

Ueber Entwicklung und Fortpflanzung von Infusorien.

Von

Th. W. Engelmann

in Utrecht.

Mit Tafel XXI u. XXII.

Der gegenwärtige Zustand der Infusorienkunde liefert einen der schlagendsten Beweise für den hohen, vielseitigen Werth ontogenetischer Forschung auf biologischem Gebiete. Leider einen negativen Beweis! Unsere Unbekanntschaft mit der Entwicklung der meisten Infusorien, die Ungewissheit über den Zusammenhang und die Bedeutung vieler der bisher bekannt gewordenen ontogenetischen That-sachen, haben in jeder Beziehung nachtheilig auf die wissenschaftliche Ausbildung der Infusorienkunde gewirkt. Sie sind die Ursache, dass die morphologische Bedeutung des Infusorienkörpers und damit die Stelle der Infusorien im natürlichen System, ihre Stammverwandtschaft mit anderen Thierreihen, noch immer nicht unbestritten feststehen; sie die Ursache, dass man über die gegenseitige Verwandtschaft, die Selbst- oder Unselbständigkeit vieler Infusorienformen sich nicht einigen kann. In physiologischer Beziehung ist aus demselben Grunde die Unsicherheit nicht weniger gross: als Theilung und Knospung wird hier beschrieben was dort für Conjugation erklärt wird, Befruchtung durch Spermatozoën nennt der Eine was nach dem Andern nichts ist als Eindringen pflanzlicher Parasiten, dieser sieht Embryonen wo jener von Schmarotzern spricht u. s. w. — Unter diesen Umständen sind genaue ontogenetische Untersuchungen

vor allem Anderen geboten. Die folgenden Seiten enthalten einige Beiträge in dieser Richtung¹⁾.

I. Entwicklung von *Opalina ranarum* innerhalb des Darmcanals von *Rana esculenta*.

Die Arten der Gattung *Opalina*²⁾ weichen in mehr als einer Hinsicht so sehr von den übrigen Ciliaten ab, dass sie, wie bekannt, schon wiederholt³⁾ nicht für echte Infusorien sondern für jugendliche Entwicklungszustände höherer Thiere, besonders von Eingeweidewürmern, erklärt worden sind. Selbst jetzt noch hört man Zweifel über ihre Stellung⁴⁾. Allerdings fehlen ihnen Mund, After und contractile Vacuolen, und von den zahlreichen kleinen Bläschen, die LEYDIG⁵⁾ bei *Opalina ranarum* entdeckt und für Kerne erklärt hat, bezweifelte der erste Kenner der Infusorien noch unlängst⁶⁾ ob sie als Homologa der soliden Nuclei der übrigen Infusorien aufgefasst werden dürften. Fügt man hierzu, dass über die Entwicklung und Fortpflanzung der Opalinen, obschon diese zu den

¹⁾ Die hauptsächlichsten Resultate der vorliegenden Arbeit wurden mit Bezug auf die in diesem Jahre (8. September) abgehaltene zweite Säcularfeier der Entdeckung der Infusorien durch ANTONY VAN LEEUWENHOEK zu Delft, am vergangenen 29. Juni in der Sitzung des Provinciaal Utrechtsch genootschap zu Utrecht vorgetragen. In holländischer Sprache ist dieser Aufsatz bereits publicirt in dem vor Kurzem herausgegebenen dritten Bande der dritten Reihe der Onderzoekingen gedaan in het physiologisch laboratorium der Utrechtsche Hoogeschool. Uitgegeven door F. C. DONDEERS en Th. W. ENGELMANN. Utrecht, W. F. DANNENFELSER.

²⁾ Ich verstehe hierunter die Gattung *Opalina* in der engeren, ihr durch STEIN ertheilten Begrenzung. Sie umfasst die Arten *Op. ranarum*, *dimidiata* und *obtrigona* St. (Sitzungsberichte der k. böhm. Gesellsch. der Wissensch. vom 17. Dec. 1860).

³⁾ U. a. von MAX SCHULTZE, Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien pag. 70, CLAPARÈDE et LACHMANN, Études sur les Infusoires etc. Tome I. pag. 373, LEYDIG, Lehrbuch der Histologie u. s. w. pag. 17.

⁴⁾ S. STEIN, Organismus der Infusionsthier. Zweite Abthl. 1867. pag. 11. — Später, auf pag. 160 spricht sich STEIN wegen des Vorkommens von Uebergangsformen (*Anoplophrya*) positiver für die Infusoriennatur von *Opalina* aus.

⁵⁾ F. LEYDIG, Lehrbuch der Histologie u. s. w. pag. 17.

⁶⁾ F. STEIN, l. c. pag. 11. — Auf pag. 160 meint er freilich, diese Bläschen »dürften sich schliesslich doch noch als die Elemente eines zusammengesetzten Nucleus herausstellen«.

gemeinsten Organismen zählen, durchaus nichts bekannt ist, während doch bei ziemlich allen Infusorien wenigstens ungeschlechtliche Fortpflanzung (durch Theilung oder Knospbildung) zu den gewöhnlichen Erscheinungen gehört, so hat man Grund genug die Opalinen eines besonderen Interesses zu würdigen.

Es schien mir, dass man, um einigen Aufschluss über die Entwicklung zu erhalten, auf Untersuchung des Darminhaltes von Froschl ar v e n zurückgehen müsse. Dieser Gedanke lag sehr nahe. In entwickelten Fröschen findet man niemals wesentlich verschiedene Entwicklungsphasen: alle Individuen pflegen, bis auf unwichtige Unterschiede in Grösse und Form, einander gleich zu sein. Ausserhalb des Froschdarms, in Wasser, wird *Opalina ranarum* nicht beobachtet, scheint selbst nicht in Wasser leben zu können. Wenigstens gehen alle Opalinen, die man aus dem Darm in Fluss- oder anderes Wasser bringt, innerhalb eines Tages, bisweilen selbst weniger Stunden unter starker Quellung zu Grunde. Auch im Magen des Frosches kann das Thier wegen der daselbst herrschenden, meist stark sauren Reaction nicht leben. Es wird ja auch immer nur im untersten Theil des Darmeanals, besonders im weiten Enddarm gefunden. Die Einwanderung kann also im erwachsenen Thier nicht wohl vor sich gehen. Früher nun hatte ich schon bemerkt, dass in sehr jungen Fröschen, im Allgemeinen viel kleinere und etwas anders gestaltete Exemplare von *Opalina ranarum* als in älteren Thieren gefunden werden. Ich liess deshalb Froschlarven sich in grossen Gläsern aus den Eiern entwickeln und dabei gelang es denn, die Entwicklung von *Opalina*, so weit sie im Darmeanal des Frosches abläuft, kennen zu lernen.

Die frühesten Stadien fand ich in Froschlarven von etwa 7 Mm. Rumpf- und 17—19 Mm. Schwanzlänge. Hier enthielt der mit Pflanzenresten gefüllte Darmeanal ziemlich zahlreiche farblose kugelige Cysten von etwa 0,01—0,025 Mm. Durchmesser und weniger als 0,001 Mm. Wanddicke (Taf. XXI. Fig. 1 u. 2). In jeder Cyste lag, den Raum derselben nicht völlig ausfüllend, ein mit langen, leise wogenden Cilien besetztes, anscheinend ziemlich schmales und langes farbloses Thierchen aufgerollt. Sein undeutlich längsgestreifter Körper schien aus ziemlich körnerfreiem Protoplasma zu bestehen. Contractile Vaeuolen fehlten. Nach Einwirkung von etwas Essigsäure kam ein dunkler kugliger Kern von etwa 0,003—0,004 Mm. zum Vorschein (Fig. 2).

Zwischen den Cysten bewegten sich, in sehr grosser Zahl, kleine Infusorien, die offenbar theils identisch mit den in den Cysten enthaltenen Thierchen, theils nichts anderes als spätere Entwicklungsstufen derselben, und zwar, wie sich alsbald herausstellte, junge Individuen von *Opalina ranarum* waren. Die kleinsten (Fig. 3 u. 4) hatten einen langgestreckt ovalen, etwas platten, hinten allmählich sich schwanzförmig zuspitzenden Körper. Ihre Länge betrug 0,04 — 0,05 Mm. wovon etwa die Hälfte auf den Schwanz kam. Ihre Oberfläche war fein und dicht längsgestreift und gleichmässig mit etwa 0,006 bis 0,008 Mm. langen Cilien besetzt. Der aus nahezu homogenem Protoplasma bestehende Körper umschloss einen kugligen Kern von 0,003 — 0,004 Mm. Dieser erschien in den lebenden Exemplaren, besonders nach Zusatz von etwas Kochsalzlösung von 0,5 — 1%, als ein heller, etwas matter Kreis. Nach Essigsäurezusatz umgrenzte er sich mit einer dunklen doppelten Contour und ward der Inhalt körnig trübe. Zugleich kam an der Oberfläche des allmählich erblasenden und quellenden Protoplasma eine ziemlich dicke Cuticula zum Vorschein. Contractile Vacuolen fehlten. Morphologisch entsprachen die Thiere also vollständig einer einzigen Zelle: sie waren nicht zusammengesetzter als die einfachsten Flimmerzellen.

Von diesen kleinsten Individuen, die sich sehr lebhaft, mit wurmförmigen Krümmungen, durch den Tropfen bewegten, wurden nun, theils in denselben, namentlich aber in etwas grösseren Frosechlarven alle denkbaren Uebergangsstufen zu der bekannten typischen Form von *Op. ranarum* gefunden (Fig. 5—15). Die sehr breiten, platten Formen, welche den ausgewachsenen Zustand der Art charakterisiren, traten erst im jungen Frosch auf. Die kleinsten, soeben beschriebenen Formen wurden dann nicht mehr gefunden, wohl aber Zwischenstadien, von denen einige in Fig. 12 — 15 abgebildet sind.

Eine Vergleichung der verschiedenen neben und nach einander auftretenden Formen lehrt, dass der protoplasmatische Körper allmählich an Volumen zunimmt, breiter und relativ platter, endlich zu der bekannten dünnen unregelmässig ovalen Scheibe wird. Der Kern spaltet sich dabei durch wiederholte Theilung in eine schliesslich sehr grosse Zahl von Bläschen, — dieselben die von LEYDIG entdeckt, und wie sich nun zeigt, mit Recht für Kerne gehalten wurden. Ohne Mühe fand ich nicht nur Exemplare mit 1, 2, 3, 4 u. s. f. bis mehr als 30 Kernen, sondern auch — besonders

jüngere Individuen mit den verschiedensten Stufen der Kerntheilung. In Fig. 9 ist ein Fall letzter Art abgebildet. Im Allgemeinen waren sowohl Anzahl wie Gesamtvolumen der Kerne desto grösser, je grösser die Opalina. Je mehr Kerne da waren, um so kleiner waren aber die einzelnen durchschnittlich, um so schwieriger auch, selbst nach Essigsäurezusatz, wahrnehmbar, hauptsächlich wegen der zunehmenden Dünne der Kernmembran (vergl. Fig. 7—14).

Niemals zeigte die protoplasmatische Körpersubstanz eine Spur von Theilung, Furehung oder innerer Zerklüftung in zellenartige Abschnitte: sie bleibt zeitlebens eine einzige zusammenhängende Masse, wie von einer einzigen Zelle. Ebenso bleibt die Cuticula durchaus homogen, obsehon sie beträchtlich an Dicke zunimmt.

Opalina ranarum kann somit weder ontogenetisch noch phylogenetisch in die Entwicklungsreihe der höheren, durch Furehung und Keimblattbildung charakterisirten Thierformen, der Metazoa von HAECKEL, gehören, sondern ist ein echtes Protozoon, und, wie auch die Uebergangsformen Anoplophrya und Hoplitophrya beweisen, ein echtes Infusor.

Gegen die ersteren Schlussfolgerungen würde man höchstens Einwendungen erheben können auf Grund des Umstandes, dass wir noch nicht wissen, wie sich die kleinen in den Cysten enthaltenen Individuen ihrerseits aus den reifen Opalinen entwickelt haben. Inzwischen ist ihre Uebereinstimmung mit einfachen Zellen so evident, dass jener Umstand nicht wohl in Anbetracht kommen kann.

Ich habe mich bisher vergeblich bemüht zu ermitteln wie sie sich aus den erwachsenen Individuen entwickeln. Innerhalb des Darmcanals lebender Frösche sah ich niemals weitere Entwicklungsphasen von Opalina, ebensowenig im Darm natürlich gestorbener oder künstlich (durch Köpfung, Verblutung, Vergiftung mit Curare) getödteter Frösche, die unter sehr verschiedenen Bedingungen (in strömendem und stagnirendem Wasser, an der Luft, in feuchter Erde, bei Temperaturen zwischen 10° und 26° C.) aufbewahrt und bis so lange nach dem Tode untersucht wurden, als noch überhaupt lebende Infusorien im Darminhalt vorkamen.

II. Wahre Knospenbildung bei *Vorticella*.

Durch STEIN'S¹⁾ wichtige Entdeckung der knospenförmigen Conjugation ist das Vorkommen einer Fortpflanzung durch Knospen bei den Vorticellinen neuerdings wieder zweifelhaft geworden. Was man dafür hielt, ist nach STEIN nichts anderes als Conjugation von kleinen, aus rasch wiederholter Theilung hervorgegangenen Individuen (Kleinsprösslinge, Mikrogonidien²⁾) mit grösseren Exemplaren derselben Art. Dieser Conjugationsprocess soll, ebenso wie die Conjugation anderer Infusorien, den Anstoss zu einer Entwicklung von Embryonen aus dem Nucleus geben.

Obschon STEIN selbst, wie es scheint, niemals ein Mikrogonidium vom Augenblick des Freiwerdens vom Stiele bis zu dem der Vereinigung mit einem andern Exemplar verfolgt hat, waren doch die Gründe, die er für die Existenz eines solchen Vorgangs anführte, von so viel Gewicht, dass man auch ohne die directe empirische Bestätigung, welche einige Jahre später von GREEFF³⁾ gegeben wurde, nicht mehr am Vorkommen einer »knospenförmigen« Conjugation zweifeln durfte. Es hält auch in der That nicht schwer STEIN'S Angaben direct zu bestätigen. Ich selbst konnte innerhalb der letzten sieben Jahre, obschon während dieser Zeit nur selten und mehr beiläufig mit Infusorienstudien beschäftigt, die Entwicklung der Kleinsprösslinge mit darauf folgender Conjugation bei *Carehium polypinum* und *Epistylis plicatilis*, und ebenso die knospenförmige Conjugation bei *Vorticella microstoma* und *convallaria* schon mehrfach durch alle Stadien verfolgen. Hierbei fand ich, von den späteren Folgen der Conjugation abgesehen, Alles in Uebereinstimmung mit STEIN'S Vorstellungen.

Gelegentlich dieser Beobachtungen entdeckte ich inzwischen, dass bei *Vorticella* auch wahre Knospenbildung, im ältern Sinne, vorkommt. Genau beobachtete ich sie zuerst⁴⁾ im vergangenen Mai

1) Organismus u. s. w. Zweite Abth. pag. 73.

2) STEIN, l. c. pag. 137.

3) R. GREEFF, Untersuchungen über den Bau und die Naturgeschichte der Vorticellen. Archiv für Naturgesch., herausg. von TROSCHEL. 37. Jahrg. 1871. pag. 210.

4) Beim Durchsuchen meiner alten mikroskopischen Tagebücher finde ich schon unter dem 13. Mai 1859 Beschreibungen und Abbildungen die nur auf echte Knospenbildung bezogen werden können. Die Erscheinung trat damals bei *Vorticella microstoma* (aus einem Sumpf bei Leipzig) epidemisch auf. Damals beobachtete ich eine eigenthümliche Erscheinung, die vor und nach dieser Zeit

bei *Vorticella microstoma* (aus dem am physiologischen Laboratorium zu Utrecht vorbeifliessenden Canal). Sie trat epidemisch auf. Während der Höhe der mehr als eine Woche anhaltenden Epidemie war häufig fast der dritte Theil aller in einem Tropfen befindlichen Individuen mit echten Knospen besetzt. So war es mir leicht möglich, den Process mehrmals von Anfang bis zu Ende zu verfolgen. Die feuchte Kammer leistete hier, wie bei den meisten der weiterhin noch mitzutheilenden ontogenetischen Untersuchungen, die allerbesten Dienste. ¹⁾

Der Verlauf der Knospenbildung ist auf Taf. XXI in Fig. 16 bis 20 im Wesentlichen wiedergegeben. Die Figuren stellen aufeinanderfolgende Zustände desselben Individuums dar: das erste Stadium (Fig. 16); am 8. Mai dieses Jahres um 3^h 30' gezeichnet, hatte sich bis 3^h 40' zu dem in Fig. 17 dargestellten entwickelt; 3^h 52' war der in Fig. 18, 4^h 0' der in Fig. 19, 4^h 8' der in Fig. 20 abgebildete Zustand erreicht. Um 4^h 15' verliess die Knospe das Mutterthier. — In mehreren anderen Fällen war der Verlauf, auch in Bezug auf seine Dauer, nahezu derselbe. In 30 bis 45 Minuten pflegte Alles abgelaufen zu sein.

Man sieht aus den Abbildungen, dass die Knospe nicht, wie man früher, verleitet durch die knospenförmigen Conjugationszustände, meinte, als ein kleiner, allmählich grösser werdender Auswuchs an

soviel mir bekannt, Niemandem zu Gesicht gekommen ist. Sie bestand darin, dass nicht nur die Knospe, sondern auch das Mutterthier einen hintern Wimperkranz entwickelten und nun nicht die erstere, sondern das letztere sich vom Stiel losriss, während die Knospe sich auf dem Ende des Stieles befestigte. Wie innig der Zusammenhang mit dem Stiel wurde, zeigte sich darin, dass die Knospe ihn zur Contraction bringen konnte. Die Grösse der Knospen betrug höchstens die Hälfte (linear) von der der Mutterthiere. — Auf das Verhalten des Nucleus habe ich damals nicht geachtet. — Die Epidemie hielt einige Wochen an. Gleichzeitig kam gewöhnliche Theilung vor, später häufig Encystirung.

¹⁾ Ich benutze jetzt ein vereinfachtes und verbessertes Modell der früher (Jenaische Zeitschr. Vierter Bd. 1868. pag. 331, Taf. VI. Fig. 1—3) von mir beschriebenen Gaskammer. Die Contactfläche zwischen Deckel und Kammer ist jetzt bedeutend grösser. Man braucht darum, wenn es nicht auf wirklich hermetischen Abschluss ankommt, die Ränder des Deckels nicht mehr mit Fett zu bestreichen, welches bei lange anhaltenden Versuchen leicht durch Entwicklung der giftig wirkenden flüchtigen Fettsäuren nachtheilig werden kann. Zwei grosse Wassertropfen auf dem Boden der Kammer halten diese, selbst bei offenem Zu- und Abfuhrrohr, zwei bis drei Tage lang mit Wasserdampf gesättigt. Mit Einrichtung zur Durchleitung von Gasen, zu electricischer Reizung und galvanischer Erwärmung wird das kleine Instrument vom Amannensis des hiesigen physiologischen Laboratoriums, D. KAGENAAR, zum Preis von 7 Fl. holl. geliefert.

der Stelle entsteht, wo Knospe und Mutterthier zuletzt noch zusammenhängen. Der Process beginnt vielmehr mit einer wie es scheint gleichmässigen Verdickung oder Ausbauchung eines Längsdrittels oder -viertels des Mutterthiers. Die verdickte Partie wird durch eine vorn beginnende, allmählich nach hinten und zugleich nach innen zu fortschreitende Einschnürung vom Mutterthier abgelöst; die Knospe liegt also anfangs seitlich dem letzteren an, bleibt schliesslich aber nur mit ihrem Hinterende mit demselben in Zusammenhang.

Bald nach dem ersten Auftreten der Einschnürung sieht man in der Spitze der Knospe sich einen kleinen spaltförmigen Raum entwickeln, in dem bald eine leise wogende Bewegung, wie von Cilien, zu erkennen ist: die Anlage von Wirbelorgan und Vestibulum. Kurz darauf entwickelt sich auch etwas tiefer die contractile Vacuole. — Anfangs unbeweglich, wird die Knospe bald zuckungsfähig. In dem Fig. 19 abgebildeten Stadium sieht man sie schon wie eine fertige Vorticella zusammenschnellen. Sie fängt dann auch bald an ihr Wirbelorgan etwas hervorzustrecken.

Das Mutterthier benimmt sich bei der Knospenbildung übrigens gerade wie bei der gewöhnlichen Längstheilung. Es bleibt anfangs contrahirt und still und fängt erst wieder an sein Wirbelorgan zu entfalten, wenn die Knospe bereits im Begriff ist sich loszureissen.

Von besonderer Wichtigkeit ist der Umstand, dass der Nucleus der Knospe durch Abschnürung vom Kern des Mutterthiers sich bildet. Da die meisten Exemplare sehr arm an Nahrungsbällen und demzufolge sehr durchsichtig waren, konnte man den Nucleus und seine Veränderungen schon am lebenden Thier, wenn auch mit einiger Mühe, beobachten. Behandlung mit Essigsäure liess ihn dann viel deutlicher zu Tage treten. Man sieht nun, wie der Nucleus des Mutterthiers, der übrigens keine Abweichungen vom normalen Verhalten zeigt, sich mit einem seiner Enden bis mitten in die Knospenanlage hinein erstreckt und wie, noch während Knospe und Mutterthier breit mit einander zusammenhängen, dies Ende sich abschnürt. Es liegt darnach als ein ovaler oder kugliger Nucleus im Centrum der Knospe, während die Hauptmasse des Kerns in den Körper des Mutterthiers zurückweicht wo sie sich weiterhin in normaler Weise verhält (vergl. Fig. 18—20).

Hiermit ist also die ältere, von CLAPARÈDE und LACHMANN und zuletzt noch von STEIN vertretene Meinung widerlegt, dass der Nucleus der Knospe bei den Vorticellen unabhängig vom Kern des Mutter-

thiers, durch Neubildung entstehe¹⁾. Die Knospenbildung von *Vorticella microstoma* — und dasselbe gilt sicherlich für alle Arten dieser Gattung²⁾ — weicht somit im Wesen nicht von allen andern bekannten Formen ungeschlechtlicher Fortpflanzung der Infusorien ab. Denn, wie verschieden auch in der äusseren Erscheinung, stimmen diese alle darin überein, dass das Protoplasma der neuen Individuen durch Spaltung des elterlichen Protoplasma, der Nucleus der neuen Individuen durch Spaltung des elterlichen Nucleus entsteht³⁾. Die ungeschlechtliche Vermehrung der Infuso-

1) Es hält nicht schwer zu erklären, wie man zu dieser Meinung gekommen ist. In den meisten Fällen hatte man es ohne Zweifel mit knospenförmiger Conjugation zu thun, und in den wenigen Fällen, worin vielleicht echte Knospenbildung vorlag, hat man die ersten, schnell vorübergehenden Stadien, auf die es hier allein ankommt, nicht genau genug untersucht. Dies gilt höchst wahrscheinlich auch für *Spirochona*, welche Form STEIN (*Organismus etc.* Zweite Abth. pag. 74) gegenwärtig für die einzige Form hält, bei welcher echte Knospenbildung im älteren Sinne (mit Neubildung des Nucleus der Knospe) vorkommt. Abgesehen von der Möglichkeit, dass viele der beobachteten Knospen von *Spirochona* nur Mikrogonidien in Conjugation waren, beweisen die Angaben von STEIN in diesem Punkte nichts, da sie gerade in Betreff der ersten Stadia sehr aphoristisch sind (Die Infusionsthierc auf ihre Entwicklung untersucht. 1854. pag. 209). Auch die beigegefügte Abbildungen, selbst Fig. 2 c auf Taf. V (l. e.) zeigen nur ziemlich weit vorgeriickte Entwicklungsphasen. Da nun bei *Vorticella microstoma* die Abschnürung des Nucleus in einem sehr frühen Stadium und sehr schnell stattfindet, darf man bei *Spirochona* wohl dasselbe erwarten.

