affinität zu den Chromatinfarbstoffen (Borax-Karmin, Hämatoxylin nach DELAFIELD). Doch sind dabei keine Strukturen, sowie keine Chromatinkörnchen zu entdecken. Bei Anwendung der E. H.-Färbungsmethode bekommt man auf den Schnitten entweder einen einheitlichen schwarzen Saum, oder, bei fortgesetztem Ausziehen gibt dieser den ganzen Farbstoff wieder ab, ohne daß man Spuren von geformtem Chromatin finden könnte. Dabei sei bemerkt, daß der betreffende Saum im letzteren Falle viel schneller entfärbt wird als die Chromatinkörnchen anderer Cysten, welche sich eventuell auf demselben Objektträger befinden. Der chromatische Saum ist zwar wegen seiner Beschaffenheit und Färbbarkeit ziemlich scharf von dem übrigen Protoplasma abgesetzt, steht aber mit ihm in kontinuierlicher Verbindung, indem seine Waben direkt in die des Plasmas übergehen (Fig. 69).

Dieses Stadium läßt sich auch am lebenden Objekt erkennen. Nach einem 20stündigen¹⁾ Aufenthalt in einer feuchten Kammer

¹⁾ Die Zeitangaben können keinen Anspruch auf Genauigkeit machen, da das Ausgangsstadium verschieden sein kann und in frischem Zustande meistens nicht genau zu definieren ist. Ferner ist die Entwicklungsgeschwindigkeit sehr von der Temperatur abhängig.

(bei Zimmertemperatur) zeigen die Cysten meistens im optischen Schnitte das Auftreten eines hellen, ringsum verlaufenden Saumes, der von dem dunkleren inneren Teil der Cyste sich abhebt. Er wird immer breiter und erreicht gewöhnlich gegen die 40. Stunde seine maximale Ausdehnung. Bei der Untersuchung dieses Saumes mit stärkeren Vergrößerungen gewinnt man zuerst den Eindruck, daß man die Gametenbildung vor sich habe, da runde Körperchen im Saume ganz deutlich hervorzutreten scheinen. Und man ist ganz erstaunt, die betreffenden Gebilde an gefärbten Präparaten nicht mehr zu finden. Durch wiederholte Beobachtungen läßt sich das Rätsel aufklären. In Wirklichkeit haben wir auf diesem Stadium das oben nach gefärbten Präparaten beschriebene Wabenwerk. Da aber die Wabenwände aus einer sehr stark lichtbrechenden Substanz bestehen, treten mehr die schwächer lichtbrechenden Wabeninhalte hervor, die dunkle rundliche Körperchen vortäuschen. Dieses Stadium ist nach dem Leben auf der Fig. 60 dargestellt. Dabei muß man aber die Helligkeitswerte umgekehrt sich denken, entsprechend einem photographischen Negativbilde, so daß in der Wirklichkeit die Wabenwände des Saumes nicht dunkler, sondern heller als die Wabenlumina erscheinen.

Es fragt sich nun, wie ist das chromatische Gebilde aufzufassen, welches die äußere Schicht des jetzt einheitlichen Cystenkörpers bildet. Es ist kein Zweifel, daß wir es mit einem Chromidialapparat zu tun haben. Die Ähnlichkeit des von mir in der Fig. 69 dargestellten Stadiums mit gewissen Zuständen, wie sie bei Rhizopoden beschrieben worden sind, ist nicht zu verkennen. Zuerst wollen wir uns dem Objekt zuwenden, bei dem der Begriff „Chromidium“ eingeführt wurde. Die auf der Fig. 1 (Taf. XXXVII) der Arcellaarbeit von R. HERTWIG (1899 b) dargestellte Chromidialmasse wird zwar von dem Verfasser ein „Netz“ genannt, kann jedoch wohl als ein Wabenwerk aufgefaßt werden, dessen Wände im Vergleich mit denen des Plasmagerüstes verdickt und chromatinhaltiger sind. Da in diesem angeführten Falle auch keine Chromatinpartikelchen zu unterscheiden sind, können wir dieses Chromidium bei *Arcella* direkt mit dem der Gregarinencyste vergleichen. Noch mehr Ähnlichkeit scheint die Beschaffenheit des von mir beobachteten Chromidialsaumes mit der Struktur der Chromidialsubstanz von *Diffugia* zu sein, wie es ZUELZER (1904) bei Tieren im Frühling und während der „Conjugation“ in Fig. 1 c der Taf. X und 1 b, 1 c der Taf. XI abbildet.

Ich habe bis jetzt die Kernmetamorphosen in der Cyste so be-

schrieben, wie sie sich in den meisten Fällen abspielen. Viel seltener habe ich die folgende Abänderung des Prozesses gefunden. Anstatt sich als Ganzes nach der Cystenperipherie zu begeben, zerfällt der flammende Kern, nachdem der Nucleolus sich auf die oben beschriebene Weise rückgebildet hat, in viele unregelmäßige Stücke, die ihrerseits sich zerschnüren können, wie auf der Fig. 70 zu sehen ist. Bisweilen konnte ich eine ausgesprochene Hyperchromasie des Stammkernes am Anfange des Prozesses konstatieren. Überhaupt scheint der Vorgang der Kernparzellierung im vegetativen Zustande (s. den IV. Abschnitt des vorigen Kapitels) sehr ähnlich zu sein. Die Kernstücke begeben sich zur Peripherie der Cyste, wo sie als chromatische unregelmäßige Flecke erscheinen (Fig. 71). Dort werden sie aber bald aufgelöst, und es entsteht dasselbe Bild, wie in dem ersten als typisch geschilderten Falle.

Auf jeden Fall bekommen wir einen kernlosen Zustand der Cyste, wo das ganze Chromatin in einem Chromidium verteilt ist. Es fragt sich nun, ob dies ein normaler Zustand ist. Wir haben vor uns einen Organismus, den ich im folgenden „Chromidialcyste“ nennen werde, da er morphologisch den „Chromidialtieren“ (*Actinosphärien*) von R. HERTWIG (1904) vollkommen entspricht, obgleich die Beschaffenheit des Chromidialapparats in beiden Fällen verschieden ist. Wir wissen, daß solche kernlose Actinosphärien schließlich zugrunde gehen. Ferner habe ich selbst im vorigen Kapitel dieser Arbeit gezeigt, daß der kernlose Zustand während der vegetativen Periode bei derselben Art von *Gregarina* häufig vorkommt und die Vorstufe des Todes darstellt. Endlich wurde ein solches Stadium weder bei einer anderen Gregarinenart, trotz zahlreicher zurzeit vorhandener Untersuchungen, noch bei derselben *Gregarina cuneata* von BERNDT als Stufe der normalen Entwicklung beobachtet. Alle diese Erwägungen mahnten zur Vorsicht und erforderten den Nachweis, daß es sich bei den „Chromidialcysten“ nicht um degenerative Veränderungen handeln könne. Eine solche Möglichkeit hat mir mehr als einmal vorgeschwebt, und ich habe mich bemüht, die Sache möglichst genau zu prüfen.

Wiederholt habe ich das folgende Experiment gemacht. Es wurden etwa zwanzig Cysten, die aus demselben Abschnitte eines Mehlwurmdarmes stammten, in einer feuchten Kammer gezüchtet. Wenn alle Cysten sich gleichmäßig entwickelten und das in Frage kommende Stadium beinahe zur selben Zeit erreicht hatten (was sich leicht am lebenden Objekt beurteilen läßt), wurde etwa die Hälfte von den Cysten herausgenommen und nach Konservierung

und Färbung untersucht. Falls die Beobachtung am Lebenden sich dabei als richtig erwies, also ich „Chromidialcysten“ vor mir hatte, wurden die anderen Tiere weiter kultiviert. Von ganz vereinzelt Ausnahmen abgesehen, haben sie sonst immer ganz normale spätere Stadien gegeben, Sporodukten gebildet und scheinbar gesunde Sporen entleert. Deshalb scheint es mir ausgeschlossen, daß wir in den „Chromidialcysten“ einen pathologischen Zustand haben.

Als erstes Zeichen der weiteren Entwicklung läßt sich ein besonderes Aussehen der Chromidialmasse beobachten. Auf den mit Hämatoxylin nach DELAFIELD behandelten Schnitten erscheint sie nicht mehr wie früher gleichmäßig gefärbt, sondern gewinnt ein fleckiges Aussehen. Bei genauer Untersuchung erweist es sich, daß die Wabenwände den Farbstoff hauptsächlich dicht an den Alveolarflächen speichern. Bald darauf findet man in den dünner gewordenen Wabenwänden Chromatinkörperchen, die meistens wie kleine Bogen aussehen, eine Form, die offenbar durch die Alveolen bedingt ist (Fig. 72). Diese Chromatinbogen scheinen sich in kleinere Körnchen aufzulösen, die dann mehr oder weniger gleichmäßig verbreitet erscheinen (Fig. 73). Die Färbbarkeit des peripheren Wabenwerkes mit Hämatoxylin nach DELAFIELD hat nach dem Ausfallen der Chromatinelemente stark abgenommen, bleibt dabei immer noch etwas größer, als die des Entoplasmas, was auf den Fig. 72 u. 73, die von mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten gezeichnet wurden, nicht wiedergegeben ist.

