

Über die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen.

Von

Dr. W. Schewiakoff,

Privatdocent an der Universität Heidelberg.

Mit Tafel XX und XXI.

Die in verschiedenen wirbellosen Thieren lebenden Gregarinen zeigen bekanntlich häufig deutliche Bewegungserscheinungen, welche zuweilen recht energisch sind. Diese Bewegungen sind von zweierlei Art. Wir unterscheiden erstens Gestaltsveränderungen und partielle Kontraktionen am Körper der Gregarinen, welche unter Umständen von Ortsbewegungen begleitet sein können; zweitens ausgesprochene Vorwärtsbewegungen, bei welchen die Gregarine, mit dem Vorderende vorangehend, in der Richtung ihrer Längsachse sich stetig und langsam fortschiebt, ohne dass Gestaltsveränderungen an ihr wahrzunehmen sind.

Über die Ursache der ersterwähnten Bewegungserscheinungen stimmen die Ansichten der meisten Forscher überein. Die Gestaltsveränderungen werden durch die Kontraktilität des Körperplasmas erklärt; die trägen und unregelmäßigen Ortsveränderungen der Monocystideen zum Beispiel entsprechen der Bewegungsart einiger Flagellaten (Eugleninen, und zum Theil Astasiinen und Menoidinen), wenn die letzteren ihre Geißel abgeworfen haben, und sind auf dieselbe Ursache zurückzuführen. Die Bewegungsvorgänge der zweiten Art, obgleich seit circa 100 Jahren bekannt, haben bis jetzt noch keine befriedigende Erklärung gefunden.

Der Versuch ihrer Erklärung ist überhaupt nur von einzelnen Forschern unternommen worden. Die Ansicht RAY LANKESTER'S¹, dass die Vorwärtsbewegung der Gregarinen durch leichte, jedoch beständige

¹ E. RAY LANKESTER, Remarks on the structure of the Gregarinae and on the development of Gregarina (Monocystis) Sipunculi Köll. Quart. Journ. of microsc. Sc. Tom. XII. 1872. p. 342—354.

Undulationen der Körperränder bewirkt werde, ist nicht stichhaltig, und bereits von BÜTSCHLI¹ und SCHNEIDER² zurückgewiesen worden. Noch weniger befriedigend ist die Ansicht FRENZEL'S³. Nach ihm soll die Nahrungsaufnahme bei den Gregarinen »eine anziehende Funktion ihres Protoplasmas« sein, welche nicht nur auf endosmotischer, sondern auch auf chemischer (?) Thätigkeit beruht. Diese Thätigkeit könne in das Protomerit verlegt werden, »derartig, dass die aufzunehmenden Stoffe und das Protoplasma eine Anziehung auf einander ausüben, die das Thier wie ein Magnet nach vorwärts treibt, bis zu einem Punkte, wo jene Stoffe in großer Menge angehäuft sind«. Ferner soll hierbei wahrscheinlich Wasser vorn aufgenommen, und hinten in langsamem Strome abgegeben werden, wodurch die vorwärts treibende Kraft noch vermehrt werde. Demnach erwiesen sich die Gregarinen als die einzige Thierklasse, deren Ortsveränderungen auf keine Weise erklärt werden konnten, so dass letztere völlig räthselhaft erschienen. Die im Nachfolgenden mitgetheilten Untersuchungen beziehen sich nur auf die zweite Art der Bewegung, d. h. auf das gleichmäßige Fortgleiten der Gregarinen.

Ganz zutreffend wurde die Vorwärtsbewegung der Gregarinen von BÜTSCHLI in seinem Protozoenwerke (l. c. p. 549) mit der der Diatomeen verglichen, an welche sie im Allgemeinen sehr erinnert. Der Unterschied in der Bewegung beider liegt bloß darin, dass die Gregarinen immer nur in einer Richtung fortgleiten, wogegen die Diatomeen bald vor-, bald rückwärts sich bewegen. Ferner zeigen die Gregarinen bei ihrer Vorwärtsbewegung nicht das charakteristische Hin- und Herwackeln bezw. die zitternden Bewegungen, welche den Diatomeen eigen sind. Bekanntlich ergaben die wichtigen und interessanten Untersuchungen, welche BÜTSCHLI und LAUTERBORN⁴ gemeinschaftlich an Diatomeen anstellten, dass die Bewegung der letzteren durch austretende Gallertfäden verursacht wird, eine Erscheinung, welche bereits KLEBS⁵ bei den Desmidiaceen beobachtet hat. Es lag nun die Vermuthung sehr nahe, dass die Vorwärtsbewegung der Gregarinen durch analoge

¹ O. BÜTSCHLI, BRONN'S Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Protozoa. Bd. I. 1880—1882. p. 549.

² A. SCHNEIDER, Contributions à l'histoire des Grégarines des invertébrés de Paris et de Roscoff. Arch. de zool. expérim. et génér. T. IV. 1875. p. 521.

³ J. FRENZEL, Über einige argentinische Gregarinen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXVII. N. F. XX. p. 289—290.

⁴ O. BÜTSCHLI, Über die Bewegung der Diatomeen. Verhandl. d. naturh. med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. IV, Heft 5. p. 580—586.

⁵ G. KLEBS, Über die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Untersuchungen a. d. botan. Institut Tübingen. Bd. II, Heft 2. p. 333—448.

Vorgänge bedingt sei. Diese Annahme schien noch mehr berechtigt in Folge einer Beobachtung, welche von BÜTSCHLI im Jahre 1880 zum ersten Male gemacht wurde. Er sah nämlich, dass dem Hinterende einer in Bewegung begriffenen *Clepsidrina ovata* mehrere Reihen feinsten Körnchen anhafteten. Diese Beobachtung ließ Herrn Professor BÜTSCHLI vermuthen, dass auch die fortschreitende Bewegung der Gregarinen durch Abscheidung von Gallerte am Hinterende hervorgerufen werde. Auf sein Anrathen unternahm ich es daher diese Vermuthung, deren er gelegentlich in seinen Vorträgen Erwähnung that, genauer zu prüfen, um so mehr als mir zur Zeit sehr günstiges Material zur Verfügung stand.