2) Bei einem Exemplar von *Vorticella convallaria* habe ich unlängst den Process vollständig beobachtet. Er verlief in ganz derselben Weise wie bei *V. microstoma*. — Vielleicht sind auch einige der von STEIN (*Organismus etc.* Zweite Abth. pag. 113—114) beobachteten und als Syzygien aufgefassten Zustände von *Vort. campanula* Fälle von echter Knospenbildung gewesen.

3) Die verschiedenen Formen der ungeschlechtlichen Vermehrung können in folgende Gruppen geordnet werden:

A. **Theilung** (beide Individuen gleich gross). a) Lage der Theilungsebene unbestimmt (*Sphaerophrys*); b) Längstheilung (*Vorticella*, *Ophrydium* u. a.); c) Schrägtheilung (*Lagenophrys*); d) Quertheilung (die meisten andern Infusorien).

B. **Knospung** (beide Individuen ungleich gross). a) Aeussere Knospenbildung (die Knospe erhebt sich von Anfang an über die äussere Oberfläche des Mutterthiers): *Vorticella*, *Spirochona* (?), *Acineta mystacina*, *Podophrya gemmipara*, *fixa*; — b) innere Knospung (der Körper der Knospe grenzt sich im Innern des mütterlichen Körpers ab): *Acineta encellus*, *Podophrya cycloppum*, *quadripartita*, *cothurnata*, *astaci*.

Dass kein wesentlicher Unterschied zwischen diesen verschiedenen Fällen besteht, lehren die zahlreichen Uebergänge, die sogar bei derselben Art vorkommen. *Sphaerophrya* u. a. spaltet sich in zwei Individuen die gleich gross,

rien hat also allgemein nach demselben Principe statt wie die gewöhnliche Zellentheilung. Ich bin in Bezug hierauf ganz mit R. HERTWIG einverstanden, dem das Verdienst zukommt, gestützt auf eigene Beobachtungen und Kritik fremder Angaben, zuerst auf die Uebereinstimmung der verschiedenen Formen ungeschlechtlicher Fortpflanzung bei den Infusorien, sowohl untereinander als mit der Zellentheilung, aufmerksam gemacht und die morphologische Bedeutung der letzteren Thatsache näher erläutert zu haben ¹⁾.

III. Weitere Schicksale der Knospen von *Vorticella microstoma*: knospenförmige Conjugation.

Zwischen den Vorticellen, die das Material zu den eben mitgetheilten Beobachtungen geliefert hatten, kamen zahlreiche Individuen vor, die offenbar in knospenförmiger Conjugation begriffen waren. Die Vermuthung lag nahe, dass die kleinen Individuen dieser Syzygien nichts anderes waren als echte Knospen, die sich auf einer andern *Vorticella* fixirt hatten. Um diese Vermuthung zu prüfen suchte ich Knospen vom Augenblicke an, worin sie ihr Mutterthier verliessen, anhaltend zu verfolgen. Zu dem Ende beobachtete ich bei einer ziemlich schwachen, ein grosses Gesichtsfeld gewährenden Vergrösserung (HARTNACK, Objectiv 4, Ocular 3, eingeschobener Tubus) und machte den Tropfen klein und platt: so war mehr Aussicht vorhanden die umherschwärmenden Knospen nicht aus dem Auge zu verlieren. Die Aufgabe wurde durch den Umstand erleichtert, dass sich ausser *V. microstoma* stets nur höchst wenige Infusorien im Tropfen befanden. Auch von *V. microstoma* war in der Regel nur eine mässige Individuenzahl vorhanden (etwa 50—100 in jedem

wenig oder sehr verschieden gross sein können: Uebergang zwischen Aa und Ba. Uebergänge zwischen Ba und Bb kommen bei *Podophrya gemmipara* und den »Embryonen« von *Stentor* vor, worauf vor Kurzem R. HERTWIG (l. i. e.) schon hingewiesen hat. — Die Knospe ist mitunter grösser als das Mutterthier (bei *Podophrya astaei* häufig).

¹⁾ R. HERTWIG, Ueber *Podophrya gemmipara* nebst Bemerkungen zum Bau und zur systematischen Stellung der Acineten. Dies Jahrbuch, erster Band, pag. 63 flg. — Man vergleiche übrigens auch HAECKEL, Zur Morphologie der Infusorien. Jenaische Zeitschr. etc. Bd. VII. 1873.

Tropfen) und die Thiere sassen einzeln oder in kleinen Gruppen bis zu höchstens 6 Individuen beisammen.

Dennoch misslangen die meisten Versuche, weil ich nicht immer der Knospe schnell genug folgen konnte. In vier Versuchen jedoch glückte es, die Knospe sich entwickeln und endlich losreissen zu sehen und ihr zu folgen bis sie sich mit einem andern Individuum conjugirt hatte. Anfangs schwärmten die Knospen, der Form nach gewöhnlichen schwärmenden Vorticellen gleich, mit ziemlich constanter Geschwindigkeit (etwa 0,6 - 1 Mm. in der Secunde), und immer um ihre Längsaxe rotirend. meist in ziemlich gerader Richtung durch den Tropfen. Dies dauerte fünf bis zehn Minuten oder noch länger, ohne dass etwas Besonderes geschehen wäre. Dann änderte sich plötzlich die Scene. Zufällig in die Nähe einer festsitzenden Vorticelle gerathen, änderte die Knospe, zuweilen wie mit einem Ruck, ihre Richtung und nahte nun, tanzend wie ein Schmetterling, der um eine Blume spielt, der Vorticelle, glitt wie tastend und dabei immer um die eigene Längsaxe rotirend, auf ihr hin und her¹⁾. Nachdem dies Spiel minutenlang gedauert hatte, auch wohl nacheinander bei verschiedenen festsitzenden Individuen wiederholt worden war, setzte sich die Knospe endlich fest, und zwar meist am aboralen Ende, nahe dem Stiel. Nach wenigen Minuten war die Verschmelzung schon merkbar im Gange und verlief nun weiter wie STEIN und GREEFF dies für die knospenförmige Conjugation beschrieben haben: nach einer oder mehreren Stunden war die Knospe ganz aufgenommen, die

¹⁾ Ein in physiologischer und speciell psychophysiologischer Beziehung noch merkwürdigeres Schauspiel beobachtete ich ein anderes Mal. Eine frei schwärmende Knospe krenzte die Bahn einer mit grosser Geschwindigkeit durch den Tropfen jagenden grossen Vorticelle, die auf die gewöhnliche Weise ihren Stiel verlassen hatte. Im Augenblicke der Begegnung — Berührung fand inzwischen durchaus nicht statt — änderte die Knospe plötzlich ihre Richtung und folgte der Vorticelle mit sehr grosser Geschwindigkeit. Es entwickelte sich eine förmliche Jagd, die etwa 5 Secunden dauerte. Die Knospe blieb während dieser Zeit nur etwa $\frac{1}{15}$ Mm. hinter der Vorticelle, holte sie jedoch nicht ein, sondern verlor sie, als dieselbe eine plötzliche Seitenschwenkung machte. Hierauf setzte die Knospe mit der anfänglichen, geringeren Geschwindigkeit ihren eigenen Weg fort. — Diese Vorgänge sind wie die im Text geschilderten darum merkwürdig, weil sie eine feine und schnelle Perception, rasche und sichere Willensentscheidung und fein abstufbare motorische Innervation (s. v. v.) verathen. Sie zeigen bis zu welcher erstaunlichen Höhe und Vielseitigkeit die physiologische Differenzirung in animaler Richtung im Rahmen einer einfachen Zelle steigen kann! Man vergleiche über dies Verhältniss die anmuthenden Betrachtungen HAECKEL'S a. a. O.

Conjugation beendet; der Nucleus der Knospe wie der des Trägers hatte sich dabei, ohne vorher mit einander in Berührung gewesen zu sein, in kleine kernähnliche Bläschen gespalten.

In einigen Fällen hatten sich zwei Knospen nacheinander auf demselben Träger fixirt und verschmolzen mit ihm.

Die vorstehenden Thatsachen lehren, dass die Knospen von *Vorticella microstoma* physiologisch und morphologisch den Mikrogonidien oder Kleinsprösslingen der stockbildenden Vorticellinen gleichwerthig sind. Der einzige Unterschied zwischen beiden besteht darin, dass letztere durch schnell wiederholte Theilung (Rosettenbildung), erstere durch Knospung entstehen, ein Unterschied, der nach dem oben über Theilung und Knospung Angeführten ganz unwesentlich ist. Vielleicht hängt derselbe mit dem Umstande causal zusammen, dass die einen Arten Stöcke bilden, die anderen nicht. Entwicklung von Mikrogonidien durch Theilung ist bei *Vorticella* bisher noch nicht beobachtet, ebensowenig echte Knospung bei den stockbildenden Geschlechtern.

Es erhebt sich nun die Frage nach den Folgen und damit nach der physiologischen Bedeutung der knospenförmigen Conjugation. Indem wir an ihre Beantwortung gehen, wird es von Nutzen sein, zunächst einen Blick auf die sogenannten Embryonen der Infusorien zu werfen, welche von vielen als die Frucht der Conjugation betrachtet werden.

IV. Ueber die sogenannten Embryonen der Infusorien. Embryonalhypothese und Parasitentheorie.

In verschiedenen Arten von Infusorien kommen, wie bekannt, meist epidemisch, mitunter sporadisch, eine oder mehrere Kugeln (Zellen) vor, die sich durch ein sehr helles homogenes Protoplasma, einen centralen sphärischen Kern und eine oder mehrere peripherisch gelegene contractile Vacuolen sofort von dem übrigen Körperinhalt unterscheiden. Sie produciren durch Theilung oder Knospung gleichartige Junge, die sich entweder auf dieselbe Weise und am selben Orte weiter vermehren, oder nach Entwicklung eines Wimperbesatzes, häufig auch von Saugfüßchen (»acinetenartige Embryonen«), sich direct durch die Körperwand des sie beherbergenden Infusors nach aussen begeben und wegschwimmen.

Diese Organismen, deren Form und Bau stets von dem der sie bergenden Thiere völlig verschieden ist, sind nach STEIN Embryonen der letzteren; die Kugeln, von denen sie sich abschnüren, nennt er Embryonalkugeln. Ihre Entwicklung ist nach STEIN stets die Folge eines Conjugationsactes: die Kerne der conjugirten Individuen liefern zunächst die sogenannten Keimkugeln (welche keine contractile Vaeuole besitzen), entweder durch directen Zerfall (Paramaecium, Vorticella), oder nach Passirung eines eigenthümlichen Zwischenstadiums, der Placenta STEIN's (Euplotes, Oxytrichinen, stockbildende Vorticellinen, Trichodina). Die Keimkugeln entwickeln sich direct zu den Embryonalkugeln. — BALBIANI erklärt die Embryonalkugeln, diejenigen wenigstens, welche acinetenartige Junge produciren, für parasitische Acinetinen der Gattung Sphaerophrya Clap. et Lachm.

Man kann vorläufig die Frage nach der speciellen Form der Entwicklung der Embryonalkugeln unberücksichtigt lassen und ganz allgemein so fragen: sind die Embryonalkugeln Nachkommen oder Parasiten der Arten in denen sie gefunden werden? Die Vorstellung, welche das Erstere annimmt, wollen wir kurzweg »Embryonalhypothese«, die andere »Parasitenhypothese« nennen, ohne dabei zunächst gerade die Hypothesen von STEIN und BALBIANI im Auge zu haben.

Wir prüfen zuvörderst die Embryonalhypothese. — Sie würde aufhören Hypothese zu sein, sobald es gelänge, die Entwicklung einer Embryonalkugel aus der Körpersubstanz (Protoplasma, Nucleus, oder aus beiden) des sie beherbergenden Thieres direct, d. h. bei einem und demselben Individuum von Anfang an zu verfolgen. Dies ist nun trotz zahlreicher Bemühungen noch niemals gelungen, würde auch ohne Zweifel zu den schwierigsten Aufgaben gehören. Die aus der Entwicklung der Embryonalkugeln abgeleiteten Beweise für die Embryonalhypothese sind demnach sämmtlich indirecter Art.

Als solche hat man in erster Linie die anatomischen Aenderungen betrachtet, welche am Nucleus der Embryonalkugeln enthaltenden Thiere beobachtet worden sind. Man pflegt auf sie besonderes Gewicht zu legen, weil man in dem Nucleus der Infusorien, wie im Zellkern, das Hauptorgan für die Fortpflanzungserscheinungen zu erblicken gewohnt ist. In der That nun sprechen die in mehreren Fällen beobachteten Kernmetamorphosen sehr zu Gunsten der Embryonalhypothese. Die bemerkenswerthesten — eine scheinbar voll-

ständige Reihe von Uebergangsformen zwischen den gewöhnlichen Kernen und reifen Embryonen — habe ich selbst früher bei *Stylonychia mytilus* während einer »Embryonalepidemie« beobachtet und theilweise beschrieben und abgebildet¹⁾. STEIN beruft sich wiederholt²⁾ auf diese Beobachtungsreihe, als auf einen der sichersten Beweise für die embryonale Natur der Kugeln und speciell für den Ursprung derselben aus dem Nucleus. Auch ich habe diese Ueberzeugung lange Zeit getheilt und muss gestehen, dass ich nur mit Mühe davon zurückgekommen bin: immer stiess ich auf die Schwierigkeit, eine andere, befriedigende Erklärung der beschriebenen Kernmetamorphosen von *Stylonychia* zu finden. Diese Schwierigkeit ist erst in Folge neuerer Beobachtungen, die ich weiter unten mittheilen werde, für mich gefallen.

Inzwischen war das Gewicht der bei *Stylonychia mytilus* und andern Arten gefundenen Thatsachen bereits dadurch sehr verringert worden, dass es sich mehr und mehr zeigte, dass in weitaus den meisten Fällen die Nuclei der »Embryonalkugeln« oder »Embryonen« enthaltenden Thiere völlig normal sind. Man darf dies gegenwärtig mit Sicherheit nicht allein für *Stylonychia mytilus* sondern für fast alle Arten behaupten, bei denen »Embryonalkugeln« beobachtet sind. Ich habe in der Anmerkung³⁾ die mir bekannten Fälle zusammen-

1) Zur Naturgeschichte der Infusionsthier. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI. 1862. pag. 362—363. Taf. XXIX. Fig. 8—12.

2) Organismus etc. Zweite Abth. pag. 86, 121, 122.

3) Anmerkung.

A. Kerne bei Anwesenheit von »Embryonalkugeln« völlig normal gefunden.

Thierart.	Beobachter.	Bemerkungen.
<i>Stylonychia mytilus</i>	STEIN	Organismus etc. Erste Abth. pag. 156. Taf. VII. Fig. 7—12. Taf. VIII. Fig. 1, 5, 7—10.
-	BALBIANI	Recherches sur les phénom. sex. etc. Pl. VIII. Fig. 18.
-	ENGELMANN	Allgemein während einer kleinen Epidemie von 1859. — Vereinzelt 1861.
<i>Planotricha lauceolata</i>	STEIN *	l. c. Erste Abth. pag. 170. Taf. X. Fig. 3.
<i>Uroleptus agilis</i>	ENGELMANN	Einige Fälle, Herbst 1861.
<i>Urostyla grandis</i>	STEIN	l. c. Erste Abth. pag. 199. Taf. XIII. Fig. 5. Taf. XIV. Fig. 1—6. Der Kern wurde, wie bei normalen Thieren, überhaupt nicht gesehen.

gestellt, in welchen bei Anwesenheit von »Embryonalkugeln« die Kerne normal und die, in welchen sie mehr oder weniger verändert

Thierart.	Beobachter.	Bemerkungen.
Stentor Roeselii	STEIN	l. c. Zweite Abth. pag. 253 — 255. Taf. VIII. Fig. 3, 4.
-	CLAPARÈDE et LACHMANN.	Études etc. II. pag. 186.
Bursaria truncatella	STEIN	l. c. Erste Abth. pag. 100. — Zweite Abth. pag. 306, Taf. XII. Fig. 2, 4. Die Thiere enthielten nur »reife Em- bryonen«.
Paramaecium bursaria	STEIN	Die Infusionsthierc etc. pag. 244. Taf. IV. Fig. 9. — Organismus etc. Erste Abth. pag. 99.
Paramaecium aurelia	BALBIANI	Recherches etc. Pl. IX. Fig. 23—24.
-	STEIN	l. c. Erste Abth. pag. 99.
Vorticella microstoma	STEIN	l. c. Zweite Abth. pag. 117.
-	ENGELMANN	Einige Exemplare im Mai 1860. Viele im April 1874 und 1875.
Vorticella nebulifera	STEIN	l. c. Zweite Abth. pag. 100 u. 129.
Vorticella campanula	STEIN	ibid. pag. 114 u. 115.
Vort. convallaria	ENGELMANN	Juni u. September 1860.
Zoothamnium arbus- cula	STEIN	l. c. Zweite Abth. pag. 133.
Carchesium poly- pinum	ENGELMANN	Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI. pag. 372. Viele Exemplare im Mai und October 1860.
Carchesium aselli	ENGELMANN	Einige Fälle im April 1860.
Epistylis plicatilis	ENGELMANN	Ein Exemplar, Juni 1860.
Epistylis Daphniarum	STEIN	l. c. Zweite Abth. pag. 136.
Trichodina pediculus	STEIN	ibid. pag. 100.

B. Kerne nicht normal.

Thierart.	Beobachter.	Bemerkungen.
Stylonychia mytilus	STEIN	Drei Exemplare. l. c. Erste Abth. pag. 360. Taf. VIII. Fig. 3, 4, 6, 11.
-	ENGELMANN	l. c. pag. 362 — 363. Taf. XXIX. Fig. 8—12.
Paramaecium aurelia	STEIN	l. c. Zweite Abth. pag. 91.
Vorticella microstoma	STEIN	ibid. pag. 117.
Vorticella convallaria	ENGELMANN	l. c. pag. 375.
Carchesium aselli	ENGELMANN	l. c. pag. 373—374.
Zoothamnium ar- buscula	STEIN	l. c. pag. 133. Wenige Exemplare.

gefunden wurden. Das Resultat dieser Zusammenstellung ist unzweifelhaft. Von besonderer Wichtigkeit ist dabei, dass nicht nur die relative sondern die absolute Zahl der Individuen, bei denen keine Kernveränderungen gefunden wurden, sehr gross ist, und nicht minder der Umstand, dass die Beobachtungen in den meisten Fällen die verschiedensten Stadia der »Embryonalentwicklung« betreffen.

In letzterer Hinsicht muss noch näher die Thatsache betont werden, dass in den sehr zahlreichen Fällen, worin nur eine »Embryonalkugel« vorhanden war, also in solchen Zuständen, die mit etwas grösserer Wahrscheinlichkeit für sehr frühe als für sehr späte zu halten sind, die Kerne ausnahmslos normal gefunden wurden. Mir ist wenigstens ein entgegengesetzter Fall nicht bekannt.

Man achte weiter auf die Art der Kernveränderungen! Sofort fällt hier eine grosse Unregelmässigkeit und Verschiedenheit auf: die beschriebenen Abweichungen sind selbst bei ein und derselben Art und während einer und derselben Epidemie zum Theil sehr different und zwar von der Art, dass sie nicht zu einer Entwicklungsreihe gruppirt werden können. Bald zeigt der Nucleus unregelmässige Einschnürungen, bald örtliche Verdickungen oder Anschwellungen; in einem Falle völlig homogen, nur nach Form und Lage abweichend von der Norm, ist im andern in letzterer Hinsicht alles wie gewöhnlich, aber in der Nucleussubstanz liegen kleinere oder grössere Kügelchen oder Bläschen¹⁾ u. s. f. Man vergleiche hiermit die grosse Regelmässigkeit und Constanz der Veränderungen, die der Kern bei Theilung, innerer und äusserer Knospenbildung und Conjugation zeigt, und man wird den Gedanken, dass die »Embryonalkugeln« physiologische Entwicklungsproducte des Nucleus seien, höchst unwahrscheinlich finden²⁾.

A priori schon ist jetzt, wo die einzellige Natur der Infusorien

Thierart.	Beobachter.	Bemerkungen.
<i>Epistylis plicatilis</i>	CLAPARÈDE et LACHMANN.	l. c. pag. 172.
<i>Epistylis crassicollis</i>	ENGELMANN	Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. X. pag. 278. Vier Exemplare.

1) Diese letzte Abweichung kommt unter sehr zahlreichen Umständen, auch ohne dass »Embryonalkugeln« dabei im Spiele sind, vor. Sie kann kaum für eine Abnormität gelten.

2) Dass die »Keimkugeln«, insofern sie ausschliesslich oder doch wesentlich vom Nucleus abstammen, mit den »Embryonalkugeln« nichts zu schaffen haben, wird weiter unten speciell bewiesen werden.

und damit die Homologie von Nucleus und Zellkern nicht mehr zweifelhaft sein kann¹⁾, eine Entwicklung von Jungen ausschliesslich aus dem Nucleus im höchsten Grade unwahrscheinlich. HERTWIG²⁾ hat dies mit Recht schon betont und auf die grosse principielle Bedeutung gewiesen, die das Vorkommen einer solchen Fortpflanzungsweise bei den Infusorien für die gesammte Zellenlehre haben würde. Weder aus der Histiologie der Thiere noch aus der der Pflanzen ist ein einziger sicher constatirter Fall bekannt, worin eine vollständige Zelle sich ausschliesslich aus dem Nucleus oder aus Theilstücken desselben entwickelt hätte. Viel mehr Wahrscheinlichkeit würde eine Entwicklung ausschliesslich aus dem Protoplasma haben. Indessen: zeigt der Nucleus wenigstens in manchen Fällen Aenderungen, am Protoplasma der Infusorien sind noch niemals Erscheinungen gesehen worden, welche auf eine, auch nur partielle Entwicklung von »Embryonalkugeln« aus dem Protoplasma weisen könnten.

