© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Über die geschlechtliche heterogame Fortpflanzung einer im Darmkanale von Henlea leptodera Vejd. schmarotzenden Gregarine — Schaudinnella henleae mihi.

Von

Dr. Józef Nusbaum,
Professor an der Universität Lemberg.

Mit Tafel XXII.

I. Der Bau, das Wachstum und der Syzygiumprozeß der Gregarine.

Kölliker (7), Vejdovský (22) und Radkewitsch (16) haben bei einigen Enchytraeiden (*E. galba* Hoffm., *E. hegemon* Vejd. und *Enchytraeus albidus* Henle) eine in der Leibeshöhle und in den Geschlechtsorganen schmarotzende Gregarine beschrieben, die sie als *Monocystis enchytraei* bezeichnet haben.

Nach diesen Gelehrten bewohnt diese Gregarine ausschließlich die Leibeshöhle und die Geschlechtsorgane ihres Wirtes. Ich habe bei dem Enchytraeiden *Henlea leptodera* Vejd. eine neue Gregarinenform gefunden, die ich zu Ehren des so hochverdienten Forschers im Gebiete der Protozoenkunde, des Dr. Fr. Schaudinn — *Schaudinnella henleae* nenne. Ein ganz andrer Wohnort, einige Eigentümlichkeiten im Baue, und zwar der Besitz eines Epimeriten, welcher dem Genus Monocystis gänzlich abgeht, und endlich eine ganz eigentümliche, und zwar eine geschlechtliche heterogame Vermehrung und Bildung von sehr zahlreichen Sporozoiten in den »Sporocysten« beweisen, daß diese Form nicht zu den bekannten Gregarinenformen gehört, weshalb ich eine neue Gattung *Schaudinnella* bilde, und die Art als *Schaudinnella henleae* bezeichne.

Ich habe ganz zufällig diese interessante Form entdeckt. In der Arbeit von Max Abel (1) über die Regeneration bei den limicolen Oligochäten, in welcher meine Beobachtungen (13) über die Regenerationsvorgänge bei den Enchytraeiden (*Fridericia*, *Enchytraeus*) so

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

vollkommen bestätigt worden sind, wurde nämlich eine Vermutung ausgesprochen, daß bei den Enchytraeiden, wie bei *Naïs* und *Tubifex*, die Neubildung des Vorderendes wahrscheinlich nur dann gelingt, wenn sehr wenige Segmente entfernt werden. Indem ich, um dies zu prüfen, eine Reihe von Experimenten, und zwar an *Henlea leptodera*, vorgenommen habe, habe ich an Längsschnitten durch die operierten Individuen ganze Massen von Gregarinen im Darme gefunden, die mir so sehr interessant erschienen, daß ich ein spezielles Studium über den Entwicklungszyklus derselben vorgenommen habe.

Die *Schaudinnella henleae* hat eine längliche Körpergestalt und ist an beiden Enden zugespitzt. Der Körper verläuft gerade oder ist bogenförmig gekrümmt. Die Länge der ganz ausgewachsenen Individuen beträgt ungefähr 70 μ, die Breite (in der Mitte des Körpers ungefähr 9 μ. Die einzelnen Exemplare unterscheiden sich aber sehr beträchtlich in der Länge und Breite des Körpers, wobei auch die verhältnismäßig kleineren Exemplare die Fähigkeit haben, miteinander zu konjugieren und Gameten zu produzieren, so daß dieselben, obgleich nicht stark ausgewachsen, als fortpflanzungsfähig betrachtet werden müssen.

Der Leib der Gregarine besteht aus einem sehr fein granulierten Protoplasma und enthält in der Mitte einen großen, rundlichen Kern, in welchem ein verhältnismäßig ansehnliches kugeliges Körperchen liegt, das ich nach dem Beispiele von Wilson (24) und Siedlecki (19) als Karyosom bezeichne; mehr peripherisch liegen im Kerne zahlreiche, kleinere und größere, sich stark färbende Chromatinkörnchen. Von außen ist der Leib von einem sehr feinen Häutchen umgeben, welches ausgiebige Körperformveränderungen nicht verhindert.

Bei vielen Individuen, und zwar sowohl bei den jüngeren wie auch bei ganz ausgewachsenen, zeigt das Cytoplasma einen sehr deutlichen wabigen Bau, wobei die sehr feinen Körnchen zwischen den Alveolen liegen. Diese Individuen färben sich viel heller als andere, die körnchenreicher sind, und deren Plasma keinen deutlichen wabigen Bau aufweist. Diese helleren Individuen, welche bei der Hämatoxylin-Eosinfärbung einen etwas rötlichen Ton annehmen, produzieren, wie es unten näher besprochen werden wird, Makrogameten, während die dunkleren, sich mehr bläulich färbenden, die Mikrogameten erzeugen.

Der Körper ist an beiden Enden zugespitzt; dieselben aber unterscheiden sich voneinander, und zwar bei denjenigen Individuen, die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

an die Darmwand des Wurmes angeheftet sind, während bei den ganz frei im Darmlumen liegenden Exemplaren beide Enden fast gleich aussehen; das vordere ist nur etwas stumpfer als das hintere. Bei den angehefteten Individuen ist das Vorderende des Körpers in einen kleinen, walzenförmigen, ganz hellen Epimeriten ausgezogen, der am freien Ende mit einer kleinen, kugelförmigen Verdickung versehen ist (Fig. 1 *a*, *b*). Der Epimerit besteht aus einem hellen, und sogar bei sehr starken Vergrößerungen ganz strukturlos aussehenden Plasma, das aber stärker lichtbrechend ist, als das des übrigen Körpers und viel zäher zu sein scheint.

Bei einigen Individuen ist der Epimerit etwas länger, bei andern kürzer, was jedoch nicht mit der Größe des betreffenden Individuums in Beziehung steht. So fand ich z. B. Gregarinen von 30 μ Länge, deren Epimerite circa 6 μ lang waren, und ältere Individuen von ungefähr 80 μ Länge mit einem Epimeriten von nur 5 μ Länge. Diese Differenzen stehen wahrscheinlich mit dem Kontraktionsgrade des ganzen Körpers oder des Epimeriten selbst im Zusammenhange. Bei den an die Darmwand angehefteten Individuen ist die knopfförmige Verdickung des freien Epimeritenendes etwas größer, als dies bei den frei im Darmlumen liegenden statt hat; bei den meisten frei liegenden Exemplaren ist übrigens der Epimerit gar nicht vorhanden.

Das freie Ende des Epimeriten dringt nicht tief in die betreffende Darmepithelzelle hinein; es reicht niemals bis zum Kerne derselben. Es ist aber sehr interessant, daß sehr oft die betreffende Zelle, wahrscheinlich infolge eines Reizes, welchen der angeheftete Parasit auf dieselbe ausübt, einen konischen, hügelförmigen Fortsatz bildet, in welchem das knopfförmige Epimeritenende steckt. Der Fortsatz ist frei von Cilien, welche sonst die freie, dem Darmlumen zugekehrte Fläche der Epithelzellen dicht besetzen.