Als Untersuchungsobjekt diente *Clepsidrina munieri* Schneid. aus *Chrysomela haemoptera* L., welchen Käfer das zoologische Institut von Herrn Geheimen Medicinalrath PFEIFFER in Weimar in größeren Mengen lebend erhielt. Diese Gregarine, obgleich bedeutend kleiner als die gemeine *Clepsidrina blattarum* Sieb., eignete sich sehr zu den Versuchen, da sie erstens in sehr großer Zahl auftrat, und zweitens sich sehr energisch bewegte.

Die im Nachfolgenden zu schildernden Beobachtungen wurden sämmtlich an dieser Art gemacht. Ich möchte aber hierzu bemerken, dass spätere Untersuchungen an *Clepsidrina blattarum* Sieb. aus *Periplaneta orientalis*, *Clepsidrina polymorpha* Hamm. aus der Larve von *Tenebrio molitor* und *Stylorhynchus longicollis* Schneid. aus *Blaps* sp. aus Algier, genau dieselben Resultate ergaben, und demnach die Bewegung aller genannten Formen auf die gleiche Ursache zurückzuführen ist.

Die Beobachtungen wurden nach folgender Methode angestellt: In der zur Untersuchung von Entoparasiten bei uns gebräuchlichen Eiweißlösung (20 ccm Hühnereiweiß, 4 g Kochsalz und 200 ccm Wasser) wurde chinesische Tusche oder Karmin so lange verrieben, bis die Flüssigkeit eine intensiv schwarze, bezw. dunkelrothe Färbung angenommen hatte.

Statt der Eiweißlösung kann mit demselben Erfolge auch 4%ige Kochsalzlösung verwendet werden. Ein Tropfen dieser Flüssigkeit wurde auf den Objektträger gebracht, eine Anzahl Gregarinen in denselben gesetzt und mit einem Deckglase bedeckt, welches zur Vermeidung jeder Pression mit Wachsfüßchen versehen war.

In diesem Medium beginnen die Gregarinen meist nach kurzer Zeit sich zu bewegen, obgleich manche erst nach längerer Zeit oder auch gar nicht in Bewegung gerathen. Während der Bewegung sieht man bei schwacher Vergrößerung (ca. 30), dass die Gregarine gleichsam

eine helle Spur hinterlässt, welche gegen die sie umgebende, gefärbte Flüssigkeit scharf abgegrenzt ist (Taf. XXI, Fig. 4). Da andere Protozoen, wie Amöben, Flagellaten und Infusorien unter gleichen Umständen keine Spur des zurückgelegten Weges hinterlassen, so ist es einleuchtend, dass der oben erwähnte helle Streifen durch irgend eine Substanz, welche die Gregarine ausscheidet, bedingt sein muss. Die hinterlassene Spur zeigt deutlich den zurückgelegten Weg; letzterer ist meist zuerst geradlinig, um dann oft in eine Kurve überzugehen.

Trifft die Gregarine auf ein Hindernis, so steht sie einige Zeit still; es tritt dann eine Knickung am Körper der Gregarine auf, worauf die Bewegung in einer neuen, durch die Knickung des Vorderendes vorgezeichneten Richtung fortgesetzt wird.

Beobachtet man eine stillliegende Gregarine bei stärkerer Vergrößerung (100—200), so bemerkt man, dass die Tusche- resp. Karminkörnchen sich in lebhaftem Tanz (Molekularbewegung) befinden. Die Bewegung der Gregarine wird dadurch eingeleitet, dass die in ihrer unmittelbaren Umgebung befindlichen Körnchen längs der Gregarine von vorn nach hinten zu strömen beginnen. Sie sammeln sich am hinteren Körperende an, wo sie zu einem meist kegelförmigen Klumpen zu verkleben scheinen. Jetzt erst beginnt die Vorwärtsbewegung der Gregarine in einer der Körnchenströmung entgegengesetzten Richtung, und gleichzeitig damit das Auftreten des hellen Streifens am Hinterende des Protisten. Bei genauerem Zusehen bemerkt man in dem Streifen mehrere Längsreihen von Tuschekörnchen, welche letztere den Eindruck hervorrufen, als wären sie auf der Oberfläche eines dünnen hyalinen Fadens angeklebt (Taf. XX, Fig. 4—5). Solche Körnchenreihen, welche zuweilen ganze Bündel zu bilden scheinen, kann man auf größere Strecken hin verfolgen. Bei geradliniger Bewegung der Gregarine erscheinen sie vollkommen gerade gestreckt (Taf. XX, Fig. 1—2; Taf. XXI, Fig. 3), und nehmen fortdauernd an Länge zu, indem ihnen von vorn her, d. h. vom Hinterende der Gregarine, neue Körnchen angelagert werden. Öfters bemerkt man ein plötzliches Zucken einzelner Körnchenreihen, von einer beliebigen Stelle aus, wobei dann die Körnchen häufig statt einer geradlinigen, eine wellenförmige Anordnung zeigen, und von der Gregarine eine Zeit lang nachgeschleppt werden. Diese Erscheinung ruft vollkommen den Eindruck hervor, als ob ein Faden, an dessen einem Ende gezogen wird, während das andere befestigt ist, plötzlich reißt, und das losgerissene Stück sich nun in der Zugrichtung fortbewegt. Es lag daher die Vermuthung nahe, dass von der Gregarine während der Bewegung dünne, homogene Fäden ausgeschieden werden, welche aus einer klebrigen Gallerte bestehen

müssen, da die Tushekörnchen ihnen fest anhaften. Die Lichtbrechung dieser hyalinen Fäden muss der des Wassers, resp. der Eiweißlösung ganz nahe kommen, da sie in diesen Medien nicht direkt wahrnehmbar sind, und erst durch die Beimengung gefärbter, kleinster Partikel zur Beobachtung kommen.