Die bisher beigebrachten, aus der Entwicklung abgeleiteten Beweise sind mehrentheils negativer Art. In positivem Sinne spricht die vergleichende Anatomie der »Embryonen« gegen die Embryonalhypothese. Ich habe hier natürlich nicht die Thatsache im Auge, dass der Bau derselben von dem der sogenannten Mutterthiere gänzlich verschieden ist, sondern nur die Art dieses Unterschiedes und zwar speciell den Umstand, dass die »Embryonen« (von denen der Vorticellinen abgesehen) echte Saugfüsschen wie die Acineten besitzen, während diese den Eltern fehlen. Man darf hiergegen nicht anführen, dass umgekehrt ja die Schwärmsprösslinge der Acinetinen Wimperhaare besitzen, also morphologisch zu den echten Ciliaten gehören würden. Dieser Vergleich passt darum nicht, weil Cilien sehr allgemein, und nicht nur bei Thieren sondern auch bei Pflanzenzellen vorkommen, also durchaus nicht charakteristisch für einen bestimmten Typus oder Stamm von Organismen sind, Saugfüsse aber wie die der »acinetenartigen Embryonen« ausschliesslich bei der kleinen Klasse der Acinetinen gefunden werden³⁾. Offenbar ist das Auftreten von Organen ganz specifischen, auf wenige Formen be-

1) Wir werden auch in den folgenden Capiteln neue Beweise für diese Homologie beibringen, dabei zugleich einige Einschränkungen kennen lernen.

2) l. c. pag. 66 flg.

3) CLAPARÈDE et LACHMANN, Études etc. Vol. I. pag. 39. — R. HERTWIG, l. c. pag. 56—58.

schränkten Vorkommens, während der individuellen Entwicklung eines zu einem andern Typus gehörenden Organismus, viel unwahrscheinlicher, als das Erscheinen von Elementen, welche wie die Cilien, für keinen einzigen Typus charakteristisch sind. Gegen dieses allgemeine Gesetz, welches namentlich bei phylogenetischen und systematischen Betrachtungen vom höchsten Werthe ist, verstösst nun die Embryonalhypothese¹⁾.

Alle diese Schwierigkeiten würden nun aufgewogen werden, wenn es gelänge die Weiterentwicklung eines Embryo zur Form des »Mutterthiers« zu beobachten. Viel würde schon gewonnen sein, wenn man nur eine Entwicklung in der Richtung nach dieser Form nachweisen könnte. Hier indessen vereinigt sich gerade Alles um die Embryonalhypothese zu Falle zu bringen.

Die »acinetenartigen Embryonen« gehen — dies ist häufig genug auch von STEIN²⁾ beobachtet worden — nach dem Ausschwärmen unter Verlust ihrer Wimpern in echt nackte Acinetinen der Form *Sphaerophrya* Clap. Lachm. über, die nun in derselben Weise, wie erst die »Embryonalkugeln«, durch Theilung oder Knospung junge mit Flimmerhaaren und Saugfüßchen versehene Sprösslinge produciren. Diese verhalten sich dann ebenso wie die erste Generation.

Um diese Thatsachen mit der Embryonalhypothese zu reimen, müsste man die Zuflucht nehmen zu der durchaus willkürlichen Annahme, dass die »Embryonen« erst nach einer längeren Reihe von Generationen oder unter ganz specifischen äusseren Bedingungen wieder zur Ciliatenform des »Mutterthiers« zurückkehren. Gegen diese Annahme jedoch, wie überhaupt gegen eine Fortpflanzung der ciliaten Infusorien durch vom Mutterthier im Bau fundamental abweichende Keime, spricht, dass noch Niemand bisher irgend eine Infusorienform angetroffen

¹⁾ Aus demselben Grunde darf der merkwürdige *Actinobolus* (STEIN l. c. Zweite Abth. pag. 169, Anmerk.) nicht, wie STEIN thut, den Ciliaten zugezählt werden. Besitzt dies Thier in der That ausser Saugfüßen noch Mund und Anus, was zu bezweifeln kein Grund vorliegt, dann muss ihm ein selbständiger Platz zwischen Acinetinen und Ciliaten eingeräumt werden. Man sehe auch R. HERTWIG l. c. pag. 78, mit dessen Betrachtungen über die Phylogense der Ciliaten und Acinetinen ich nur insofern nicht übereinstimme, als ich die Entwicklung beider aus einer ursprünglichen, nur mit Flimmerhaaren besetzten Form für viel wahrscheinlicher halte, als die Abstammung von einer Grundform die ausser Cilien auch Saugfüße besass.

²⁾ Organismus etc. Erste Abth. pag. 52, 103 — 104, 161, 203—204. Zweite Abth. pag. 138.

hat, die mit einiger Wahrscheinlichkeit als Uebergangsstadium aus dem »embryonalen« (hier acinetenartigen) Zustand in den des entwickelten Ciliats aufgefasst werden dürfte. Mit Rücksicht auf die Thatsache, dass seit mehr als 25 Jahren eine Zahl vorzüglicher Beobachter die Infusorienwelt in allen möglichen Richtungen, an allen möglichen Orten, unter allen möglichen Bedingungen, durchforscht hat und theilweise noch unablässig durchforscht, ist es höchst unwahrscheinlich, dass man derartige Uebergangsformen nicht gefunden haben sollte, wenn sie wirklich beständen. Was man von sogenannten jungen Entwicklungszuständen findet¹⁾, unterscheidet sich beinahe ausschliesslich durch geringere Grösse von den »erwachsenen« Exemplaren derselben Art, und kann genügend durch die Annahme rasch wiederholter Theilung, resp. Knospung, ungünstiger Ernährungsbedingungen und anderer dergleichen Momente erklärt werden.

Mehr noch! Wie man weiss existiren Beobachtungen, welche die parasitische Natur der acinetenartigen »Embryonen« direct zu beweisen und damit die Embryonalhypothese definitiv zu widerlegen scheinen. BALBIANI²⁾ meldet schon, dass er Exemplare von Sphaerophrya in Stylonychia mytilus, Urostyla und Paramaecium von aussen her eindringen und zu »Embryonalkugeln« werden sah, welche letzteren dann in der bekannten Weise Junge producirt. ELIAS MECZNIKOW³⁾ hat später einen acinetenartigen »Embryo« von Paramaecium aurelia, dessen Entwicklung aus einer »Embryonalkugel« er verfolgt hatte, sich in ein anderes Exemplar von Paramaecium einfressen sehen. STEIN, der die letztere Beobachtung nicht gekannt

¹⁾ S. u. a. STEIN l. c. Zweite Abth. pag. 257. Taf. VIII. Fig. 10 A, B. — Die Angaben von EVERTS über die Entwicklung von Vorticella nebulifera aus Kernfragmenten encystirter Exemplare derselben Art weichen so sehr ab von Allem was über die Entwicklung von Infusorien und Zellen überhaupt feststeht, beruhen auch auf so schwierigen Beobachtungen, dass sie, so lange sie nicht wiederholt bestätigt sind, bei theoretischen Betrachtungen nicht berücksichtigt werden dürfen. Ich bezweifle ihre Richtigkeit und möchte beiläufig die Vermuthung aussprechen, dass die Kernfragmente »Embryonalkugeln« waren (s. unten) und später ein Trichodina-artiger Schwärmer mit einer schwärmenden Knospe von V. nebulifera verwechselt wurde (s. auch STEIN l. c. Zweite Abth. pag. 48). ED. EVERTS, Untersuchungen an Vorticella nebulifera. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXIII. Bd. 1873. pag. 604—608. Taf. XXX. Fig. 21—39.

²⁾ Compt. rend. etc. 1860. Tome LI. pag. 319—322.

³⁾ Ueber die Gattung Sphaerophrya. Arch. f. Anat. Physiol. etc. 1864. pag. 258—261.

zu haben scheint und BALBIANI'S Angaben, freilich nicht ganz ohne Grund, misstraut, meint, dass wenn man auch für die acinetenartigen Embryonen die Parasitenhypothese gelten lassen wollte (was er aus vielen anderen Gründen für unstatthaft hält), doch für die Vorticellinen die Embryonaltheorie unzweifelhaft angenommen werden müsse. Dem, sagt er¹⁾, die Embryonen dieser haben keine Saugfüsse wie die acinetenartigen Embryonen der anderen Klassen, »von einem Einbohren solcher Organismen durch die feste Cuticula der Vorticellinen kann mithin gar nicht die Rede sein«.

Nun ist aber zunächst durchaus nicht bewiesen, ja nicht einmal wahrscheinlich, dass es gerade die Saugfüsse sind, mittelst welcher die acinetenartigen Embryonen sich einbohren. Ein Durchbohren der Cuticula findet ja auch bei der knospenförmigen Conjugation, ja höchst wahrscheinlich bei jeder Art von Conjugation statt. Man erinnere sich ausserdem, um nur Einiges zu nennen, der Conjugation von *Noctiluca miliaris*²⁾, bei der eine Cuticula resorbirt wird, die sehr viel dicker und fester ist als die der Vorticellinen, ferner der Pflanzenzellen die sich in feste Gewebe, ja in Gesteine einbohren.

Folgt hieraus, dass man kein Recht hat an der Möglichkeit eines solchen Einbohrens auch bei den »Embryonen« der Vorticellinen zu zweifeln, so bin ich jetzt im Stande das wirkliche Vorkommen dieses Processes zu beweisen.

Als ich im April dieses Jahres einer ziemlich ausgedehnten »Embryonalepidemie« bei *Vorticella microstoma* begegnete, suchte ich von dieser Gelegenheit Gebrauch zu machen um die weitere Entwicklung der »Embryonen« nach dem Ausschwärmen aus der Vorticelle kennen zu lernen. Man weiss bis jetzt durchaus nichts von den ferneren Schicksalen der »Embryonen« irgend einer Vorticelline³⁾. Meist schwimmen sie unmittelbar nach der »Geburt« mit so grosser Geschwindigkeit fort, dass man sie sehr bald aus dem Auge verliert. Inzwischen erreichte ich dennoch meinen Zweck auf dem oben beschriebenen Wege, auf dem es gelungen war, die Bestimmung der Knospen von *V. microstoma* festzustellen. Freilich nur in einem einzigen Falle, aber in diesem Falle so vollständig, dass ich

¹⁾ l. c. Zweite Abth. pag. 55.

²⁾ CIENKOWSKY, Ueber *Noctiluca miliaris* Sur. Archiv für mikr. Anat. Bd. IX. 1873. pag. 56. Taf. V. Fig. 47.

³⁾ STEIN, l. c. Zweite Abth. pag. 101, 115, 138.

bis in alle Einzelheiten für die Richtigkeit der Beobachtung einstehe.

Am vergangenen 5. April früh 10 Uhr hatte ich im Gesichtsfeld eine ziemlich grosse (ca. 0,05 Mm. lange), auf einem langen Stiel sitzende Vorticelle fixirt, die etwa in der Mitte des Körpers, etwas nach vorn und auf der Rückseite, dicht unter der Cuticula, eine 0,02 Mm. grosse »Embryonalkugel« enthielt. In dieser war ausser einem schwer kenntlichen runden centralen Nucleus eine kleine, peripherisch gelegene Vacuole zu sehen, die sich regelmässig aller 15 Secunden zusammenzog. — Halb innerhalb halb ausserhalb der Embryonalkugel, an ihrer Vorderseite, lag eine ähnliche kleinere Kugel von 0,008 Mm., ein »Embryo«, mit einer in regelmässigen Intervallen von nur 12 Sec. sich contrahirenden Vacuole. An der Oberfläche des »Embryo« zeigte sich eine leise wogende Bewegung wie von Flimmerhaaren. Ueber der grossen Embryonalkugel, ein wenig nach hinten vom »Embryo« befand sich in der Wand der Vorticelle ein schwach gebogener querer Spalt von etwa 0,007 Mm. Länge und (in der Mitte) etwa 0,001 Mm. Breite. Bei jeder Contraction der Vacuole der grossen Kugel erweiterte sich dieser Spalt mit einem kleinen Ruck, als ob der Inhalt der contractilen Vacuole in ihn hineingetrieben würde, also dieselbe Erscheinung, die man am Vestibulum der Vorticellen, besonders schön an eben encystirten Individuen, bei der Contraction der neben dem Schlund liegenden Vacuole beobachtet.

Um 10^h 30' fing der »Embryo« an sich zu drehen und der Spalte näher zu rücken. Jetzt wurde das schwächere Objectiv angeschraubt. Um 10^h 34' trat er und zwar innerhalb etwa 10 Secunden durch den Spalt heraus, blieb einige Augenblicke vor der Oeffnung des Spalts sitzen und schwamm dann mit ziemlich grosser, jedoch die der Knospen von *V. microstoma* nicht erreichender Schnelligkeit weg. Seine Gestalt war die eines mässig gestreckten Ellipsoids. Er taumelte nun in ziemlich steilen Spiralen, dabei um eine etwas schief von vorn nach hinten verlaufende Axe seines Körpers rotirend, mit ziemlich constanter Geschwindigkeit durch den Tropfen. Zuweilen, besonders beim Begegnen irgend eines aussergewöhnlichen Widerstandes änderte er plötzlich seine Richtung. Dies Herumschwärmen dauerte vier Minuten, während welcher Zeit der Embryo keinen Augenblick aus dem Auge verloren wurde. Da gerieth er zufällig in den Wirbelstrom, den eine grosse, auf einer Lemna-Wurzel sitzende *V. microstoma* im Wasser producirt. Von demselben erfasst, wurde

er gegen den Peristomdeckel der Vorticelle angetrieben, auf welchem er unmittelbar wie festgeklebt sitzen blieb, und zwar etwa in der Mitte des Deckels, etwas näher der Rückseite des Thieres. Nach wenigen Minuten schienen die Flimmerhaare verschwunden zu sein und der Embryo in die Scheibe des Wirbelorgans eindringen zu wollen. Er sass bereits so fest, dass er bei Zuckungen der Vorticelle sich nicht von dieser löste, sondern wie ein Tampon die vollständige Schliessung des Peristoms verhinderte. Nun ward die stärkere Vergrösserung, HARTNACK Obj. 8, wieder angeschraubt. Auf der Oberfläche des Embryo waren keine Cilien mehr zu sehen, wohl aber kleine Unebenheiten, vielleicht Reste der Flimmerhaare, vielleicht auch sehr kleine Saugfüsschen — Gewissheit konnte ich nicht erlangen. Die Form des Embryo war länglicher geworden, ein Drittel von ihm lag bereits im Peristomdeckel. Um 10^h 55' war er völlig eingedrungen und lag nun, als ein sehr zart aber scharf begrenztes homogenes Kügelehen mit contractiler Vaeuole, unter der Cuticula, die sich über ihm wieder geschlossen zu haben schien, im Wirbelorgan. Die Vorticelle, die anfangs mit offenem Peristom in normaler Weise thätig gewesen war, zog sich nach 10^h 55' allmählich zusammen: dabei trat die Querringelung der Cuticula viel deutlicher hervor. Um 10^h 57' begann ein hinterer Wimperkranz hervorzuspriessen; da es somit schien als wollte das Thier seinen Stiel verlassen, wurde die schwache Vergrösserung wieder angeschraubt. Um 11^h 16', also 46 Minuten nachdem der »Embryo« sich auf der Scheibe des Wirbelorgans fixirt hatte, riss sich die Vorticelle vom Stiel los und schwamm in der gewöhnlichen Weise, mit sehr grosser Geschwindigkeit davon. Ich verfolgte sie etwa zehn Minuten lang unablässig; als sie aber einmal plötzlich eine Schwenkung ausführte, verlor ich sie und konnte sie nicht mit Sicherheit zurückfinden, denn es schwärmten noch mehrere gleichgrosse Exemplare derselben Art im Tropfen umher.

Die wichtige Thatsache steht somit fest, dass auch die sogenannten Embryonen von *Vorticella microstoma* sich activ in den Körper dieses Thieres einbohren können¹⁾. Und hiermit könnte man nun die Parasitennatur auch der »Embryonen« von *Vorticella* für bewiesen halten. Inzwischen wollen wir doch

¹⁾ Von einem passiven Eindringen kann natürlich mit Rücksicht auf Ort und Art des Eindringens nicht die Rede sein.

noch untersuchen, ob nicht noch andere Auffassungen des beschriebenen Vorganges erlaubt sind!

So viel ich sehe, würde allein noch an Conjugation (im weitesten Sinne) gedacht werden können. Dieser Gedanke ist aber schon darum unerlaubt, weil bereits — und für *V. microstoma* wurde dies oben noch speciell bewiesen — eine echte Conjugation bei Infusorien nachgewiesen ist und zwar von principiell verschiedener Art: stets sind dabei, wie verschieden auch übrigens der Process sein möge, die sich vereinigenden Individuen in Bezug auf Bau, Abstammung und Entwicklung einander im Wesentlichen gleich. Wollte man im vorliegenden Falle eine zweite Art von Conjugation erblicken, dann würde dieser, wegen des principiell verschiedenen Ursprungs des einen der sich vereinigenden Individuen, auch eine gänzlich verschiedene Bedeutung zuerkannt werden müssen. Diese würde, nach Gründen der Analogie, nur in der Einleitung irgend eines besonderen Entwicklungs- oder Fortpflanzungsprocesses gesucht werden können. Vergeblich aber wird man nach einem derartigen Process suchen: die bekannten Erscheinungen, Wachsthum, Theilung, innere und äussere Knospenbildung, Encystirung, die gewöhnliche Conjugation, haben nichts mit der Entwicklung der »Embryonen« zu thun. Es würde nur, wenn man nicht irgend eine Annahme ad hoc geradezu erfinden will, die »Embryonalentwicklung« selbst übrig bleiben. Diese aber als Resultat der Conjugation mit einem »Embryo« zu erklären, der dann in gewisser Beziehung als männliche Geschlechtszelle fungiren würde, hiesse eine physiologische Ungereimtheit behaupten und wäre zudem unlogisch, insofern man sich dabei einen Cirkelschluss zu Schulden kommen liesse.

Eine fernere, wie mir scheint unüberwindliche Schwierigkeit liegt für die Embryonalhypothese in der Thatsache, dass »Embryonalentwicklung« und gewöhnliche Theilung bez. Knospung gleichzeitig bei einem und demselben Individuum vorkommen können. CLAPARÈDE und LACHMANN¹⁾ haben dies zweimal bei *Stentor*, STEIN²⁾ zweimal bei *Vorticella microstoma* gesehen. STEIN meint zwar, dass man in diesen Fällen die »Embryonalentwicklung« als so gut wie abgelaufen betrachten müsse. Die Thatsachen, so wie sie beschrieben werden, erlauben aber, soviel ich sehe, ebenso gut die entgegengesetzte Annahme. »Höchst wun-

1) Études etc. II. pag. 189. Pl. IX. Fig. 4.

2) Organismus etc. Zweite Abth. pag. 118.

derbar«, sagt STEIN ¹⁾ weiterhin selbst, »würde es sein, wenn ein im Beginn der Fortpflanzungsperiode stehendes Thier sich theilte, denn Theilung und geschlechtliche Fortpflanzung schliessen sich in der ganzen Thierwelt absolut aus«. Ich habe nun unlängst zwei Fälle beobachtet, von denen nicht der geringste Zweifel besteht, dass sie — vom Standpunkt der STEIN'schen Embryonalhypothese aus — zur letzteren Kategorie gehören würden.

In einem grossen Exemplar von *Vorticella microstoma* (Taf. XXI. Fig. 21), das sich in der gewöhnlichen Weise theilte, zeigten sich, als gegen Ende der Theilung Essigsäure zugesetzt wurde, an Stelle des gewöhnlichen Nucleus in jeder Theilhälfte zwei etwa 0,006 Mm. grosse, von einem schmalen hellen Hof umgebene »Keimkugeln« und ungefähr acht kleine Kernfragmente. Ein anderes Exemplar, an dem sich gerade eine echte Knospe gebildet hatte, zeigte gleichfalls an Stelle des ovalen Nucleus zwei grössere und zwei bis drei kleine Kügelehen ²⁾. In dem Tropfen, der beide Exemplare enthielt, kam knospenförmige Conjugation häufig vor. Hieraus, in Verband mit der charakteristischen Beschaffenheit des Nucleus (s. das folgende Capitel) folgt unzweifelhaft, dass man in beiden Fällen mit Individuen zu thun hatte, die kurz zuvor aus der knospenförmigen Conjugation hervorgegangen waren. Die eigenthümliche Spaltung der Nuclei muss nach der Embryonalhypothese als Zeichen der beginnenden Embryonalentwicklung aufgefasst werden: STEIN lässt die grösseren Kugeln, seine Keimkugeln, sich später direct zu Embryonalkugeln (mit Kern und contractiler Vaeuole) entwickeln. Wäre dies nun richtig, so würden unsere beiden Fälle

¹⁾ *ibid.* pag. 257.

²⁾ Diese Beobachtungen sind zugleich sehr lehrreich in Bezug auf die Bedeutung des Nucleus für die Theilung und Knospung. Sie stimmen schlecht zu der Annahme, dass der Kern bei diesen Vorgängen die Hauptrolle spiele, speciell dieselben anrege. Für diese Annahme kann man, soviel ich sehe, kaum einen andern Grund anführen, als den, dass man in vielen Fällen (z. B. bei Knorpelzellen) am Kern die ersten Anzeichen der bevorstehenden Theilung sieht. Hierbei vergisst man aber die Fälle (s. u. a. HORMEISTER, die Lehre von der Pflanzenzelle. pag. 83 u. 84.), in denen der Kern erst später in merkbarer Weise Theil nimmt. Hier würde dann, nach derselben Art zu schliessen, der Kern die Theilung nicht anregen, sondern dazu von andern Theilen der Zelle aus ange-regt werden. Es leuchtet ein, dass weder die eine noch die andere Schlussfolgerung erlaubt ist. Den sichtbaren Aenderungen müssen als Ursachen unsichtbare vorausgegangen sein. Ueber der letzteren Art und Ausgangspunkt aber eine Meinung zu äussern ist vorläufig nicht gerathen.

das Wunder eines Thiers und zwar, was hier besonders schwer wiegt, eines Elementarorganismus, zeigen, der sich absolut gleichzeitig auf zwei principiell verschiedene Weisen fortpflanzt.

Leicht liessen sich noch andere, z. Th. gewichtige Einwürfe gegen die Embryonalhypothese erheben¹⁾; ich meine aber, dass nach den bereits angeführten Gegenbeweisen niemand mehr die Neigung spüren wird, sie zu vertheidigen. Ehe wir sie jedoch verlassen, müssen wir noch einen Augenblick zu der am Anfang dieses Capitels erwähnten älteren Beobachtungsreihe zurückkehren, welche in scheinbar überzeugender Weise die Entwicklung der acinetenartigen Embryonen von *Stylonychia mytilus* aus den Nucleis dieses Thieres dargethan hatte. Wie nun, nach Verwerfung der Embryonalhypothese, diese Thatsachen in befriedigender Weise zu erklären?