Über die Differenzen, welche zwischen den Individuen verschiedenen Alters existieren und zwischen denjenigen, welche Makrogameten und Mikrogameten produzieren sollen, wird noch unten die Rede sein. Hier muß ich nur bemerken, daß unsre Gregarinen, wie viele andre, überhaupt in hohem Grade ihre Körperform verändern, und zwar sich stark zusammenziehen, rundlich-ovale, rundliche und sogar unregelmäßige, amöbenförmige, mit lappenförmigen Fortsätzen versehene Gestalten annehmen (Fig. 1 *e*, *c*) können.

Der Kern ist gewöhnlich rundlich; bei den kontrahierten Individuen wird er aber oval oder rundlich-viereckig; er besitzt eine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verhältnismäßig dicke Membran, enthält, wie gesagt, ein Karyosom, welches auf den ersten Blick für ein großes Kernkörperchen (Nucleolus) angenommen werden könnte, und eine chromatische Gerüstsubstanz, welche in Form von größeren und kleineren, sich stark tingierenden Körnchen hervortritt. Das Karyosom ist kugelig, glänzend, homogen und färbt sich nicht so intensiv wie die Chromatinsubstanz. Der Durchmesser des Kernes beträgt bei ausgewachsenen Individuen 5—7,5 μ, der des Karyosoms 1,25—1,75 μ.

Bei den frei im Darmlumen liegenden (oder in seltenen Fällen sogar bei den noch lose mit der Darmwand zusammenhängenden) Individuen habe ich sehr oft eine »Konjugation«, oder richtiger einen Syzygiumprozeß beobachtet. Ich habe zuerst ein Zusammenkleben sowohl zwischen ganz großen, wie auch zwischen noch verhältnismäßig kleinen, z. B. 22—25 μ messenden Exemplaren gesehen (Fig. 1 *b*, *f*). Dieses Zusammenkleben kann auf verschiedene Weise vor sich gehen: die beiden Individuen legen sich entweder parallel mit der ganzen Länge ihres Leibes nebeneinander und verkleben sich mit ihren Häutchen, wobei die Grenze zwischen ihnen immer sehr deutlich sichtbar bleibt, oder sie legen sich nur mit einem größeren oder kleineren Abschnitte ihres Körpers zusammen, während die übrigen Körperabschnitte beider Individuen ganz frei bleiben (Fig. 1 *b*). Sie können sich auch fadenförmig, linear zusammenkleben, so daß sie in einer geraden oder bogenförmigen Linie liegen. Sehr oft habe ich auch ein Zusammenkleben von drei oder sogar von vier und noch mehr Individuen beobachtet, wie es z. B. in Fig. 1 *g* zu sehen ist, wo die drei zusammengeklebten Exemplare auf einem Querschnitte dargestellt sind. Die Syzygiten ziehen sich mehr oder weniger zusammen, und es ist sehr interessant, daß die Häutchen derselben scharf hervortreten und eine sehr deutliche Grenze zwischen einzelnen Individuen bilden, wobei diese letzteren infolge einer starken Zusammenziehung oft polygonale Gestalten annehmen (Fig. 1 *g*), was besonders an Querschnitten deutlich zu sehen ist. In den meisten Fällen entwickelt sich eine gemeinschaftliche Kapsel oder Cyste um zwei oder mehrere Syzygiten, wobei jedoch ein jeder auch sein eignes Häutchen besitzt.

Ich habe während des Syzygiumprozesses keine Spur etwaiger Veränderungen im Innern der Syzygiten beobachtet; niemals habe ich etwaige Bewegungen der Kerne oder etwaige Plasmastrahlungen gesehen, wie es z. B. Siedlecki (20) bei *Monocystis ascidiae* beobachtete, und immer war die Grenze zwischen den beiden oder

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mehreren Syzygiten äußerst deutlich. Ich muß noch besonders hervorheben, daß der Syzygiumprozeß sowohl bei den Individuen, welche später Makrogameten und bei denjenigen, welche später Mikrogameten produzieren, sich abspielt, wie auch bei den Exemplaren, welche nur die Gameten einer Art liefern sollen. Es geht daraus hervor, daß die Syzygiten sowohl verschiedenen wie auch desselben Geschlechtes sein können, und daß der Syzygiumprozeß in unserm Falle mit keiner echten Konjugation, wie dies Wolters (25) seinerzeit fälschlich für die Gregarinen überhaupt angenommen hat, verglichen werden kann. In vielen Fällen (Fig. 23) wird die gemeinschaftliche Cyste, die eine Anzahl von Syzygiten umgibt, gallertartig und unterliegt auf diese Weise einer allmählichen Rückbildung, wobei die Syzygiten nach der Beendigung des Prozesses ganz frei werden, was für eine wichtige Eigentümlichkeit unsrer Gregarine anzusehen ist. In nicht seltenen Fällen zieht sich eine Gregarine ungewöhnlich stark zusammen, wobei sich die verdickte Cuticula vom Cytoplasma abhebt, welches ein neues, viel feineres Häutchen ausscheidet. Es entsteht somit eine eingekapselte Gregarine (Fig. 22 *b*), in der aber später eine Fragmentation des Kernes, eine Rückbildung der Chromatinsubstanz, eine schwache Färbungsfähigkeit und ein Zerfall des Cytoplasmas in große Körnchen zu sehen ist. Ich halte deshalb solche eingekapselte und stark kontrahierte Individuen für anormale, pathologische Bildungen. Auch bei den Individuen, welche zu drei oder zu vier verklebt sind, kann man manchmal eine ähnliche Rückbildung (Fig. 22 *a*) beobachten. Auch diese mit einer gemeinschaftlichen Cyste versehenen Syzygiten stellen anormale, pathologische Bildungen dar; sie ziehen sich sehr stark zusammen, werden polygonal, färben sich sehr schwach und verlieren größtenteils ihre Kerne, die inzwischen ganz chromatinlos werden. In solchen eingekapselten Syzygiten habe ich niemals eine Bildung von Sporoblasten oder richtiger gesagt, von Gameten beobachtet, was auch für eine pathologische Natur derselben spricht.

Um die Bildung der Makro- und Mikrogameten darzustellen, müssen wir zuerst die Lebensgeschichte der Gregarinen von der Zeit an kennen lernen, wo dieselben als Sporozoiten mit der Darmwand in Zusammenhang treten.

Der Sporozoit (Fig. 2 *a*) hat eine rundliche oder etwas rundlich-ovale Gestalt, sein Durchmesser beträgt 2,5—3 μ; er besteht aus hellem Plasma und enthält in der Mitte einen sich stark färbenden, kugelförmigen Kern. Der Sporozoit, der anfangs frei im Darmlumen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

liegt, nimmt eine längliche Gestalt an, wobei sein Kern in einige, sich stark färbende Chromatinkörnchen (Fig. 2 *b*) zerfällt, welche nahe der beiden Pole des länglich ovalen Sporozoiten liegen bleiben; der Rest des Kernes, der nicht aus einer chromatoiden Substanz besteht und oft einige kleine Vacuolen (*b'*) enthält, bleibt in der Mitte, um zuletzt ganz zugrunde zu gehen.

