

Der Entwicklungsgang der Hämococcidien *Karyolysus* und *Schellackia* nov. gen.

VON EDUARD REICHENOW.

Mit Tafel VII.

Vor sieben Jahren, kurz vor meiner Ausreise nach Kamerun, habe ich in der Gesellschaft über den Zeugungskreis einer blutbewohnenden Coccidienart, *Karyolysus lacertae*, berichtet¹⁾. Als ich während des Krieges von Kamerun nach Spanien verschlagen wurde, bot sich mir eine günstige Gelegenheit, meine Untersuchungen an den Hämococcidien der Eidechsen wieder aufzunehmen. In der Umgegend Madrids finden sich sechs Eidechsenarten (*Lacerta muralis*, *viridis* und *ocellata*, *Acanthodactylus vulgaris*, *Psammotromus hispanicus* und *Tropidosaura algira*), bei denen allen intrazelluläre Blutparasiten zur Beobachtung kommen. Ich hoffte, hier meine Untersuchungen an *Karyolysus* vervollständigen zu können. Außerdem veranlaßte mich der Umstand, daß von FRANÇA aus dem Blute portugiesischer Eidechsen zahlreiche Parasitenarten beschrieben worden sind, zu der Prüfung, ob tatsächlich ein so großer Artenreichtum besteht und ob die einzelnen Arten je auf eine Wirtsart beschränkt sind oder verschiedene Eidechsenarten befallen können. Im Falle des Vorkommens zahlreicher Parasitenarten war zu vermuten, daß diese nicht alle zur Gattung *Karyolysus* gehören würden, und daß die Untersuchung von Parasiten mit einer von *Karyolysus* abweichenden Entwicklung neues Licht auf die Entstehung des Blutparasitismus im allgemeinen werfen würde.

Es hat sich ergeben, daß tatsächlich eine große Zahl von Arten im Blute der Eidechsen vorkommt; allein bei *Lacerta muralis* habe ich acht Coccidienarten unterscheiden können. Zum Teil sind diese Arten auf einen Wirt beschränkt, zum Teil finden sie sich bei mehreren Wirten. Die große Mehrzahl gehört zu der Gattung *Karyolysus*; nur drei der von mir beobachteten Arten sind in ihrer Entwicklung völlig abweichend. Diese letzteren Arten, die eine nahe verwandtschaftliche Beziehung zu der *Lankesterella minima* des Wasserfrosches zeigen, fasse ich in einer neuen Gattung zusammen, für die ich zum Andenken an meinen im Felde gebliebenen Freund und Kollegen SCHELLACK den Namen *Schellackia* vorschlage.

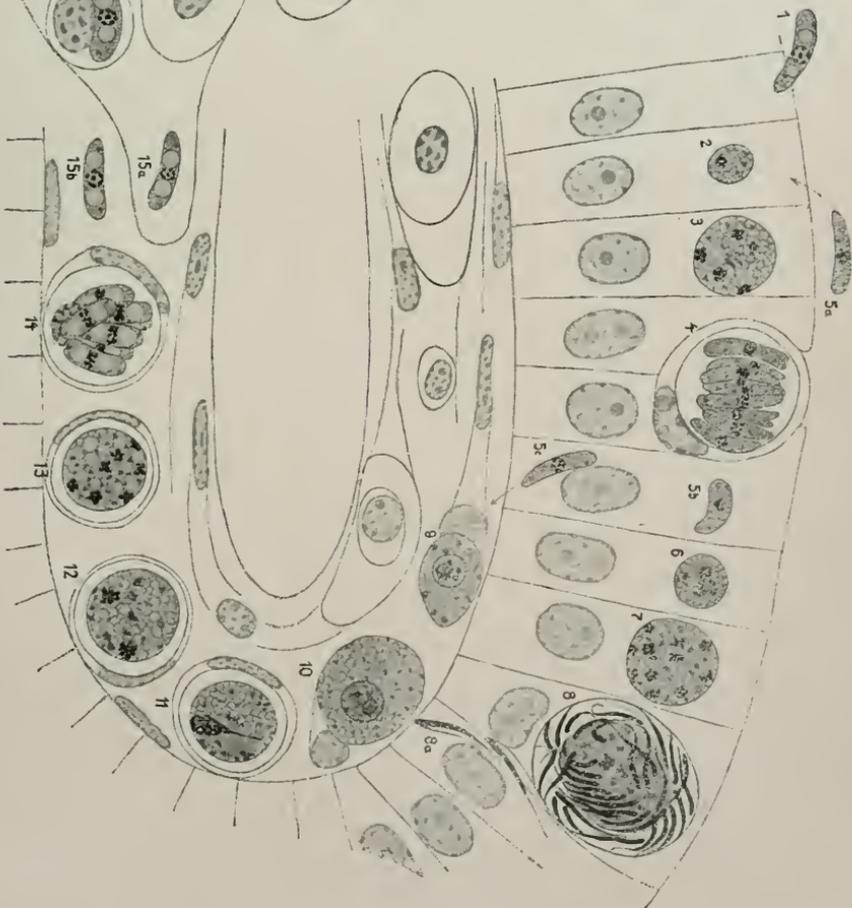
Ich will auf die zahlreichen Arten und ihr Vorkommen hier nicht eingehen, sondern nur einige entwicklungsgeschichtliche Befunde an *Karyolysus* mitteilen, die den von mir früher dargestellten Zeugungs-