Ich glaube eine solche Erklärung jetzt finden zu dürfen in der Annahme, dass die beschriebenen Veränderungen der Nuclei krankhafter Art und zwar Folge- oder Theilercheinungen einer, höchst wahrscheinlich durch die parasitischen Sphärophryen hervorgerufenen, Ernährungsstörung waren. Bereits sind verschiedene Formen pathologischer Veränderungen von Infusorienkernen bekannt, die offenbar durch Parasiten hervorgerufen werden. Die Nuclei von *Paramacium aurelia*, *Chilodon cucullulus*, *Stentor Roeselii*, *Pleuro-nema chrysalis* u. a. sind mitunter hypertrophisch und dabei abnorm gestaltet, stellenweis eingesehnürt oder verdickt, selbst in ungleiche Stücke getheilt. Man findet sie dann durchsetzt mit äusserst kleinen stabförmigen, unbeweglichen und sehr resistenten Elementen, die offenbar bacterienartige Parasiten, aber nicht wie früher alle Forscher, mit Ausnahme von BALBIANI, vermutheten, Spermatozoën sind²⁾. Vor Kurzem nun begegnete mir eine verwandte Kernkrankheit bei *Stylonychia mytilus*. Sie trat epidemisch auf in einem von verfaulenden Wasserlinsen übelriechenden Wasser, das einige

1) Ich nenne die Thatsache, dass Entwicklung von »Embryonen« nur bei wenigen Arten beobachtet ist und gerade bei den nächsten Verwandten mancher dieser Arten vermisst wird (z. B. bei *Stylonychia pustulata* und *histrion*); ferner die Thatsache, dass Exemplare von *St. mytilus* die viele »Embryonalkugeln« enthalten, leicht ohne nachweisbare äussere Veranlassung durch Zerfliessen im Wasser unkommen (wonach alle »Embryonalkugeln« die echte Sphärophryaform annehmen) und sich auch in anderer Beziehung (z. B. Bewegung) häufig wie Kranke benehmen u. s. f.

2) S. auch die kritische Beleuchtung dieser Frage durch STEIN, Organismus u. s. w. Zweite Abth. pag. 96—99.

Woehen zuvor aus einem Graben geschöpft war. Die meisten Stylonychien besaßen, bei übrigens ganz normalem Bau, an Stelle der beiden Nuclei, zwei, drei bis fünf ziemlich stark lichtbrechende, scheinbar homogene oder ziemlich feinkörnige, kernähnliche Körper. Einige derselben, besonders die kleineren, waren mitunter kuglig, die meisten länglich, oval, nierenförmig, mit halbkugligen seitlichen oder terminalen Verdickungen, die im Begriff schienen sich abzuschmüren. In einigen sah man eine kleine Vacuole, die jedoch keine deutlichen Contractionen zeigte. Kernähnliche Einschlüsse fehlten. Neben ihnen, im Endoplasma, lagen zwei, drei oder vier, in einem Falle (Copulation?) acht Körper, die vor den sonst vorhandenen Nucleolis in der Regel nur durch etwas grösseren Umfang sich unterschieden. Sie fehlten einige Male ganz. In einem Falle wurde nur ein ovaler Kern und ein kleinerer kernartiger Körper gefunden. — Das Volumen der nucleusartigen Körper übertraf in der Regel das der gewöhnlichen Nuclei ansehnlich, bis um das Dreifache und mehr. Im selben Individuum hatten sie meist ungleiche Grösse und auch verschiedene Form.

Anfangs meinte ich hier Entwicklung von Embryonalkugeln vor Augen zu haben, um so mehr, als ich nach einigem Suchen ein Exemplar mit einer und ein anderes mit zwei grossen und acht kleinen »Embryonalkugeln« fand¹⁾. Als ich aber eine Anzahl Exemplare (im Ganzen 11), nach vorheriger Isolation, nach einander zwei bis fünf Tage lang verfolgte, sah ich wohl die betreffenden Körper grösser werden, auch sehr allmählich Gestalt und Ort wechseln, in drei Fällen auch sich theilen; aber niemals kam es zur Entwicklung von »Embryonalkugeln«, »Embryonen« oder beiden ähnlichen Formen. Auch von einer »Geburtsöffnung« war nichts zu finden.

Die grössten und ältesten der kernartigen Körper waren, wie sich nach dem Herausdrücken derselben aus dem Leibe der Stylonychien zeigte, gleichmässig und sehr dicht durchsetzt mit höchstens 0,003 Mm. langen, etwa dreimal schmälere, cylindrischen oder bisquitförmigen Körperchen, die in Wasser und verdünnten Säuren sich nicht lösten. Offenbar waren es Baeterien. Ganz dieselben Elemente kamen auch frei in dem Wasser worin die Stylonychien lebten in grosser Menge vor. Sie bäuften sich allmählich auf dem Boden

¹⁾ In diesen beiden Fällen waren die normalen Kerne vorhanden. — Nach dem Ausdrücken der Embryonalkugeln kamen an diesen kleine Saugfüsse zum Vorschein.

des Tropfens an; active Bewegungen wurden nicht sicher beobachtet. — Manche Stylonychien gingen spontan durch Zerfliessen zu Grunde, wobei dann die kernartigen Körper als membranlose, zartbegrenzte Gebilde frei wurden. Die Substanz derselben, in welche die Bacterien eingebettet waren, schien mässig fest und elastisch zu sein und wurde in Wasser allmählich durchsichtiger und voluminöser; endlich schien sie sich zu lösen. Auch innerhalb der Stylonychien wurde einige Male eine allmähliche Auflösung beobachtet; vielleicht war hier auch der verdauende Einfluss des Endoplasma im Spiele.

Ich verkenne nicht, dass zwischen den eben beschriebenen und den früher von mir bei *St. mytilus* beobachteten Thatsachen noch mancherlei bemerkenswerthe Unterschiede bestehen. Inzwischen lehren die genannten Beobachtungen doeh, dass unter dem Einfluss parasitischer Organismen die Nuclei von *Stylonychia mytilus* Aenderungen erleiden können, die in vielen Zügen das Bild einer in vollem Gang begriffenen »Embryonalentwicklung« vorspiegeln¹⁾.

Nachdem wir somit die Unhaltbarkeit der Embryonalhypothese nachgewiesen haben, bleibt uns über die Parasitentheorie nur noch Weniges zu sagen. Die wichtigsten Argumente, die gegen die letztere vorgebracht worden sind, haben wir bereits entkräftet. An den übrigen würden wir mit Stillschweigen vorübergehen, wenn sie nicht durch die Autorität STEIN'S ins Feld geführt worden wären. Es sind die folgenden²⁾.

Zunächst die constante Lage der »Geburtsöffnung« von *Stylonychia mytilus*, auf der Bauchfläche dicht hinter dem Peristom in der linken Körperhälfte. Diese Thatsache findet eine sehr einfache Erklärung in der folgenden Betrachtung. Sphaerophrya ist ein sehr kleines leichtes Wesen, das in der Regel nur passiv und zwar sehr leicht in Bewegung gebracht wird. Sobald eine Stylonychie in ihre Nähe kommt, wird der Strudel, den die äussert kräftige adorale Spi-

¹⁾ Es ist übrigens nicht unmöglich, dass auch in der älteren Beobachtungsreihe ausser Sphaerophrya noch andere z. B. bacterienartige Parasiten im Spiele waren. Ich habe damals auf diese Möglichkeit nicht näher geachtet, verfügte auch in jener Zeit nur über mässige optische Hilfsmittel, und hatte zudem noch sehr wenig Erfahrung in mikroskopischen Dingen. Sicher ist die Anwesenheit von Sphaerophrya an und für sich nicht hinreichend um die damals gefundenen Kernmetamorphosen zu erklären, denn in weitaus den meisten Fällen bleiben die Nuclei, wie oben schon erwähnt, bei Gegenwart von Embryonalkugeln« normal.

²⁾ STEIN, Organismus n. s. w. Zweite Abth. p. 51 flg.

rale dieses Thieres producirt, die Sphaerophrya erfassen und nach dem Mund zu treiben. Wenn sie durch diesen nicht eindringt, wird sie sich im Peristomwinkel mit ihren Tentakeln festhalten und unter dem beständigen Druck des nach hinten gerichteten Wasserstroms ein wenig nach hinten rücken können, wo sie sich dann in den Körper einbohrt. Hier bleibt sie liegen. Die Eintrittsöffnung wird sich wieder schliessen können. Geschieht dies, so wird doch die Körperwand der Stylonychia an dieser Stelle voraussichtlich leichter verletzlich bleiben und somit von den aus dem Innern andrängenden »Embryonen« leichter als an andern Stellen wieder durchbohrt werden. Uebrigens muss bemerkt werden, dass in einigen Fällen von BALBIANI und mir mehr als nur eine »Geburtsöffnung« und darunter eine oder mehrere auf der Rückenfläche von Stylonychia gefunden wurden.

Die Unbeständigkeit in der Lage der »Geburtsöffnungen« bei Paramaecium und Urostyla grandis erklärt sich, theilweise sicher, für die erste Art aus dem gänzlichen Fehlen, für die zweite aus der im Verhältniss zur Körpergrösse wie zur übrigen Bewimperung ziemlich geringen Entwicklung der adoralen Spirale. Einigen Einfluss darf man übrigens bei beiden und besonders bei Urostyla erwarten. In der That scheint bei Urostyla wenn nur eine »Embryonalkugel« vorhanden ist, die Geburtsöffnung in der Regel an derselben Stelle wie bei Stylonychia zu liegen¹⁾. — Weiter ist sehr wohl denkbar, dass wenigstens bei grossen Formen wie Urostyla, Stentor, auch wohl Paramaecium aurelia, die eingewanderten Sphärophryen infolge der Bewegungen des Endoplasma, in welchem sie liegen, von der Einwanderungsstelle aus nach andern Körpergegenden fortgeführt werden, wo sich dann ihre Jungen nach aussen durcharbeiten.

Ein weiteres und jedenfalls beachtenswerthes Argument gegen die Parasitenhypothese findet STEIN in der Thatsache, dass die »Embryonalkugeln« nicht wie andere Infusorien verdaut werden. In der That bleiben ja in den verdauenden Säften der Thiere, auch der Infusorien, immer nur vereinzelte Formen leben: die meisten werden verdaut oder gehen doch zu Grunde. Die Parasitenhypothese ist also insofern offenbar im Nachtheil gegenüber der Embryonalhypothese, als sie in diesem Falle das a priori weniger Wahrscheinliche annehmen muss. Inzwischen, die zahllosen Entozoen lehren doch, dass das von vornherein weniger Wahrscheinliche noch so

¹⁾ STEIN l. c. Erste Abth. pag. 199.

häufig vorkommt, dass man dem genannten Argument durchaus keinen entscheidenden Werth beilegen kann.

Ebensowenig endlich liefern die folgenden Betrachtungen STEIN'S entscheidendes Material gegen die Parasitentheorie. STEIN¹⁾ sagt: »Nach der Einwanderungshypothese bleibt es eine höchst auffallende Erscheinung, dass die vorausgesetzten verschiedenen Arten²⁾ der Gattung Sphaerophrya nur ganz bestimmte Infusorienarten als ihre Wirthe benutzen, alle übrigen in deren Gesellschaft oft noch so zahlreich vorkommenden Infusorien und selbst die Arten, welche den auserwählten überaus nahe verwandt sind, verschmähen«. Zwar fährt er fort: »Man wird mir einwenden, dass es ja in der Thierwelt sehr viele Parasiten gebe, die nur auf ganz bestimmte Wirthe angewiesen seien und dass zu dieser Kategorie von Parasiten auch die Sphärophryen gehören könnten.« Aber, meint er, »einer solchen Annahme steht die Lebensweise aller unzweifelhaften Acinetinen entgegen, diese treffen niemals eine Auswahl unter den ihnen sich darbietenden Infusorien, sondern die heterogensten Formen, die in den Bereich ihrer Tentakeln gerathen, werden von ihnen festgehalten und ausgesaugt«. Diese Behauptung nun, für welche STEIN auch specielle Beweise nicht anführt, muss ich bestreiten. Ich habe aus allen meinen Beobachtungen entschieden den Eindruck zurückbehalten, dass die echten Acinetinen zwischen den in ihren Bereich kommenden Formen eine Auswahl treffen. Nicht so, als ob jede Acinetenart nur von Einer andern Form lebt, aber doch so, dass eine Mehrzahl von Formen verschmäht wird. Offenbar beschränken sich ja auch die Arten der Gattung Sphaerophrya nicht immer auf eine Form. Ich kann wenigstens keinen Grund finden, die Sphaerophrya der Stylonychien für specifisch verschieden von der Urostyla grandis oder auch nur der Paramaecien, zu halten, und vielleicht müssen auch die in den verschiedenen Vorticellinen schmarotzenden Endosphaeren (s. d. Anmerk.) im System zu einer einzigen Art gezogen werden.

Oben hatten wir die Alternative gestellt: sind die sogenannten

1) l. c. Zweite Abth. p. 53.

2) Die Parasitentheorie muss natürlich so viele verschiedene Arten von Sphaerophrya unterscheiden als charakteristische Formen von acinetenartigen »Embryonen« vorhanden sind. Hierzu kommen nun noch die nicht acinetenartigen »Embryonen« (der Vorticellinen) für die ich den Gattungsnamen Endosphaera vorschlage.

Embryonen der Ciliaten Nachkommen oder Parasiten der Thiere in welchen sie wohnen? Jetzt bleibt noch eine dritte Möglichkeit zu erwägen, die nämlich, dass sie sowohl das Eine wie das Andere wären. In der That ist es denkbar, dass sie sich zunächst als Embryonen der Arten in welchen sie wohnen entwickeln, nach dem Verlassen des Mutterthiers aber in ein anderes Individuum derselben Art eindringen, um in diesem, das dann das Amt einer echten Amme erfüllen würde, weiter zu wachsen und auf ungeschlechtlichem Wege Junge zu produciren. Diese würden dann ihrerseits in neue Individuen einwandern, und nachdem sich dieser Process öfter wiederholt hätte, würde die letzte Generation zur Form des Mutterthiers zurückkehren.

Eine derartige Annahme kann sich zwar, soviel ich in Erfahrung gebracht habe, nicht auf bekannte Analogieen im Thierreich stützen; gewiss ist aber, dass sie mit den Thatsachen im Allgemeinen besser harmonirt als die reine Embryonalhypothese und dass sie wenigstens einige Erscheinungen besser als die Parasitentheorie erklärt (u. a. einige der oben beschriebenen Kernmetamorphosen und das Nichtverdautwerden der »Embryonalkugeln«). Indessen bleiben viele und darunter einige der wichtigsten Einwürfe gegen die Embryonalhypothese auch für sie noch bestehen: so die Thatsache, dass noch niemals die Entwicklung einer Embryonalkugel aus dem Körper ihres Wirthes direct beobachtet worden ist; ferner die eigenthümlichen Unterschiede im Bau zwischen »Mutterthier« und »Embryo« (Tentakeln); das gänzliche Fehlen von Uebergangsstufen zwischen beiden; die positiven Beobachtungen über die weiteren Schicksale der »Embryonen«. Da nun die Parasitentheorie alle diese Thatsachen in der einfachsten und natürlichsten Weise erklärt und auch übrigens sich mit den Thatsachen in sehr genügender Uebereinstimmung befindet, ist sie die einzige, welche gegenwärtig angenommen werden darf. Und zwar muss man ihr einen Grad von Wahrscheinlichkeit zuerkennen, der der Gewissheit sehr nahe kommt. — Die Embryonalhypothese, insofern sie auch den facultativen Parasitismus leugnet, ist bedingungslos zu verwerfen, da sie durch positive Beobachtungen direct widerlegt ist. Sollte sie, was im höchsten Grade zweifelhaft ist, einmal wieder auftauchen, so würde dies nur in der eben angedeuteten Combination mit der Parasitentheorie sein können.

V. Ueber den Conjugationsprocess und seine Folgen.

Es versteht sich von selbst, dass man mit Annahme der Parasitentheorie jeden causalen Zusammenhang zwischen den Conjugationserscheinungen der Infusorien und der Entwicklung der genannten Parasiten läugnet. Wie man weiss betrachtet STEIN den letzteren Process allgemein als Folge der Conjugation. Die Kerne der conjugirten Individuen liefern nach ihm, entweder durch directen Zerfall (Vorticella, Paramaecium), oder nach Passirung eines eigenthümlichen Zwischenstadiums, der Placenta, (Euplotes, Oxytrichinen, stockbildende Vorticellinen, Trichodina) kleine kuglige Elemente. Von diesen sollen sich wenigstens einige zu den sogenannten Keimkugeln entwickeln, die dann entweder innerhalb des Mutterthiers sich zu den bekannten Embryonalkugeln umbilden, oder (z. B. bei *Stylonychia pustulata* und *histrio*) nach aussen entleert werden und sich in der Aussenwelt — auf noch unbekannte Weise — weiter metamorphosiren. — BALBIANI nennt die Keimkugeln, die er übrigens gleichfalls infolge der Conjugation (durch Abschnürung) aus dem Nucleus entstehen lässt, »Eier«, läugnet aber, wie wir schon sahen, dass sie sich jemals im Mutterthier zu Embryonalkugeln und Embryonen ausbilden, sondern betrachtet alle Infusorien als eierlegende Thiere.

Ueber die Lehre vom Entstehen der Embryonalkugeln aus den Keimkugeln brauchen wir nach dem Vorausgeschickten hier nicht weiter zu handeln. Wesentlich interessiren uns nur Abstammung und Bedeutung der sogenannten Keimkugeln oder Eier. Und zwar culminirt das Interesse in den Fragen: sind diese Elemente Producte des Nucleus? und: haben sie die Bedeutung von Fortpflanzungskörpern (Sporen, Eizellen)? — Die in der Literatur vorliegenden Angaben sind, wie allgemein anerkannt wird, durchaus ungenügend diese Fragen entscheidend zu beantworten. Denn einmal sind sie überhaupt sehr lückenhaft und zweitens widersprechen sie sich in Puncten vom höchsten Gewicht¹⁾. Es kommt somit auf neue Beobachtungen an und zwar auf lückenfreie, womöglich an einzelnen Individuen gewonnene Beobachtungsreihen.

Mir liegen nun theils aus älterer, theils aus neuerer Zeit Erfahrungen vor, die, wenn sie auch Manches noch zweifelhaft oder völlig

¹⁾ Man vergleiche die Angaben von STEIN mit denen BALBIANI'S über die Abstammung der Keimkugeln resp. Eier von *Stylonychia*.

im Dunkeln lassen, doch über die Herkunft und Bedeutung der sogenannten Keimkugeln bei einer Reihe von Arten vollkommene Gewissheit geben und zugleich neues Licht auf den Conjugationsvorgang und die geschlechtlichen Erscheinungen der Infusorien überhaupt werfen. Sie erstrecken sich wesentlich auf *Paramaecium aurelia* und seine Verwandten, auf *Stylonychia pustulata* und *histrio*, auf *Vorticella microstoma* und *Epistylis plicatilis*. Freilich eine nur geringe Zahl von Arten, aber doch Repräsentanten der drei grossen Abtheilungen der holotrichen, hypotrichen und peritrichen Infusorien und zugleich Arten, deren Conjugationserscheinungen auch von anderer Seite z. Th. ausführlich beschrieben und verhältnissmässig leicht zu controliren sind. Jede Art muss für sich abgehandelt werden. Thatsachen und theoretische Betrachtungen wollen wir streng von einander halten um die Uebersicht über die ersteren und das Urtheil über die letzteren zu erleichtern.

A. *Paramaecium aurelia* und seine Verwandten.

Alle bisherigen Untersucher stimmen in Bezug auf *Paramaecium aurelia* insofern mit einander überein als sie lehren, dass der Nucleus sich infolge der Conjugation in zahlreiche kleine Fragmente spaltet, unter welchen meistens einzelne durch ansehnlichere Grösse, vollkommener sphärische Form und stärkeres Lichtbrechungsvermögen sich auszeichnen (Eier, Keimkugeln). Weiter lehren alle, dass der Nucleolus beträchtlich wächst und sich in zwei oder mehr mit faserigen Elementen (»Spermatozoen« STEIN, BALBIANI) gefüllte Fragmente theilt, die später nicht mehr gefunden werden.

Die Abweichungen in den Angaben der einzelnen Beobachter betreffen hauptsächlich folgende Punkte.

Nach BALBIANI¹⁾ wird der Nucleus bereits vor dem Auseinandergehen des conjugirten Paares durch von der Oberfläche her vordringende Einschnürungen zu einem langen, anfangs knäuel förmig aufgewundenen Strang, der sich zunächst in kürzere Stücke, endlich in die erwähnten kleinen Fragmente spaltet. Vier, selten zwei oder acht von diesen werden, nachdem sie zu einer gewissen Grösse herangewachsen sind und ein »Keimbläschen« erhalten haben, als Eier, von den aus ebensoviel »Samenkapseln« herrührenden »Spermatozoen« des andern Individuums befruchtet und danach »gelegt«.

¹⁾ l. c. pag. 92 flg.

Dies geschieht nach der Trennung des Paares; der Austausch der Samenkapseln vorher.

Nach STEIN¹⁾ erleidet der Nucleus, so lange das Paar zusammenhängt, keine nennenswerthe Veränderung. Nach der Trennung zerfällt er infolge von Befruchtung durch die aus den Samenkapseln desselben Individuums herrührenden Spermatozoen (also Selbstbefruchtung) in eine geringe Anzahl (4—7) ziemlich grosser rundlicher Stücke aneinander. Diese, so vermuthet STEIN, entwickeln sich zu gewundenen Strängen, die dann durch Theilung in die kleinen Fragmente zerfallen. Einige von diesen würden dann zu Keimkugeln (BALBIANI's Eiern) und weiter zu Embryonalkugeln werden. Aus den übrigen regenerirt sich der Nucleus.

O. BÜTSCHLI²⁾ fand den Nucleus in Einer Reihe von Beobachtungen schon vor, in einer andern erst nach Trennung der Paare, in einen gewundenen und dabei verzweigten Strang metamorphosirt. Diesen lässt er sich in zahlreiche Stücke spalten, von denen einige — oft 5 bis 8 — grösser und heller als die andern sind. Wie STEIN betont auch BÜTSCHLI, dass in demselben Individuum Uebergänge zwischen diesen »Eiern« oder »Keimkugeln« und den kleinen Fragmenten vorkommen. Ein centrales helles Bläschen (Keimbläschen) das BALBIANI und auch STEIN in den grösseren Kugeln gesehen zu haben meinen, findet er in diesen nicht. Aber wohl schien jede der grössern Kugel nach Zusatz von Essigsäure wie aus einer Anzahl von Bläschen zusammengesetzt, die mit den kleinsten Kernfragmenten übereinstimmten. An einigen isolirt gehaltenen Individuen fand er mehrere Tage nach der Conjugation die grösseren Kugeln nicht verändert, auch ihre Zahl nicht merklich verringert. — Er bezweifelt, besonders aus vergleichend histologischen Gründen, dass die faserigen Elemente, die sich im Nucleolus entwickeln, die Bedeutung von Spermatozoen haben, und in Verband hiermit das Stattfinden einer Befruchtung bei der Conjugation.

Meine eignen Beobachtungen lehrten mich eine ununterbrochene Reihe von Entwicklungszuständen kennen, von denen ich die wichtigsten so kurz wie möglich und im Allgemeinen in der Reihenfolge beschreiben will, in welcher sie sich nach meiner Meinung bei dem-

¹⁾ l. c. Zweite Abth. pag. 89—91.