Wenn der Sporozoit eine Länge von ungefähr 10 μ erreicht, heftet er sich der Darmwand an; und zwar mit seinem Vorderende, welches inzwischen als heller, mit einer kleinen, rundlichen Verdickung ausgestatteter Fortsatz oder Epimerit sich differenziert, dringt er in eine Epithelzelle hinein. In diesem Stadium ist der Sporozoit gerade oder bogenförmig gekrümmt, wobei er schon zwei ganz verschiedene Enden besitzt, ein vorderes, stumpfes, in den Epimeriten übergehendes und ein hinteres, zugespitztes, freies. Somit stellt schon jetzt der Sporozoit eine kleine junge Gregarine dar. Die Gregarinen stecken entweder in einer senkrechten Richtung zu der Darmwand oder mehr oder weniger schief, manchmal fast parallel zu der langen Achse derselben, in welchem Falle ihr vorderes Ende bogenförmig gekrümmt ist (Fig. 2 links).

Von nun an kann man schon im Plasma der jungen Gregarine eine deutliche wabenförmige Struktur beobachten. Die Chromatinkörnchen, welche an beiden Polen des Körpers liegen, zerfallen in eine ganze Masse von sehr feinen Körnchen, Elemente, welche allmählich im Plasma des ganzen Körpers der Gregarine zerstreut werden; nur im Epimerit ist kein einziges Chromatinkörnchen zu sehen. Die Mehrzahl dieser Körnchen zerfällt in immer feinere Elemente, welche endlich schon kaum zu unterscheiden sind und zwischen den Alveolen des wabigen Plasmas liegen. An Stelle des zugrunde gegangenen Kernes entsteht nun ein größeres Chromatinkorn, welches sehr wahrscheinlich ein von den Zerfallprodukten des Chromatins übrig gebliebenes und vergrößertes Körnchen darstellt. Es entsteht auf die Weise ein neuer, kleiner Kern, der fast ausschließlich aus Chromatin besteht und von einem hellen Plasmahof umgeben ist (Fig. 2 *c*).

Der neue Kern beginnt sich nun zu teilen, wobei sehr schöne Kernspindelchen auftreten. Ich habe oftmals einen äquatorialen, queren, chromatischen Streifen, in welchem aber einzelne Chromosomen nicht zu unterscheiden waren, und eine sehr deutlich entwickelte achromatische Spindel gesehen, an deren beiden Polen oft kleine Verdickungen, vermutlich Centrosomen, hervortraten (Figg. 3, 1 *c*). Der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sich teilende Kern ist gewöhnlich von einem sehr hellen Plasmahofe umgeben. Oft sieht man noch die Reste des alten Kernes, die aber keine Spur von Chromatinsubstanz mehr enthalten. Manchmal treten einige größere Vacuolen im Plasma hervor. Von nun an kann man schon verschiedene Verhältnisse bei einzelnen Individuen unterscheiden und zwar in Abhängigkeit davon, ob dieselben Makrogameten oder Mikrogameten bilden sollen.

II. Die Bildung der Makrogameten.

Individuen, welche entweder noch in einer gemeinsamen, gallertartig veränderten Cyste zusammenliegen oder sich nach dem Syzygiumprozesse voneinander entfernen, frei im Darmkanale des Wirtes liegen und mit hellem Plasma versehen sind, ziehen sich allmählich zusammen und runden sich mehr oder weniger ab. Das Plasma dieser Individuen zeigt einen sehr deutlichen alveolären Bau und färbt sich mit Hämatoxylin-Eosin etwas rötlich. Der kleine chromatinreiche Kern teilt sich auf mitotischem Wege in zwei (Fig. 1 *e*), und die beiden Produkte teilen sich sehr bald wieder. Wenn die Zahl der Kerne 8 bis 10 oder etwas mehr beträgt, zerfällt das Plasma in einzelne, rundliche Felder, welche voneinander durch hellere Plasmastreifen abgegrenzt sind (Figg. 4, 5 *a*). Es entsteht also eine Anzahl kugeliger Zellen, die sich bald voneinander trennen und sich frei in der Darmhöhle des Wirtes zerstreuen; ihr Durchmesser beträgt 6—7,5 μ, seltner nur 5 μ. Die frei gewordenen Zellen nenne ich Makrogameten oder einfach Eier, da sie weibliche Gameten darstellen. Jede dieser Zellen ist gewöhnlich ganz kugelförmig und ist mit einem sehr feinen äußeren Häutchen versehen, das nur eine etwas verdichtete, peripherische Plasmaschicht zu sein scheint. Hier und da liegen anfangs diese Elemente in der Darmhöhle zu kleinen Häufchen gruppiert oder sie bilden manchmal kleine Reihen von Zellen, die sich erst später gänzlich voneinander trennen. Das Cytoplasma der Makrogameten hat einen sehr deutlichen alveolären Bau, es ist hell und färbt sich mit Hämatoxylin-Eosin etwas rötlich; sehr feine kaum sichtbare Körnchen liegen zwischen den einzelnen Alveolen und sind gegen die Peripherie der Zelle etwas mehr verdichtet. Im Zentrum der Zelle liegt ein rundlicher Kern, in dessen Mitte ein sich stark färbendes, kugeliges Chromatinkorn zu sehen ist, welches aber keineswegs als Nucleolus bezeichnet werden soll und zwar in Anbetracht der Rolle, welche ihm im Befruchtungsprozesse zukommt. In Fig. 23 sehen wir eine gemeinschaftliche, schon gallertartig

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

veränderte Cyste, in welcher viele Makro- und Mikrogameten liegen, die sich hier, also noch vor der Rückbildung der Cyste vollkommen entwickelt haben. Außerdem sehen wir noch zwei wenig veränderte Individuen und Teile eines pathologisch rückgebildeten Individuums, und zwar als eine Anhäufung von größeren und kleineren Körnchen und Fettkügelchen, was öfters vorzukommen scheint (Fig. 23 unten).

III. Die Bildung der Mikrogameten.

Ganz anders verhalten sich die Individuen, welche die Mikrogameten erzeugen sollen. Der kleine, aus fast reiner Chromatinsubstanz bestehende Kern unterliegt vielfachen Teilungen; er liefert also auf mitotischem Wege eine große Anzahl von kleinen und sich sehr stark färbenden Körnern oder Kerne, die zerstreut im Plasma liegen, wobei sie hauptsächlich in der peripherischen Schicht des Cytoplasmas ihre Lage haben. Daß diese kleinen, aus verdichteter Chromatinsubstanz bestehenden Kerne auf mitotischem Wege sich vervielfältigen, beweist uns der Umstand, daß hier kleine, zarte Spindelchen hervortreten, die hier und da als kleine, konische Höckerchen nach außen hervorragen. Die Art und Weise der Teilung dieser Kerne erinnert lebhaft an diejenigen Verhältnisse, welche Siedlecki (18) bei der Bildung der Sporoblasten bei *Monocystis ascidiae* beschrieben hat; hier sind aber diese Elemente viel kleiner, was das Studium der Einzelheiten dieses Prozesses in hohem Grade erschwert.