¹⁾ Sitzungsber. Nr. 9, 1912. Ausführliche Arbeit: Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamte, Bd. 45, 1913.

Darm der Milbe



Zengungskreis von *Schellackia bolivari*



Blutkreislauf der Eidechse

Mitteldarm der Eidechse

kreis von *K. lacertae* in eigenartiger Weise ergänzen, sowie einen kurzen Überblick über den sehr merkwürdigen Entwicklungsgang von *Schellackia* geben.

1. *Karyolysus*.

Der Zeugungskreis von *Karyolysus lacertae*, wie er sich nach meinen früheren Untersuchungen darstellte, ist auf Tafel XIX des Jahrgangs 1912 wiedergegeben. Die Art und Weise, wie die Infektion der Eidechse vor sich geht, habe ich jetzt mit Hilfe starker experimenteller Infektionen aufklären können. Die mit Sporocysten von *Karyolysus* (Fig. 19 der erwähnten Tafel) infizierten Nymphen der Milbe *Liponyssus saurorum* müssen, um die Infektion auf die Eidechse übertragen zu können, sich mit Blut vollgesogen haben, ehe sie von einer Eidechse gefressen werden, da sie nur in diesem Falle im Darms platzen und verdaut werden. Nüchterne Milben durchwandern infolge ihres starken Chitinpanzers unverdaut den Eidechsendarm.

Wenn durch die Zerstörung der sie beherbergenden Milben die Sporocysten von *Karyolysus* frei werden, schlüpfen unter dem Einfluß des Darmsaftes die Sporozoiten aus, durchwandern das Epithel des Mitteldarmes und geraten in die subepithelialen Blutgefäßkapillaren. Sie werden vom Blutstrom mitgeführt und gelangen durch den Pfortaderkreislauf zunächst in die Leber. Im Kapillarsystem der Leber werden sie zum größten Teil von den Kupfferschen Sternzellen, die dort als eine Art Reusenapparat tätig sind, aufgenommen und festgehalten. Von diesen Phagocyten werden sie aber nicht verdaut, sondern sie verlassen diese später wieder und dringen in gewöhnliche Endothelzellen ein, in denen sie zu Schizonten heranwachsen, die in Merozoiten zerfallen. Die Merozoiten dringen von neuem in Endothelzellen ein, und die Schizogonie wiederholt sich. Die morphologischen Veränderungen bei der Schizogonie habe ich früher beschrieben und in Fig. 1—6 der Tafel dargestellt.

Damals habe ich, ebenso wie frühere Untersucher, angenommen, daß die Schizogonie in den Erythrocyten der Eidechse erfolgt. Dieser Irrtum wird dadurch begünstigt, daß die infizierten Endothelzellen sich häufig loslösen und in den Blutstrom geraten und daß der Charakter der einen Schizonten umschließenden Zelle morphologisch meist nicht festzustellen ist. Durch seine Entwicklung im Endothel der Blutgefäße wahrt *Karyolysus* noch völlig den allgemeinen Coccidiencharakter des Parasitismus in epithelialen Geweben, und der Blutparasitismus gewinnt hiermit einen engen Anschluß an die Fälle von Coelomparasitismus, die wir bei verwandten Formen (manchen *Adelea*-Arten) finden.