²⁾ Einiges über Infusorien. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 9. 1873. pag. 662 flg. Nach den Abbildungen zu schliessen hat BÜTSCHLI nicht, wie er meint, *P. aurelia*, sondern *P. ambiguum* oder *putrinum* untersucht.

selben Individuum aus einander entwickelt haben würden. Da ich den Verlauf der Erscheinungen, wie BÜTSCHLI, in verschiedenen Conjugationsepidemien nicht ganz übereinstimmend fand, mögen die Befunde der einzelnen Epidemien besonders behandelt werden. Die meisten Ergebnisse lieferte eine grosse Epidemie, welche ich im April 1862 zu Leipzig beobachtete. Ich traf da folgende Zustände.

a. Syzygien¹⁾.

1) Nucleus (*n*) und Nucleolus (*nl*) vollkommen normal.

2) *n* und besonders *nl* grösser als gewöhnlich, ziemlich weit von einander gelegen, übrigens normal. Uebertraf die Länge des *nl* 0,015 Mm. dann war er schwächer lichtbrechend und fein längsgestreift.

3) *n* noch grösser und mehr kuglig, zuweilen mit einer oberflächlichen Einschnürung. *nl* ein 0,03 Mm. langes 0,02 — 0,025 Mm. breites ellipsoidisches Bläschen mit einem scheinbar aus feinen schwach gebogenen Längsfasern bestehenden Inhalt, übereinstimmend mit BALBIANI'S Fig. 12 *N.* auf Taf. VII, 1. c. — In verschiedenen derartigen Fällen lagen die *nl* der Syzygien, etwa in der Höhe der gegeneinander gepressten Vestibula, gekreuzt, halb im einen halb im andern Individuum, schienen also im Begriff ausgetauscht zu werden.

4) *n* wie in 3, aber mit einer oder mehreren unregelmässig verlaufenden Einschnürungen. *nl* birnförmig (0,025 Mm. lang) oder posthornartig (entsprechend BALBIANI'S — Taf. VII Fig. 12 *E*) oder spindelförmig, bis 0,06 Mm. lang (BALBIANI'S — Taf. VII Fig. 12 *K*), mitten im Thier gelegen.

5) *n* wie in 4, vielleicht etwas tiefer eingeschnürt. In jedem Individuum zwei *nl* von 0,025 — 0,08 Mm. von Aussehen und Gestalt ziemlich gleich BALBIANI'S Taf. VII Fig. 6 u. 7. Inhalt deutlich faserig.

6) *n* wie in 5. In jedem Individuum vier *nl*, alle gestreckt ellipsoidisch (0,022—0,04 Mm. lang. 0,001 Mm. breit), oder in andern Paaren birnförmig, in beiden Fällen mit nicht sehr deutlich faserigem Inhalt.

¹⁾ Wenn nicht ausdrücklich das Gegentheil gesagt ist, waren in Bezug auf Nucleus und Nucleolus resp. ihre Umwandlungsproducte beide Individuen der Syzygie gleich. Dies Verhalten wird von allen Beobachtern als das normale hervorgehoben.

7) *n* noch tiefer gespalten, aber kurz und dick. In dem einen Individuum der Syzygie zwei längliche undeutlich fasrige (0,04 Mm. lang, 0,015 br.) und zwei homogene kuglige *nl* (von 0,006 Mm.); im andern Individuum drei längliche undeutlich längsgestreifte *nl* von 0,04 Mm. Länge und 0,015 Breite, und ein schwach nierenförmiger homogener ziemlich stark lichtbrechender *nl* von ca. 0,007 Mm. Länge, alle nahe der Mitte des Thiers.

b. Einzelindividuen.

8) *n* durch tiefe gewundene Spalten wie in einen knäuelartig gewundenen Strang verändert. *nl* nicht mit Sicherheit beobachtet. Keine Spur von »Eiern« oder »Keimkugeln«.

9) *n* ein langer, vielfach aber locker gewundener Strang, der aus mehreren Stücken zu bestehen scheint (etwa wie bei BALBIANI Taf. VII. Fig. 8). Sonst wie 8.

10) An Stelle der langen Stränge zahlreiche, hier und da perl-schnurartig zusammenhängende kuglige oder ovale, 0,004—0,008 Mm. und mehr lange Fragmente, von etwas geringerem Lichtbrechungsvermögen als der *n* der gewöhnlichen Individuen.

11) An Stelle des *n* zahlreiche, ziemlich unregelmässig im Körper zerstreute Fragmente wie in 10, darunter einige (häufig 3—8) grösser (bis zu 0,02 Mm.), reiner sphärisch, stärker lichtbrechend, etwa den Zuständen gleich, die BÜTSCHEL l. c. Taf. XXV Fig. 6 u. Taf. XXVI Fig. 9 abbildet. Mitunter Uebergänge zwischen den kleineren und grösseren Kugeln.

12) Vier grosse (0,02 Mm.) und neun kleine (0,005—0,01 Mm.) nahezu kuglige Körper, aus anscheinend derselben Substanz wie gewöhnliche Nuclei, ziemlich unregelmässig im Körperinnern zerstreut.

13) Drei grosse und sieben kleine derartige Elemente wie in 11, beinahe sämtlich in der vordern Körperhälfte. Die beiden grössten fast kuglig (0,03 Mm.); neben dem einen ein schwach nierenförmiges von 0,027 Mm. Länge und 0,01 Mm. Breite. Die sieben kleinen oval oder kuglig, von 0,006—0,01 Mm.

14) Zwei 0,032 Mm. grosse, etwas abgeplattet kuglige kernartige Körper; dicht um sie her sechs kleine von 0,006—0,01 Mm. alle in der vorderen Hälfte des Thiers. — In einem andern derartigen Falle zwei Kugeln von 0,04 Mm. und sieben kleine ähnlicher Art. — Wieder in einem andern ein grosser, länglicher, etwas birnförmiger Körper von 0,046 Mm. Länge, ein ziemlich kugliger von

0,034 Mm. und acht kleine zwischen 0,005 und 0,015 Mm. alle von nucleusartiger Beschaffenheit und an der Stelle gelegen wo gewöhnlich der Nucleus sich befindet.

Während einer im August und September 1861 zu Leipzig beobachteten Epidemie begegneten mir ausser den unter 1) auch die unter 8) und 9) beschriebenen Kernzustände und Uebergänge zu 10) bei Individuen, die noch conjugirt waren. Solche Fälle habe ich auch später noch mehrmals gesehen. — In einer Epidemie vom December 1861, gleichfalls in Leipzig, kamen, wie in der Epidemie vom April 1862, die unter 1), 2) und 6) beschriebenen Zustände zur Beobachtung.

Ausser den hier geschilderten Formen wurden nur noch Exemplare mit normalem Nucleus und Nucleolus gefunden. In einem einzigen Falle kamen gleichzeitig einzelne Exemplare mit Sphaerophrya vor. — Die durch JOHANNES MÜLLER berühmt gewordenen Zustände mit vergrössertem und von stabförmigen Körpern erfülltem Nucleus, wurden während keiner der genannten Epidemien — sonst mehrmals — angetroffen, ein Beweis mehr, dass sie nicht von Syzygien abstammen, die Stäbchen im Nucleus nicht mit den sogenannten Spermatozoen identisch sind, die sich während der Conjugation im Nucleolus entwickeln.

Aus den vorliegenden Thatfachen ergeben sich, wie ich meine mit Nothwendigkeit, folgende Vorstellungen über den Verlauf und die Folgen der Conjugation bei *Paramecium aurelia*.

Der Nucleus vergrössert sich, sobald das Paar sich vereinigt hat, ein wenig, spaltet sich — entweder schon vor oder erst nach der Trennung des Paares, — von der Oberfläche aus in einen oder mehrere lange, anfangs knäueiförmig zusammengeballte Stränge; diese zerfallen, während sie zugleich auseinander weichen, durch wiederholte Abschnürung in immer kürzere Stränge, diese endlich in kleinste kuglige Fragmente. Während dieser Spaltung nimmt das Lichtbrechungsvermögen der Kernsubstanz ab, ihr Wassergehalt also höchst wahrscheinlich zu. An der Stelle von, vermuthlich aus der zerfallenen Nucleusmasse (durch Wachsthum und Verschmelzung der kleinsten Fragmente?) entstehen bald wieder kleine kuglige Elemente, von denen einige, die sogenannten Keinkugeln oder Eier der Autoren, sich besonders schnell vergrössern. Durch fortdauernde Vereinigung nimmt die Zahl dieser Elemente beständig ab, bis durch Verschmelzung der letzten der einheitliche alte Nucleus wieder her-

gestellt ist. Während dieses Processes, der jedenfalls einen bis mehrere Tage dauert, kehrt auch die alte physikalische und chemische Beschaffenheit der Nucleussubstanz zurück. — Kurz gesagt zerfällt also der Nucleus infolge der Conjugation in kleinste Fragmente und baut sich an der Stelle derselben ganz neu wieder auf.

Die Metamorphosen des Nucleolus, wohl der schwierigste Punet der Untersuchung, sind, wenigstens für die späteren Stadien, noch nicht völlig sicher gestellt. Fest steht, dass der Nucleolus sich unter beträchtlicher Vergrößerung und Abnahme seines Brechungscoefficienten in zwei und vier, auch wohl acht, gleiche Theile (»Samenkapseln«) spaltet. Dabei wird sein Inhalt faserig. Später werden die Nucleolussegmente wieder kleiner, homogener und scheinen, in manchen Fällen noch vor, sonst bald nach Trennung des Paares völlig zu verschwinden. Während der Conjugation, vor oder nach der ersten oder zweiten Theilung des Nucleolus werden die Nucleoli ausgetauscht¹⁾. Wie sich der einfache spätere Nucleolus wieder bildet bleibt ungewiss, — ich vermuthete, durch Abschnürung vom Nucleus.

Der Zerfall des Nucleus verläuft, wie die Thatsachen beweisen, zeitlich ganz unabhängig von den Veränderungen des Nucleolus, ist also keinesfalls Folge des Austausches der »Samenkapseln«. Dagegen scheint der Wiederaufbau des Nucleus stets erst nach dem Austausch und dem Vergehen der Nucleoli zu beginnen. Man könnte also vermuthen, dass die Reconstruction des Nucleus die Folge einer von der Substanz der Nucleoli auf die Kernfragmente ausgeübten Wirkung sei, welche Wirkung dann als eine Art Befruchtung aufzufassen wäre. — Sehr unwahrscheinlich ist, dass die faserigen Elemente, welche sich während der Conjugation in der Nucleolussubstanz bilden, in Kern, Kernfragmente oder Protoplasma, nach Art echter Spermatozoen, eindringen.

Mit den vorstehenden Erfahrungen an *Paramaecium aurelia* ganz übereinstimmende, von den Angaben BALBIANI's und STEIN's aber durchaus abweichende Resultate erhielt ich bei *Paramaecium bursaria*.

Nach BALBIANI²⁾, der auch in diesem Falle weniger Beobachtungen beschreibt als dogmatisirt, schnüren sich bei *P. bursaria* vom Nucleus, der seine primäre Form behält, nur zwei, zuweilen

¹⁾ Hierfür spricht sehr schlagend auch ein von BÜTSCHLI l. c. pag. 664 beschriebener und auf Taf. XXV. Fig. 2 abgebildeter Fall.

²⁾ l. c. pag. 100.

vier »ovules« von »0,0072 Mm.« ab und bilden sich zu ebensoviel »ocufs« von »0,0144 Mm.« aus. Der Nucleolus wächst und theilt sich in meist nur zwei »capsules séminales«. — STEIN¹⁾ fand in allen Conjugationszuständen den Nucleus nur mehr kuglig und anscheinend kleiner geworden. Nach Trennung der Syzygie entwickeln sich aus ihm, so meint STEIN, nur drei rundliche Körper, von denen einer zuweilen viel kleiner als die beiden andern ist. Mitunter fand er nur zwei ziemlich gleich grosse derartige »Keimkugeln«. Der Nucleolus war meistens in vier »Samenkapseln« zerfallen.

Ich fand wie bei *P. aurelia* den Verlauf der Erscheinungen nicht in allen Epidemien gleich. So zeigten, während einer Augustepidemie 1861 die untersuchten Syzygien, in theilweiser Uebereinstimmung mit STEIN's Befunden, den Nucleus normal oder nur mehr kuglig, zuweilen aber auch etwas vergrössert²⁾. Neben ihm lag entweder ein einziger, meist sehr vergrösserter Nucleolus oder zwei, selbst vier Nucleoli mit längsgefasertem Inhalt.

Reichere und zum Theil abweichende Ergebnisse lieferte eine Epidemie im April 1864. Während dieser beobachtete ich folgende Syzygien, die ich in der, wie ich meine natürlichen, zeitlichen Reihenfolge kurz charakterisire.

1) Nucleus (*n*) vergrössert, nahezu kuglig, an zwei Stellen ein wenig eingeschnürt. Nucleolus (*nl*) ein ellipsoidisches Bläschen mit scheinbar in kurze dünne Stäbchen gespaltenem Inhalt.

2) *n* in eine kleine Anzahl gewundener, einen Knäuel bildender Stränge zerfallen. Daneben drei oder vier starklichtbrechende Kügelehen von 0,005—0,008 Mm. Zwei ellipsoidische längsgestreifte *nl* von etwa 0,015 Mm.

3) *n* in unregelmässig gebogene auch wohl verzweigte Stränge von 0,008—0,03 Mm. Länge und etwa 0,006 Mm. Breite zerfallen, die weiter als in 2) auseinander liegen. Vier *nl* mit faserigem Inhalt: drei davon in der Hinterhälfte des Thiers, einer,

¹⁾ Organismus u. s. w. Zweite Abth. pag. 91.

²⁾ In vielen Fällen war die Substanz der Kerne der Syzygien wie gefüllt mit 0,0015—0,003 Mm. grossen Kügelehen von etwas stärkerem Lichtbrechungsvermögen. Denselben Bau zeigten auch die Kerne vieler gewöhnlicher Individuen. Während anderer Epidemien waren alle Kerne scheinbar völlig homogen. Ein Beweis, dass das Fehlen oder Vorhandensein der genannten Einschlüsse im Kern weder in morphologischer noch physiologischer Hinsicht eine wesentliche Bedeutung hat.

mit dem entsprechenden des andern Individuums sich kreuzend, an der Grenze beider Thiere, etwas nach vorn von den Mundöffnungen, halb im einen halb im anderen Individuum (Austausch).

4) An Stelle des n ein Haufen von 40 bis 70 kugligen oder ovalen Elementen von 0,002—0,004 Mm. Dicht um ihn her vier nl von 0,01 Mm. mit längsgestreiftem Inhalt. Ausserdem, in einem Falle, im einen Individuum drei ziemlich stark lichtbrechende Kügelchen von 0,005—0,008 Mm., im andern nur ein solches von 0,005 Mm.; in einem andern Falle nur in einem Individuum ein gleiches Kügelchen von 0,004 Mm.

Fälle wie 4), aber ohne stärker lichtbrechende Kügelchen. beobachtete ich häufig während einer Decemberepidemie 1861. Anstatt vier, wurden damals bei einer einzelnen Syzygie nur drei gleiche Nucleoli in jedem Individuum gefunden.

Neben den Syzygien kamen Einzelindividuen ohne Nucleolus vor. Eins enthielt etwa 30—50 kleine (0,003 Mm.) und vier grössere (0,005—0,007 Mm.) kuglige kernartige Elemente. Ein anderes barg nur zwei derartige Kugeln von 0,005 und 0,007 Mm. eine kleine von 0,004 Mm., eine grosse ovale von 0,02 Mm. und ein ähnliches Fragment von 0,008 Mm. Länge und 0,003 Breite. Wieder ein anderes Individuum zeigte zwei kernartige Kugeln von 0,015 Mm. jedes von diesen mit einem centralen kernähnlichen Körperchen von 0,005 Mm. — Zu den letzt erwähnten Fällen von meiner Ansicht nach schon sehr weit vorgerückten Reconstruction des Nucleus gehören ohne Zweifel auch die oben erwähnten von STEIN beobachteten Zustände.

Entwicklung von »Embryonalkugeln« sah ich weder vor, während, noch nach einer Conjugationsepidemie von *P. bursaria* jemals auftreten.

Ueber den Zerfall des Nucleus und die Metamorphosen des Nucleolus habe ich auch bei *Paramaecium ambiguum*¹⁾, im März und April 1862, einige mit den bisherigen harmonirende Erfahrungen gesammelt. Folgende Syzygien wurden beobachtet.

¹⁾ Einige der hauptsächlichsten Merkmale dieses Thiers habe ich in der Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI. 1862. pag. 349 angegeben. Ich füge hinzu dass diese Art zwei contractile Vacuolen und Trichocysten besitzt. Sie darf also nicht mit *Param. putrinum* Cl. et L. dem sie äusserlich sehr ähnelt, zusammengeworfen werden — vorausgesetzt dass letztere Art, die ich nicht aus eigener Anschauung kenne, wirklich die ihr zugeschriebenen Eigenthümlichkeiten besitzt.

1) n und nl normal. Der erste schwach nierenförmig, 0,03 Mm. lang, 0,02 Mm. breit; der letztere ein Kügelchen von 0,005 Mm.

2) n und namentlich nl sehr vergrößert, letzterer schwächer lichtbrechend; n in zwei Fällen ziemlich kuglig, in zwei andern mehr länglich.

3) n wie bei 2, doch mit einer oder zwei tiefen unregelmässigen Einschnürungen. nl birnförmig oder langgestreckt ellipsoidisch (0,025—0,04 Mm. lang) mit fasrigem Inhalt.

4) n in 20 bis 25 längliche Fragmente von etwa 0,01 Mm. Länge gespalten; daneben drei stark lichtbrechende Kügelchen von etwa 0,0075 Mm. Zwei birnförmig längsgestreifte nl , durch einen etwa 0,08 Mm. langen äusserst dünnen häutigen Strang (Nucleolusmembran) zusammenhängend.

5) n nahezu wie im vorigen Falle, doch die Fragmente mehr kuglig. Vier ovale, undeutlich gestreifte nl von 0,017 Mm. Länge.

Vermuthlich verläuft auch die Reconstruction des Nucleus wie bei *Par. aurelia* und *bursaria*. »Embryonalkugeln« wurden niemals gefunden.

B. *Stylonychia pustulata*, *histrion* und verwandte Arten.

Bei allen Arten der Gattung *Stylonychia* kommen zweierlei Conjugationsprocesse vor, die, besonders auch in Bezug auf das Verhalten der Nuclei und Nucleoli, gänzlich verschieden sind. Beide habe ich an isolirten Exemplaren von *St. mytilus*, *pustulata* und *histrion* direct durch alle Stadien verfolgt und früher bereits ziemlich ausführlich, wenigstens was die Metamorphosen der Körperform und der Bewimperung anlangt, beschrieben und abgebildet¹⁾. Sie mögen als Copulation und Conjugation unterschieden werden²⁾.

¹⁾ l. c. pag. 353 flg. Taf. XXVIII. Fig. 12—30. Taf. XXIX. Fig. 4—6.

²⁾ STEIN (*Organismus* etc. Zweite Abth. pag. 120) hält diese Unterscheidung von zwei wesentlich verschiedenen Formen von Conjugation nicht für begründet, da nach ihm ein allmählicher Uebergang zwischen beiden besteht. Ich will die Möglichkeit hiervon nicht läugnen (s. unten den letzten Abschnitt), halte ihn aber durch STEIN's Beobachtungen nicht für bewiesen. Die That-sachen, auf die STEIN sich beruft, betreffen nur äusserliche Momente, nämlich das mehr oder weniger äusserlich Verwachsensein der beiden Individuen. Das in beiden Fällen so gänzlich verschiedene Verhalten der Nuclei und Nucleoli wird von STEIN nicht berücksichtigt. Auch scheint STEIN vollkommene Copulation nicht gesehen zu haben: wenigstens war auf der höchsten Stufe der Verschmelzung die er (l. c. pag. 70—71) beschreibt, die Zusammensetzung der Syzygie aus zwei Individuen noch in der Bewimperung deutlich ausgesprochen.

Die Copulation ist dadurch charakterisirt, dass beide Individuen zu einem einzigen Thier verschmelzen, das in Form, Structur und Lebensweise von einem gewöhnlichen Exemplar derselben Art nicht merkbar abweicht. Wichtig ist, und ebenfalls charakteristisch, dass dabei die einander entsprechenden Nuclei beider Thiere, ohne übrigens Veränderungen zu erleiden, direct zu je einem einzigen Nucleus verschmelzen: erst vereinigen sich die vorderen, darnach die hinteren Nuclei zu je einer Kugel. Diese beiden Kugeln verschmelzen wieder zu einem länglichen Körper der sich direct in zwei mit gewöhnlichen Nucleis übereinstimmende Hälften theilt. Auch die correspondirenden Nucleoli der beiden Individuen verschmelzen, ohne sonstige Aenderungen zu erleiden. Ob sie sich später wie die verschmolzenen Nuclei noch zu einem einzigen Nucleolus vereinigen, der sich danach erst in die zwei bleibenden Nucleoli spaltet, wage ich nicht zu sagen.

Das aus der Copulation resultirende Individuum verhält sich weiterhin anscheinend wie ein gewöhnliches Exemplar, auch insofern als es sich später durch gewöhnliche Quertheilung vermehrt. Oefters habe ich derartige Individuen, nach Isolirung, bis in die dritte Generation verfolgt, ohne jemals etwas Besonderes an ihnen bemerkt zu haben. Niemals im Besondern gingen aus der Copulation die merkwürdigen, durch den Besitz einer Placenta ausgezeichneten Formen hervor, die sich stets aus den gewöhnlichen Conjugationszuständen entwickeln. Offenbar darf somit die Copulation nicht als Einleitung zu einer geschlechtlichen Fortpflanzung betrachtet werden.

Die Conjugation ist äusserlich dadurch charakterisirt, dass die beiden Individuen nur theilweise (meist nur mit den vorderen Körperhälften) und auf kurze Zeit (weniger als einen Tag) mit einander verschmelzen. Während sie zusammenhängen entwickelt sich aus jeder Hälfte der Syzygie ein neues Individuum, in ähnlicher Weise, wie bei der Quertheilung der hintere Sprössling sich in der hintern Körperhälfte des ursprünglichen Individuums entwickelt. — In Bezug auf das Verhalten der Nuclei und Nucleoli darf als feststehend Folgendes betrachtet werden. Noch vor der Trennung des Paares theilen sich die beiden Nuclei jedes Individuums in zwei Hälften und entwickeln sich die Nucleoli zu im Ganzen zwei, höchstens vier grossen hellen Bläschen mit feinfasrigem Inhalt. Einige Zeit nach der Trennung sind die Nucleoli verschwunden und ist an Stelle der vier Kernsegmente ein ziemlich grosser ovaler, sehr durchsichtiger Körper, die Placenta (STEIN), im Innern jedes Exemplars vorhanden, umgeben von zahllosen sehr kleinen stark lichtbrechenden Körnchen, zwischen

welchen meistens einige grössere, stark lichtbrechende Kugeln (»Eier« BALBIANI, »Keimkugeln« STEIN) liegen. Später liefert die Placenta durch Theilung die bleibenden Nuclei des neuen Individuums, das dann auch in seinem übrigen Bau einem gewöhnlichen Exemplar wieder gleicht.