Es gelang mir auch das Vorhandensein derartiger hyaliner Fäden nachzuweisen. Eine Anzahl Gregarinen wurden auf dem Objektträger in 1%iger Kochsalzlösung mit Karmin in die Feuchtkammer gebracht. Nach etwa zwei bis drei Stunden wurde das Präparat herausgenommen, und man konnte nun bemerken, dass diejenigen Gregarinen, welche in lebhafter Bewegung gewesen waren, einen homogenen Streifen hinterließen, den man unter schwacher Lupenvergrößerung oder sogar mit bloßem Auge sehen konnte. Durch solche, mit dem Deckglas bedeckte Präparate wurde vorsichtig Wasser durchgeleitet, wodurch die in der Kochsalzlösung suspendiert gewesenen Karminkörnchen fortgeschwemmt wurden; nur die oben beschriebenen, in Reihen angeordneten Körnchen, welche in der von der Gregarine hinterlassenen Spur liegen, blieben zurück. Betrachtet man diese Körnchenreihen bei sehr starker Vergrößerung und sehr enger Blende, so sieht man, wenn auch nur undeutlich, dünne gallertartige Fäden, welchen die Karminkörnchen anhaften. Bedeutend deutlicher treten aber diese Gallertfäden hervor, wenn man das Präparat mit Methylviolett intensiv färbt, und dann mit Wasser auswäscht. Dann erscheinen die Fäden violett und heben sich deutlich von den anhaftenden rothen Karminkörnchen ab. Die meisten Gallertfäden sind gerade gestreckt und verlaufen einzeln oder sind zu Bündeln verklebt, andere sehen wie aus dem Verband mit den übrigen gelöst, zerrissen und geschlängelt aus. Einzelne solcher Fäden aus dem Gallertstiel einer in Bewegung gewesenen Gregarine sieht man auf Taf. XXI, Fig. 5, einer mikrophotographischen Aufnahme (Apochr. homog. Imm. 2 mm, Projektionsoc. 4, ZEISS). Um recht gute Präparate von solchen Gallertfäden zu bekommen, ist eine gewisse Sorgfalt beim Präparieren nothwendig. Besonders günstige Objekte sind Gregarinen, welche sich in gerader Linie bewegt haben. Damit die zarten Gallertfäden möglichst intakt bleiben, und nicht durch Strömungen zerrissen oder aus ihrer natürlichen Lage gebracht werden, muss man beim Auswaschen das Wasser in der Bewegungsrichtung der Gregarine vorsichtig durchleiten. Nachdem auf solche Weise die Kochsalzlösung mit den darin enthaltenen Karminkörnchen durch Wasser ersetzt worden ist, empfiehlt es sich vor dem Färben die Gallertfäden mit Sublimat zu fixiren, wodurch noch bessere Bilder erzielt werden.

Durch die eben beschriebenen Beobachtungen kann das Vorhanden-

sein von Gallertfäden, welche bei der Vorwärtsbewegung der Gregarine von derselben ausgeschieden werden, als bewiesen gelten. Da nun solche Fäden nur bei den vorwärtsschreitenden Gregarinen auftreten, die ruhenden hingegen derselben vollkommen entbehren, so ist es zweifellos, dass in der Bildung dieser Bündel von Gallertfäden die Ursache der Bewegung der Gregarinen zu suchen ist.

Es erschien nun sehr wünschenswerth auch bei lebenden Exemplaren diese Gallertfäden nachzuweisen. Zu diesem Zwecke waren natürlich sehr starke Vergrößerungen erforderlich, und da bei diesen die Tusche- oder Karmintheilchen zu grob erschienen, so sah ich mich nach einer färbenden Substanz um, deren einzelne Partikel noch feiner in der Flüssigkeit vertheilt wären. Unter allen von mir erprobten Substanzen erwies sich die auf Empfehlung von Professor BÜRSCHLI versuchte, natürliche Sepia am geeignetsten; um sie frei von allen Beimengungen zu haben entnahm ich sie direkt dem Tintenbeutel von *Sepia officinalis*, wusch sie sorgfältig mit Wasser aus und filtrirte. Die Körnchen sind so fein, dass sie durch das Filter gehen; dem Filtrat setzte ich das gleiche Quantum 2⁰/₀iger Kochsalzlösung hinzu. Unter dem Mikroskop erscheint die dunkelbraune Flüssigkeit bei schwachen und mittelstarken Vergrößerungen gleichmäßig homogen; erst bei starken Vergrößerungen lassen sich Körnchen darin unterscheiden. Bringt man die Gregarine in diese Flüssigkeit, so beginnt die Bewegung nie sofort, wie dies in Tusche oder Karmin bisweilen der Fall ist, sondern stets erst nach einiger Zeit, zuweilen sogar erst nach 15 Minuten.

Bevor ich über die Erscheinungen spreche, welche bei der Bewegung der Gregarine in diesem Medium wahrzunehmen sind, will ich Einiges über die Struktur der Körperoberfläche von *Clepsidrina munieri* mittheilen. Bekanntlich wird die Cuticula der Clepsidrinen als längsgestreift beschrieben; bei starken Vergrößerungen, und besonders auf optischen Querschnitten, kann man sich leicht davon überzeugen, dass die Längsstreifung durch konvex vorspringende Wülste — Rippenstreifen (Taf. XX, Fig. 7 r), welche mit dazwischen liegenden sehr schwachen Furchen (f) alterniren, bedingt wird. Diese Längsfurchen verlaufen meridional, konvergiren gegen einander nach dem hinteren Körperpole zu (Taf. XX, Fig. 5), treffen aber daselbst nicht in einem Punkte zusammen. Sehr viele Furchen vereinigen sich in der Nähe des hinteren Körperpoles bogenförmig je zwei mit einander, andere dagegen gehen in spitzem Winkel in einander über, wie aus Taf. XX, Fig. 6 zu ersehen ist.

Betrachtet man nun die Gregarine in mit *Sepia* versetzter Kochsalzlösung bei sehr starker Vergrößerung (ZEISS, Apochr. 2 mm, Oc. 12

und 48), indem man auf die Oberfläche einstellt, so sieht man deutlich, wie sich die feinen Sepiakörnchen längs den Furchen von vorn nach hinten zu bewegen beginnen. Um diese Erscheinung mit Deutlichkeit beobachten zu können, muss das Deckglas der Oberfläche der Gregarine direkt aufliegen, ohne die letztere jedoch im geringsten zu drücken. Stellt man nun auf das hintere Körperende ein, so sieht man, besonders wenn die Gregarine bereits in Bewegung begriffen ist, bei enger Blende von den Furchen aus nach hinten verlaufende, ganz dünne Gallert- oder Schleimfäden, welchen feine Sepiakörnchen (Taf. XX, Fig. 7 *gf*) anhaften.