Um diese chromatischen Körner herum, die sich mit Hämatoxylin und Safranin sehr stark färben, differenzieren sich kleine, helle Plasmahöfe, die zuerst rundlich sind. Allmählich werden die Körner etwas länglicher, kugelig-oval und die Plasmahöfe nehmen spindelförmige Gestalten an. Die Differenzierung dieser Elemente habe ich sowohl bei ganz frei und einzeln liegenden Gregarinen, wie auch in einigen Fällen schon bei den Syzygiten beobachtet (Fig. 1 *f*). Es ist auch sehr interessant, daß diese Prozesse sowohl bei größeren, ausgewachsenen Individuen, wie auch bei verhältnismäßig noch kleinen zu sehen waren. Ich habe auch Gründe zu vermuten, daß größere Individuen, in dem Maße, als in denselben die Bildung der genannten Elemente fortschreitet, in einige Stücke zerfallen können und also kleinere, vielkernige Individuen bilden, in welchen die Differenzierung der Elemente weiter vor sich geht. Ich vermute dies deshalb, weil ich in einigen Fällen beobachtete, daß sich der Rest des alten Kernes samt dem Karyosom auf direktem Wege in zwei oder drei Teile

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fragmentiert und das ganze Individuum eine starke Verengung des Leibes an einer oder an zwei Stellen aufweist, welche wahrscheinlich zum gänzlichen Zerfalle des Gregarinenkörpers in zwei oder seltener in drei Stücke führt. In Fig. 6 habe ich zwei solche Individuen abgebildet. Der Kern hat hier eine hantelförmige Gestalt angenommen und auch der helle Plasmahof, welcher denselben umgibt, unterlag einer starken Verengung. Das Cytoplasma ist in zwei Abschnitte geteilt. Bei einem dieser Individuen scheint ein Fragment des alten Kernes in den einen, das andre in den andern Abschnitt des Cytoplasma überzugehen. In dem Maße wie sich um jedes chromatische Korn ein spindelförmiger, heller Plasmahof bildet, trennen sich die kleinen spindelförmigen Elemente voneinander ab, wobei der Rest des Cytoplasmas samt den Resten des alten Kernes einer allmählichen, gänzlichen Rückbildung unterliegt. Sie bilden zuerst eine schleimige Masse, in welcher eine gewisse Zeit die spindelförmigen Elemente in großen Scharen liegen bleiben, bis sie endlich ganz frei werden.

In Fig. 5 *b* sehen wir eine ganze Masse dieser spindelförmigen, winzigen Elemente oder Mikrogameten (Spermatozoiden) in einer schleimigen, kleine, sich nicht färbende Körnchen enthaltenden Grundsubstanz eingebettet; oben liegt in derselben ein Rest des alten Kernes samt dem Karyosom, die keine Chromatinsubstanz enthalten. In Figg. 7 und 8 sehen wir jüngere Entwicklungsstadien dieser Elemente. In Fig. 7 sieht man im Körper der Gregarine, deren Cytoplasma noch eine typische, alveoläre Struktur aufweist, verschiedene Entwicklungsstadien der Mikrogameten; einige sind noch kugelig, andre länglich oval, noch andre endlich haben schon die charakteristische, spindelförmige Form angenommen. Auch in Fig. 8 sieht man einen Teil des Gregarinenkörpers, in welchem verschiedene Bildungsstadien der betreffenden Elemente zu beobachten sind.

Die frei gewordenen Mikrogameten liegen in großen Haufen im Darmlumen. Die Makrogameten üben auf dieselben wahrscheinlich vom ersten Moment an eine anziehende Kraft aus, was daraus zu schließen wäre, daß die Mikrogameten immer in der Nähe der Makrogameten liegen und dieselben von allen Seiten umgeben. Die Bildung beiderlei Elemente erfolgt gewöhnlich im Darmkanale des Wurmes fast gleichzeitig.

Die Gestalt der reifen Mikrogameten ist, wie gesagt, eine spindelförmige, man findet aber unter denselben kleine Differenzen. Es existieren z. B. Formen, die gerade langgestreckt und an beiden Enden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zugespitzt sind, dann bogenförmig gekrümmte Formen mit zugespitzten Enden; noch andre sind in der Mitte stark verdickt und wenig ausgezogen, mehr der Kugelgestalt sich annähernd. Ich halte diese verschiedenen Formen für Mikrogameten verschiedenen Alters, da zwischen ihnen Übergangsformen existieren. Die ganz reifen sind bogenförmig gekrümmt.

Das Plasma der genannten Elemente ist äußerst hell und durchsichtig, der in der Mitte liegende Kern besteht fast aus reiner Chromatinsubstanz, färbt sich sehr stark und ist länglich-oval.

Die Mikrogameten sind sehr kleine Elemente. Ihre Länge beträgt 4 bis 5 μ; die Breite beträgt gewöhnlich in der Mitte, wo sich der Kern befindet, 1 bis 1,25 μ oder etwas mehr.

IV. Die Kopulation der Gameten und die Reifungserscheinungen.

Ich konnte ganz genau die Kopulation der Makrogameten und Mikrogameten beobachten. In Figg. 10 und 11 (bei etwas stärkerer Vergrößerung) sind die betreffenden Prozesse abgebildet.

In Fig. 10 sehen wir rechts oben eine Reihe von Makrogameten, von denen die drei unteren sehr interessante Bilder darstellen. Neben dem untersten Makrogameten dieser Reihe finden wir an einem Pole einen Mikrogameten, mit seinem zugespitzten Ende an das zarte Häutchen desselben angeheftet — ein Beginn des Eindringens. An dem neben ihm liegenden Makrogameten sieht man schon den Mikrogameten im Innern des Cytoplasmas.

Der Mikrogamet dringt immer in etwas schiefer Richtung in den Makrogameten hinein, nimmt aber bald im Plasma dieses letzteren eine andre Lage ein, indem er sich mit dem konvexen Rande parallel der Oberfläche des Makrogameten (vgl. Fig. 10 links und Fig. 11 links) lagert.

In einigen Fällen habe ich beobachtet, daß der Makrogamet gegen den eindringenden Mikrogameten einen kleinen Fortsatz entsendet (Empfängnishügel). In der Mehrzahl der Fälle war aber derselbe nicht zu sehen und ich zweifle überhaupt, ob ihm hier eine wichtigere Rolle bei der Kopulation zukommt, da ich manchmal einen ähnlichen Fortsatz an ganz andrer Stelle an dem Makrogameten sich bilden sah.