Die Interpretation dieser Thatsachen seitens STEIN's und BALBIANI's ist, wie man weiss, eine sehr verschiedene.

Nach BALBIANI¹⁾, der hauptsächlich *Stylonychia mytilus* untersuchte, werden die vier durch Theilung der Nuclei entstandenen Segmente direct, unter Volumabnahme und Verdichtung ihrer Substanz, zu den grösseren stark lichtbrechenden Kugeln, von denen später nach ihm stets vier neben der Placenta gefunden werden. Diese Kugeln hält er für Eier, die »gelegt« werden, nachdem sie durch die aus den Nucleolis stammenden »Spermatozoen« befruchtet worden sind. Die Placenta lässt er durch totale Neubildung entstehen.

STEIN²⁾ vermuthet, dass die vier Nucleussegmente sich, nach eingetretener Befruchtung durch die »Spermatozoen«, direct zur Placenta vereinigen, die dann eine grössere oder geringere Anzahl der stark lichtbrechenden Keimkugeln »ausscheiden« und endlich durch Theilung die zwei bleibenden Nuclei liefern soll. Die Keimkugeln entwickeln sich, so meint er, bei *St. mytilus* direct zu den früher besprochenen Embryonalkugeln; bei *St. pustulata* und *histrio* aber werden sie, wahrscheinlich durch den After nach aussen befördert, um in der Aussenwelt zur weiteren Entwicklung zu kommen.

Meine eigenen Beobachtungen führen in den wesentlichsten Punkten zu durchaus abweichenden Vorstellungen. Ich verfolgte isolirte Syzygien von *Stylonychia pustulata* und *histrio* einige Tage lang in der feuchten Kammer, und sah, bei beiden Arten übereinstimmend, Folgendes geschehen.

Nachdem sich in den ersten Stunden nach der Vereinigung erst der vordere, dann der hintere Nucleus beider Individuen getheilt hatte, wurden die so entstandenen Kernsegmente allmählich schwächer und schwächer lichtbrechend und entzogen sich schliesslich, namentlich schnell die vorderen, — nach Stunden — gänzlich oder doch nahezu der Beobachtung. Gleichzeitig begann die Zahl der kleinen stark lichtbrechenden Kügelchen und Körnchen, die stets, wenn auch

¹⁾ l. c. pag. 83, 102 flg. Pl. VIII. Fig. 3—6.

²⁾ l. c. Zweite Abth. pag. 86.

meist in mässiger Menge, im Endoplasma der *Stylonychia* enthalten sind, sich bedeutend zu vermehren; wodurch das Endoplasma immer undurchsichtiger ward. Doch kam es mir vor, als ob diese grössere Undurchsichtigkeit nicht hinreichte das Unsichtbarwerden der Nucleussegmente zu erklären. Bald darauf, zuweilen kurz vor, spätestens einige Stunden nach der Trennung der Syzygie, erschien ziemlich in der Mitte des Körpers ein sehr kleiner (0,008 Mm. und darunter), homogener, sehr schwach lichtbrechender, kugliger oder ovaler Körper, die junge »Placenta«. Von den Kernsegmenten und Nucleolis konnte ich zu dieser Zeit auch nach Zusatz von Essigsäure nichts mit Sicherheit mehr wahrnehmen. Kurz nach der nun ziemlich rasch wachsenden Placenta, zuweilen auch früher, erschienen im Endoplasma — an verschiedenen Puncten — eine oder mehrere sehr stark lichtbrechende Kugeln von verschiedener, anfangs aber stets geringer Grösse. Sie vergrösserten sich und es kamen im Laufe der nächsten Stunden auch neue hinzu. Meist waren schliesslich vier bis sechs, auch wohl sieben, oder nur drei, von 0,007—0,012 Mm., und einige kleinere nicht mit Sicherheit von andern Körnchen des Endoplasma zu unterscheidende Kügelchen vorhanden. Ihre Zahl und Anordnung war in den beiden aus derselben Syzygie hervorgegangenen Individuen meist etwas verschieden; allmählich verschwanden sie wieder. Wahrscheinlich werden sie meist durch den After ausgestossen. Wenigstens beobachtete ich diesen Vorgang bei zwei Exemplaren von *Stylonychia histrio* direct, und zwar kurz nach Zusatz von ein wenig destillirtem Wasser zu dem etwas eingedunsteten Tropfen. Vielleicht hat reines Wasser einen purgirenden Einfluss. Die Entleerung geschah ziemlich rasch: in einem Falle z. B. bewegte sich eine Kugel von 0,01 Mm. innerhalb einer Minute von vorn nach hinten längs der Rückseite mitten über die 0,04 Mm. grosse Placenta weg, nach dem After zu. Hier blieb sie eine halbe Minute liegen und ward dann zugleich mit einer andern etwa gleichgrossen, zwei kleineren (von 0,004 und 0,006 Mm.) derselben Art und einigen kleinsten Körnchen ausgestossen. Aehnlich im andern Falle. Die Thiere verhielten sich weiterhin normal¹⁾. Die ausgestossenen »Keimkugeln« erschienen als nicht vollkommen sphärische, etwas eckige, structurlose Körper

¹⁾ Eines war am folgenden Tage von einem gewöhnlichen Exemplare nicht zu unterscheiden. Das andere wurde sechs Stunden später bei Untersuchung der chemischen Reactionen der entleerten »Keimkugeln« getödtet.

von äusserst starkem Lichtbrechungsvermögen, etwa wie Lecithinkügelchen. Noch nach vielen Stunden wurden sie unverändert gefunden. Ueberosmiumsäure von $2\frac{1}{2}$ % brachte im Laufe von 5 Minuten keine merkliche Veränderung, weder der Farbe noch der Form hervor. Nach dem Auswaschen der Säure mit viel destillirtem Wasser rief Essigsäure von 10 % erst eine deutliche Trübung im Innern hervor, danach hellten sich die Kügelchen sehr langsam auf und wurden schwächer lichtbrechend, ohne jedoch erheblich zu quellen. Von einem »Keimbläschen« kam nichts zum Vorschein. In starker Kalilauge lösten sie sich allmählich, die kleinen sowohl wie die grösseren.

In einigen Fällen schienen einige der grösseren Kugeln innerhalb des Körpers der *Stylonychia* aufgelöst zu werden. Wenigstens wurden an ihrer Stelle nach einiger Zeit (einer bis zwei Stunden) sehr schwach lichtbrechende Kügelchen oder Bläschen von ungefähr derselben Grösse gefunden. Solche helle Bläschen (von 0,005 bis 0,01 Mm.) sah ich auch mehrmals im Endoplasma von Exemplaren der *St. histrio* auftreten, die keine stark lichtbrechenden Kugeln aber eine grosse Placenta enthielten. Später durch den After entleert, schwollen sie schnell zu grossen wasserhellen zartbegrenzten Blasen auf, die nach einigen Minuten platzten.

Die stark lichtbrechenden Kugeln waren zuweilen schon sechs Stunden nach der Lösung der Conjugation, während die Placenta noch klein war, zuweilen erst nach ein bis zwei Tagen verschwunden. Einmal war noch eine Kugel vorhanden nachdem die *Stylonychie* bereits wieder die gewöhnliche Form angenommen hatte.

Die Placenta erreichte meist innerhalb sechs bis zwölf Stunden nach Trennung der beiden Individuen, ohne Form und sonstige Eigenschaften nennenswerth zu ändern, ihre maximale Grösse. Diese variirte je nach der Grösse der Individuen von 0,015—0,04 Mm. (Längsdurchmesser). Nachdem nun während etwa zwölf bis vierundzwanzig Stunden weiter keine merkliche Aenderung stattgefunden hatte, theilte sich die Placenta in zwei Kugeln, die nach einiger Zeit (etwa vier bis acht Stunden) Lage, Form und Aussehen der gewöhnlichen Nuclei angenommen hatten. Neben diesen schimmerten, wiederum Stunden später, die Nucleoli in der gewöhnlichen Weise durch.

Bis hierher dauerte der ganze Process (vom Anfang der Conjugation an) $1\frac{1}{2}$ bis $2\frac{1}{2}$ Tag. Nach der Wiederherstellung der Nuclei und Nucleoli, wobei gleichzeitig Mund, adorale Spirale und

Peristom sich regenerirt hatten, verhielten sich die Individuen weiter wie gewöhnliche Exemplare. Oefters fingen sie schon nach einigen Stunden an sich in der üblichen Weise durch Quertheilung zu vermehren. — Einmal wurde Copulation von zwei mit grosser Placenta versehenen Exemplaren von *Stylonychia pustulata* beobachtet. Im Laufe einiger Stunden waren die Leiber beinahe und die Placenten vollständig, ohne sonstige Veränderung, zu einem einzigen Körper verschmolzen.

Die vorliegenden Beobachtungen, wie unvollständig auch in vieler Hinsicht, lehren zunächst, dass die vier Nucleussegmente nicht wie BALBIANI behauptet, identisch mit den späteren »Eiern« sind¹⁾; ebensowenig aber wie STEIN will, sich direct zur Placenta vereinigen.

Was die »Keimkugeln« oder »Eier« anlangt, so kann, meine ich, kein Zweifel sein, dass sie nicht als Fortpflanzungskörper betrachtet werden dürfen. Ihre morphologischen Eigenschaften, ihre physikalische und chemische Structur weichen gänzlich ab von denen aller bekannten thierischen oder pflanzlichen Keime und sprechen vielmehr wie auch die Art ihrer Entfernung und ihr weiteres total indifferentes Verhalten dafür, dass sie Excrementkörper sind. Eine Bestätigung und Stütze dieser Ansicht finde ich in dem Umstand, dass ganz identische Gebilde, identisch sowohl was Grösse und Form, als was physikalische und chemische Reactionen angeht, sehr häufig in gewöhnlichen aus Quertheilung hervorgegangenen Individuen von *St. histrio pustulata* und *mytilus*²⁾ gefunden werden, ohne dass vorher oder gleichzeitig Conjugation vorkommt. Besonders wenn das Wasser, in dem die Stylonychien leben, sehr arm an grünen pflanzlichen Organismen ist, begegnet man diesen Zuständen regelmässig. Das Endoplasma der letzteren enthält dann ausserdem, ebenso wie das der Exemplare mit Placenta, zahllose sehr kleine stark lichtbrechende Kügelehen und Körnchen, von denen viele gerade wie die »Keimkugeln« in starker Essigsäure und Kalilauge sich allmählich lösen. Von den kleinsten dieser Elemente findet man in beiden Fällen Uebergänge zu den grossen »Keimkugeln«. Letztere können somit unmöglich eine specifische Bedeutung und am allerwenigsten

¹⁾ Dies hat auch STEIN schon zur Genüge widerlegt. Organismus etc. Zweite Abth. pag. 85.

²⁾ Auch von anderen Oxytrichinen und von Euplotinen.

die ihnen bisher zugeschriebene, haben. — Ueber die Art und Weise, wie sie sich im Endoplasma bilden, wage ich noch kein Urtheil auszusprechen. Genug, dass sie keine Spaltungsproducte des Nucleus und keine Keime sind.

In Bezug auf das Verhalten der Nuclei bei der Conjugation lehren unsere Beobachtungen, dass sie sich in kleinere Segmente theilen und dabei viel schwächer lichtbrechend, also vermuthlich viel wasserreicher werden. Die Kernsegmente scheinen ganz zu verschwinden. An ihrer Stelle (möglicherweise auch direct aus einem von ihnen) entwickelt sich, vielleicht infolge einer vom Nucleolus ausgehenden Wirkung (Befruchtung), die Placenta, welche anfangs schnell, dann langsamer wächst und endlich durch Theilung zwei Kugeln liefert, die sich, unter Wiederherstellung der normalen physikalischen und chemischen Beschaffenheit der Kernsubstanz, in die bleibenden Nuclei umbilden.

Die Wirkung der Conjugation kommt also, insoweit sie die Kerne betrifft, im Principe ebenso wie bei *Paramaccium* darauf hinaus, dass die Nuclei unter bedeutender Aenderung ihrer physikalischen und chemischen Structur in kleinere Theile sich spalten und danach neu wiederaufgebaut werden. Ebenso wie bei *Paramaccium* scheint dem Wiederaufbau der Kernsubstanz das Verschwinden der Nucleoli voranzugehen zu müssen. Ob ein Austausch der Nucleoli stattfindet ist noch nicht zu sagen; sehr wahrscheinlich ist er jedoch.

In Uebereinstimmung mit der hier gegebenen Darstellung sind auch, soweit ich sie aus eigener Anschauung kenne, die Erscheinungen bei *Stylonychia mytilus* und *Pleurotricha lanceolata*. Bei mehreren Exemplaren dieser Arten, die nur erst eine sehr kleine, die Grösse eines gewöhnlichen Nucleus nicht erreichende Placenta, aber keine grösseren stark lichtbrechenden Kugeln enthielten, waren nach Behandlung mit verdünnter Essigsäure keine sicheren Spuren der Kernsegmente und ebensowenig der Nucleoli zu finden. Bei einigen isolirten Individuen derselben Arten wurde das Wachsen der Placenta von Stunde zu Stunde verfolgt, bei beiden auch einigemal das Auftreten der charakteristischen Kugeln (2 bis 6 an Zahl) an von der Placenta entfernten Stellen, und die Theilung der entwickelten Placenta in zwei Hälften direct constatirt.

Der Hauptsache nach sehr ähnlich wie bei den Oxytrichinen, doch mit einigen Abweichungen im Einzelnen, verlaufen auch die Erscheinungen bei *Euplotes charon*. Hier theilt sich erst, wie ich schon früher beschrieb¹⁾, und zwar zuweilen schon innerhalb der ersten halben Stunde nach der Vereinigung der beiden Individuen, der Nucleolus in zwei gleiche Hälften, die bald weit auseinander liegen. Diese entwickeln sich rasch zu grossen ellipsoidischen Bläschen mit längsgestreiftem Inhalt. Während dies geschieht zieht sich der Nucleus zu einem kürzeren, breiteren und dickeren Strang zusammen, der in die linke Körperhälfte zu liegen kommt²⁾ und sich darauf in eine vordere, in der Regel sehr viel grössere, anfangs etwa birnförmige und eine kleine hintere kuglige Hälfte theilt. Zugleich ist er allmählich voluminöser und schwächer lichtbrechend, offenbar wasserreicher geworden. Das vordere Nucleussegment, in einzelnen Fällen wie es schien beide oder nur das hintere, verschwindet nun bald. Ich nahm dann nach Behandlung mit Essigsäure einige Male nur ein formloses Häufchen sehr blasser Körnchen (von höchstens 0,005 Mm.) an seiner Stelle wahr.

Um diese Zeit trennen sich die Thiere. Sie sind dann mitten auf dem Wege, sich auf die oben bei *Stylonychia* erwähnte Weise³⁾ auch äusserlich zu neuen Individuen umzugestalten. Tödtete ich sie unmittelbar nach Lösung der Conjugation, dann fand ich keine Reste der Nucleoli mehr. — Sehr bald nun beginnt, gewöhnlich in der Mitte, oder etwas nach vorn, zuweilen mehr hinten und links, die Placenta sich zu entwickeln. Anfangs ein sehr kleines, schwach lichtbrechendes Kügelehen, wächst sie ziemlich rasch — innerhalb sechs bis zehn Stunden — zu ihrer definitiven Grösse (0,02 bis 0,035 Mm.) an⁴⁾ und bleibt dann ein bis zwei Tage, auch wohl noch etwas länger, scheinbar unverändert. In einigen Fällen schien die Placenta durch Verschmelzung zweier, einmal selbst dreier klei-

1) l. c. pag. 351. Taf. XXVIII. Fig. 5.

2) Solche Zustände beschreibt auch STEIN, Organismus u. s. w. Zweite Abth. pag. 87. Doch vermisste er hier die Nucleoli, die ich selbst nach Spaltung des Kerns in zwei Hälften noch mehrmals sicher constatirt habe.

3) S. a. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI. pag. 352. Taf. XXVIII Fig. 6 und fig.

4) In dieser Phase fand ich häufig hinten links im Körper noch einen unregelmässig gestalteten, ziemlich schwach lichtbrechenden Körper, vermuthlich das hinterste Nucleussegment. Solche Formen sah schon STEIN l. c. Erste Abth. pag. 139 und Zweite Abth. pag. 87.

nerer gleichartiger Kügelchen zu entstehen¹⁾. Wenigstens wurde später an deren Stelle nur eine, viel grössere Placenta gefunden.

Von diesen Elementen muss man andere, gleichfalls kuglige und homogene, aber viel stärker lichtbrechende Körper unterscheiden, die sich häufig bald nach der Placenta im Endoplasma entwickeln, und ganz den sogenannten »Keimkugeln« oder »Eiern« der Stylonychien gleichen, mit denen sie auch durch STEIN und BALBIANI parallelisirt werden. Ich zählte ein bis vier, höchstens sechs in jedem Individuum. Ihre Grösse wechselt im selben Thier, sie erreichte nur selten 0,011 Mm. Später verschwinden sie; in einem Falle hielt sich einer bis nach völliger Reconstruction des Nucleus. Es finden sich von ihnen Uebergänge zu den kleinen Körnchen, welche wie bei den Stylonychien das Endoplasma in der Umgebung der Placenta undurchsichtig zu machen pflegen.

Wie der definitive Nucleus sich aus der Placenta bildet, habe ich noch nicht sicher ermitteln können. An isolirten Individuen sah ich die Placenta allmählich etwas stärker lichtbrechend und, so schien es wenigstens, platter werden. Später wurde sie mehr und mehr von den Körnchen des Endoplasma bedeckt und dadurch immer undeutlicher. Am dritten, zuweilen vierten Tag nach Lösung der Conjugation war wieder ein hufeisenförmiger, auch sonst anscheinend normaler Nucleus vorhanden²⁾. Ohne Zweifel — die offenbare Homologie der Placenten von Euplotes und Stylonychia zwingt dazu — muss man annehmen, dass die Placenta sich zum Nucleus umbildet.

Von Entwicklung der Placenta zu einer Embryonalkugel, oder der hellen, schwach lichtbrechenden Kugeln aus deren Vereinigung sie in einzelnen Fällen hervorzugehen scheint, zu mehreren Embryonalkugeln kann natürlich auch bei Euplotes charon nicht mehr

¹⁾ Solche Zustände, die auch STEIN (l. c. pag. 87) vor Augen gehabt hat, veranlassten mich früher, anzunehmen, dass die Placenta sich später in mehrere Segmente theilte. Ich habe seit dieser Zeit mehrmals die weiteren Schicksale der Placenta an isolirten Exemplaren Schritt vor Schritt verfolgt, ohne Theilung zu beobachten.

²⁾ Während einer Conjugationsepidemie wurde ein übrigens normales Exemplar gefunden, dessen hufeisenförmiger, schlanker Nucleus an den Enden kuglig angeschwollen, hier auch schwächer lichtbrechend war und im Verhalten gegen Essigsäure (leichtere Löslichkeit) mehr mit der Placenta als mit dem Kern übereinstimmte. Vielleicht war hier die Reconstruction des Nucleus noch nicht ganz abgelaufen.

die Rede sein. Ebenso wenig stimmt BALBIANI'S¹⁾ Behauptung, dass der Nucleus von Euplotes während der Conjugation durch directe Abschnürung zwei »Eier« producire, mit den Thatsachen, was übrigens auch STEIN²⁾ schon gezeigt hat.

Von den sogenannten »Keimkugeln« gilt natürlich dasselbe wie von denen der Stylonychien.

C. *Vorticella microstoma* und *Epistylis plicatilis*.

Durch die ausgezeichneten Forschungen STEIN'S sind bei allen Geschlechtern der Vorticellinen sowohl die äusseren Erscheinungen der Conjugation als im Besondern auch die dabei stattfindenden tiefeingreifenden Aenderungen des Nucleus bekannt geworden. Aber wir sahen schon, dass die Vorstellungen, zu welchen STEIN betreffs der nach Ablauf der Conjugation eintretenden Entwicklungsvorgänge gelangt ist, uns mit den Thatsachen in Widerspruch zu stehen scheinen.

STEIN³⁾ schildert den Verlauf der Dinge wie folgt: »Die Wirkung der Conjugation besteht in allen Fällen darin, dass aus den Nucleis eine grössere oder geringere Anzahl kleiner, rundlicher Segmente hervorgeht; entweder zerfällt der Nucleus für sich in dergleichen Segmente (so ist es stets bei der knospenförmigen Conjugation) oder es verschmelzen zuvor erst die Nuclei in einen einzigen Nucleus, und dieser löst sich dann in Segmente auf. In dem aus der Conjugation resultirenden Individuum bilden die Nucleussegmente entweder ein loses Haufwerk (Vorticellen) oder sie schliessen sich zuletzt wieder zu einem einzigen Körper, der Placenta, zusammen (stockbildende Vorticellinen und Trichodinen). Im ersteren Falle entwickeln sich mehrere Nucleussegmente zu Keimkugeln, während die übrigen zur Herstellung eines neuen Nucleus verwendet werden; im letzteren Falle scheidet die Placenta die Keimkugeln aus und nimmt dann wieder die gewöhnliche Nucleusform an. Die Keimkugeln entwickeln sich in allen Fällen zu Embryonalkugeln, wenigstens sind letztere mit Sicherheit bei den Gattungen Vorti-

¹⁾ l. c. pag. 83. Pl. VIII. Fig. 16.

²⁾ l. c. Zweite Abth. pag. 88.

³⁾ l. c. Zweite Abth. pag. 137.

cella, Carehesium, Zoothamnium, Epistylis und Trichodina nachgewiesen«.

Die Unhaltbarkeit des letzten Satzes, die Entwicklung der »Keimkugeln« zu »Embryonalkugeln« anlangend¹⁾, haben wir schon oben, auf mehr indirectem Wege, nachgewiesen. Eine directe Widerlegung desselben liefern die folgenden Thatsachen, aus denen die wahre Bedeutung der »Keimkugeln« erhellt.

Genügendes Material zur Feststellung dieses Punctes lieferte mir, zunächst für *Vorticella microstoma*, die oben bereits erwähnte Conjugationsepisode vom vergangenen April und Mai. Ich beschreibe die wichtigsten, während dieser Epidemie von mir beobachteten Zustände, soviel wie möglich in der Reihenfolge, wie sie sich bei einem und demselben Individuum auseinander entwickeln²⁾.

1) Die Knospe hat sich vor wenigen Minuten, nahe dem Stiel, auf dem Leibe der Vorticelle fixirt. Ihr hinterer Wimperkranz noch vorhanden. Nucleus der Knospe oval, etwa 0,01 Mm. lang, der des Trägers hufeisenförmig, auch sonst anscheinend normal. Taf. XXII. Fig. 1.