Das Bewegungsphänomen wird hier durch dieselben Erscheinungen eingeleitet, welche wir bereits oben beschrieben haben: die von vorn längs den Furchen herabgleitenden Körnchen sammeln sich zunächst am hinteren Körperende zu einem Klumpen an; dieser wird aber nicht so groß, wie bei den in Tusche oder Karmin beobachteten Gregarinen. Erst einige Zeit hierauf beginnt die Vorwärtsbewegung, wobei in der ziemlich deutlich abgegrenzten zurückbleibenden Spur dünne Gallertfäden unterschieden werden können, denen kleine Sepiakörnchen anhaften. Demnach besteht diese, von der Gregarine hinterlassene Spur aus dünnen Gallertfäden, welche in ihrer Gesammtheit einen Gallertstiel bilden. Die Anordnung der Gallertfäden in diesem Stiele ersieht man am deutlichsten an optischen Längsschnitten. Auf solchen Bildern (Taf. XX, Fig. 5; Taf. XXI, Fig. 3) erkennt man, dass die Fäden nicht gleichmäßig durch den ganzen Stiel vertheilt sind. An den Rändern treten sie spärlicher auf und sind nach der Achse des Stieles zu immer enger gestellt, wobei sie öfters unter einander verkleben; dieses Verkleben der Fäden wird durch stärkere Ansammlung von Körnchen ersichtlich. In der axialen Region des Stieles selbst sieht man nur sehr wenige, oder gar keine Fäden (Taf. XXI, Fig. 2 und 4); die Körnchen, welche man dort sieht, befinden sich in lebhafter Bewegung. Letzteres deutet sicher darauf hin, dass die Körnchen hier nicht Fäden angeheftet sind, sondern sich frei in Flüssigkeit bewegen.

Demnach hätten wir uns die Bildung des Gallertstieles folgendermaßen zu denken. Die Gallertfäden werden von der ganzen Oberfläche der Gregarine in den Furchen (Taf. XX, Fig. 7 *f*), welche zwischen den konvex vorspringenden Rippenstreifen liegen¹, ausgeschieden und bilden in ihrer Gesammtheit einen gallertigen Hohlzylinder. Der Durchmesser desselben ist etwas kleiner als die größte Breite des Gregarinenkörpers. Nach dem Inneren des Cylindermantels zu werden

¹ Nach einer annähernd genauen Berechnung beträgt die Anzahl der Furchen bei *Clepsidrina munieri* etwa 500.

die Gallertfäden zahlreicher, und können sogar mit einander verkleben. Die innere, hohle Achse des Cylinders enthält nur wenige Fäden. Dieser Bau des Gallertstieles wird leichter verständlich, wenn wir die Oberflächenansicht des hinteren Körperendes einer Gregarine genauer betrachten (Fig. XX, Fig. 6). Wir finden dabei, dass im Centrum des Gallertstieles nur einzelne Fäden vorhanden sein können, da nur wenige Furchen bis an den hinteren Pol des Thieres reichen. Ferner sehen wir, dass die Fäden an Zahl nach außen zunehmen, und dort am dichtesten stehen, bezw. ausgeschieden werden müssen, wo die meisten Vereinigungsstellen von Furchen liegen.

Dass die Anordnung der Gallertfäden wirklich dieser Annahme entspricht, erkennt man übrigens an jeder bei der Bewegung der Gregarine hinterlassenen Spur, selbst bei mittelstarken Vergrößerungen (Taf. XXI, Fig. 3 u. 4). Die dunklen Streifen innerhalb der Spur, d. h. die Ansammlungen von Körnchen zeigen, dass an diesen Stellen eine große Anzahl von eng an einander gereihten und wahrscheinlich mit einander verklebten Gallertfäden liegen muss. Sehr bemerkenswerth ist die Anordnung dieser Körnchenansammlungen da, wo die Spur einen Übergang von einer geradlinigen zu einer krummlinigen (bogenförmigen) Bewegung zeigt. Hier sieht man (Taf. XXI, Fig. 4), dass die Körnchen an der inneren (konkaven) Seite der Spur dichter angeordnet und in der Länge gleichmäßiger vertheilt sind; auf der äußeren (konvexen) Seite dagegen sind sie auf mehr oder weniger große Häufchen vertheilt, zwischen denen helle Zwischenräume wahrzunehmen sind. Dieses Bild ist dadurch zu erklären, dass an der konkaven Seite die einzelnen Gallertfäden der Länge nach zusammengedrückt werden, so dass die ihnen anhaftenden Körnchen dichter an einander zu liegen kommen; an der konvexen Seite sind die Gallertfäden aus einander gezogen und an einzelnen Stellen gerissen, wodurch die Körnchen sich in einzelne Häufchen anordnen, zwischen welchen Lücken entstehen.

Was nun den eigentlichen Bewegungsvorgang anbetrifft, so haben wir uns denselben so zu denken, dass die Gregarine hyaline Gallert- resp. Schleimfäden von klebriger Beschaffenheit ausscheidet, welche bald erstarren; diese Fäden haften an der Fläche, auf welcher die Gregarine sich befindet. Der auf diese Weise gebildete Stiel wird durch fortwährende Ausscheidung von neuen Gallertmassen immer länger, und da er an die Unterlage fixirt ist, muss nothwendigerweise eine Vorwärtsbewegung der Gregarine erfolgen.

Demnach ist die Bewegung der Gregarinen keine aktive, welche durch besondere Bewegungsorgane hervorgerufen wird, sondern ist nur die unmittelbare Folge einer Ausscheidung von sehr zahlreichen

zum Theil verklebten gallertigen Fäden, die in ihrer Gesammtheit einen Gallertstiel bilden, an dem die Gregarine gleichsam wie eine Pflanze an ihrem Stiele emporwächst.