Während sich die Entwicklung in der Eidechse zu Anfang vorwiegend in der Leber abspielt, breitet sich die Infektion bald durch die von dem Blutstrom mitgeführten Merozoiten und die in losgelösten Endothelzellen enthaltenen Schizonten durch den ganzen Körper aus. Wir finden die Schizogoniestadien dann überall häufig, wo ausgedehnte Kapillarsysteme vorhanden sind.

Erst wenn nach etwa sechswöchiger Dauer der Infektion die Schizogonie zur Bildung geschlechtlich differenzierter Merozoiten führt (Fig. 7 und 8 a. a. O.), wird *Karyolysus* zu einem Parasiten der Blutkörperchen. Nur die jungen Gametocyten dringen in Erythrocyten ein und verharren dort eingekapselt unverändert, bis sie in den Darm einer blutsaugenden Milbe gelangen oder zugrunde gehen.

Im Darme der Milbe *Liponyssus saurarum* erfolgt Konjugation, Microgametenbildung und Befruchtung in der früher geschilderten Weise (Fig. 9—14). Nach meiner Darstellung sollte der befruchtete Macrogamet sich in gleicher Weise, wie dies bei den Malariaparasiten, bei *Leucocytozoon* und angeblich auch bei *Hepatozoon perniciosum* geschieht, in einen Ookineten verwandeln. Hier enthält der Zeugungskreis, wie sich herausgestellt hat, eine Lücke. Die auf die Befruchtung folgenden Stadien, die ich schon bei meiner früheren Untersuchung gesehen, aber aus Gründen, deren Erörterung hier zu weit führen würde, nicht richtig gedeutet habe, sind in den Textfiguren 1—5 meiner ausführlichen Arbeit über *K. lacertae* (Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamte, Bd. 45, 1913) dargestellt. Der befruchtete Macrogamet wird zu einer Oocyste und wächst stark heran (Textfig. 1 a. a. O.): der Kern bildet sich zu der bei den Coccidien allgemein verbreiteten Befruchtungsspindel um, die das Chromatin in Form langer fadenartiger Chromosomen enthält (Fig. 2); die langen Chromatinfäden werden zu kurzen plumpen Chromosomen, die sich spalten und deren Spaltheilften auseinanderrücken (Fig. 3 und 4). Bei einer anderen *Karyolysus*-Art habe ich jetzt nachweisen können, daß diese erste Teilung der Sporogonie ein Reduktionsteilung ist (den gleichen Nachweis hat schon vorher DOBELL bei *Aggregata* erbracht). Die hier zur Beobachtung kommenden plumpen Chromosomen sind also tatsächlich Chromosomenpaare, und die vorhergehende Befruchtungsspindel stellt das Stadium der Chromosomenkonjugation dar und entspricht somit dem Synapsisstadium in den Eizellen der Vielzelligen²⁾. Damit ist die Bedeutung der bisher rätselhaften Be-

²⁾ Vgl. die ausführliche Darstellung in meiner Arbeit: Los Hemococcidios de los Lacertidos, 1ª parte. Trabajos del Mus. N. de Ciencias Naturales, Ser. Zoológica, Num. 40, Madrid 1919. Die Arbeit wird in deutscher Sprache im Arch. f. Protistenk. erscheinen.

fruchtungsspindel der Coccidien verständlich geworden. Da die Befruchtungsspindel bei allen Coccidien zur Beobachtung kommt, ergibt sich, daß bei allen Coccidien die Chromatinreduktion bei der ersten auf die Befruchtung folgenden Teilung vor sich geht.

Auf die Reduktionsteilung folgen bei *K. lacertae* weitere Kernteilungen (Textfig. 5 a. a. O.), und die Sporogonie führt schließlich zur Entstehung jener großen wurmförmigen Gebilde, die ich früher als Ookineten angesprochen habe. Diese Würmchen dringen, wie seinerzeit beschrieben, in die Eier der Milbe ein und werden dort zu Sporocysten, die bei ihrer weiteren Entwicklung in zahlreiche Sporozoiten zerfallen (Jahrg. 1912, Taf. XIX, 16—19).