2) Schon etwa ein Drittel der Knospe ist im Körper des Trägers aufgegangen: beider Endoplasma steht in breiter Communication. Unten in der Knospe drei kleine kernartige Körper: ein ovaler von 0,006 Mm. Länge, zwei kuglige von 0,003 Mm. Im Träger an Stelle des Nucleus eine etwa hufeisenförmige Gruppe von acht bis zehn trüben, ziemlich zart begrenzten Bläschen von 0,003 bis 0,005 Mm. Durchmesser. Taf. XXII. Fig. 2.

3) Knospe nur noch ein konischer 0,015 Mm. langer, an der Basis 0,012 Mm. breiter Körper. Ihr Kern in fünf kleine Kugeln gespalten, die bereits in den Körper des Trägers eingerückt sind. Nucleus des Trägers in zwölf bis fünfzehn ziemlich schwach lichtbrechende, nicht regelmässig angeordnete Bläschen gespalten.

4) Knospe zu einem schmalen, etwa cylindrischen Anhängsel von ca. 0,01 Mm. Länge und 0,003 Mm. Breite reducirt. In dem Träger an Stelle des » ein unregelmässiger Haufe von etwa zwanzig

1) STEIN erkennt selbst an verschiedenen Stellen an, dass er diese Entwicklung nur vermuthet, nicht direct beobachtet hat.

2) Da die Metamorphosen des Kerns nicht mit hinreichender Sicherheit an lebenden Exemplaren verfolgt werden konnten, mussten die verschiedenen nebeneinander vorkommenden Zustände mit einander und mit den Befunden bei solchen Individuen verglichen werden, die in bestimmten bekannten Zeiten nach Beginn der Conjugation getödtet worden waren. Letzteres geschah mittelst Essigsäuredämpfen in der feuchten Kammer.

schwach lichtbrechenden Bläschen und Kügelchen, von 0,002 bis 0,004 Mm., einige nahe der Basis der Knospe. Taf. XXII. Fig. 3.

5) Knospe verschwunden. Anderthalb bis zwei Stunden nach Beginn der Conjugation. In der Vorticelle ein regelloser Haufe von zwanzig bis fünfundzwanzig sehr blassen Bläschen und Körnchen von nur 0,0015 — 0,003 Mm. Viele sind so undeutlich begrenzt, dass die Gesamtzahl nicht mit Sicherheit zu bestimmen ist. Man erhält den Eindruck als ob viele Körnchen im Begriff wären sich aufzulösen. Fig. 4.

6) Wie 5, doch mit dem Unterschied, dass die Kügelchen meist etwas grösser, 0,002—0,003 Mm., schärfer begrenzt und z. Th. auch etwas stärker lichtbrechend sind. Einige, fünf bis sieben, erreichen selbst 0,004 — 0,005 Mm. und erscheinen nach Einwirkung von Essigsäure nicht als Bläschen sondern als homogene, ziemlich stark lichtbrechende von einem schmalen hellen Hof umgebene Kugeln. Zwischen diesen grossen und den kleinen Kügelchen kommen allerlei Uebergänge vor. — Zeit: etwa vier bis sechs Stunden nach der Conjugation. Fig. 5, 6.

7) Unterscheidet sich vom vorigen Zustand dadurch, dass nur vier oder drei grössere kernartige Kugeln vorhanden sind. Diese messen 0,005 — 0,006 Mm. Auch die mittlere Grösse der kleinen Elemente ist etwas bedeutender als im vorigen Falle (etwa 0,003 Mm.). Einige wenige Kügelchen bilden einen Uebergang zwischen den extremen Grössen. Fig. 7.

8) Zwei grössere ovale, von einem hellen Hof umgebene kernähnliche Kugeln von 0,006—0,007 Mm., daneben zwei bis vier kleinere, unregelmässig kuglige, schwächer lichtbrechende von 0,003 bis 0,005 Mm. und ausserdem sechs bis acht noch kleinere und blassere Elemente. In einigen Exemplaren dieser Phase war einer der beiden grossen Körper bisquitförmig, als ob er eben durch Vereinigung zweier Kugeln entstanden wäre. — In einem andern Falle fanden sich zwei schwach nierenförmig gebogene nucleusartige Körper von 0,006—0,008 Mm., daneben acht kleine, runde, blassere von 0,003—0,004 Mm. — Zeit: etwa einen halben Tag nach der Conjugation. Fig. 8, 9.

9) Mitten im Körper ein einziger nierenförmig oder schwach hufeisenförmig gebogener nucleusartiger Körper, 0,01 — 0,02 Mm. lang, 0,005 — 0,007 Mm. breit; die Concavität meist gerade nach vorn gerichtet, daneben vier bis sieben, in einem besonders grossen Individuum neun, ovale oder kuglige etwas schwächer lichtbre-

ehende Körperchen von 0,002—0,004 Mm. Zeit: etwa Anfang des zweiten Tages. Fig. 10.

10) Ein hufeisenförmiger Nucleus von ca. 0,022 Mm. Länge und 0,006 Mm. Breite, daneben ein einziges etwas schwächer lichtbrechendes Kügelchen von 0,003 Mm.

11) Ein normaler Nucleus. — Zeit: Zweiter oder dritter Tag.

Wir haben hier eine völlig zusammenhängende Formenreihe vor uns, für deren richtige chronologische Anordnung die mitgetheilten directen Zeitbestimmungen bürgen. Es ergibt sich daraus mit Nothwendigkeit folgende Vorstellung vom Verlauf der Erscheinungen.

Beide Individuen vereinigen sich. Alsbald spaltet sich der Nucleus beider in immer kleinere und dabei schwächer lichtbrechend werdende Segmente, die sich schliesslich, ebenso wie das Endoplasma beider Thiere, völlig mit einander vermengen. Aus der so entstandenen gemeinschaftlichen Masse entwickeln sich, ziemlich gleichzeitig, sehr kleine, allmählich an Umfang und Brechungsvermögen zunehmende Kügelchen; einige von diesen — die dadurch zu den sogenannten Keimkügelchen STEIN'S werden — vergrössern sich schneller als die andern, verschmelzen untereinander und wohl auch mit den kleineren, wodurch die Gesamtzahl sich beständig verringert, bis endlich durch Vereinigung der letzten der gewöhnliche hufeisenförmige Kern wieder hergestellt ist.

Ich bemerke noch, dass während der geschilderten Epidemie keine von den oben beschriebenen irgend erheblich abweichenden Zustände vorkamen. Insbesondere fehlten Individuen mit »Embryonalkugeln« (Endosphaera) gänzlich und traten auch im Lauf der nächsten beiden Wochen nicht auf. Später verschwanden die Vorticellen bis auf wenige Exemplare.

Bei *Epistylis plicatilis* gestalten sich die Dinge im Ganzen ebenso wie bei *Vorticella microstoma*. Wegen der viel bedeutenderen Grösse dieses Thieres ist die Beobachtung hier weit bequemer und kann in manchen Punkten weiter vordringen. Ich beobachtete im vergangenen Sommer mehrere grosse Conjugationsepidemien auf mächtigen, bis 4 Mm. hohen, auf *Paludina vivipara* schmarotzenden Stöcken. Die Entwicklung der Mikrogonidien, ihre Loslösung, Umherschwärmen und endliche Fixirung, wie der ganze weitere Verlauf der Conjugation wurden hier einigemal an isolirten, in der feuchten Kammer gezüchteten Stöcken genau verfolgt. Die ursprüng-

lichen grossen Stöcke, welche viele Hunderte von Individuen trugen, wurden meist unter dem einfachen Mikroskop in kleine von nur etwa zehn bis zwanzig Thieren gespalten, und diese Bäumchen nun, einzeln oder zu mehreren in einem Tropfen weiter untersucht. Hierdurch gelang es auch, Dauer und zeitliche Aufeinanderfolge der einzelnen Vorgänge sicher zu bestimmen.

Als bemerkenswerthe Thatsache fiel zuerst auf, dass die Mikrogonidienbildung keineswegs gleichzeitig auf allen Astsystemen desselben Stockes auftrat. Sie begann mitunter an einer Seite desselben und ergriff von da aus allmählich die übrigen Partieen. Dem entsprechend verliefen auch die weiteren Erscheinungen ungleichzeitig in den verschiedenen Zweiggebieten desselben Baumes. — Immer wurden viergliedrige Rosetten von Kleinsprösslingen gebildet; sie sassen stets eine oder einige Körperlängen unterhalb der grösseren Individuen, also auf kürzeren Zweigen. Die Gesamtzahl aller nach einander auf demselben Stocke producirten Mikrogonidien schien die der grösseren Individuen desselben Stockes zu erreichen oder selbst zu übertreffen¹⁾.

Sehr bemerkenswerth war es, dass die Kleinsprösslinge, die durchschnittlich nur kurze Zeit (etwa $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ h) zu schwärmen schienen, sich nur auf solchen grösseren Individuen fixirten, unterhalb welcher — auf tieferen Zweigen derselben Aeste — sich bereits Mikrogonidien gebildet hatten oder noch bildeten. Sie verschmähten, so schien es, alle Individuen, sowohl der nämlichen als anderer Stöcke, welche nicht bereits zu Rosetten sich entwickelnde Theilsprösslinge geliefert hatten.

Dem Angeführten entsprechend gewährte einen oder zwei Tage nach Beginn der Mikrogonidienbildung ein grösserer Stock etwa folgendes Bild. Auf einer Seite desselben waren fast alle grossen Individuen in zum Theil weit vorgertiekter knospenförmiger Conjugation begriffen. Unter ihnen kamen keine oder nur noch wenige Mikrogonidien, im letztern Falle einzeln oder zu zweien, sehr selten noch eine Rosette von vieren, wohl aber viele von Rosetten verlassene Aeste vor. Auf der entgegengesetzten Seite des Stockes hatte Mikrogonidienbildung noch nicht oder nur eben begonnen, und fehlten knospenförmige Conjugationszustände. In der Mitte des

¹⁾ Dies Verhalten constatirte ich auch während einiger Conjugationsepidemien bei *Carchesium polypinum*. Vergl. dagegen STEIN l. c. Zweite Abth. pag. 136.

Stockes gingen beide extreme Befunde in einander über; es fanden sich viele Mikrogonidien, in allen Phasen der Entwicklung, und nicht wenige grössere Individuen mit Knospen in Conjugation. — Ueberall zwischen den Zweigen des Stockes, bald hier bald da einen Körper oder Stiel der Thiere berührend und mit bohrenden Bewegungen an ihm auf und ab gleitend, schwärmten Kleinsprösslinge hin und her, in der Form ziemlich niedrigen, oben breit abgestutzten Kegeln ähnlich. Sie fixirten sich schliesslich, fast ausnahmslos auf der vordern Körperhälfte je eines der grossen Individuen, gewöhnlich dicht vor, sehr selten ein wenig hinter der Mitte des Thiers. Unter mehreren hundert Fällen sah ich nur zweimal einen Träger mit zwei Knospen, sonst immer nur eine Knospe.

Veränderungen an den bis dahin normal gebliebenen Kernen der Syzygie traten, wie es schien, stets erst auf, nachdem die Cuticulae an der Berührungsstelle beider Thiere resorbirt zu werden begonnen hatten. Taf. XXII. Fig. 11—19. Dies liess sich mehrmals bereits innerhalb der ersten halben Stunde nach der Fixirung des Kleinsprösslings nachweisen. Der dicke kurze hufeisenförmige Kern der Knospe zerfällt zunächst in zwei bis drei oft sehr verschieden grosse Stücke, diese weiter, und zwar ziemlich schnell, etwa im Lauf einer halben Stunde, in immer kleinere Elemente. Schliesslich fanden sich 12 bis 18, nach Essigsäurebehandlung ziemlich stark lichtbrechende homogene Kügelchen von 0,002—0,0035 Mm. — Währenddem ist der Kern des Trägers zunächst länger und schmaler geworden, hat sich wohl auch von einem Ende aus der Länge nach ein Stück weit gespalten, ist danach gleichfalls erst in eine kleine Zahl oft sehr ungleich grosser Stücke zerfallen, und durch weitere Spaltung dieser schliesslich in etwa 30—35 Kügelchen von derselben Grösse und Beschaffenheit wie die der Knospe. Inzwischen ist die Communication zwischen beiden Individuen breiter und inniger geworden: beider Endoplasma, das bis dahin durch die auch nach Resorbirung der Cuticulae noch eine Zeitlang fortbestehenden subcuticularen (Myophan-) Schichten getrennt geblieben war, hat begonnen sich zu vereinigen. Der Inhalt der Knospe tritt nun allmählich in den des Trägers über; die Fragmente der Kerne beider mischen sich und bilden bald einen einzigen unregelmässig gestalteten Haufen. Der zusammengeschrumpfte, stark quengerunzelte Rest der Knospe schwindet nun mehr und mehr, wobei er häufig ein stacheliges Ansehen erhält. Sechs bis zehn Stunden nach Beginn der Conjugation pflegte er völlig verschwunden zu sein.

Der Zustand bleibt nun etwa $1/2$ bis $1\frac{1}{2}$ Tag anscheinend stationär. Nur werden die Kernfragmente anfangs noch blässer und vielleicht auch zahlreicher und kleiner. Darauf beginnt die Regeneration des Nucleus, indem sich an Stelle (durch Verschmelzung?) der Kernfragmente grössere Kügelchen bilden, von denen einige (die Zahl ist nicht constant, gewöhnlich vier bis sieben) rascher als die übrigen wachsen, wie es scheint durch Verschmelzung mit den kleineren Kügelchen. Wenigstens nehmen diese dabei an Zahl allmählich ab. Danach verringert sich auch die Zahl der grösseren Kugeln: sie vereinigen sich zu vier, drei, zwei ovalen oder nierenförmigen, kernartigen Stücken, diese endlich zu einem einzigen Nucleus, der Anfangs noch durch unregelmässige Form und etwas mehr aborale Lage vom späteren normalen Kern abweicht. Die Wiedervereinigung verläuft schliesslich ziemlich rasch, wie man daraus schliessen muss, dass unter zahlreichen späteren und früheren Stadien in demselben Tropfen gleichzeitig nur wenige den Uebergang vermittelnde Phasen gefunden werden.

Während des Wiederaufbaus des Nucleus blieben die Thiere häufig mit ausgestrecktem, thätigen Wirbelorgan auf den Stielen sitzen, nicht selten aber auch kam es vor, dass sie sich bald nach Beendigung der Verschmelzung in der gewöhnlichen Weise freimachten und kürzere oder längere Zeit umherschwärmten. Viele fixirten sich später an anderen Stellen des Tropfens, mitunter in Gruppen, und begannen Stiele auszusecheiden. Ein bis zwei Tage später, mitunter auch schon vor Beendigung der Conjugation, waren die Thiere unter starker Abmagerung, offenbar infolge Mangels passender Nahrung zu Grunde gegangen, ohne noch irgend welche bemerkenswerthe Erscheinungen dargeboten zu haben¹⁾. Sie besaßen dann wieder den gewöhnlichen Nucleus.

Bei *Epistylis* wie bei *Vorticella* lassen sich also als Folgen der Conjugation im Wesentlichen bezeichnen: Verschmelzung beider Individuen zu einem einzigen; Zerfall beider Nuclei in kleinste Fragmente; Wiederaufbau des Nucleus, nach vorheriger Vermischung der beiderseitigen Kernfragmente. Die sogenannten Keimkügelchen

¹⁾ Thiere mit sogen. Placenten, wie sie STEIN beschreibt, wurden nicht beobachtet. Ebenso wenig Thiere mit »Embryonalkugeln«.

sind nichts anderes als Stücke neugebildeter Kernsubstanz, die später zum bleibenden Nucleus verschmelzen, haben also nicht die Bedeutung von Keimen.

VI. Theoretische Bemerkungen über die Bedeutung des Conjugationsprocesses. Physiologische und morphologische Bedeutung des Nucleus und Nucleolus. Verschiedene Formen geschlechtlicher Differenzirung der Infusorien.

Die in den letzten Capiteln mitgetheilten Thatsachen, wie unvollständig und neuer, vielseitiger Untersuchung bedürftig sie auch sein mögen, leiten doch zu einer Reihe von Ergebnissen und Betrachtungen allgemeinerer Art, die wir hier wenigstens andeuten wollen, die Begründung und Ausführung derselben im Einzelnen zukünftiger Forschung überlassend.

Als erstes dieser Ergebnisse dürfen wir den Satz hinstellen: die Conjugation der Infusorien leitet nicht zu einer Fortpflanzung durch »Eier«, »Embryonalkugeln« oder irgend welche andere Keime, sondern zu einem eigenthümlichen Entwicklungsprocess der conjugirten Individuen, den man als Reorganisation bezeichnen kann.

In allen Fällen äussert sich diese Reorganisation mit besonderer Deutlichkeit in dem Zerfall und Wiederaufbau des Nucleus ¹⁾. Doch beschränkt sie sich vermuthlich in keinem Falle auf den Kern, sondern erstreckt sich auch wenigstens theilweise auf die übrige Leibessubstanz. Sichere Beispiele einer totalen Reorganisation, einer wahren Verjüngung oder Umprägung des ganzen Körpers, liefern die Euplotinen und Oxytrichinen, bei welchen während der Conjugation im Rahmen des alten Individuums ein neues angelegt wird. Hier liefert das alte Individuum das Material woraus und zugleich das Terrain auf dem sich das neue aufbaut. Bei den übrigen Arten scheint

¹⁾ Ich will nicht unterlassen auf die Aehnlichkeit zu weisen die diese Vorgänge mit dem Zerfall und der Neubildung des Kerns bei der Theilung gewisser Pflanzenzellen darbieten. Man vergl. u. a. die Beschreibung dieser Prozesse bei den Sporenmutterzellen von *Psilotum triquetrum* durch W. HOFMEISTER, die Lehre von der Pflanzenzelle. 1867. pag. 82 fig. Fig. 16.

nach den bisher vorliegenden Beobachtungen nur eine mehr partielle Reorganisation stattzufinden, doch ist es nicht unwahrscheinlich, dass man bei näherer Untersuchung auch hier Zeichen einer allgemeineren Neubildung finden wird¹⁾.

Der Nachweis dieses Reorganisations- oder Verjüngungsprocesses macht, wie mir scheint, jedes Suchen nach einem anderen, auf eine eigenthümliche Art der Fortpflanzung zielenden Processes als Folge der Conjugation völlig überflüssig. Hat es sich doch herausgestellt, dass die aus der Conjugation resultirenden Individuen schliesslich in keinem Punkte merklich von gewöhnlichen, aus Theilung hervorgegangenen Individuen derselben Art abweichen und sich ebenso wie diese durch Theilung, bezüglich Knospenbildung vermehren. Es fehlt somit aller thatsächliche Grund, sie für Individuen zu halten, die zu einer besonderen Art von Fortpflanzung vorbereitet wären. Welche Bedeutung der Reorganisationsprocess in anderer Hinsicht vielleicht noch für das Individuum und die Art haben möge, können wir vorläufig auf sich beruhen lassen. Soviel nur darf man vermuthen, dass er der Art irgend einen Vortheil im Kampf ums Dasein bringen werde.

Unsere Beobachtungen lehrten weiter, dass der Nucleus weder bei der Conjugation noch auch in irgend einem andern bekannten Falle die Rolle eines keimbereitenden Organs oder eines Keimes spielt, dass er also in physiologischer eben so wenig wie in morphologischer Hinsicht Keimdrüse, Ovarium oder Ei heissen darf. Weder er selbst, noch ein Theil von ihm kann sich zu einem selbständigen Organismus, einem physiologischen Individuum entwickeln. — Hiermit fällt der letzte, nicht unbegründete Einwurf, den man bei dem bisherigen Stande unserer Kenntnisse noch gegen die Lehre von der Homologie des Infusorienkörpers mit einer Zelle erheben konnte. Denn offenbar ist nun kein einziger nennenswerther Grund mehr vorhanden, den Nucleus der Infusorien nicht für das Homologon des Zellkerns zu halten.

Gleichwohl aber würde man verkehrt handeln, wenn man den Nucleus in allen Fällen morphologisch und physiologisch einem vollständigen Zellkern gleichsetzen wollte. Offenbar ist er das

¹⁾ Bei den Paramaccien scheint u. a. eine neue Bewimperung sich zu entwickeln.

nicht, wo neben ihm ein Nucleolus vorkommt. Hier hat meiner Meinung nach eine Differenzirung des Zellkerns stattgefunden, die als eine geschlechtliche bezeichnet werden muss. Niemand kann läugnen, dass der gegenseitige Austausch der Nucleolussemente während der Conjugation und die wenigstens sehr wahrscheinliche Thatsache, dass der Wiederaufbau des Nucleus die Folge einer von dem Nucleolus auf die zerfallene Nucleussubstanz ausgehenden Einwirkung ist — die dann als eine Art von Befruchtung aufzufassen wäre —, endlich im Zusammenhang hiermit die eigenthümlichen, auffallend an Spermatozoenbildungen erinnernden Strukturveränderungen der Nucleolussubstanz während der Conjugation berechtigen, im Nucleolus ein männliches Geschlechtselement zu sehen, dem gegenüber dann der Nucleus, der sich offenbar mehr passiv verhält, als weibliches Geschlechtselement stehen würde. Ich meine hiermit natürlich nicht, dass ausschliesslich dem Nucleolus die Rolle der Befruchtung zukommt. Insofern man gezwungen ist, unter Befruchtung den Anstoss zu allen infolge der Conjugation eintretenden eigenthümlichen Entwicklungserscheinungen zu verstehen, muss man ohne Zweifel auch dem Protoplasma des Infusorienleibes befruchtende Wirkungen zuschreiben. Denn die ersten, sehr bedeutenden, die Reorganisation einleitenden Processe, wie das Zerfallen der Kerne, die Neubildung des Wimpersystems bei Euplotinen und Oxytrichinen, beginnen schon vor Austausch und Auflösung der Nucleoli und zwar so frühe, dass an einen von den Nucleolis (und auch Nucleis) ausgehenden Einfluss als Ursache nicht füglich gedacht werden darf. Die Function des Nucleolus scheint hauptsächlich in einer »Befruchtung« der zerfallenen Nucleussubstanz zu bestehen: in Folge der Vermischung beider Substanzen reconstructirt sich ein neuer, geschlechtlich nicht differenzirter, also einem gewöhnlichen Zellkern durchaus homologer Nucleus (z. B. die Placenta), der sich später wieder in einen männlichen (Nucleolus) und einen weiblichen Theil (Nucleus) differenzirt.

Wir hätten hier somit den besonders interessanten Fall einer geschlechtlichen Arbeitstheilung — wenn auch nicht einer vollkommenen — innerhalb einer einzigen Zelle. Unzweifelhaft liegt hierin die Berechtigung, die Infusorien, welche neben dem Nucleus noch einen Nucleolus (oder mehrere) besitzen, also die Euplotinen; Oxytrichinen, Paramaecien u. s. w., für Hermaphroditen, ihre Conjugation als eine geschlechtliche Vereinigung zu bezeich-

nen¹⁾. Nucleus plus Nucleolus sind hier homolog dem gewöhnlichen Zellkern.