Die beschriebenen Umwandlungen in der Struktur des Chromidialapparates bei *Gregarina cuneata* sind in den Hauptzügen denen analog, die von ZUELZER (1904) für *Diffugia* geschildert sind. Auch hier nimmt die vacuolisierte, keine feinere Struktur aufweisende Chromidialmasse im Laufe des Sommers den Charakter eines blassen Wabenwerkes an, in dessen Wänden Chromatinkörnchen verteilt sind.

Ich habe schon gesagt, daß die Cystenscheidewand meistens schon während der Bildung des peripheren Chromidialsaumes verschwindet. In einigen Fällen bleibt sie längere Zeit erhalten, und bekommt dann auch den Charakter einer Chromidialmasse, die nachher die Chromatinkörperchen ausscheidet. Auf späteren Stadien habe ich die Scheidewand nie mehr gesehen.

Die oben geschilderten Chromidialkörnchen fangen nun an, sich in Gruppen zu vereinigen, die in kleinen Verdichtungen des plasmatischen Wabenwerkes liegen und durch ein farbloses stark lichtbrechendes Gerüst untereinander verbunden sind (Fig. 74). Die

Chromidien haben sich zu Kernen kondensiert. Das dichtere Plasma häuft sich um diese Kerne herum immer mehr und mehr an (Fig. 75). Man sieht dann im Plasmagerüst rundliche Inseln von kompaktem stärker färbbarem Plasma liegen, die mit Kernen versehen sind (Fig. 76). Diese Inseln haben eine ziemlich konstante Größe (gegen 5μ im Durchmesser) und man könnte sie als zellige Einheiten betrachten, wenn sie mit dem Wabenwerk des umgebenden Plasmas nicht in ununterbrochenem Zusammenhange ständen und sich so als Teile einer noch einheitlichen Masse erwiesen. Ich habe sie zuerst für in Bildung begriffene Gameten gehalten. Da aber das Volumen von den letzteren im Moment der Copulation wenigstens viermal kleiner ist, ist man genötigt, entweder eine Kondensierung des Plasmas oder eine Teilung der zuerst gebildeten Elemente anzunehmen. Es scheint mir das letztere wahrscheinlicher, da ich eine Serie von Bildern beobachten konnte, die in diesem Sinne zu deuten sind (Fig. 77—83). So sieht man auf der Fig. 77 in dem betreffenden Element das Chromatin in zwei parallelen Streifen angeordnet, die zwei Tochterplatten einer primitiven Mitose zu sein scheinen. Die Fig. 78 stellt zwei Tochterelemente dar, die ihre Kerne schon im Ruhestadium haben, aber ihrer Lage und Form nach sich als Abkömmlinge von einem Mutterelement dokumentieren. Die Fig. 79—82 veranschaulichen die direkte Teilung eines Tochterelements in zwei Enkelelemente — die Gameten. Die letzteren liegen eine Zeitlang in der peripheren Schicht des Plasmas, mit dessen Wabengerüst sie im Zusammenhange bleiben (Fig. 95). Dann lösen sie sich ab und geraten in den Raum zwischen dem Cystenkörper (der von diesem Stadium ab dem „Restkörper“ der Autoren entspricht) und der Cystenhülle. Jetzt sind es runde, scharf konturierte Körperchen von 3μ im Durchmesser. In deren Mitte liegen die Kerne, die aus nebeneinander angehäuften Chromatinkörnchen bestehen. Diese sind durch farblose Fäden miteinander verbunden (Fig. 83).

Ich glaube also eine zweimalige zur Bildung von Gameten führende Teilung der zuerst gebildeten Elemente annehmen zu dürfen. Ich spreche mich jedoch darüber mit einer gewissen Reserve aus, da der von mir als Teilungsprozeß aufgefaßte Vorgang nur an sehr wenigen Präparaten beobachtet und nie lückenlos auf demselben Präparate verfolgt wurde, was wohl auf den schnellen Ablauf des Prozesses zurückzuführen ist. Ob die chromatischen Körnchen, die dabei zu sehen sind, als Chromosomen aufzufassen sind, lasse ich dahingestellt und kann daher nicht von typischen Reduktionsteilungen sprechen. Sicher scheint nur zu sein, daß die

Zahl dieser Körnchen im Kerne der Gameten geringer als in dem der zuerst gebildeten Elemente ist, wie der Vergleich der Fig. 83 und 76 zeigt.

Jetzt wollen wir den Gang der Entwicklung der Cyste von *Gregarina cuneata*, wie ich ihn geschildert habe, mit den Angaben von BERNDT vergleichen. Es scheint mir, unsere tatsächlichen Beobachtungen stehen in keinem schroffen Gegensatz und lassen sich ziemlich gut in Einklang bringen. Nur scheint BERNDT einige wichtige Stadien übersehen zu haben, die für die allgemeine Auffassung des Prozesses entscheidend sind.

Ich habe bisweilen, ebenso wie BERNDT, den Zerfall der Syzygitenkerne noch im Inneren der Cyste beobachtet. Ich betrachte aber diesen Fall als eine seltene Abänderung des typischen von BERNDT zweifellos übersehenen Vorganges, wo der Kern sich in toto zur Cystenperipherie begibt und am Boden einer Einseukung des peripheren Plasmas hängen bleibt. Die Auflösung des Kernes in eine periphere Chromidialmasse wurde von BERNDT nicht gesehen, ebenso wie die Entstehung der Kerne aus derselben. Die von ihm gesehenen kleinen Mitosen scheinen mir sich auf einen späteren Vorgang zu beziehen — die Teilung der aus dem Chromidium entstandenen Kerne. Jedenfalls ist ihre frühere Entstehung mit dem ganzen Charakter des von mir beobachteten Prozesses unvereinbar.

Die von mir bei *Gregarina cuneata* geschilderte Art der Gametenkernbildung ist sehr von den Verhältnissen verschieden, die wir bis jetzt bei anderen Gregarinen kennen. Aber bei anderen Protozoengruppen können wir sehr analoge Zustände finden. So bilden sich die Gametenkerne bei vielen Rhizopoden aus einem Chromidium, wie es schon R. HERTWIG (1899 b) für *Arcella* wahrscheinlich gemacht hat, und nachher SCHAUDINN (1903) für *Polystomella*, *Chlamydothryx*, *Centropyxis* und *Entamoeba coli*, GOLDSCHMIDT (1907) für Mastigamöben beobachtet haben. Andererseits erweist sich die Entwicklung bei anderen Rhizopoden als kernkontinuierlich (*Trichosphaerium*, SCHAUDINN, 1898; *Pyxidicola*, DOFLEIN, 1907). Die Coccidien können auch als gutes Beispiel dienen, wie die Gametenkernbildung innerhalb einer Protozoengruppe, die sonst einen ziemlich einförmigen Entwicklungszyclus zu haben scheint, stark variieren kann. Bei *Coccidium schubergi* (SCHAUDINN, 1900) tritt während der Bildung der Microgameten ein deutliches Chromidium auf, das sich später zu Kernen kondensiert (vgl. MESNIL, 1905); es spielt sich also prinzipiell derselbe Vorgang, wie bei *Gregarina cuneata* ab. Bei *Cyclospora caryolytica* (SCHAUDINN, 1902 a) und *Coccidium lacazei* (SCHAUDINN, 1900)

sind die Verhältnisse insofern abweichend, als die Teilungsprodukte des Caryosoms als Sammelcentren für die Partikelchen des Chromidiums dienen. Bei anderen Coccidien vollzieht sich dagegen der Übergang der Microgametoblastenkerne zu Kernen der Gameten durch eine ununterbrochene Reihe von Teilungen (*Adelea ovata*, SIEDLECKI, 1899 b; *Adelea mesnili*, PÉREZ, 1903; *Adelea zonula*, MOROFF, 1906; *Coccidium salamandrae*, SIMOND, 1897; *Caryotropha mesnili*, SIEDLECKI, 1902).

Das Stadium mit ausgebildeten Gameten nach dem lebenden Objekt ist auf der Fig. 61 im optischen Querschnitt dargestellt. Der stark lichtbrechende periphere Saum der Fig. 60 ist fast ganz verschwunden. Dabei ist ein Raum zwischen der Oberfläche des Cystenkörpers und der Cystenhülle entstanden, der mit runden Körperchen — den Gameten — ausgefüllt ist. Auffallenderweise konnte ich dabei nie Bewegungen des „Restkörpers“ beobachten, die eine Mischung der Gameten verursachen könnten (BERNDT, 1902). Freilich, bei fortwährender Beobachtung sieht man, daß die Restkörperoberfläche in einem gewissen Moment unregelmäßig wird, als ob stumpfe Ausläufer darauf gebildet würden, die bis zur Cystenhülle reichen. Erstens ist aber der Vorgang so langsam, daß er die ihm von BERNDT zugeschriebene Bedeutung kaum haben könnte, zweitens fängt er erst an, nachdem die Gameten schon copuliert und Zygoten gebildet haben, was an rechtzeitig angefertigten Präparaten zu konstatieren ist. Ich glaube, daß der Prozeß eher mit der Beförderung der Zygoten in die Mitte der Cyste zu tun hat.