Stößt nun die Gregarine bei der Bewegung auf einen Widerstand, wie z. B. auf eine Luftblase, so stellt sie auf kurze Zeit die Bewegung ein; das Protomerit wird an den Gegenstand des Widerstandes angepresst, und der Körper der Gregarine erleidet eine Knickung nach einer Seite. Diese Knickung wird dadurch verursacht, dass die Gregarine in Folge der stetigen Gallertausscheidung nach vorn gedrängt, die Vorwärtsbewegung durch das Hindernis aber aufgehalten wird. Dieser doppelte Druck bewirkt nun die Knickung des elastischen Gregarinenkörpers. Die Gregarine schiebt sich nun an dem Hindernis vorbei, streckt sich wieder gerade aus, und setzt die unterbrochene Bewegung in einer neuen Richtung fort.

Etwas anders gestalten sich die Verhältnisse, wenn die Gregarine, ohne auf einen Widerstand zu stoßen, aus unbekanntem Gründen aus der geradlinigen Bewegung in eine krummlinige übergeht. In solchen Fällen bemerkt man jedes Mal, wenn die Bewegungsrichtung verändert wird, dass an der einen Seite der Gregarine eine Querfalte auftritt. Diese Querfalte (Einschnürung) kann so stark ausgebildet sein, dass der Körper der Gregarine eine Krümmung erfährt. Diese einseitige Einschnürung oder Verkürzung ist durch Kontraktion besonderer, unterhalb des Ektoplasmas gelegener, cirkulär verlaufender Muskelfibrillen (oder richtiger deren Anastomosen) zu erklären. Über den feineren Bau dieser kontraktile Elemente wird weiter unten die Rede sein. Die Gregarine wird aus der früheren Bewegungsrichtung nach der Seite hin abgelenkt, auf welcher die Einschnürung am Gregarinenkörper erfolgte. Bleibt die Einschnürung längere Zeit hindurch bestehen, so wird die Bewegung bogenförmig, ja sie kann sogar zu einer spiraligen oder schleifenförmigen werden. Wird die Einschnürung aufgehoben, d. h. die Gregarine wieder gerade gestreckt, so wird die Bewegung von Neuem geradlinig.

Diese Veränderung der Bewegungsrichtung wäre dadurch zu erklären, dass bei der Einschnürung der Gregarine die Gallertfäden nicht mehr gleichmäßig von der ganzen Körperoberfläche ausgeschieden werden.

Auf der Seite, wo die Einschnürung erfolgt, wird die Ausscheidung der Gallertfäden gehemmt, auf der entgegengesetzten Seite dagegen mehr Gallerte ausgeschieden werden. In Folge dieses ungleichmäßigen, so zu sagen einseitigen Wachsthums des Gallertstieles muss der letztere

sich krümmen, und die Gregarine nach der einen Seite gebeugt werden, wodurch die Bewegungsrichtung geändert wird.

Einen weiteren Beweis für diese Ausführungen liefert folgender interessante Fall, den ich gelegentlich beobachtet habe. Er betraf die Bewegung zweier in Konjugation begriffener Gregarinen, von denen das vordere Individuum bedeutend größer als das hintere war (Taf. XX, Fig. 3 u. 4). Dieselben lagen nicht in gerader Linie hinter einander, wie dies meist bei den Gregarinen der Fall ist, sondern bildeten einen stumpfen Winkel, wobei das hintere Individuum nicht am hintersten Ende des Deutomerits des vorderen Individuums, sondern etwas seitlich von demselben befestigt war. Sie waren in lebhafter Bewegung begriffen, welche einen bogenförmigen Verlauf zeigte (Taf. XX, Fig. 3 in der Richtung des Pfeiles). Diese Bewegung ist folgendermaßen zu erklären: Denken wir uns die vordere (größere) Gregarine allein in Bewegung, so würde sie durch den hinten austretenden Gallertstiel in der Richtung ihrer Längsachse vorwärts bewegt werden. Da nun die zweite (kleinere) Gregarine sich unter einem Winkel an das Hinterende der vorderen Gregarine ansetzt, so muss sie die Bewegungsrichtung der vorderen Gregarine beeinflussen. Das Hinterende der ersten Gregarine wird nämlich durch den Druck, den die zweite auf dasselbe ausübt, fortwährend nach einer Seite gedrängt werden, woraus naturgemäß eine bogenförmige Bewegung hervorgehen muss, und zwar nach der Seite, von welcher die zweite Gregarine sich unter einem Winkel ansetzt.

Wenn die hier gegebene Erklärung der bogenförmigen Bewegungsrichtung eine richtige ist, so muss diese Bewegung in eine geradlinige übergehen, sobald die beiden Individuen wieder in einer geraden Linie hinter einander lagen. In der That traf dieses bei den beobachteten Gregarinen ein: es erfolgte eine Knickung (Taf. XX, Fig. 4) im Protomerit des hinteren Individuums, wodurch die Längsachsen der beiden Individuen parallel gestellt wurden, und alsbald wurde die Bewegung eine geradlinige.

Was nun die Geschwindigkeit der Bewegung anbelangt, welche selbstredend wieder von der Geschwindigkeit abhängt, mit welcher die Gallerte ausgeschieden wird, so scheinen hier verschiedene Faktoren in Betracht zu kommen. Sie wechselt nicht nur bei verschiedenen Formen und in verschiedenen Medien, sondern auch bei ein und demselben Individuum zu verschiedenen Zeiten. Es fällt nicht schwer dieselbe zu berechnen. So legten Exemplare von *Clepsidrina munieri*, welche in sehr lebhafter Bewegung begriffen waren, den Weg von 4 mm in drei Minuten zurück; bei mittlerer Geschwindigkeit, welche am

häufigsten zu beobachten ist, brauchten sie zu demselben Wege neun bis zehn Minuten, bei langsamer Bewegung bis zu 25 Minuten. Ferner ist noch zu bemerken, dass öfters Individuen, die sich einige Zeit (bis zu zwei Stunden) in lebhafter Bewegung befunden hatten, dieselbe einstellten, ohne dabei zu Grunde zu gehen.

Wenn es demnach keinem Zweifel mehr unterlag, dass die Bewegung der Gregarinen durch Ausscheidung eines Gallertstieles verursacht wird, so war noch die Frage zu entscheiden, woher die Gallerte stammte, und auf welche Weise sie aus dem Körper der Gregarine hervortrat. Bevor ich zur Beantwortung dieser Fragen übergehe, will ich kurz berichten, was ich Neues über den feineren Bau des Gregarinenkörpers ermitteln konnte. Die Untersuchungen wurden an optischen und wirklichen Längs- und Querschnitten, sowie an Oberflächenansichten ausgeführt.