Gleichzeitig mit dem Eindringen des männlichen Elementes beginnt in dem Makrogameten ein sehr wichtiger Prozeß, und zwar tritt ein chromatisches Korn aus dem Kerne heraus, indem es sich allmählich der Peripherie dieses letzteren nähert, wobei im

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Innern des Kernes eine helle Flüssigkeit hervortritt. Gewöhnlich tritt das Chromatinkorn aus dem Kerne an demjenigen Pole heraus, welcher dem eindringenden Mikrogameten zugekehrt ist. Der Rest des alten Kernes, in welchem keine Spur von Chromatinsubstanz enthalten ist, liegt im Cytoplasma noch eine lange Zeit hindurch.

Gleichzeitig mit diesen Veränderungen im Kerne des Makrogameten, verschwindet das Cytoplasma des eingedrungenen Mikrogameten, indem es sich im Cytoplasma des ersteren auflöst. Der Kern des Mikrogameten oder der männliche Vorkern liegt also frei im Cytoplasma des weiblichen Elementes. Die beiden Vorkerne, die aus reiner Chromatinsubstanz bestehen, nähern sich jetzt rasch gegeneinander und vereinigen sich, wobei noch ein interessanter Vorgang zu erwähnen ist. Und zwar vergrößert sich der männliche Vorkern etwas und bildet einen kleinen Fortsatz, welcher mit dem weiblichen Vorkerne sich vereinigt, wodurch die beiden Vorkerne eine gewisse Zeit vermittelst einer kleinen queren Brücke vereinigt sind und das Ganze wie der Buchstabe H aussieht (Fig. 10 unten rechts, Fig. 11 unten). Endlich verschmelzen die beiden Vorkerne vollkommen miteinander.

In manche Makrogameten dringen zwei oder drei Mikrogameten hinein; z. B. in Fig. 10 oben sieht man drei Mikrogameten in der weiblichen Zelle und in derselben Figur unten eine weibliche Zelle, in der schon zwei Kerne (Vorkerne) vorhanden sind; außerdem aber sieht man im Plasma in der Nähe der Peripherie einen schmalen, kleinen Mikrogameten. Ich habe jedoch konstatiert, daß in allen solchen Fällen immer nur der Kern eines einzigen Mikrogameten mit dem Kerne des Makrogameten verschmilzt, die übrigen eingedrungenen Mikrogameten verschwinden allmählich.

Es ist noch die wichtige Frage zu beantworten, ob in unserem Falle die Reduktionsteilungen in den Kernen beider Geschlechtszellen hervortreten, oder ob sich überhaupt hier etwa Prozesse abspielen, welche mit den Reduktionsteilungen verglichen werden können?

Meiner Meinung nach sind hier zweierlei Prozesse als solche zu betrachten, welche den Reifungserscheinungen in den Geschlechtszellen der höheren Tiere teilweise entsprechen. Zuerst haben wir gesehen, daß ein großer Teil der Chromatinsubstanz des primitiven Kernes der jungen Gregarine in Körnchen zerfällt, welche allmählich zugrunde gehen, und daß ein viel kleinerer, aus chromatischer Substanz bestehender, definitiver Kern übrig bleibt und daß daneben auch das Karyosom samt dem Kernsafte zugrunde geht. Wir sehen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hier also eine in großem Maße vor sich gehende Reduktion der Kernsubstanz und insbesondere der Chromatinsubstanz des Kernes. Der übrig gebliebene kleine Kern produziert nur allein sowohl bei den männlichen, wie auch bei den weiblichen Individuen die Kerne aller Gameten. Siedlecki (20) und Cuénot (3) haben bei den im Syzygium verbundenen Gregarinen eine Neubildung von kleinen Kernen und ein Zugrundegehen der Reste der alten nachgewiesen. Cuénot bezeichnet dies als »épuration nucléaire« und Siedlecki vergleicht es mit einer Reduktionserscheinung des Chromatins. Bei den männlichen Individuen unterliegt also einer Reduktion der Kern der Mutterzelle der Mikrogameten; in den einzelnen jungen Mikrogameten kommt keine weitere Reduktion zum Vorschein, da die Elemente überhaupt schon äußerst klein und winzig sind.

In den weiblichen Elementen dagegen besteht die Reduktion nicht nur in einem analogen Prozesse bei einem mütterlichen Organismus, sondern es tritt hier auch in einem jeden einzelnen Makrogameten, wie wir oben gesehen haben, ein chromatisches Korn aus dem Kerne heraus, wobei der Rest des Kernes, welcher vielleicht noch Spuren von chemisch umgewandelter Chromatinsubstanz enthält, da sich derselbe intensiver als das Cytoplasma färbt, allmählich vollkommen verschwindet. Es tritt hier also vielleicht eine zweifache Reduktion der Kernsubstanz auf.

Ich muß noch bemerken, daß ich in einigen sehr seltenen Fällen eine Kernspindel im Makrogameten, gegen den Pol der Zelle gerichtet, beobachtet habe (Fig. 11 oben). Man könnte dies für eine Bildung eines Richtungskörpers erklären; ich habe jedoch niemals Bildungen am Pole der Makrogameten angetroffen, welche für ausgestoßene Richtungskörper angenommen werden könnten. Ich halte dies deshalb eher für die erste Spindel des befruchteten Makrogameten, und zwar für eine etwas früher als gewöhnlich stattfindende Kernteilung desselben, denn gewöhnlich bleibt der Kern eine längere Zeit unverändert, wobei sich der befruchtete Makrogamet beträchtlich vergrößert und sich mit speziellen Häutchen umgibt; erst dann beginnen in demselben Kernteilungen, die zur Bildung der Sporozoiten führen.

V. Die Bildung der Sporozoiten.

Die befruchteten Makrogameten oder Amphionten vergrößern sich ansehnlich, indem sie ihre kugelförmige Gestalt behalten. Sehr bald scheidet die peripherische Plasmaschicht eine homogene

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Membran aus, die sich vom Plasma abhebt. Dieses letztere besitzt, wie im unbefruchteten Gameten, eine alveoläre Struktur und enthält in der Mitte oder etwas exzentrisch einen homogenen, jede Spur von Chromatinsubstanz entbehrenden und mit einem glänzenden kugeligen Innenkörper versehenen Kern, der den alten Kern des Makrogameten darstellt, wobei das glänzende Innenkörperchen sehr wahrscheinlich ein neugebildetes Karyosom repräsentiert. Dieser chromatinfreie Kern samt dem Innenkörperchen geht, wie gesagt, vollkommen zugrunde. Der eigentliche, viel kleinere, fast aus reiner Chromatinsubstanz bestehende und sich stark färbende Kern, welcher aus der Vereinigung der beiden Geschlechtskerne hervorgegangen ist, liegt neben dem ersteren und beginnt sich bald auf mitotischem Wege zu teilen.