Die zwei copulierenden Gameten (Sporoblasten) zeigen keine merkbaren Unterschiede; wir haben also einen Fall von Isogamie vor uns. Die Gameten berühren sich (Fig. 84), verschmelzen mit ihren Plasmakörpern (Fig. 85) und bilden so einen einheitlichen Körper von doppeltem Volumen, der zuerst zwei getrennte Kerne aufweist (Fig. 86). Auch letztere nähern sich, und schließlich kommt es zur Vereinigung. Während ich früher die chromatischen Körnchen nicht als Chromosomen anzusprechen getraute, konnte ich jetzt, nach der Vereinigung der Kerne, deutliche hantelförmige Chromosomen in der konstanten Zahl von acht beobachten (Fig. 87).

Die Zygote verlängert sich, und der Kern stellt wieder einen Haufen von dicht aneinander liegenden Chromatinkörnchen dar (Fig. 88). Die erste Teilung des Syncaryons habe ich nicht beobachtet. Jedenfalls scheint die Angabe von BERNDT, daß sie in der Querrichtung der Zygote stattfindet, wenig wahrscheinlich zu sein, da alle späteren Bilder damit in Widerspruch stehen. Die beiden Tochterkerne finde

ich zuerst als zwei voluminöse chromatische Massen an den Enden der Zygote liegen (Fig. 89). Später werden sie kompakter (Fig. 90) und dann entfernen sie sich etwas von der Peripherie der Zygote, indem sie die Form von eckigen Körpern annehmen, die meistens im optischen Schnitte rhombisch erscheinen (Fig. 91). Durch zweimalige direkte Teilung bekommt man einen achtkernigen Zustand (Fig. 92 und 93). Die Kerne werden sichelförmig und liegen zu vier in zwei der Querachse der Zygote parallelen Ebenen (Fig. 94). Zu dieser Zeit ist die Zygote mit den zwei Hüllen versehen und zu einer fertigen Spore geworden.

Wenn man gefärbte Quetschpräparate von den ersten Stadien nach der Bildung der Gametenkerne untersucht, kann man sich leicht überzeugen, daß ein Teil des ans der einheitlichen Chromidialmasse ausgefallenen Chromatins bei der Entstehung der Kerne unverbraucht geblieben ist und in der Form von unregelmäßigen Körnchen und Schollen an der Peripherie des Cystenkörpers liegt. Sein weiteres Schicksal wollen wir später besprechen.

Die zweikernigen Zygoten liegen meistens der Peripherie des Cystenkörpers an (Fig. 96). In dem vierkernigen Zustande beginnt gewöhnlich die Wanderung der Zygoten in die Mitte des „Restkörpers“. Schnitte durch die auf diesem Stadium sich befindenden Cysten bieten sehr lehrreiche Bilder dar, da dabei das in Form von Körnchen gebliebene Chromatin sich besonders gut beobachten läßt. So sehen wir auf der Fig. 97 die in Wanderung begriffenen, in radiäre Stränge angeordneten, vierkernigen Zygoten. Im Centrum der Cyste liegen die schon von der Peripherie hinübergewanderten, zahlreichen Chromatinkörnchen in einer Ansammlung von dichterem Plasma. Auf Schnitten durch andere Stadien, wo sie von dicht zusammengedrängten Zygoten dem Auge des Beobachters leicht verhüllt werden, sind diese Chromatinkörnchen nur schwer zu erkennen. Auf der Fig. 98 befinden sich die Zygoten dicht aneinander in der Mitte des „Restkörpers“. Manchmal sind sie dabei so zusammengedrückt, daß die Konturen der Zygoten gar nicht zu unterscheiden und nur die Vierkerngruppen zu sehen sind. Bei oberflächlicher Beobachtung ist man geneigt, solche Bilder als eine zentrale Ansammlung von Chromidialkörnchen aufzufassen und lernt nur durch Vergleich mit günstigeren Fällen die richtige Bedeutung des betreffenden Stadiums kennen.

Die zentrale Masse der anfangs, wie gesagt, dicht zusammengedrängten Zygoten fängt allmählich an, sich zu lockern. Dabei nimmt ihre vorher unregelmäßige Kontur eine bestimmte Konfiguration

an. Es werden von der Peripherie der Zygotenmasse Ausläufer gebildet, die in Form von abgestutzten Kegeln oder Schornsteinen zur Oberfläche des „Restkörpers“ reichen. Zu gleicher Zeit wird die innere Plasmaschicht des „Restkörpers“ engmaschig und bildet eine feste Abgrenzung für den Raum, wo die Zygoten liegen, und den ich im weiteren „Brutraum“ nennen werde. Die Zygoten haben meistens schon das Achtkernstadium erreicht und die zwei Hüllen (Epi- und Endospore) gebildet (Fig. 99). Auffallenderweise sind im Brutraum selbst keine Spuren von Chromatinkörnchen mehr zu konstatieren. Dagegen kann man sich an mit Borax-Karmin gefärbten und stark ausgezogenen Totalpräparaten leicht überzeugen, daß die Brutraumwand stellenweise stark chromatisch ist. Es ist wohl anzunehmen, daß das Chromatin, welches in Form von Körnchen sich im Brutraum befand, in feinverteiltem oder gelöstem Zustande in die Brutraumwand gelangt und hier als Chromidialmasse erscheint. Anfangs sind die chromatischen Flecken regellos in der Brutraumwand verteilt. Später scheint sich das Chromatin immer näher und näher der Restkörperperipherie in den Wänden der schornsteinförmigen Brutraumausläufer zu konzentrieren, was eine Vorbereitung zur Sporoductenbildung darstellt. Die Fig. 100 veranschaulicht den Endabschnitt eines solchen Ausläufers im optischen Längsschnitte. Auf der Cystenoberfläche erscheinen dabei breite chromatische Ringe, die in Wirklichkeit optische Querschnitte durch die Wände der peripheren Enden derselben Ausläufer darstellen (Fig. 101). Auf dem nächsten Stadium sehen wir die etwas vereugten Brutraumausläufer von der Peripherie mit einer schüsselförmigen Chromidialmasse gedeckt (Fig. 102 in opt. Längsschnitte; Fig. 103 — Oberflächenbild). Von dem Boden derselben fängt der Sporoduct an, in Form eines doppelwandigen, stark färbbaren Cylinders in das Innere des „Restkörpers“ hineinzuwachsen. Dabei schiebt er die ihm auf dem Weg liegenden Sporen auseinander, indem er selbst eine unregelmäßig geschlängelte Gestalt annimmt (Fig. 104). Die Fig. 105 zeigt einen Sporoduct, der seine definitive Größe erreicht hat und vor der Anstülpung steht. Er hat die Form eines etwas gebogenen doppelwandigen Trichters, dessen unteres Ende leicht angeschwollen ist. Die innere und äußere Wand sind stark chromatisch und mit zahlreichen Querbälkchen miteinander verbunden. An der Cystenperipherie sind sie in ein einheitliches Gebilde verschmolzen. Das innere Lumen des Sporoductes ist häufig durch eine oder mehrere Scheidewände geteilt. An dem Ansatzrande des Sporoductes ist ein stark färbbares weitmaschiges Gerüst entwickelt. Auf diesem

Stadium ist das Chromatin wieder in Form von Körnchen zu sehen, die in charakteristischer Weise in der Umgebung der Ansatzstelle des Sporoductes angeordnet sind (Flächenbild Fig. 106) und von da aus längs der Brutraumwand eine Strecke weit zu verfolgen sind. Auf der Fig. 107 ist ein gerade in Umstülpung begriffener Sporoduct dargestellt, wo die oben erwähnten Scheidewände nicht mehr zu sehen sind. Einen ausgestülpten Sporoduct veranschaulicht die Fig. 108. Derselbe läßt die zwei Wände der Fig. 105 unterscheiden, deren gegenseitige Lage selbstverständlich umgekehrt ist. Die jetzige innere Wand ist stark chromatisch geblieben, die äußere hat ihre Färbbarkeit beinahe eingebüßt und scheint eine pelliculaartige Konsistenz angenommen zu haben. Die beiden Wände sind durch die austretenden Sporen dicht aneinander gepreßt, und das ganze Rohr beträchtlich erweitert. An seiner Basis ist der Sporoduct angeschwollen und wird nochmals ein wenig breiter an seinem distalen Ende.

Auf allen Stadien der Sporoductenbildung ist eine nicht geringe Menge von Paraglykogenkörnern im Plasma des „Restkörpers“ zu konstatieren.