Bekanntlich lassen sich am Körper der Gregarinen eine relativ dicke Ektoplasmaschicht und zähflüssiges, körnchenreiches Entoplasma (Taf. XX, Fig. 8, 10 u. 12 *en*) unterscheiden. Am Ektoplasma selbst unterscheiden wir wieder zwei von einander gesonderte Schichten. Nach außen eine ziemlich dicke, scharf begrenzte und homogene Cuticula oder Pellicula (Taf. XX, Fig. 8 und 12 *c*), welche von der Oberfläche betrachtet die bereits beschriebene Längsstreifung (bestehend aus konvex vorspringenden Rippenstreifen und dazwischen liegenden Furchen) zeigt. Nach innen zu eine etwas stärkere Ektoplasmaschicht (Taf. XX, Fig. 8, 10 und 12 *ek*), an welcher ich bei einigen Exemplaren (Taf. XX, Fig. 8 *ek*) einen alveolären Bau beobachten konnte. An der Grenze zwischen Proto- und Deutomerit setzt sich diese letztere Ektoplasmaschicht nach dem Inneren des Gregarinenkörpers fort, und bildet die bekannte Scheidewand (Taf. XX, Fig. 12). Zwischen der Cuticula und dem Ektoplasma kann man bei den meisten Individuen noch eine helle, homogene Schicht (Taf. XX, Fig. 8, 10 und 12 *g*) wahrnehmen, welche sich aber nicht in die Scheidewand zwischen Proto- und Deutomerit (Taf. XX, Fig. 12) fortsetzt. Diese Schicht erscheint, wie gesagt, vollkommen homogen, und kann bei den einzelnen Individuen von verschiedener Dicke sein; sie kommt aber der darunter liegenden Ektoplasmaschicht nie an Stärke gleich. Wir werden später auf diese Schicht noch zurückkommen, und ich will nur bemerken, dass man sie an in Bewegung befindlichen Individuen nie vermisst.

Unterhalb des Protoplasmas, dicht an der Grenze des Entoplasmas gewahrt man circuläre Fibrillen (Taf. XX, Fig. 8 *m*), welche zuerst von VAN BENEDEN bei *Porospora gigantea*¹ gefunden, und später auch

¹ E. VAN BENEDEN, Sur la structure des Grégarines. Bullet. de l'Acad. royale de Belgique. 2. Série. T. XXXIII, 1872. p. 210—223.

von SCHNEIDER (l. c. p. 506—508) bei vier Gregarinenarten, darunter auch bei *Clepsidrina munieri* beschrieben wurden. VAN BENEDEN verglich sie ganz treffend mit den Muskelfibrillen der Infusorien, und beschrieb sie als aus kleinen, hinter einander liegenden, stark lichtbrechenden Körnchen bestehend. SCHNEIDER macht keine weiteren Angaben über feinere Strukturverhältnisse, fand aber, dass die Quersfibrillen durch Anastomosen mit einander verbunden sind, welche schief zur Längsachse des Körpers verlaufen. Durch diese schief verlaufenden Anastomosen bekommt die Schicht ein netzförmiges Aussehen.

Meine Untersuchungen bestätigen die Befunde von SCHNEIDER, doch gelang es mir noch Näheres über den feineren Bau der Fibrillen und ihrer Anastomosen zu ermitteln. Betrachtet man die Fibrillen in der Oberflächenansicht an etwas gepressten, jedoch lebenden Gregarinen, so kann man namentlich an den über dem durchsichtigen Kern liegenden Partien Folgendes erkennen: Die Fibrillen verlaufen in engen, scharf umrandeten und wahrscheinlich von einer flüssigen Masse erfüllten Kanälen (Taf. XX, Fig. 9 *a* und *b*); es sind helle, auf Querschnitten (Taf. XX, Fig. 12 *m*) kreisrunde Gebilde, welche durch querverlaufende, stärker lichtbrechende Scheidewände in hinter einander liegende Abschnitte (Taf. XX, Fig. 9 *a*) eingetheilt werden. Bei hoher Einstellung (Taf. XX, Fig. 9 *b*) zeigen sie gleichmäßig alternirende hellere und dunklere Partien, und können den Eindruck hervorrufen, als beständen sie aus einer Reihe von Körnchen. Dieser eben beschriebene Bau erinnert lebhaft an denjenigen der Muskelfibrillen oder Myoneme, welche seiner Zeit von BÜTSCHLI und mir bei *Stentor coeruleus* näher untersucht und beschrieben wurden. Über die Funktion dieser Muskelfibrillen haben wir bereits oben bei der Beschreibung der Bewegungsphänomene gesprochen. Die einseitige Knickung des Gregarinenkörpers, welche die Änderung der Bewegungsrichtung hervorruft, würde hauptsächlich der partiellen Kontraktion der Anastomosen zuzuschreiben sein, wobei die Quersfibrillen auf der einen Körperseite einander genähert werden.

Wir kommen nun auf die oben erwähnte, dünne, homogene, zwischen Cuticula und Ektoplasma gelegene Schicht zu sprechen. Übt man auf in Bewegung befindliche Gregarinen einen Druck vermittels des Deckglases aus, so hat dieses ein baldiges Absterben der Thiere zur Folge. Hierbei lässt sich eine merkwürdige Erscheinung beobachten: zuerst beginnen am Protomerit kleine Bläschen resp. Tröpfchen auszutreten, und zugleich wird die Bewegung der Gregarine eine langsamere. Bald darauf verbreitet sich das Austreten der Tröpfchen über die ganze Oberfläche der Gregarine (Taf. XX, Fig. 2), die Bewegung wird ganz eingestellt, und das Thier geht in kurzer Zeit zu Grunde. Die Tröpfchen

sind vollkommen homogene Gebilde, genau wie die zuvor ausgeschiedenen Gallertfäden, und sind wie diese bei mittelstarken Vergrößerungen nur in gefärbten Medien sichtbar. Sie treten als ganz kleine Bläschen an der Oberfläche von Gregarinen auf und erreichen dann durch Quellung oft das Sechsfache des Durchmessers an Größe. Die Tröpfchen bilden eine dichte Schicht, welche die Gregarine allseitig umgibt, und eine schaumige Beschaffenheit zeigt. In den Knotenpunkten des Schaumes liegen Karminkörnchen suspendirt. Die Tröpfchen zeigen dasselbe optische Verhalten wie die Gallertfäden, und werden wie diese durch Methylviolett gefärbt.