Der wuchernde Amphiont erreicht einen Durchmesser von 12—15 μ und scheidet dann noch ein zweites, inneres, viel zarteres Häutchen aus, welches unter dem äußeren liegt. Ich kann mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß diese Amphionten, von doppelten Häutchen umgeben, von welchen das äußere, dickere und resistentere als eine äußere Kapsel bezeichnet werden kann, mit dem Kote des Wirtes nach außen entleert werden und zur Infektion andrer Individuen dienen. Ich habe nämlich oft in dem ausgeworfenen Kote der Würmer diese eingekapselten Elemente gesehen.

Ich bemerkte oben, daß der chromatinreiche Kern des Amphionten sich auf mitotischem Wege teilt. Nun habe ich verschiedene Stadien dieser Teilung beobachtet: schöne Spindelchen, Stadien, welche einer Metakinese entsprechen, und zwar Anhäufungen von Chromatin an den entgegengesetzten Polen eines hellen, verlängerten Plasmahofes; in noch andern Stadien stellte sich die Chromatinsubstanz in Gestalt geschlossener Ringe dar (Fig. 12). Ich habe sehr zahlreiche Kerne in solchen eingekapselten Amphionten gesehen, woraus ich schließe, daß der Inhalt derselben in viel mehr als in acht Sporozoiten zerfällt. Die Gestalt der Sporozoiten habe ich schon oben beschrieben. Dieselben sind kugelig, bestehen aus hellem Plasma und enthalten einen rundlichen, chromatinreichen Kern (vgl. Fig. 2). Dieselben bilden junge Gregarinen, die sich bald an die Darmwand anheften.

Da sich jedoch der Amphiont beträchtlich vergrößert, um die sehr zahlreichen Sporozoiten zu produzieren, so muß er sich in besonders günstigen Ernährungsverhältnissen befinden, und dies ist wahrscheinlich die Ursache der höchst interessanten Erscheinung, daß

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Amphiont, bevor er zur Reifung gelangt und die zahlreichen Sporozoiten zu produzieren beginnt, in die Darmwand eindringt.

Wir haben oben gesagt, daß zahlreiche Amphionten, die im Darmlumen liegen und mit einer doppelten Membran versehen sind, sehr wahrscheinlich mit dem Kote des Wirtes nach außen gelangen. Viele Amphionten wachsen aber langsamer, sind längere Zeit nur mit einem einzigen, zarten Häutchen versehen, und diese dringen nun in die Darmwand des Wirtes unter die Schicht der Darmepithelzellen hinein, wo sie in nächster Nachbarschaft des die Darmepithelwand umgebenden und mit einem Endothel ausgekleideten Blutsinus liegen bleiben und allmählich in eine sehr große Anzahl von Sporozoiten zerfallen, die eine sog. Autoinfektion veranlassen. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß auch diejenigen Amphionten, welche im eingekapselten Zustande von außen her in den Darm des Wurmes gelangen, von der äußeren Kapsel befreit, ebenfalls in die Darmwand eindringen, wo sie bedeutend heranwachsen und zahlreiche Sporozoiten produzieren.

Das Studium der obigen Verhältnisse, insbesondere des Eindringens der Parasiten in die Darmwand, hat mir sehr viel Mühe gekostet, und wiewohl ich das meiste aufklären konnte, so blieben mir doch noch einige unwesentliche Punkte unklar.

Zuerst muß man die Frage beantworten, ob die Amphionten in die Zellen oder zwischen die Zellen der Darmepithelwand gelangen? Ich habe sehr große Mengen von kugeligen, den frei im Darme liegenden Amphionten ganz ähnliche Zellen in dem Darmepithel gefunden; anfangs dachte ich mir, daß es wahrscheinlich Sporozoiten sind, die in die Epithelzellen des Darmes zum Zwecke der Autoinfektion eingedrungen und zu amphiontenähnlichen Schizonten herangewachsen sind, ähnlich wie es bei manchen Coccidien stattfindet. Ich habe aber niemals Sporozoiten in die Darmepithelzellen migrieren gesehen. Immer waren die Darmwandparasiten der Größe und dem Habitus nach vollkommen den freien Amphionten ähnlich. Es zeigte sich auch, daß diejenigen Amphionten, welche mit der Darmwand sehr innig zusammenhängen, alle ohne Ausnahme mit einem äußeren Häutchen versehen sind, und daß die kugeligen Parasiten der Darmwand ebenfalls in keinem einzigen Falle eines ganz ähnlichen Häutchens entbehren.

Wäre nun weiter die Annahme richtig, daß die Amphionten in die Zellen der Darmwand eindringen, so müßte ich irgend welche Stadien dieses Eindringens und Veränderungen in diesen Zellen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

finden. Das habe ich aber niemals beobachtet. Das Eindringen der Amphionten in die Epithelzellen der Darmwand scheint auch deshalb unwahrscheinlich zu sein, weil der Durchmesser der mit der Darmwand schon zusammenhängenden Amphionten viel größer als die Breite der Darmepithelzellen ist, und weil die, der Darmhöhle zugekehrte Fläche dieser Zellen mit langen Cilien sehr dicht bedeckt ist. Direkte Beobachtungen überzeugten mich nun, daß diese Annahme ganz unbegründet war, und daß es sich wirklich um junge Amphionten handelt, welche aber zwischen die Epithelzellen der Darmwand eindringen.

Eine Schwierigkeit sehe ich nur darin, daß dieses Eindringen zur Zeit erfolgt, wo die Amphionten mit dem genannten Häutchen schon versehen sind. Ich muß aber annehmen, daß das übrigens äußerst dünne und zarte Häutchen während des Lebens des Amphionten ganz innig mit dem Cytoplasma zusammenhängt und den etwaigen amöbenförmigen, das Eindringen zwischen die Darmzellen ermöglichenden Bewegungen des Parasiten keine Schwierigkeiten darbietet. Das Eindringen der Amphionten wird außerdem noch dadurch erleichtert, daß die Darmzellen selbst eine im gewissen Sinne aktive Rolle bei diesem Eindringen mitspielen, was unten näher besprochen werden wird.

Ich bitte nun den Leser zuerst die Fig. 13 betrachten zu wollen. Wir sehen hier auf einem Längsschnitte durch die Darmwand einen Amphionten, der vom zarten Häutchen umgeben, in einer kleinen Aushöhlung zwischen zwei benachbarten Darmepithelzellen steckt, indem er die langen Cilien derselben seitwärts auseinander schiebt; diese Cilien verlaufen daher in schiefer Richtung und zwar nicht nur diejenigen, welche den genannten zwei Zellen (auf dem Längsschnitte) angehören, sondern auch diejenigen einiger benachbarten Zellen. Der Amphiont steckt in einer trichterförmigen Aushöhlung zwischen den Zellen mit einem konischen, verengten Ausläufer, wobei nicht nur das Häutchen, sondern auch das Cytoplasma der Zelle in einen Fortsatz sich verlängert. Ich bin der Meinung, wie schon oben erwähnt, daß während des Lebens des Amphionten das Häutchen sehr innig dem Plasma anliegt. Den konischen Plasmafortsatz kann man als eine pseudopodienartige Bildung betrachten. Im Plasma des Amphionten liegt ein Kern samt Karyosom, wobei diese beiden Bildungen sehr arm an Chromatin sind und sich schwach färben, während der eigentliche chromatinreiche, kleinere Kern neben dem ersteren liegt und schon jetzt sich im Zustande einer mitotischen Teilung befindet. Es ist auch sehr interessant, daß die Zellen, zwischen welchen sich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die erwähnte trichterförmige Vertiefung befindet, nicht so dicht nebeneinander stehen, wie gewöhnlich, sondern es ist zwischen denselben eine Spalte zu sehen, welche sehr wahrscheinlich infolge des Einflusses des Parasiten zustande gekommen ist, womit sich gewissermaßen der Weg für die intercelluläre Migration desselben bereitet.