Wir wollen jetzt etwas zurückkehren und die Erscheinungen schildern, die sich nach der Copulation der Gameten an lebenden Cysten beobachten lassen. Wie schon oben erwähnt wurde, wird die Oberfläche des „Restkörpers“ unregelmäßig, und der Raum zwischen derselben und der Cystenhülle verschwindet allmählich, was auf die Wanderung der Zygoten in das Innere des „Restkörpers“ zurückzuführen ist. Dann wird die Oberfläche des „Restkörpers“ wieder glatt, und die Cyste sieht so aus, wie vor der Bildung des hellen peripheren Saums (Fig. 59), nur ohne den der Scheidewand entsprechenden Streifen. Bald kann man schon die ersten Zeichen der Sporoductenbildung sehen. Auf der Oberfläche des „Restkörpers“ erscheinen sternförmige Flecke, die durch Ansammlungen von kleinen Paraglykogenkörnern bedingt sind und durch ein Netz von größeren Paraglykogenkörnern miteinander in Verbindung stehen. In der Mitte von jedem „Sterne“ ist eine Öffnung und in der letzteren, bei tieferer Einstellung, eine Gruppe von Sporen zu sehen (Fig. 62). Das Bild kann schon am Ende des fünften Tages auftreten, und ist während des sechsten noch zu beobachten; nur sind die Sporen meistens nicht mehr zu sehen, weil sie durch den hineinwachsenden Sporoduct verdrängt worden sind. Am siebenten Tag zieht sich der „Restkörper“ von der Cystenhülle teilweise zurück, wobei er an den durch die sternförmigen Flecken bezeichneten Stellen mit ihr in

Verbindung bleibt. Infolgedessen bekommt er eine ziemlich komplizierte Gestalt, wie auf der Fig. 63 dargestellt ist. Meistens während des achten Tages schrumpft die Cystenhülle und verschwindet langsam, indem sie gelöst wird. Der „Restkörper“ zieht sich dabei zusammen und rundet sich ab. Bald nachher werden die Sporoducten durch die oben erwähnten Öffnungen in der Mitte der sternförmigen Figuren langsam herangestülpt und das Austreten der Sporen fängt an (Fig. 64). Bei dem Übergang von dem Stadium der Fig. 62 zu dem der Fig. 64 ist eine beträchtliche Volumenabnahme des „Restkörpers“ zu beobachten, wie es die den natürlichen Verhältnissen genau entsprechenden Abbildungen dokumentieren.

Es fragt sich nun, was die Umstülpung des Sporoducten und nachher das Austreten der Sporen durch diese verursacht. Die von BÜTSCHLI (1880—89) für *Clepsidrina blattarum* gemachte Vermutung, daß es sich um elastische Kräfte der gespannten Cystenhülle handelt, kann in unserem Falle nicht gelten, da diese kurz vor der Umstülpung verschwindet. Von einem durch die Quellung irgendwelcher sich im Innern des „Restkörpers“ befindenden Substanz hervorgerufenen Überdruck kann kaum die Rede sein, da das Volumen des „Restkörpers“ sich immer mehr und mehr verkleinert, bis er als ein winziges Klümpchen mit runzeliger Oberfläche erscheint. Vielmehr macht der ganze Prozeß den Eindruck, als ob es sich um eine Kontraktion des „Restkörpers“ handelte.

Wir wollen jetzt das Schicksal des Chromatins von dem Beginn der Entwicklung der Cyste bis zum Stadium mit fertigen Sporoducten in aller Kürze rekapitulieren. Der ganze Kern (da der Nucleus im Inneren des Kernes vorher verschwindet) geht in die periphere Chromidialmasse auf. Diese gibt Ursprung sowohl den Kernen der Gameten als auch dem Chromatin, das später eine große Rolle bei der Ausbildung der Sporoducten zu spielen scheint, nachher teilweise im „Restkörper“ in Form von Chromidien bleibt und mit diesem zusammen zugrunde geht. Wenn wir die seit der Arbeiten von GOLDSCHMIDT (1905 a und 1905 b) in der Literatur eingebürgerte Nomenklatur — mutatis mutandis — anwenden wollen, ist die einheitliche Chromidialmasse ein Amphichromidium zu nennen, das Chromatin der Gametenkerne — Idiochromatin (Sporetium) und das Chromatin des „Restkörpers“ — Trophochromatin (Chromidium s. str.). Ich will doch hier betonen, daß ich diese Benennungen benutze, nur um das verschiedene Schicksal der beiden Chromatinportionen kurz auszudrücken, ohne dabei einen prinzipiellen Unterschied derselben beimessen zu wollen, wie es sonst die

SCHAUDINN-GOLDSCHMIDT'sche Lehre von der Doppelkernigkeit der Zelle tut.

Die Trennung der Kernsubstanz in zwei Portionen scheint eine bei den Protozoen wie bei den Metazoen weit verbreitete Erscheinung zu sein, wie die zitierten Zusammenstellungen von GOLDSCHMIDT in klarer Weise veranschaulichen. Speziell bei den Gregarinen ist sie in allen näher untersuchten Fällen in einer oder anderer Form bekannt. Der entsprechende Vorgang bei *Gregarina cuneata* stellt also nichts Neues dar. Während aber sonst das somatische Chromatin keine weitere funktionelle Bedeutung zu haben und bald zugrunde zu gehen scheint, spielt es in unserem Falle eine wichtige Rolle als chromatische Substanz des „Restkörpers“, der die wichtige und komplizierte Aufgabe hat, für die Sporen zu sorgen und, in erster Linie, die Sporoducten auszubilden. Ich habe gezeigt, daß gerade bei diesem Vorgange das Chromatin in Tätigkeit zu treten scheint, indem es in Form von Chromidialmasse sich an den Stellen ansammelt, wo die Sporoducten wachsen. Ein Teil des Chromatins scheint dabei als Baumaterial für die Sporoducten zu dienen, da, wie gesagt, diese stark chromatisch erscheinen. Diese Tatsache bleibt nicht ohne Analogie bei anderen Organismen. Es sei hier die Umwandlung der Mitochondrien in die Spiralfäden (BENDA 1897) oder in die formbestimmenden Elemente (KOLTZOFF 1905) bei der Spermienentwicklung erwähnt.

Bis jetzt habe ich immer, der Tradition folgend, von einem „Restkörper“ gesprochen. Dieser Name scheint mir jedoch in einigen Fällen ungerechtfertigt zu sein, da das entsprechende Gebilde nicht funktionslos zugrunde geht. Schon LÉGER (1904) und GOLDSCHMIDT (1905 b) haben mit Recht dasselbe mit dem Metazoensoma verglichen. Ich möchte es noch weiter ansführen und den „Restkörper“ von *Gregarina cuneata* (und von den anderen sporoductenbildenden Gregarinen) mit einem Mutterorganismus vergleichen, der eine anfallende Sorge für seine Nachkommen aufweist. Er befördert die Zygoten von der Peripherie in sein Inneres, wo sie die Möglichkeit haben, geschützt sich weiter zu entwickeln. Er bildet eine Bruthöhle mit einer differenzierten Wand und Ausführungsgänge — die Sporoducten. Durch diese entleert er die fertigen Sporen. Die Möglichkeit von einer so andauernden und komplizierten Tätigkeit können wir uns nur so vorstellen, daß wir eine komplette Zelle vor uns haben, deren Chromatin in Form von einem Chromidium erscheint. Um diese zahlreichen Funktionen vollführen zu können, besitzt sie eine ausgiebige Menge von Reservestoffen (Paraglykogen-

körner) als Energiequelle. Diese Zelle ist aber doppelter Herkunft, da sie immer durch Verschmelzung von zwei Organismen zustande kommt. Diese Verschmelzung kann vor der Gametenbildung stattfinden, wie es bei *Gregarina cuneata* der Fall ist, oder nachher, wie bei vielen anderen sporoductenbildenden Gregarinen (z. B. *Clepsidrina blattarum*, BÜTSCHLI 1880—89; *Clepsidrina ovata*, SCHNITZLER 1905), scheint aber jedenfalls eine Vorbedingung für die weitere Entwicklung des „Restkörpers“ zu sein.

Am Schlusse dieser Arbeit ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrat Prof. R. HERTWIG, in dessen Institut diese Arbeit anzufertigen mir vergönnt war, für seine mir stets erwiesene höchst liebenswürdige Unterstützung meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Auch möchte ich diese Gelegenheit wahrnehmen, Herrn Privatdozent Dr. R. GOLDSCHMIDT für das rege Interesse an meiner Arbeit und für seine guten Ratschläge verbindlichst zu danken.

Literaturverzeichnis.