Dieses Verhalten lässt darauf schließen, dass die Tröpfchen aus derselben Substanz bestehen, wie die Fäden, nur dass diese Substanz beim Absterben der Gregarine in anderer Form, nämlich als Tropfen ausgeschieden wird. Von Wichtigkeit ist nur der Umstand, dass, sobald eine größere Anzahl Tropfen aus der Gregarine ausgetreten ist (also etwa nach einer halben Stunde), die helle, homogene Schicht, von der oben die Rede war, zusehends dünner wird, und manchmal nach einigen Stunden völlig verschwindet, was ich direkt beobachten konnte.

Diese Erscheinung kann wohl als Beweis dafür gelten, dass die Gallertfäden von der zwischen Cuticula und Ektoplasma gelegenen Schicht (Taf. XX, Fig. 8, 10 und 12 *g*) herkommen, und zwar als äußerst dünne Gebilde, die wohl erst nachträglich durch Quellung an Dicke zunehmen, worauf sie dann erstarren.

Es bleibt noch die eine Frage zu beantworten, auf welche Weise die Fäden durch die Cuticula hindurchtreten. Es lag ziemlich nahe anzunehmen, dass dieses Heraustreten durch besondere in den Furchen liegende Poren geschähe. Da nun weder auf optischen Längsschnitten, noch an Oberflächenbildern derartige Poren wahrzunehmen waren, so suchte ich durch Betrachten von wirklichen Quer- und Längsschnitten ihre Existenz nachzuweisen. Auf sehr dünnen Querschnitten von 1—3 μ Dicke durch gut konservirte und gefärbte Gregarinen konnte ich auch ganz schmale, porenartige Kanäle (Taf. XX, Fig. 10 *p*) beobachten, welche die Cuticula (*c*) ihrer ganzen Dicke nach durchsetzten und in die darunter liegende Gallertschicht (*g*) führten. Auf Längsschnitten aber (Taf. XX, Fig. 12) waren derartige Kanäle nur sehr selten, und dann auch meist undeutlich zu sehen. Gewöhnlich erschien die Cuticula (*c*) vollkommen homogen. Ich vermute daher, dass wir es hier nicht mit einzelnen Öffnungen, d. h. Poren zu thun haben, sondern eher mit längsverlaufenden engen Spalten. Diese Annahme wird auch durch die Betrachtung dünner Flächenschnitte durch die Cuticula (Taf. XX, Fig. 11) bestätigt.

Wir können daher annehmen, dass sich am Grunde der Furchen Längsspalten in die Cuticula einsenken, die bis zur Gallertschicht reichen und durch welche die Gallerte austritt. Leider ist es mir nicht gelungen die Ursachen zu ermitteln, welche nach dem Austreten der Gallerte die Bildung von Fäden bewirken. Es muss dies späterer Forschung überlassen werden.

Wie wir es auch im übrigen Thierreiche beobachteten, wo eine ununterbrochene Arbeitsleistung, in unserem Falle der Fortbewegung dienend, zur völligen Erschöpfung des Individuums führen würde, was dann eine Unterbrechung der Bewegung zur Folge haben müsste, so sehen wir auch bei den Gregarinen, dass die Bewegung mit Ruhepausen abwechseln muss. Sobald die Substanz der Gallertschicht verbraucht ist, wird die Gregarine so lange in Ruhe verharren müssen, bis wieder ein neuer Vorrath von Gallerte sich angesammelt hat.

Heidelberg, im Februar 1894.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XX.

Fig. 1—9 sind nach lebenden Exemplaren von *Clepsidrina munieri* gezeichnet, Fig. 10—12 nach Schnitten. Die Vergrößerungen sind in Zahlen jeder Figur beigefügt.

Bedeutung der Buchstaben:

c, Cuticula; *ek*, Ektoplasma; *en*, Entoplasma; *f*, Längsfurchen; *g*, Gallertschicht; *gf*, Gallertfäden; *m*, Muskelfibrillen (Myoneme); *p*, Poren; *r*, Rippenstreifen.

Fig. 1. In Bewegung begriffene Gregarine, welche in fein zerriebener Tusche eine Gallertspur hinterlässt. 100.

Fig. 2. Im Absterben begriffene Gregarine mit in Tröpfchenform allseitig austretender Gallerte. 100.

Fig. 3. Zwei in Konjugation befindliche Gregarinen in bogenförmiger Bewegung. 100.

Fig. 4. Dieselben in geradliniger Bewegung, nachdem das Protomerit des hinteren Individuums eine Knickung erfahren hat. 100.

Fig. 5. Hinteres Ende einer in Bewegung begriffenen Gregarine (in *Sepia*). 400.

Fig. 6. Hinteres Körperende in Polaransicht den Verlauf der Furchen zeigend. 1000.

Fig. 7. Hinteres Körperende der Gregarine — die Rippenstreifen (*r*) und die dazwischen liegenden Furchen (*f*), sowie das Austreten von Gallertfäden (*gf*) zeigend. 3000.

Fig. 8. Oberflächenansicht einer Gregarine; man sieht das Ektoplasma, die Muskelfibrillen (*m*) und deren Anastomosen. 1500.

354 W. Schewiakoff, Über die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen.

Fig. 9. Feinerer Bau der Muskelfibrillen; Stück einer Muskelfibrille. *a* bei tiefer, *b* bei hoher Einstellung. 3000.

Fig. 10. Dünner Querschnitt durch die Gregarine, mit deutlichen Poren (*p*) in der Cuticula (*c*). 2000.

Fig. 11. Oberflächenschnitt durch die Cuticula. 2500.

Fig. 12. Längsschnitt einer Gregarine in der vorderen Körperregion, Proto-merit und Deutomerit zeigend. 2000.

Tafel XXI.