Viele Infusorienarten sind dauernd Hermaphroditen, u. a. *Stylonychia*, *Euplotes*, *Paramaecium*; andere nur zeitweise — periodischer Hermaphroditismus —, so *Stentor*, *Spirostomum*, *Trachelius ovum*, bei welchen Arten nach BALBIANI zur Zeit der Conjugation die sonst fehlenden Nucleoli, höchst wahrscheinlich²⁾ durch directe Abschnürung vom Nucleus, entstehen. Mit dem Verschwinden des Nucleolus nach Ablauf der Conjugation kehren diese Thiere in den, für sie normalen, geschlechtslosen Zustand zurück, in welchem also ihr Nucleus einem gewöhnlichen Zellkern vollständig homolog ist.

Wo der Nucleolus zeitlebens vermisst wird, würde man a priori geneigt sein, einen dauernd ungeschlechtlichen Zustand zu unterstellen, den Nucleus also für dauernd homolog dem gewöhnlichen Zellkern zu halten. Ob es Formen unter den Infusorien gibt, von denen dies gilt, kann noch nicht mit völliger Sicherheit gesagt werden, ist aber aus phylogenetischen Gründen wahrscheinlich. Man könnte als Beispiele der Art auch die Vorticellinen anführen wollen, von denen wenigstens die meisten Arten niemals einen Nucleolus zu besitzen scheinen³⁾. Offenbar aber tritt auch bei diesen Arten zeitweis eine Differenzirung ein, die als eine geschlechtliche und zwar nicht, wie die bisher behandelten Fälle, als Hermaphroditismus sondern als echter Gonochorismus (HAECKEL) betrachtet werden muss.

Die höchste bisher bekannte Form dieser Differenzirung, erblicke ich in der Entwicklung der Mikrogonidien, welche die knospenförmige Conjugation vorbereitet. Die Mikrogonidien benehmen sich offenbar bei der Conjugation physiologisch vollkommen wie männliche Individuen: sie schwärmen frei umher, suchen, finden und

1) Beides demnach in ganz anderem Sinne als in welchem zuerst BALBIANI diese Ausdrücke gebrauchte.

2) BALBIANI l. c. Pl. IX. Fig. 18 b. b.

3) BALBIANI (l. c. pag. 40) gibt an einen Nucleolus bei *Epistylis digitalis* und *grandis*, *Opercularia nutans*, *Carchesium polypinum* und *Cothurnia imberbis* gesehen zu haben; ich selbst sah einen durchaus nucleolusartigen Körper bei *Epistylis digitalis*, *flavicans* (= *grandis* Balb.?), *Carchesium polypinum* und *Vorticella nebulifera*. Meistens jedoch suchte ich auch bei diesen Arten vergebens. STEIN, der ohne Zweifel die meiste Erfahrung auf diesem Gebiet besitzt, vermisste ihm stets (Organismus u. s. w. Zweite Abth. pag. 66). Er kommt also jedenfalls nur sehr selten vor.

wählen, mittelst eines, eigens wie es scheint für diesen Act sich entwickelnden Unterscheidungsvermögens¹⁾, die festsitzenden, sich ganz passiv — wie Weibchen — verhaltenden Individuen (diese mögen Makrogonidien heissen), mit denen sie sich vereinigen, und geben nun durch diese Vereinigung den Anstoss zu allen weiteren Processen. Der Nucleus des Mikrogonidium kommt, nachdem er sich in kleine Elemente gespalten hat, mit der zerfallenen Masse des Nucleus des Makrogonidiums zusammen, und vermuthlich erst in Folge hiervon findet der Wiederaufbau des Nucleus statt. Es ist somit wahrscheinlich, dass hier der Nucleus des Mikrogonidium mehr die männliche Function des Nucleolus, der des Makrogonids die weibliche des Nucleus der hermaphroditischen Infusorien hat. Gegen die Auffassung des Nucleus des Mikrogonidium als physiologisches Aequivalent des Nucleolus spricht seine Entwicklung durch Abschnürung vom Nucleus nicht, denn auch echte Nucleoli entstehen höchst wahrscheinlich auf dieselbe Weise. Immerhin aber wäre der Nucleus des Mikrogonidium als ein anatomisch viel weniger hoch als der der Paramaecien, Euploten und Oxytrichinen differenzirter Nucleolus anzufassen, denn sein Bau stimmt, wie es scheint, mit dem des Nucleus überein und erleidet auch während der Conjugation, soviel bekannt, dieselben Veränderungen wie dieser; im Besondern kommt es nicht zur Differenzirung seines Inhalts in faserige oder stäbchenförmige Elemente. — Vielleicht aber ist in diesem Falle die geschlechtliche Differenzirung weniger an den Nucleus als an das Protoplasma gebunden. Die Unterschiede in der Grösse, den psychophysiologischen Fähigkeiten, in der Lebensweise der Mikro- und Makrogonidien lehren wenigstens, dass eine derartige Differenzirung des Protoplasma eingetreten ist. — In jedem Falle dürfen wir behaupten: die Vorticellinen sind für gewöhnlich geschlechtslos (homolog gewöhnlichen Zellen), werden aber zeitweis getrenntgeschlechtlich: Gonochoristen.

Bei den stockbildenden Vorticellinen entwickeln sich die Mikrogonidien durch schnell wiederholte Theilung eines aus einem scheinbar gewöhnlichen Theilungsvorgang hervorgegangenen Individuum. In diesem letzteren Vorgang nun, scheinbar gewöhnlicher Theilung, würde der Act der geschlechtlichen Differenzirung zu suchen sein: jedesmal würden dabei ein weibliches Individuum, das auf dem

¹⁾ S. oben pag. 583 Text und Anmerk.

Stiel sitzen bleibt und als Oospore durch Theilung weibliche sessile Makrogonidien liefert, und ein männliches entstehen, das als Androspore sich schnell hintereinander in schwärmende Mikrogonidien spaltet. — Bei der Gattung *Vorticella* würde der Process der Knospenbildung als der Act der geschlechtlichen Differenzirung zu betrachten sein, indem sich hier ein geschlechtlich nicht differenzirtes Individuum in ein kleineres männliches und ein grösseres weibliches spalten würde.

Von höchster Beweiskraft für die Richtigkeit der hier angedeuteten Auffassung ist die bei *Epistylis plicatilis* von uns gefundene Thatsache, dass die Mikrogonidien sich nur mit solchen Individuen conjugiren, die früher selbst durch Theilung Androsporen geliefert haben, also, aus Oosporen hervorgegangen, die Bedeutung von (weiblichen) Makrogonidien haben. Höchst wahrscheinlich conjugiren sich auch die Knospen von *Vorticella* nur mit solchen Individuen, die selbst früher Knospen producirt haben und dadurch weiblich geworden sind¹⁾.

Durch die Verschmelzung des Mikrogonidium mit einem Makrogonidium würde nun ein gewöhnliches geschlechtsloses Individuum regenerirt sein, mit einem dem gewöhnlichen Zellkern durchaus homologen Nucleus. Aus diesem Gesichtspunct der Regeneration zu einem einer vollkommenen Zelle entsprechenden Individuum, erklärt sich morphologisch auch der sonst befremdende Umstand, dass die knospenförmige Conjugation der Vorticellinen eine bleibende, eine totale Verschmelzung ist und nicht mit dem Wiederauseinandergehen der Individuen endigt, wie die Conjugation der hermaphroditischen Infusorien, welche letztere von Anfang an vollständige Zellen sind und auch immer bleiben.

Niedrigere Grade von Gonochorismus, Uebergänge zu der scheinbar aller geschlechtlichen Bedeutung entbehrenden Copulation, die wir bei *Stylonychia* fanden und die bei anderen, namentlich niederen Protisten sehr verbreitet zu sein scheint, liefern vermuthlich die Fälle, wobei freie oder fixirte Vorticellinen von völlig oder nahezu

¹⁾ Uebrigens dürfte man sich nicht verwundern, wenn hier Ausnahmen vorkämen, ebenso wenig wie es nach unserer Auffassung Wunder nehmen darf, dass zuweilen mehrere Mikrogonidien sich auf demselben Träger fixiren (s. ob. pag. 626). Man darf nicht vergessen, dass man es hier nicht, wie bei den höheren Thieren, mit einer scharf ausgeprägten, vollkommen durchgeführten geschlechtlichen Differenzirung, sondern nur mit niedrigeren, unvollkommenen Graden derselben zu thun hat.

gleicher Grösse und gleichem Bau miteinander verschmelzen. So sah STEIN¹⁾ grosse noch auf den Stielen sitzende Exemplare von *Vort. microstoma* miteinander conjugirt und dabei die Kerne in einem Falle in kleine Segmente zerfallen, in den übrigen zu einem einzigen Nucleus verschmolzen. Aehnlich bei schwärmenden Exemplaren von *Vorticella campanula*²⁾. Syzygien von gleichgrossen Individuen fanden schon CLAPARÈDE und LACHMANN³⁾ bei *Vorticella microstoma*, *Carchesium polypinum* und *Epistylis brevipes*. Mir fehlen jedoch über diese wie es scheint sehr seltenen Zustände eigene Erfahrungen, desgleichen über die auch hierher gehörigen Uebergänge zwischen Conjugation und Copulation, welche STEIN⁴⁾ bei den Oxytrichinen annimmt. Ich begnüge mich deshalb damit, auf diese Fälle hingewiesen zu haben, deren näheres Studium für die Phylogenie und Erkenntniss der physiologischen Bedeutung der Geschlechtsverschiedenheiten im Besondern von demselben Interesse zu werden verspricht, wie das Studium der Conjugationserscheinungen der Infusorien überhaupt für die Theorie der geschlechtlichen Processe.

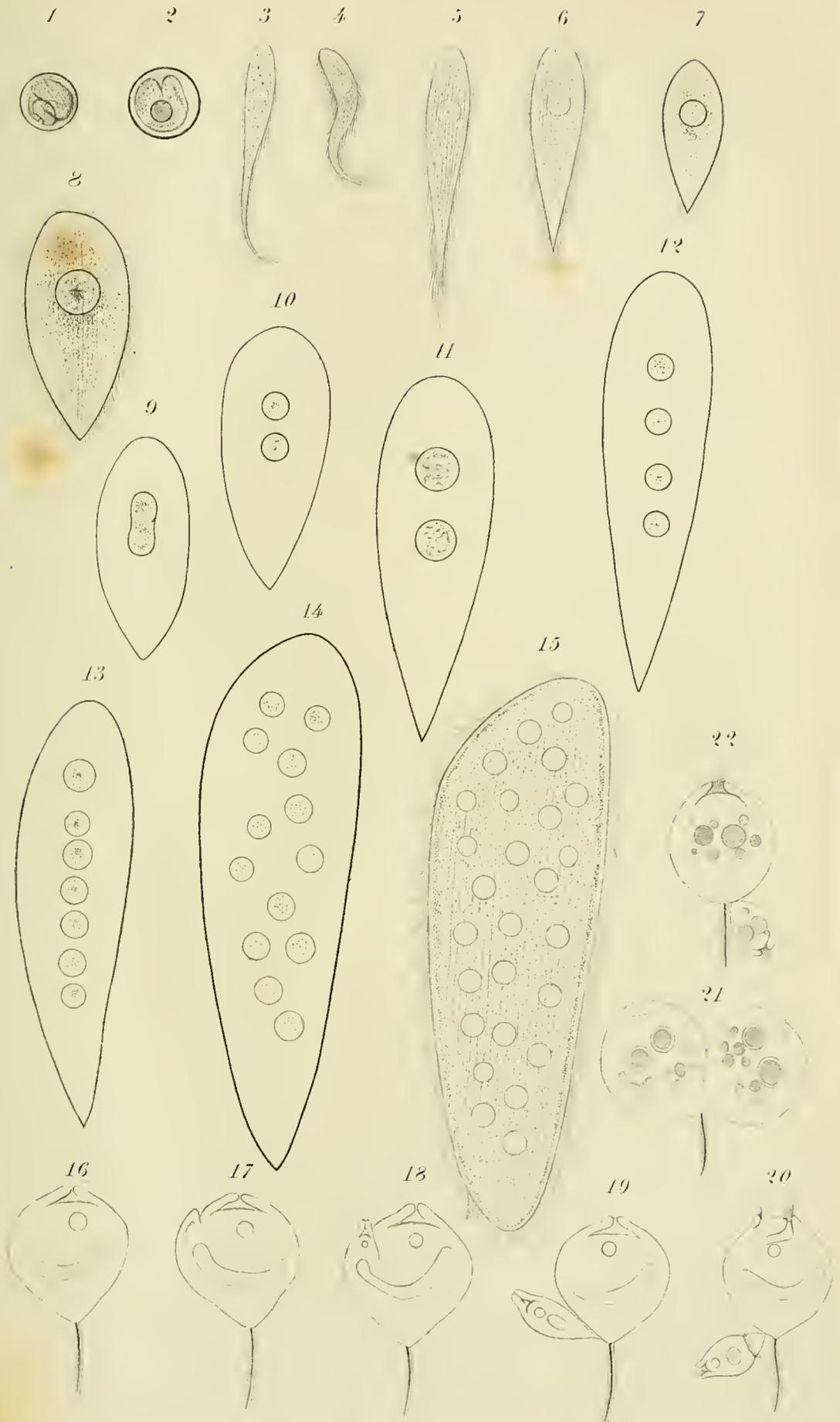
Utrecht, Ende August 1875.

1) Organismus n. s. w. Zweite Abth. pag. 110.

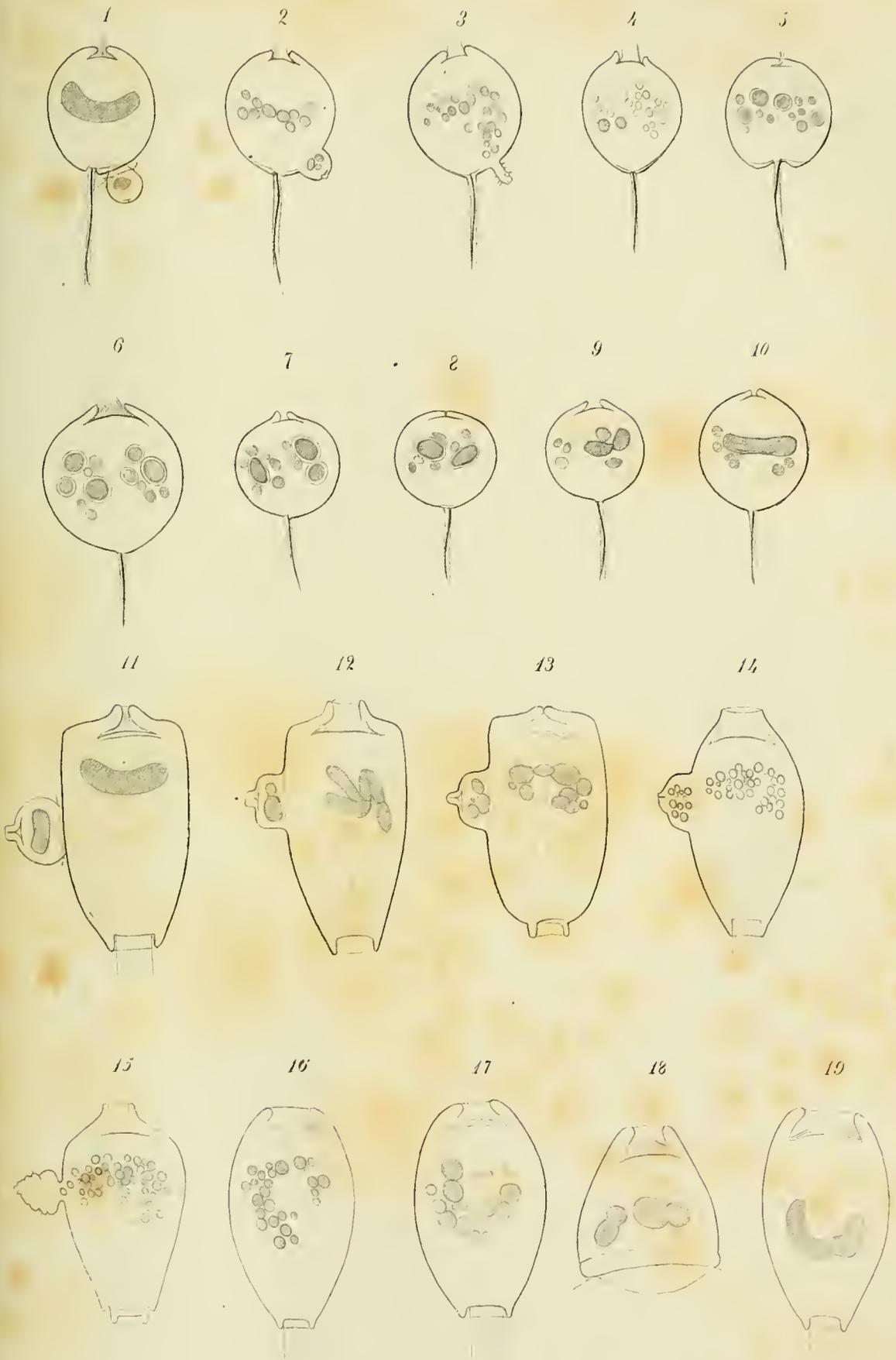
2) *ibid.* pag. 114.

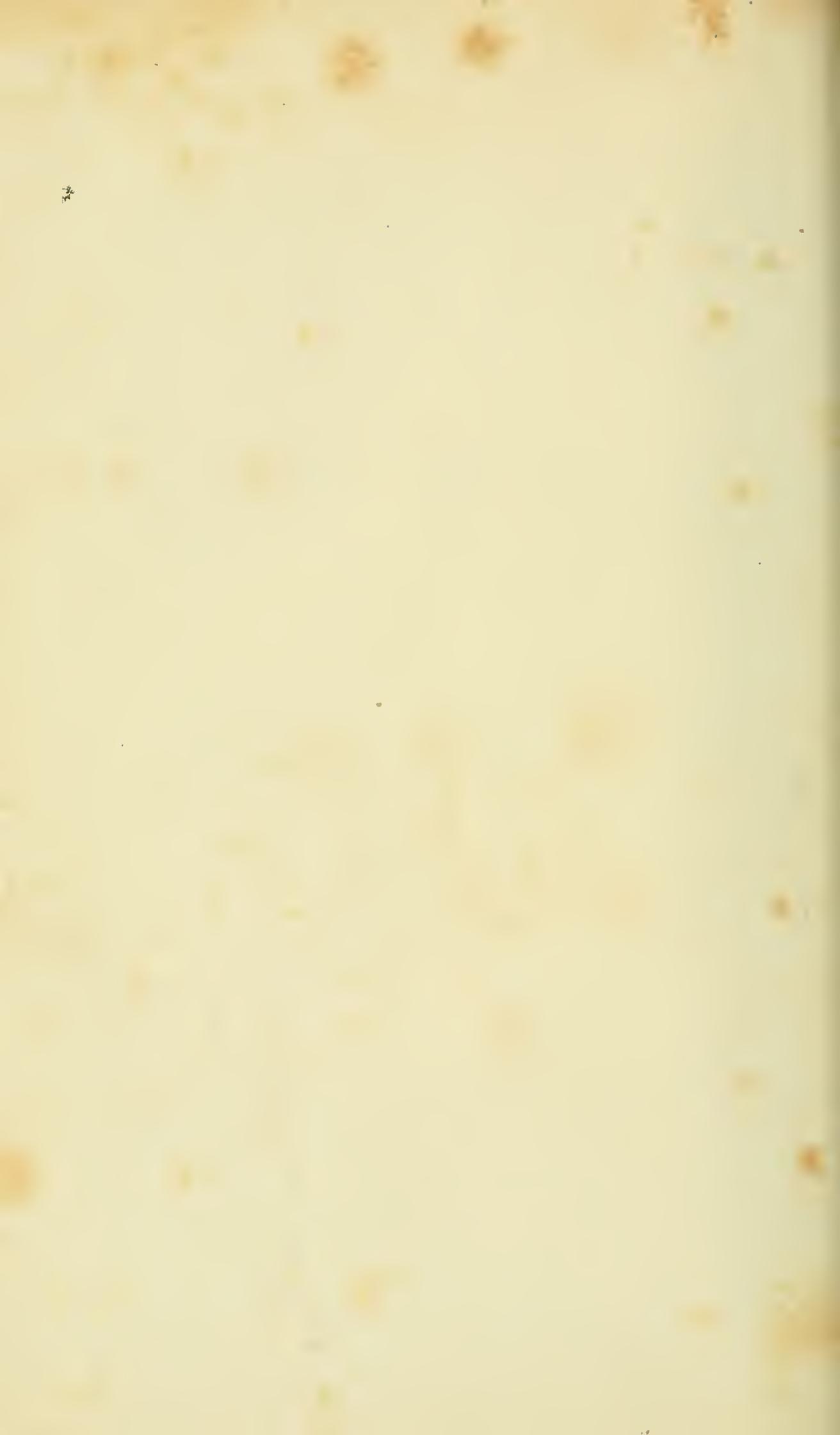
3) *Études etc.* Vol. II. pag. 299 fig. Pl. XII. Fig. 1—7, pag. 232. Pl. VII. Fig. 8—9., pag. 232, Pl. VIII. Fig. 24—25.

4) *l. c.* Zweite Abth. pag. 120.









Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXI.

Alle Figuren sind bei 450maliger Vergrößerung gezeichnet.

- Fig. 1—15. Entwicklungsreihe von *Opalina ranarum* aus dem Darmcanal von Froschlarven. S. den Text. (Fig. 2, 7—14 nach Behandlung mit Essigsäuredämpfen. In Fig. 9—14 sind nur Kerne und Cuticula gezeichnet).
- Fig. 16—20. Knospenbildung bei *Vorticella microstoma*. S. pag. 579. Dasselbe Individuum in verschiedenen aufeinanderfolgenden Zuständen. Nur die Körperform und das Ansehen des Nucleus sind in der Zeichnung genau wiedergegeben. Der gerade, anstatt spiralige Verlauf des Stielmuskels ist ein Versehen des Lithographen.
- Fig. 21. Theilung, Fig. 22 echte Knospenbildung bei *Vorticella microstoma*, sehr kurze Zeit nach Ablauf der knospenförmigen Conjugation. Der Nucleus war noch nicht wieder zur normalen Form regenerirt. S. den Text pag. 596.

Tafel XXII.

- Fig. 1—10. Knospenförmige Conjugation und ihre Folgen bei *Vorticella microstoma*. Vergr. 450 Mal. S. pag. 622 fig.
- Fig. 11—19. Knospenförmige Conjugation und ihre Folgen bei *Epistylis plicatilis*. Vergr. 300 Mal. S. pag. 626 fig. — In Fig. 11—14 sind die Längsmuskeln angedeutet; übrigens sind bei allen Figuren dieser Tafel nur die wesentlichsten, auf den Conjugationsprocess bezüglichen Details dargestellt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch - Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte](#)

Jahr/Year: 1876

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): Engelmann Theodor Wilhelm

Artikel/Article: [Ueber Entwicklung und Fortpflanzung von Infusorien. 573-634](#)