- 1907 AWERINZEW, S.: Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserrhizopoden. Arch. f. Protistenk. Bd. 8.
- 1898 BAMBEKE, VAN: Contributions à l'histoire de la constitution de l'œuf. Arch. de Biol. T. 15.
- 1885 BARFURTH, D.: Vergleichend-histochemische Untersuchungen über das Glycogen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 25.
- 1897 BENDA, C.: Neuere Mitteilungen über die Histogenese des Säugetierspermatozoen. Verh. physiol. Ges. Berlin.
- 1902 BERNDT, ARTH.: Beitrag zur Kenntnis der im Darne der Larve von *Tenebrio molitor* lebenden Gregarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. 1.
- 1905 BRASIL, L.: Recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées. Arch. de Zool. expér. Ser. 4 Vol. 3.
- 1883—84 BRASS, A.: Biologische Studien. II. Die Organisation der tierischen Zelle. Halle.
- 1893 BRAUER, AUG.: Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Ascaris meg.* Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42.
- 1876 BÜTSCHLI, O.: Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Conjugation der Infusorien. Abh. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt a. M. Vol. 10.
- 1880—89 —: Protozoa. BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs Bd. 1.
- 1900 CUÉNOT, L.: Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines. Arch. de Biol. T. 17.
- 1900 DOPLIN, F.: Zell- und Protoplasmastudien. I. Heft: Zur Morphologie und Physiologie der Kern- und Zellteilung. Nach Untersuchungen an *Noctiluca* und anderen Organismen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont. Bd. 14.

- 1907 DOPLER, F.: Fortpflanzungserscheinungen bei Amöben und verwandten Organismen. Separatabdr. a. d. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München.
- 1906 DOGIEL, V.: Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. I. *Cystohia chirodotae* nov. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 7.
- 1903 DRZEWECKI, W.: Über vegetative Vorgänge im Kern und Plasma der Gregarinen des Regenwurmmodens. Arch. f. Protistenk. Bd. 3.
- 1885 FLEMMING, W.: Über die Bildung von Richtungsfiguren in Säugetiereien beim Untergang GRAAF'scher Follikel. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., Jahrg. 1885.
- 1887 —: Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29.
- 1905a GOLDSCHMIDT, R.: Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 5.
- 1905b —: Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 21.
- 1907 —: Über die Lebensgeschichte der Mastigamöben. Separatabdr. a. d. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München.
- 1890 HERTWIG, O.: Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36.
- 1896 HERTWIG, R.: Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigelleies. Ein Beitrag zur Lehre von der Kernteilung und der geschlechtlichen Differenzierung. Festschr. C. GEGENBAUR Bd. 3.
- 1898 —: Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von *Actinosphaerium eichhorni*. Abh. d. k. bayr. Akad. d. Wiss. II. Kl. Bd. 9 Abt. 3.
- 1899a —: Was veranlaßt die Befruchtung bei Protozoen? Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München Bd. 15.
- 1899b —: Über die Encystierung und Kernvermehrung bei *Arcella vulgaris*. Festschr. f. C. v. KUPFFER. Jena.
- 1900 —: Über physiologische Degeneration bei Protozoen. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München Bd. 16.
- 1903 —: Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Ibid. Bd. 18.
- 1904 —: Über physiologische Degeneration bei *Actinosphaerium eichhorni*. Festschrift f. ERNST HAECKEL. Jena.
- 1907 —: Über die Ursache des Todes. Vortrag. Allg. Zeitung Nr. 288 u. 289, Beilage.
- 1901 KASANKOFF, W.: Experimentelle Untersuchungen über *Paramaecium caudatum*. Inaug.-Diss. Zürich.
- 1906 KEYSSELTZ, G.: Generations- und Wirtswechsel von *Trypanosoma borelli* LAYRAN et MESNIL. Arch. f. Protistenk. Bd. 7.
- 1901 KING, H.: The Maturation and fertilisation of the egg of *Bufo lentiginosus*. Journ. Morph. V. 17.
- 1905 KOLTZOFF, N.: Studien über die Gestalt der Zelle. I. Untersuchungen über die Spermien der Decapoden usw. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 67.
- 1889 KORSCHKEIT, E.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 4.
- 1902 LANGE, ARTH.: Über den Bau und die Funktion der Speicheldrüsen bei den Gasteropoden. Anat. Hefte Abt. 1 Heft 61 (Bd. 19 Heft 2).
- 1901 LEBRUN, H.: La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. Cinquième mémoire. Les cinèses sexuelles des Anoures. La cellule T. 19.
- 1904a LÉGER, L.: La reproduction sexuée chez les *Stylorhynchus*. Arch. f. Protistenk. Bd. 3.

- 1904h LÉGER, L.: Sporozoaires parasites de l'Embria solieri RAMBUR. Arch. f. Protistenk. Bd. 3.
- 1906 —: Etudes sur Taeniocystis mira LÉGER, Grégarine métamérique. Arch. f. Protistenk. Bd. 7.
- 1907 —: Les Schizogregarines des Trachéates. I. Le genre Ophryocystis. Arch. f. Protistenk. Bd. 8.
- 1902 LÉGER et DUBOSCQ: Les Grégarines et l'épithélium intestinal chez les Trachéates. Arch. de Parasit. T. 6.
- 1903 —: La reproduction sexuée chez les Pteroccephalus. Arch. d. Zool. expér. Ser. 4 T. 1 N. et R.
- 1904 —: Nouvelles recherches sur les Grégarines et l'épithélium intestinal des Trachéates. Arch. f. Protistenk. Bd. 4.
- 1876 LEYDIG, F.: Hantdecke und Schale der Gastropoden. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 1876.
- 1888 —: Beiträge zur Kenntnis des tierischen Eies im unhefruchteten Zustande. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 3.
- 1904 LÜCHE, M.: Bau und Entwicklung der Gregarinen. I. Teil. (Zusammenfassende Übersicht.) Arch. f. Protistenk. Bd. 4.
- 1906 MARCUS, H.: Ei- und Samenreife bei Ascaris canis (WERNER). (Ascaris mystax.) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 68.
- 1905 MESNIL, F.: Chromidies et Questions connexes. Bull. de l'Inst. Pasteur T. 3.
- 1888 MEUNIER, ALPH.: Le Nucléole des Spirogyra. La Cellule T. 3.
- 1900 MORGAN, TH.: Further Studies on the Action of Salt-Solutions and of other Agents on the Eggs of Arbacia. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 10.
- 1906 MOROFF, TH.: Untersuchungen über Coccidien. I. Adelea zounla nov. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 8.
- 1899 MRÁZEK: Studia o sporozoch. Dělení jaderné a sporulace u Gregarini. Sitz-Ber. d. k. böhm. Ges.
- 1904 PAEHLER, F.: Über die Morphologie, Fortpflanzung und Entwicklung von Gregarina ovata. Arch. f. Protistenk. Bd. 4.
- 1902 PÉNARD, E.: Faune Rhizopodique du Bassin du Léman. Genève.
- 1903 PÉREZ, CH.: Le Cycle évolutif de l'Adelca mesnili. Arch. f. Protistenk. Bd. 2.
- 1883 PFITZNER: Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns und seinen Teilungserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 22.
- 1886 —: Zur pathologischen Anatomie des Zellkernes. Virchow's Arch. Bd. 103.
- 1906 PRANDTL, H.: Die Conjugation von Didinium nasutum O. F. M. Arch. f. Protistenk. Bd. 7.
- 1907 —: Die physiologische Degeneration der Amoeba proteus. Arch. f. Protistenk. Bd. 8.
- 1902 PROWAZEK, S.: Zur Entwicklung der Gregarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. 1.
- 1899 SCHAUDINN, F.: Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium sieboldi. Abh. d. k. Akad. d. Wiss. Berlin.
- 1900 —: Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 13.
- 1902a —: Studien über krankheitserregende Protozoen. I. Cyclospora caryolytica SCHAUD. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. 18.
- 1902b —: Studien über krankheitserregende Protozoen. II. Plasmodium vivax usw. Ibid. Bd. 19.
- 1903 —: Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Ibid. Bd. 19.

- 1888 SCHEWIAKOFF, W.: Über die karyokinetische Kernteilung der *Euglypha alveolata*. Morph. Jahrb. Bd. 13.
- 1875 SCHNEIDER, AIMÉ: Contributions à l'histoire des Grégarines des Invertébrés de Paris et de Roscoff. Arch. Zool. expér. Ser. 1 T. 4.
- 1904 SCHNITZLER, H.: Über die Fortpflanzung von *Clepsidrina ovata*. Arch. f. Protistenk. Bd. 6.
- 1899a SIEDLICKI, M.: Über die geschlechtliche Vermehrung der *Monocystis ascidia* R. LANK. Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie.
- 1899b —: Etude cytologique et cycle évolutif de l'*Adelea ovata* SCHN. Ann. Inst. Past. T. 13.
- 1902 —: Cycle évolutif de la *Caryotropha menilii* etc. Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie, Cl. Sc. Math.-Nat.
- 1905 —: Über die Bedeutung des Caryosoms. Ibid.
- 1897 SIMOND, P. L.: L'évolution des Sporozoaires du genre *Coccidium*. Ann. Inst. Pasteur T. 11.
- 1884 STRASSBURGER, ED.: Die Kontroversen der indirekten Kernteilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 23.
- 1904 VAHLKAMFF, E.: Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von *Amoeba limax*, einschließlich der Züchtung auf künstlichem Nährboden. Inang.-Diss. Marburg.
- 1902 WASSILIEFF, A.: Über künstliche Parthenogenese des Seeigeleies. Biol. Centralbl. Bd. 22.
- 1895 WILSON, E. B.: Archoplasma, Centrosoma and Chromatin in the Sea-Urchin Egg. Journ. Morph. Vol. 11.
- 1891 WOLTERS, M.: Die Conjugation und Sporenbildung bei Gregarinen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37.
- 1906 WOODRUFF, L. L.: An experimental Study on the Life-history of hypotrichous Infusoria. Journ. exper. Zool. V. 2.
- 1904 ZUELZER, M.: Beiträge zur Kenntnis von *Diffingia urceolata* CARTER. Arch. f. Protistenk. Bd. 4.