Solche Bilder, wie das oben beschriebene, habe ich vielfach angetroffen und ich meine, daß dieselben nicht anders gedeutet werden könnten, als frühe Immigrationsphasen der Parasiten (Amphionten) zwischen die Zellen der Darmwand.

Ein sehr interessantes Bild sehen wir weiter in Fig. 14. Hier dringt ein ebenfalls mit einem äußeren Häutchen versehener Amphiont zwischen die Zellen der Darmwand hinein; er liegt aber verhältnismäßig schon viel tiefer, wobei sich unter demselben eine epitheliale Zelle befindet, die halb so groß ist als die gewöhnlichen, unveränderten, benachbarten Zellen und eine keilförmige Form besitzt, mit einer engen Basis nach außen gerichtet. Die benachbarten Zellen haben eine schiefe Lage angenommen, so daß sie einen trichterförmigen Raum begrenzen, welcher oben von dem Amphionten, unten von der genannten Zelle erfüllt ist. Diese letztere hat ihre Cilien verloren, wobei das äußere Häutchen des Amphionten sich ihrer freien Oberfläche sehr innig anlehnt. Ich bin der Ansicht — und anders, meine ich, kann man dieses Bild nicht deuten — daß hier das Eindringen des Parasiten auf eine andre Weise, als im obigen Falle zustande kommt und zwar durch eine aktive Mitwirkung der Epithelzellen selbst.

Die Tatsache nämlich, daß der Parasit (Amphiont) sich mit seinem äußeren Häutchen ganz fest der freien Oberfläche einer Darmzelle anschmiegt, daß dieselbe dabei ihre Cilien verliert und (sehr wahrscheinlich infolge des Einflusses des Parasiten) einer Degeneration unterliegt und zwar zuerst bedeutend sich verkürzt und somit den Parasiten mit sich in die Tiefe des Darmepithels zieht — alle diese Tatsachen bekräftigen die obige Meinung. Eine solche degenerierende, verkleinerte Zelle stellt namentlich die mittlere unterhalb des Parasiten liegende Zelle in Fig. 14 dar. Ich habe auch Fälle beobachtet, wo der Amphiont mit seinem Häutchen einer Darmepithelzelle fest angeschmiegt war und wo dieselbe noch eine ganz normale Größe besaß und mit Spuren von Cilien versehen war. Der eindringende Parasit vertieft sich immer weiter, bis er endlich unter die Darmepithelschicht zu liegen kommt und an das Endothel des Darmblutsinus stößt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ich muß bei dieser Gelegenheit bemerken, daß das Vorhandensein einer Endothelschicht, die den Darmblutsinus sowohl von der Seite des Darmepithels, wie auch derjenigen der Muskellage begrenzt, lange Zeit bei den Enchytraeiden vermißt wurde und erst von Hesse (6), von mir (14), wie auch später von H. Ude (21) bei verschiedenen Enchyträiden nachgewiesen worden ist. Dieses Endothel besteht aus einer Lage platter Zellen, die am Darmkanal der Basis der Darmepithelzellen innig anliegen.

Nun vertieft sich der Parasit, wie gesagt, so weit, daß er schließlich direkt an diese Endothelschicht stößt und da dieselbe sehr dünn ist, so befindet er sich in äußerst guten Ernährungsverhältnissen, weshalb er sich stark vergrößern kann.

Es ist sehr interessant, daß in dem Maße, als der eindringende Parasit wächst, die angrenzenden Darmepithelzellen teils einer Degeneration unterliegen, teils dagegen sich besonders vergrößern. Der Parasit übt überhaupt einen sehr stark modifizierenden Einfluß auf die benachbarten Darmepithelzellen aus. Der Einfluß ist um so mehr bedeutend, daß sehr oft der eingedrungene Parasit, nachdem er einen offenen Weg zwischen den Zellen gelassen hat, andre Parasiten an dieselbe Stelle, sozusagen, heranlockt, so daß an derselben Stelle zwei, drei, ja manchmal auch vier Amphionten auf verschiedenen Stadien der Entwicklung in der Darmwand stecken. Ich habe bei einigen Exemplaren von *Henlea* die Darmwand mit einer so großen Menge von Parasiten infiziert und im Darmlumen so zahlreiche Sporozoiten und Gregarinen auf verschiedenen Entwicklungsstadien angetroffen, daß ich mich wunderte, daß der Darmkanal des Wurmes überhaupt funktionieren konnte; solche Exemplare schienen jedoch ganz kräftig und gesund zu sein. Die obigen Veränderungen im Darmepithel illustrieren die Figg. 15, 16, 18 und 19, die Teile von Längsschnitten durch die Darmwand darstellen. In Fig. 15 liegt der Amphiont in engster Nähe des Darmblutsinusendothels und ist von einem Häutchen umgeben, das weit vom Plasma des Parasiten abgehoben ist. Von den denselben umgebenden drei Zellen des Darmepithels ist die eine, die mittlere, sehr klein; ihre Höhe ist dreimal so klein als diejenige der benachbarten Zellen und ihr Kern liegt nahe der Basis. Die zwei seitlichen Zellen haben dagegen ihre normale Höhe behalten, im Gegensatz aber zu den ganz intakten Darmepithelzellen sind sie in ihrer Form verändert; sie sind nämlich gegen die Basis sehr verschmälert (besonders die links abgebildete Zelle) und etwas gebogen, weshalb zwischen dem Parasiten und den basalen Abschnitten dieser

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zellen jederseits ein freier Raum zu sehen ist, mit blassen Körnchen erfüllt. Unten werde ich weitere Veränderungen beschreiben, welchen die Darmwandparasiten unterliegen; hier bemerke ich nur, daß jeder Parasit, nachdem er seine Migration beendigt hat, eine zweite Hülle ausscheidet, so daß er, gleich den frei im Darme liegenden Amphionten, mit zwei Hüllen, einer zarten inneren und einer etwas dickeren, aber auch verhältnismäßig feinen, äußeren versehen ist (vgl. Fig. 16).