Photographische Aufnahmen. Fig. 1—4 nach lebenden Exemplaren, Fig. 5 u. 6 nach Präparaten.

Fig. 1. In Bewegung begriffene Gregarine (in fein zerriebenem Karmin). Man sieht den Gallertstiel, an dem die Gregarine sitzt. Senkrecht zu ihm die Bewegungspur einer anderen Gregarine. Obj. a_2 , Proj. Oc. 2. Vergr. ca. 30.

Fig. 2. Dasselbe bei stärkerer Vergrößerung. Im Gallertstiel sieht man zwei dunkle Streifen, entstanden durch Verklebung von Gallertfäden, denen Karminkörnchen anhaften. Obj. A, Proj. Oc. 2. Vergr. ca. 100.

Fig. 3. In Bewegung begriffene Gregarine (in Sepia). Der Gallertstiel hebt sich deutlich von dem umgebenden Medium ab. Obj. A, Proj. Oc. 2. Vergr. ca. 100.

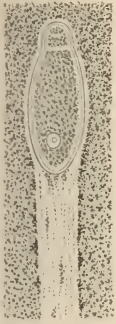
Fig. 4. Spur einer in bogenförmiger Bewegung begriffenen Gregarine; die Anordnung der Körnchenansammlungen auf der konvexen und der konkaven Seite zeigend. Obj. A, Proj. Oc. 2. Vergr. ca. 100.

Fig. 5. Einzelne Gallertfäden mit daran haftenden Karminkörnchen. Färbung mit Methylviolett. Glycerin. Obj. homog. Immers. Apochr. 3 mm. Proj. Oc. 4. Vergr. ca. 800.

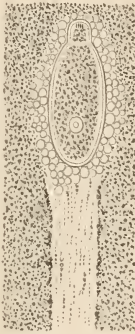
Fig. 6. Dünner Querschnitt durch die Gregarine. In der Mitte der etwas geschrumpfte Kern; die Poren in der Cuticula sieht man besonders deutlich auf der rechten Seite des Querschnittes, da bei der photographischen Aufnahme auf diese Stelle eingestellt wurde. Obj. homog. Immers. Apochr. 2 mm, Oc. 8. Vergr. ca. 1500.



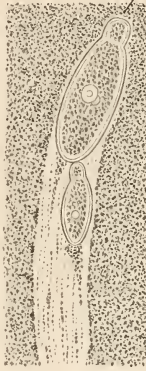
1.



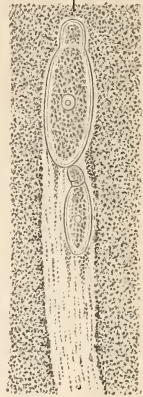
2.



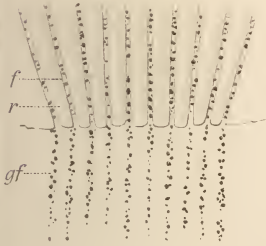
3.



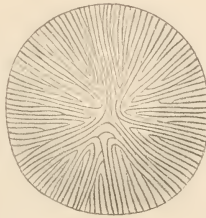
4.



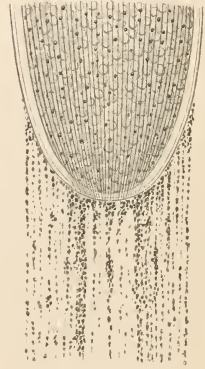
7.



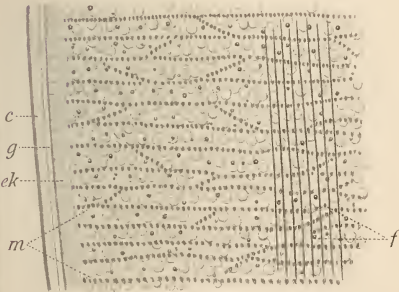
6.



5.



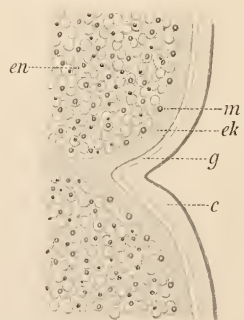
8.



11.



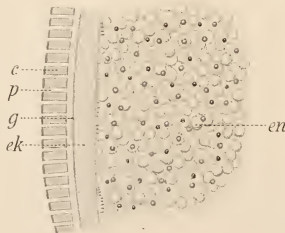
12.



9.



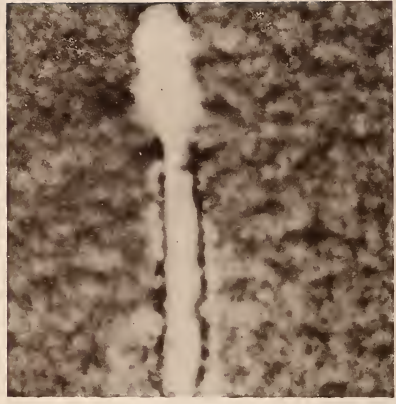
10.



1.



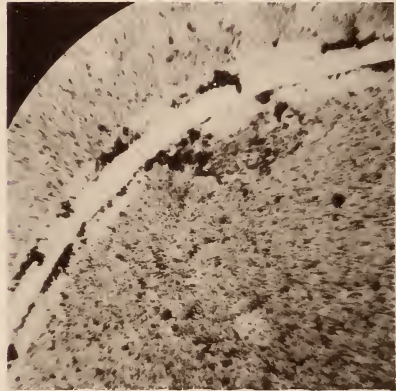
2.



3.



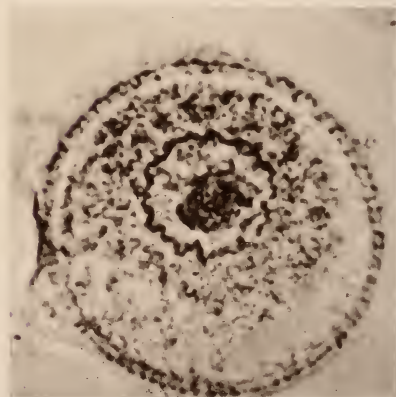
4.



5.



6.



Lichtdruck v. Julius Klinkhardt, Leipzig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: [58](#)

Autor(en)/Author(s): Schewiakoff W.

Artikel/Article: [Über die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen. 340-354](#)