Tafelerklärung.

Alle Figuren sind mit Hilfe des ABBE'schen Zeichenapparates auf die Tischfläche entworfen. Mikroskop von ZEISS mit Kompensationsocularen 2, 4, 8, 12. n. 18. Homog. Immers. 2 n. 1,5 mm. Tubuslänge 160 mm.

Tafel XIII.

Fig. 1—9. *Gregarina cuneata*. Fig. 1—2; 6—9 Oc. 12, Obj. 2. Fig. 3—5 Oc. 8, Obj. 2.

Fig. 1. Teil eines Querschnittes E.-H.

Fig. 2. Teil eines Längsschnittes. Verschiedene Arten von Entoplasma. E.-H.

Fig. 3. Kern mit chromatinfreiem Liningerüst. Schn.-Pr. E.-H.

Fig. 4 (Bor.-K.) n. 5 (E.-H.). Anstreten der chromatischen Körperchen aus dem Nucleolus. Schn.-Pr.

Fig. 6—9. Chromatinarne Nucleoli (Safr. Lichtgr.).

Fig. 10—11. *Gr. polymorpha*. Oc. 8, Obj. 2.

Fig. 10. Kern in ruhendem Zustande mit der achromatischen Kappe. Tot.-Pr., Bor.-K.

Fig. 11. Verschiedene Formen von chromatischen Gebilden im Protomerit. Tot.-Pr., Bor.-K.

Fig. 12—14. *G. steini*. Oc. 8, Obj. 2. Tot.-Pr., Bor.-K.

Fig. 12. Kern in ruhendem Zustande.

Fig. 13—14. Kerne mit dem Nucleolus an der Peripherie.

Fig. 15—17. *Gr. cuneata*. Oc. 8, Obj. 2, Tot.-Pr., Bor.-K.

Fig. 15. Amöboider Kern.

Fig. 16. Abtrennung von chromatischen Körperchen von der Kernperipherie.

Fig. 17. Das Kerngerüst geht in das Plasmagerüst über.

Fig. 18. Dasselbe bei *Gr. polymorpha*. Links ist ein Teil der Kernmembran erhalten. Oc. 8, Obj. 2. Schn.-Pr., E.-H.

Fig. 19—45. Oc. 8, Obj. 2. Tot.-Pr., Bor.-K.

Fig. 19—20. *Gr. steini*. I. Reihe degenerativer Kernveränderungen. Zwei Stadien des Kernverschwindens.

Fig. 21—24. *Gr. cuneata*. II. Reihe von degenerativen Kernveränderungen. Homogenisation des Kerninhaltes und dessen nachherige Umwandlung in Plasmagerüst.

Fig. 25. *Gr. cuneata*. Umwandlung eines Teiles des Kerninhaltes in Plasmagerüst bei erhaltenem Nucleolus.

Fig. 26—28. *Gr. steini*. Zerfall des Nucleolus.

Fig. 29. Dasselbe bei *Gr. cuneata*.

Fig. 30—31. Dasselbe bei *Gr. polymorpha*.

Fig. 32—45. *Gr. cuneata*.

Fig. 32—35. III. Reihe von degenerativen Kernveränderungen. Allmähliche Umwandlung des Kerninhaltes in Plasmagerüst.

Fig. 36—37. Eigentümliche Formen des Nucleolus am Anfange desselben Prozesses.

Fig. 38. Degenerierender Kern mit grober Schwammstruktur.

Fig. 39—42. IV. Reihe von degenerativen Kernveränderungen. Strahlender, flammender, stechapfelförmiger und verklumpter Kern.

Fig. 43. Degenerierender Kern mit erhaltener Strahlung.

Fig. 44. Hyperchromatischer amöboider Kern in Verbindung mit dem Ectoplasma.

Fig. 45. Hyperchromatischer strahlender Kern, an dem Septum hängend.

Tafel XIV.

Fig. 46—50. *Gr. steini*. Ob. 8, Obj. 2, Tot.-Pr., Bor.-K.

Fig. 46. Strahlender Kern.

Fig. 47. Ahtrennung der strahlenden chromatischen Körperchen von einem strahlenden Kerne.

Fig. 48. Zerschnürung eines strahlenden Kernes in zwei gleich große Hälften.

Fig. 49. Stechapfelförmiger Kern.

Fig. 50. Verklumpter Kern.

Fig. 51—52. *Gr. polymorpha*. Ahtrennung kleinerer und größerer Teile von dem strahlenden Kerne. Oc. 8, Obj. 2, Tot.-Pr., Bor.-K.

Fig. 53. *Gr. polymorpha*. Migration der strahlenden chromatischen Körperchen in den Protomerit. Oc. 4, Obj. 2, Tot.-Pr., Bor.-K.

- Fig. 54. *Gr. cuneata*. Kernloses Individuum. Oc. 2, Obj. 2, Tot.-Pr., Bor.-K.
 Fig. 55. *Gr. steini*. Dasselbe. Oc. 4, Obj. 2, Tot.-Pr., Bor.-K.
 Fig. 56. *Gr. steini*. Kernloses Individuum im Absterben, mit aufgeblasenem Körper und geschrumpfter Pellicula. Oc. 4, Obj. 2, Tot.-Pr., Bor.-K.
 Fig. 57. *Gr. polymorpha*. Kernloses Individuum. Oc. 2, Obj. 2, Tot.-Pr., Bor.-K.
 Fig. 58. *Gr. cuneata*. Größere Chromidialbrocken im Plasma. Oc. 4, Obj. 2, Tot.-Pr., Bor.-K.

Tafel XV.

Germinative Vorgänge bei *Gr. cuneata*.

- Fig. 59—64. Cysten in lebendigem Zustande. Oc. 8, Obj. 8, his auf $\frac{1}{2}$ des Durchmessers bei Reproduktion der Tafel verkleinert.
 Fig. 59. Cyste soeben aus dem Mehlwurmdarme heransgenommen. Oberflächenansicht.
 Fig. 60. Cyste mit einem bellen, stark lichtbrechenden Saume („Chromidialcyste“). Optischer Querschnitt.
 Fig. 61. Cyste mit gebildeten Sporoblasten. Optischer Querschnitt.
 Fig. 62—64. Verschiedene Stadien der Sporodnettenbildung. Oberflächenbilder.
 Fig. 65—68. Oc. 8, Obj. 2, Schn.-Pr., Bor.-K.
 Fig. 65. Kern einer soeben gebildeten Cyste.
 Fig. 66. Kern an der Cystenperipherie.
 Fig. 67—68. Kern am Boden einer tieferen oder flacheren peripheren Einsenkung.
 Fig. 69. „Chromidialcyste“. Oc. 4, Obj. 2, Schn.-Pr., Häm. u. DELAF.
 Fig. 70. Parzellierung eines Kernteiles. Oc. 8, Obj. 2, Schn.-Pr., Bor.-K.
 Fig. 71. Peripherer Schnitt durch eine Cyste. Flammende Kernstücke an der Peripherie. Oc. 4, Obj. 2, Bor.-K.
 Fig. 72—73. Chromidialsaum einer Cyste mit ausgefallenen Chromatinkörnchen. Schn.-Pr., Oc. 12, Obj. 2, E.-H.
 Fig. 74. Gruppierung von Chromidialkörnchen in Kerne. Quetschpr., Oc. 12, Obj. 2.
 Fig. 75. Ansammlungen von Plasma um die gebildeten Kerne. Quetschpr., Oc. 18, Obj. 1,5.

Tafel XVI.

Germinative Vorgänge bei *Gr. cuneata*.

- Fig. 76—94. Oc. 18, Obj. 1,5. Quetschpr., E.-H.
 Fig. 76—82. Bildung der Gameten aus den zuerst entstandenen Elementen durch zweifache Teilung.
 Fig. 83—87. Fertige Gameten und deren Copulation.
 Fig. 88—94. Umbildung der Zygote zu einer fertigen Spore.
 Fig. 95. Sporoblasten vor der Abtrennung von dem „Restkörper“. Oc. 12, Obj. 2, Schn.-Pr., E.-H.
 Fig. 96—99. Oc. 4, Obj. 2, Schn.-Pr., Hämatox. u. DELAF.
 Fig. 96. Zweikernige Zygoten an der Peripherie des „Restkörpers“.
 Fig. 97. Migration der Zygoten in das Centrum des „Restkörpers“. In seiner Mitte dichteres Plasma mit Chromatinkörnchen.
 Fig. 98. Vierkernige Zygoten im Centrum des „Restkörpers“.