Wir finden uns hier also vor der merkwürdigen Tatsache, daß die beiden Abschnitte der Sporogonie, die wir ja bei den meisten Coccidien beobachten, bei *Karyolysus* auf zwei Wirte verteilt sind: die Sporoblastenbildung erfolgt in der Muttermilbe, die Sporozoitenbildung in der Tochtergeneration. Diese Besonderheit wird bei *Karyolysus* dadurch ermöglicht, daß hier das Sporoblastenstadium in einer beweglichen Form auftritt; ich bezeichne diese den Sporoblasten der anderen Coccidien entsprechenden Würmchen als Sporokineten.

Durch den hier dargestellten Verlauf der Sporogonie tritt *Karyolysus* in eine überraschend nahe verwandtschaftliche Beziehung zu *Hepatozoon*, der bei Säugetieren vorkommenden Hämococcidien-gattung. Der Unterschied in der sporogonischen Entwicklung liegt nur darin, daß diese bei *Hepatozoon*, weil hier kein bewegliches Sporoblastenstadium vorhanden ist, vollständig in der Muttermilbe verläuft.

2. *Schellackia* nov. gen.

Die von mir in den Eidechsen beobachteten *Schellackia*-Arten sind dadurch ausgezeichnet, daß von ihnen nur ein einziges Entwicklungsstadium im Blute vorkommt; und zwar ist dies, im Gegensatz zu allem, was wir bisher von den blutbewohnenden Sporozoen wissen, das Stadium der Sporozoiten. Übereinstimmend geht bei allen Arten die ganze Entwicklung im Mitteldarm der Eidechsen vor sich. Als Beispiel für den Zeugungskreis wähle ich eine Art, die ich bei *Acanthodactylus vulgaris* und *Psammodromus hispanicus* gefunden habe, und die ich nach dem Direktor des Museo Nacional de Ciencias Naturales in Madrid, wo ich jahrelang gastfreundschaftliche Aufnahme gefunden habe, *Schellackia bolivari* nenne.

Die in den Mitteldarm der Eidechse gelangten Sporozoiten dringen in eine Epithelzelle ein (Taf. VII, Fig. 1) und wachsen dort

zu Schizonten heran (Fig. 2 u. 3). Während des Wachstums erfolgt die Kernvermehrung durch wiederholte Zweiteilungen. Aus dem Schizonten gehen etwa 10—16 Merozoiten hervor (Fig. 4). Die infizierte Epithelzelle geht zugrunde und tritt in die Darmlöhle aus, so daß die Merozoiten vielfach schon vor dem Ausschlüpfen in das Darmlumen gelangen. Dadurch wird die Ausbreitung der Infektion durch die ganze Länge des Mitteldarmes gefördert. Die freien Merozoiten dringen in neue Epithelzellen ein (Fig. 5a), und die Schizogonie wiederholt sich.

Nach drei bis vier Wochen — je nach den Temperaturen, denen die Eidechsen ausgesetzt sind — entstehen die geschlechtlich differenzierten Formen. Die Agamogonie hört auf, und alle Merozoiten werden zu Macrogameten oder Microgametocyten. Diejenigen Merozoiten, die zu Microgametocyten werden, entwickeln sich weiter in den Epithelzellen (Fig. 5b). Während des Wachstums erfolgt auch bei der Microgametenbildung — wie bei der Agamogonie — die Kernvermehrung durch wiederholte Zweiteilungen (Fig. 6 u. 7). Wenn eine große Zahl von Kernen gebildet ist, entstehen unter Zurücklassung eines großen Restkörpers in bekannter Weise zahlreiche schlanke zweigeißelige Microgameten (Fig. 8).

Sehr bemerkenswert ist das Verhalten derjenigen Merozoiten, die sich zu weiblichen Formen entwickeln. Sie wandern nämlich in der Regel — Ausnahmen kommen vor — durch das Epithel in die subepitheliale Bindegewebsschicht über (Fig. 5c). Dort setzen sie sich fest und wachsen zu Macrogameten heran (Fig. 9 u. 10). Die reifen Macrogameten werden dort von den Microgameten aufgesucht (Fig. 8a) und befruchtet. Nach der Befruchtung scheidet der Macrogamet eine dünne, aber besonders anfangs ziemlich widerstandsfähige Hülle aus. Dann bildet der Kern die Befruchtungsspindel (Fig. 11), es folgt die Reduktionsteilung (Fig. 12) und auf diese noch zwei weitere Teilungen, so daß es zur Entstehung von im ganzen acht Kernen kommt (Fig. 13). Ohne daß eine Sporenbildung erfolgt, sprossen die Sporoziten hervor. Die reife Cyste enthält daher acht Sporoziten neben einem Restkörper (Fig. 14), ein Verhalten, das wir auch bei den Coccidiengattungen *Pfeifferinella* und *Caryospora* kennen.