Fig. 99. Achtkernige Zygoten in einer „Bruthöhle“ liegend. Anfang der Sporoductenbildung.

Fig. 100—108. Sporoductenbildung. Oc. 8, Obj. 2, Bor.-K., Tot.-Pr. (Fig. 104 Schn.-Pr.).

Fig. 100, 102, 104. Optische Längsschnitte der in Bildung begriffenen Sporoducten.

Fig. 101 u. 103. Oberflächenbilder, den Längsschnittbildern Fig. 100 u. 102 entsprechend.

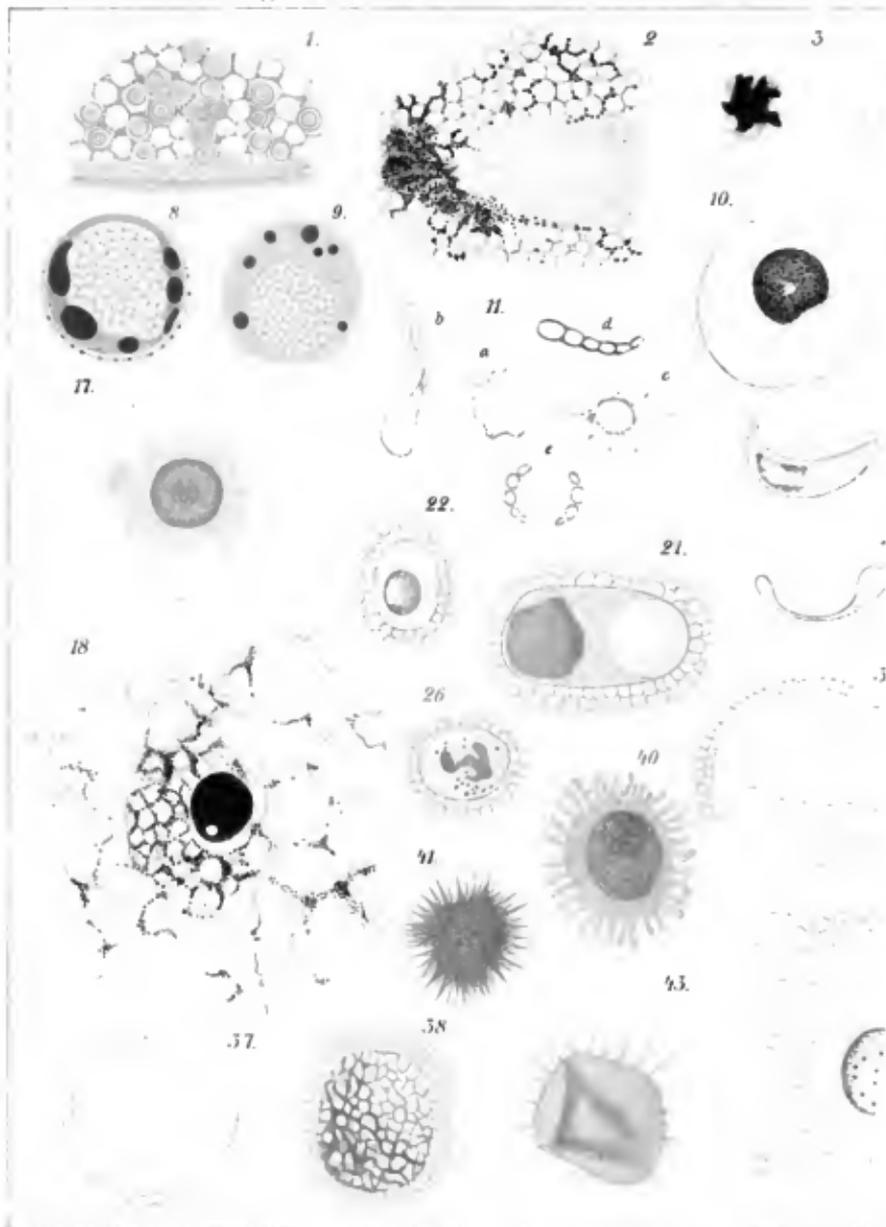
Fig. 105. Fertiger Sporoduct vor der Umstülpung. Optischer Längsschnitt.

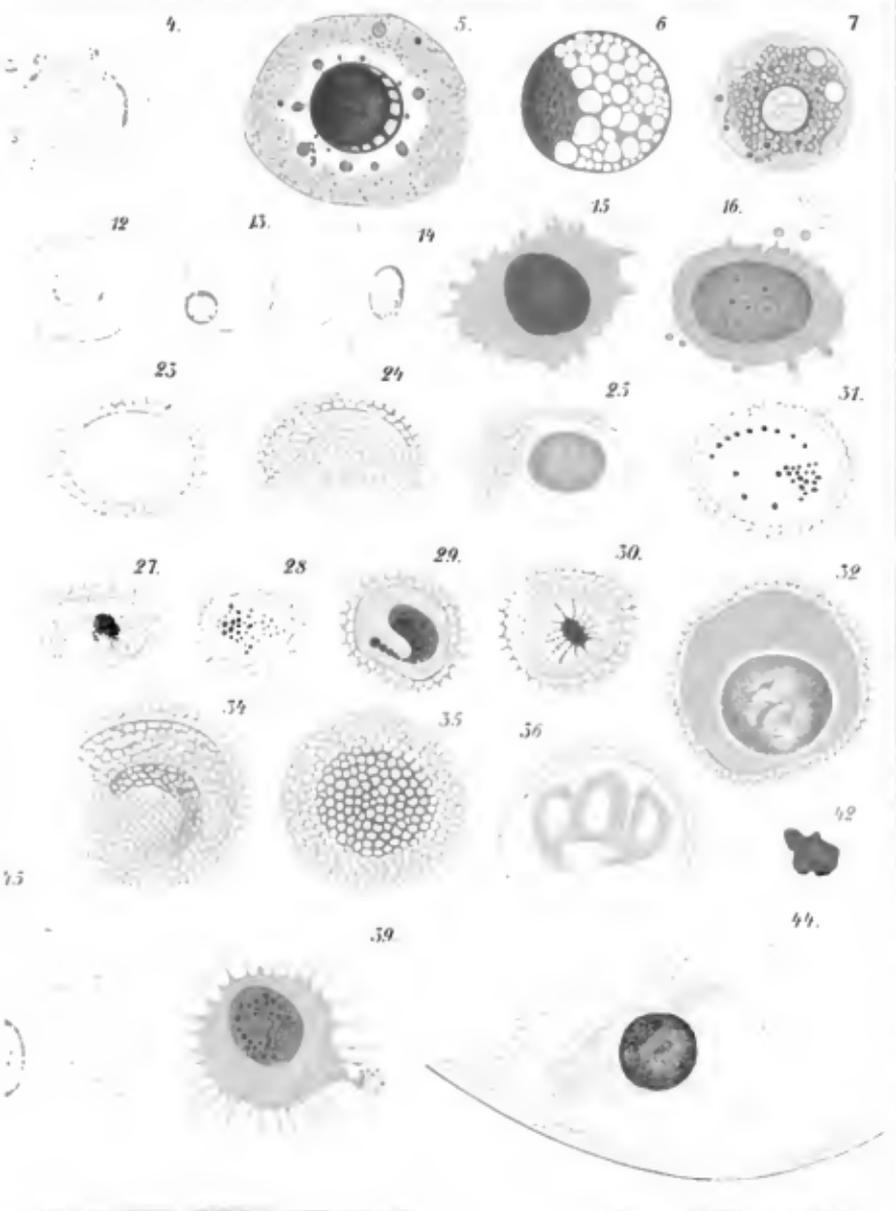
Fig. 106. Entsprechendes Oberflächenbild.

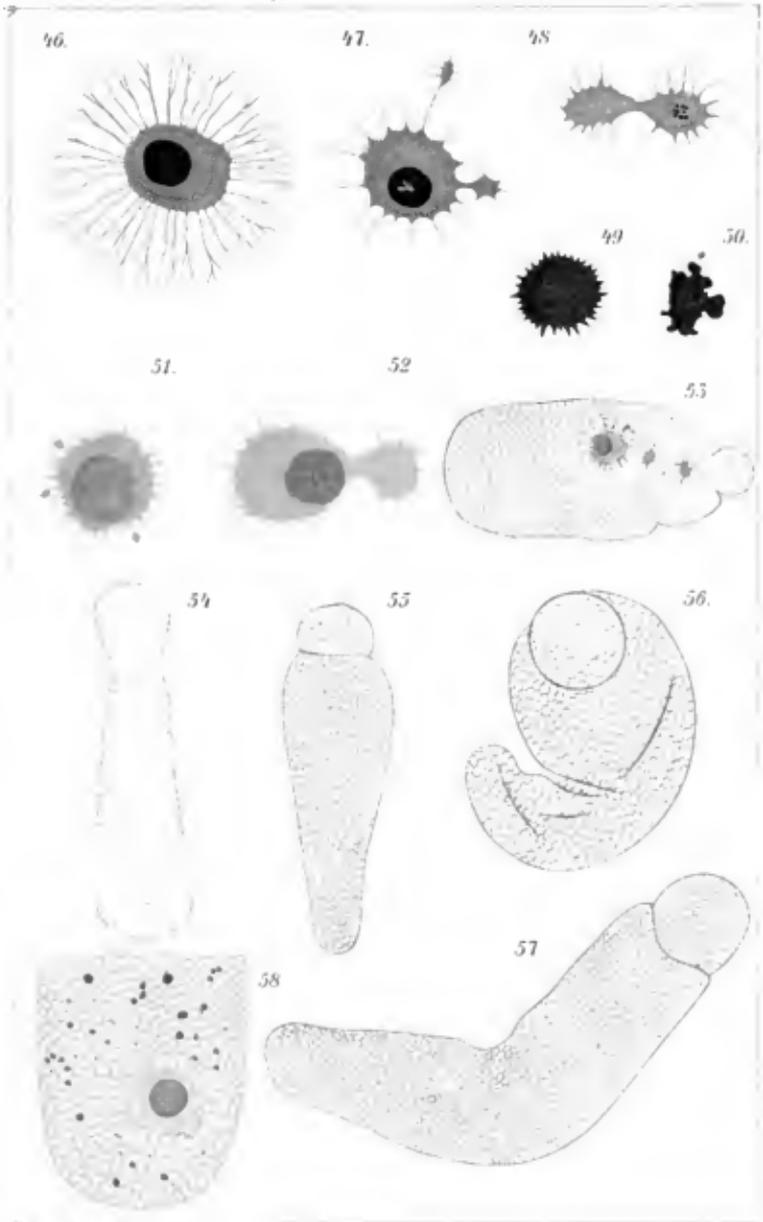
Fig. 107. Sporoduct in Umstülpung begriffen.

Fig. 108. Umgestülpter Sporoduct im Beginn der Sporenentleerung.

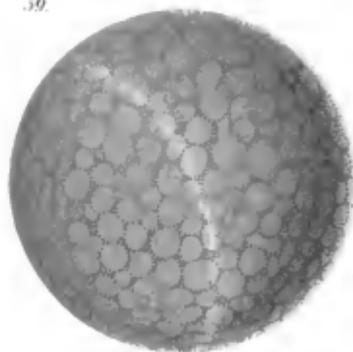








59.



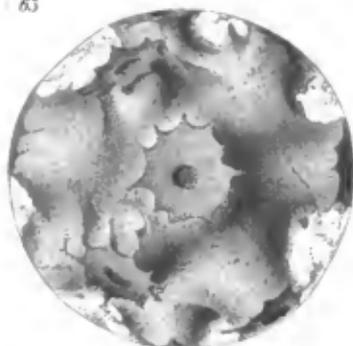
60.



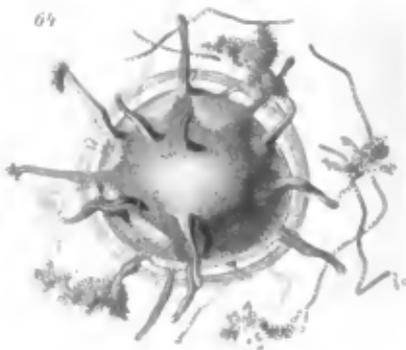
61.



63.



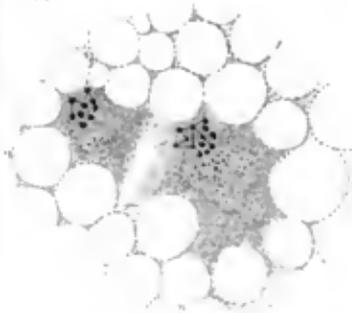
64.



65.



73.



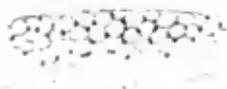
72.



74.

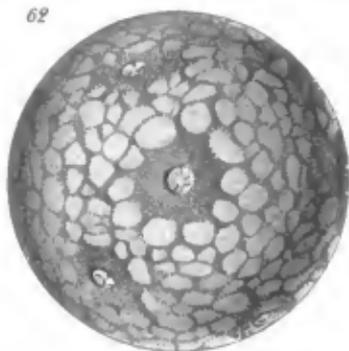


75.





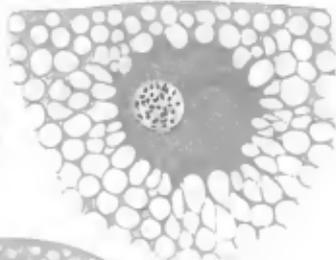
62



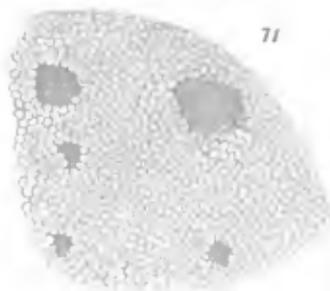
70



66



71

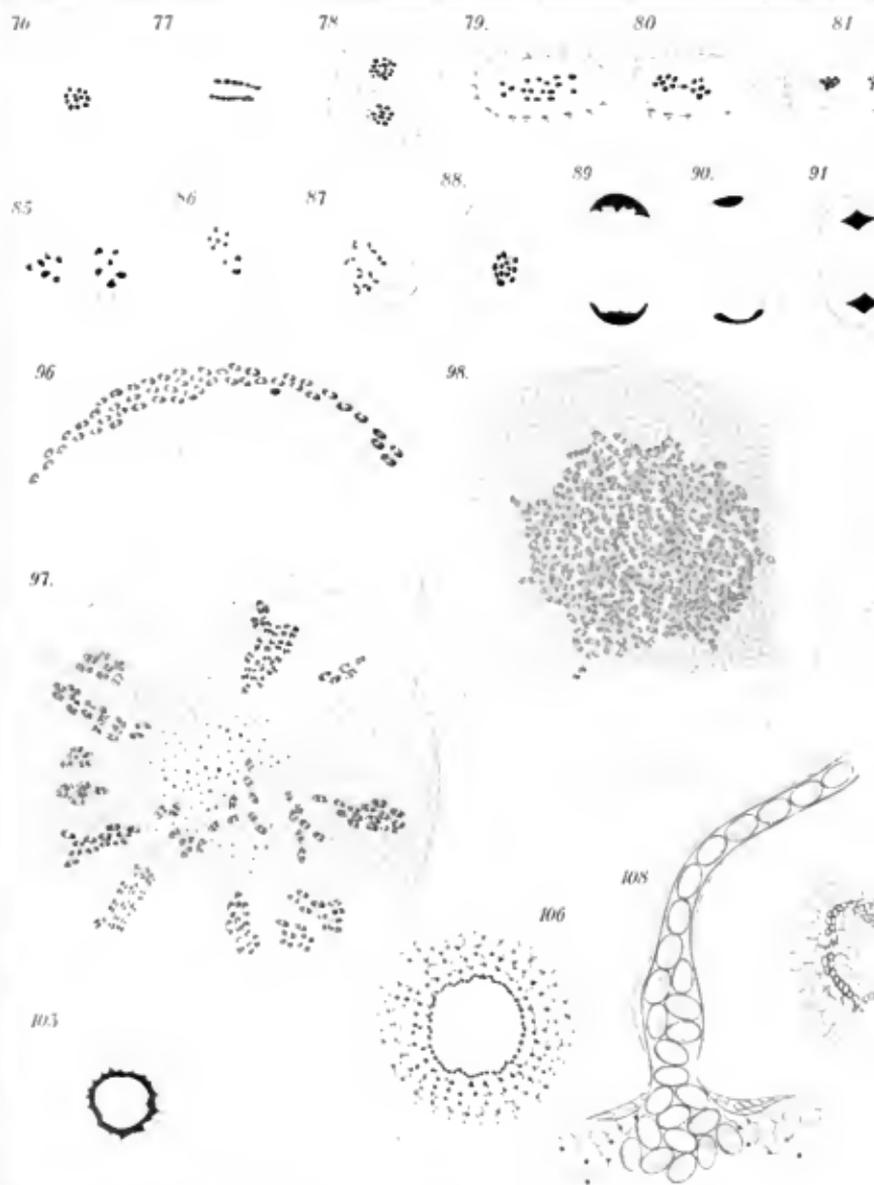


67



68





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year:

Band/Volume: [supp. 1](#)

Autor(en)/Author(s): Kuschakewitsch Sergius

Artikel/Article: [Beobachtungen über vegetative, degenerative und germinative Vorgänge bei den Gregarinen des Mehlwurmdarms. 202-249](#)