Durch die subepitheliale Lage der Cysten wird verhindert, daß diese in das Darmlumen ausgestoßen und mit dem Kot der Eidechse in die Außenwelt befördert werden. Sehr bald nach ihrer Ausbildung verlassen die Sporoziten die Cystenhülle. Sie können nun entweder unmittelbar in eine Blutkapillare eindringen und auf

diese Weise in den Blutkreislauf gelangen, wo sie sich in einem Erythrocyten festsetzen (Fig. 15a u. 16a), oder sie werden bei ihrer Wanderung durch das Gewebe von einem der dort zahlreich vorhandenen Lymphocyten aufgenommen und von diesem häufig gleichfalls in den Blutkreislauf befördert (Fig. 15b u. 16b). Auch die von den Lymphocyten einverleibten Sporozoiten bleiben darinnen wohlbehalten. Es ist sehr merkwürdig, daß wir im Blute von *Acanthodactylus* die Lankesterellen stets in Erythrocyten antreffen, während sie bei *Psammodromus* in den roten Blutkörperchen äußerst selten sind und sich fast ausschließlich in Lymphocyten finden.

In den Erythrocyten liegen die Sporozoiten in der gleichen langgestreckten Gestalt, die ihnen auch im freien Zustande eigen ist (Fig. 16a u. 17). In ihrem kreisrunden Kern liegen die Chromatinkörnchen teils peripher, teils zu einem etwas größeren zentralen Chromatinklumpen vereinigt. Vor und hinter dem Kern findet sich eine Reservestoffvakuole mit homogenem Inhalt. In all diesen Punkten stimmen die Parasiten mit denjenigen Formen überein, in denen auch *Lankesterella minima* in den Froschblutkörperchen auftritt. Sie sind auch von gleicher Größe und morphologisch überhaupt nicht von letzteren zu unterscheiden. Es ist daher kein Zweifel, daß auch bei *L. minima* die in den Blutkörperchen vorkommenden Stadien Sporozoiten sind.

Als Überträger von *Schellackia bolivari* dient die gleiche Milbe, *Liponyssus saurorum*, die uns auch als zweiter Wirt von *Karyolysus* bekannt ist. Die Verdauung der Milbe ist intrazellulär. Die in den Darm der Milbe geratenen Erythrocyten der Eidechse werden von den phagocytären Darmzellen aufgenommen, und auf diese Weise gelangen auch die *Schellackia*-Sporozoiten in das Innere dieser Zellen (Fig. 17 und 18). Die Blutkörperchen werden verdaut, und die Parasiten häufen sich in den Zellen an (Fig. 19). Sie liegen dort in mehr gedrungener Gestalt; sie können etwas heranwachsen, machen aber sonst in der Milbe keinerlei Veränderungen durch. Wird eine solche infizierte Milbe von einer Eidechse gefressen, dann werden die Sporozoiten im Mitteldarme frei, dringen in das Epithel ein (Fig. 1), und die Entwicklung in der Eidechse beginnt von neuem.

Trotz der nahen verwandtschaftlichen Beziehung zu *Lankesterella minima* — die ich in diesem kurzen Überblick nur habe andeuten können — habe ich die Arten mit dem hier dargestellten Entwicklungsgang nicht zu der Gattung *Lankesterella* gestellt, weil HARTMANN in einer Diskussionsbemerkung zu meinem Vortrage von

einer Untersuchung NÖLLER's Mitteilung gemacht hat, die in Bd. 41 des Arch. f. Protistenk. erscheinen wird, und in der festgestellt wird, daß bei *L. minima* die Sporogonie zur Entstehung von mehr als 8, meist 16, Sporozoiten führt. Im übrigen wird nach HARTMANN in dieser Arbeit auch für *Lankesterella* die Zugehörigkeit zu den Eimeriden nachgewiesen.

Es sind eine ganze Reihe von Gesichtspunkten, die wir aus dem Entwicklungsgang von *Schellackia bolivari* für das Verständnis des Blutparasitismus im allgemeinen gewinnen. Von den beiden natürlichen Gruppen, in die die Coccidien zerfallen, den Adeleiden und Eimeriden, waren uns bisher nur Vertreter der ersteren als Blutparasiten bekannt; hier lernen wir zum ersten Male eine echte Eimeride als Blutparasiten kennen. Während bei den blutbewohnenden Coccidien *Haemogregarina*, *Karyolysus* und *Hepatozoon* der Schluß begründet erscheint, daß der ursprüngliche Wirt der evertibrate ist, spielt sich bei *Schellackia* und *Lankesterella* der Übergang eines Darmbewohners des Wirbeltieres zum Blutparasitismus sozusagen vor unseren Augen ab. Bei *Schellackia* erscheint der Blutparasitismus noch in seinen ersten Anfängen; die ganze Entwicklung erfolgt noch im Darms, und der Übertritt der Sporozoiten ins Blut bahnt nur einen neuen Weg zur Übertragung der Infektion auf ein anderes Individuum an. Bei *Lankesterella* ist der Blutparasitismus schon weiter entwickelt; denn hier ist die Entwicklung — ob ganz oder teilweise, steht noch nicht fest — bereits in das Endothel der Blutgefäße verlegt.

Ich habe mich schon früher („Die Hämogregarinen“ in Prowazek's Handb. d. Path. Protoz., 1912) dahin ausgesprochen, daß es auch blutbewohnende Coccidien geben wird, deren Entwicklung ganz und gar im Wirbeltierwirt verläuft, und ich habe einen derartigen Entwicklungsgang gerade bei *Lankesterella* vermutet. Ähnliches haben HARTMANN und CHAGAS bei einigen Schlangenparasiten angenommen. Bei *Lankesterella* hat sich meine Vermutung jetzt als richtig erwiesen, und ein neues Beispiel dieser Entwicklungsweise stellt die Gattung *Schellackia* dar. Die Milbe dient bei *Schellackia* lediglich als mechanischer Überträger; für den Entwicklungsgang der Art ist sie völlig unbeträchtlich. Ich habe die Infektion auch unter Ausschaltung der Milbe durch Verfütterung von Leberstücken infizierter Eidechsen auf gesunde Tiere übertragen können.

Das Verhalten von *S. bolivari* gibt uns schließlich auch einen Fingerzeig, wie es zusammenhängt, daß zwar die meisten Hämococcidien Parasiten der Erythrocyten sind, daß uns manche Arten

aber als Bewohner von Leucocyten entgegentreten. Wir haben festgestellt, daß *S. bolivari* in einem Wirtstier (*Acanthodactylus*) in den Erythrocyten, im anderen (*Psammodromus*) in den Lymphocyten vorkommt. Daß es sich wirklich in beiden Wirten um die gleiche Parasitenart handelt, wird dadurch bewiesen, daß ich den Parasiten von der einen Eidechsenart auf die andere habe übertragen können. Offenbar ist die Infektion von *Psammodromus hispanicus*, der seiner Lebensweise nach mit *Acanthodactylus vulgaris* vielfach vergesellschaftet ist, jüngeren Ursprungs und stammt von der letzteren Art her. In *Psammodromus* ist die gegenseitige Anpassung von Wirt und Parasit noch weniger vollkommen, und das Auftreten der Sporoziten löst noch eine Lymphocytenreaktion aus. Es ist klar, daß das regelmäßige Auftreten der zur Verbreitung auf neue Wirte dienenden Stadien im peripheren Blute gesicherter ist, wenn die Parasiten sich in den Erythrocyten einnisten.

Zweite wissenschaftliche Sitzung am 16. Dezember 1919.

H. BISCHOFF: Zur Stammesgeschichte der Mutillen.

P. MATSCHIE: Vorlegung einer Arbeit von PFITZENMAYER über Bastardierung bei Cavicorniern.

—: Neues über kaukasische Steinböcke.

R. HARTMEYER: Über Evisceration bei Ascidien.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin](#)

Jahr/Year: 1919

Band/Volume: [1919](#)

Autor(en)/Author(s): Reichenow Eduard

Artikel/Article: [Der Entwicklungsgang der Hämococcidien Karyolysus und Schellackia nov. gen. 440-447](#)