Wenn mehrere Amphionten z. B. zwei oder drei an derselben Stelle in die Darmwand hineinwandern, so bleibt sehr oft einer von denselben tiefer liegen und reicht bis zum Endothel des Blutsinus, während die andern höher liegen und gewöhnlich die Epithelwand hügelartig gegen das Darmlumen ausstülpen; in andern Fällen bleiben zwei Amphionten tiefer unter dem Epithel und nur einer von ihnen liegt mehr oberflächlich, die hügelartige Ausstülpung der Epithelwand bedingend, wie es z. B. in Fig. 16 zu sehen ist, wo ein Parasit tiefer liegt, der Rest eines andern (von welchen die inzwischen gebildeten Sporozoiten schon ausgekrochen sind) sich tiefer neben dem ersten befindet, während endlich der Rest eines dritten, ebenfalls entleerten, ganz oberflächlich liegt und eine lokale buckelartige Ausstülpung der Darmepithelwand verursacht.

Die zuletzt erwähnte Figur ist auch deshalb von großem Interesse, daß auch hier bedeutende Veränderungen in den Darmepithelzellen zu sehen sind, welche die Parasiten verursachen. Man sieht hier rechts von den Parasiten hohe und etwas gebogene Epithelzellen; andre, die oberhalb der Parasiten liegen, sind stark verkürzt; von besonderem Interesse sind aber die zwei mittleren, welche die Ausstülpung der Epithelwand bilden und fast gänzlich voneinander entfernt sind, indem sie nur in einem Punkte zusammenstoßen, was für die Auswanderung der Sporozoiten in der Richtung gegen die Darmhöhle besonders günstig erscheint.

Der in die Darmwand eindringende Amphiont besitzt, wie gesagt, außer einem großen, chromatinlosen Kern samt Karyosom (welche Bildungen Reste des Makrogametenkernes sind, aus dem der weibliche Geschlechtskern ausgewandert ist) noch einen eigentlichen, fast nur aus Chromatin bestehenden, viel kleineren, exzentrisch liegenden Kern, der aus Vereinigung der beiden Geschlechtskerne hervorgegangen ist. Dieser Kern beginnt sich nun mitotisch zu teilen und zwar entweder noch vor dem Eindringen des Amphionten in die Darmwand, oder nachdem derselbe schon tief eingedrungen ist. Die verschiedenen mitotischen Teilungen sehen wir in Figg. 15, 17, 19.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Als Resultat entsteht eine sehr große Anzahl von kleinen Kernen, welche nahe der Peripherie der Mutterzelle liegen und in welchen die Chromatinsubstanz einer Verdichtung unterliegt; diese Kerne färben sich sehr intensiv. Die ganze Zelle vergrößert sich dabei allmählich und erreicht einen Durchmesser von 15—17,5 μ. Der große, chromatinlose Kern unterliegt unterdessen gewöhnlich einer Fragmentation (vgl. Fig. 15), ehe er gänzlich verschwindet. Ich habe auch öfters beobachtet, daß dieser Kern in einer Plasmavacuole liegt, die sich allmählich vergrößert und sich der Peripherie der Zelle nähert, wobei der Kern nach außen herausgestoßen wird, wo er zu Grunde geht. Nachdem der eigentliche, chromatinreiche, kleine Kern und die Produkte seiner Teilung eine große Anzahl von kleinen Kernen gebildet haben, differenziert sich um einen jeden derselben ein heller Plasmahof und so bildet sich eine große Anzahl von kleinen, kugeligen Zellen — Sporozoiten, die sich noch mit je einem feinen Häutchen umgeben und so weit wachsen, bis sie die Größe der frei im Darme liegenden Sporozoiten erreichen. Dann treten sie alle auf einmal aus ihren feinen, platzenden Häutchen heraus und nachdem auch die Hüllen der Mutterzelle zerreißen, wandern sie scharenweise in das Darmlumen hinein, wo sie sich auf oben beschriebene Weise in junge Gregarinen verwandeln.

Die Reste der entleerten Mutterzellen und die Reste der rückgebildeten Darmepithelzellen bleiben noch eine längere Zeit in der Darmwand liegen. Die ersteren sind sehr leicht zu erkennen an ihrer gelblich-schmutzigen Farbe, welche durch das Vorhandensein von zahlreichen entleerten Hüllresten der Sporozoiten und vielen Körnchen und Fettkügelchen, den Zerfallprodukten eines Teiles des Plasma und des großen Kernes des Amphionten, verursacht ist (Figg. 16, 18, 19 links). Eine eventuelle Auswanderung der Sporozoiten aus der Darmwand in den Blutsinus und in die Leibeshöhle habe ich niemals beobachtet. Ebenso habe ich niemals Parasiten in der Leibeshöhle und in den Geschlechtsorganen bei *Henlea* gesehen, woraus ich schließe, daß die *Schaudinnella* eine einzig und allein im Darme der *Henlea* lebende Gregarinenform darstellt, welche im Gegensatze zu den meisten andern Gregarinen nicht nur durch die von außen mit der Nahrung eindringenden Sporozoiten, sondern auch durch eine Autoinfektion in hohem Maße ihren Wirt zu infizieren imstande ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Einige theoretische Betrachtungen.

Die Arbeiten von Siedlecki (19, 20), Cuénot (3, 4, 5), Provazek (15), Léger (8, 9, 10) und andern Zoologen haben in den letzten Jahren nachgewiesen, daß bei den Gregarinen eine Kopulation der Sporoblasten stattfindet, die in den, ein Syzygium bildenden Individuen sich entwickeln. Die drei ersteren Autoren betrachten die von ihnen erforschten Gregarinen als isogam sich vermehrende Tiere, da hier die Sporoblasten ganz gleich gebaut sind, im Gegensatze zu den Coccidien und vielen Hämosporidien, für welche eine Heterogamie typisch ist. Léger war der erste, der in den letzteren Jahren eine heterogamische Vermehrung bei den Gregarinen beschrieben hat. Zuerst hat er (1901) bei *Stylorhynchus* diese Verhältnisse gesehen, dann hat er gemeinschaftlich mit O. Duboscq eine Arbeit über die Geschlechtselemente und Befruchtung bei *Pterocephalus nobilis* (1902) und endlich ein Studium über die Entwicklung der Sexualelemente und den Befruchtungsprozeß bei *Stylorhynchus* (1902) veröffentlicht.

Bei *Pterocephalus nobilis* A. Schn., einer in der *Scolopendra* schmarotzenden Gregarine, beschreiben Léger und Duboscq folgende, sehr interessante Verhältnisse. Nach einer sehr aktiven Vermehrung der Geschlechtskerne in jedem der beiden konjugierenden Individuen d. h. Syzygiten, von welchen das eine als männliches, das andre als weibliches angesehen werden muß, bilden sich die Eier an der Oberfläche des weiblichen Individuums, wie bei *Stylorhynchus*, als Fortsätze, die an der Basis granuliert und am freien Ende hell erscheinen und hier den Kern enthalten; diese Fortsätze verlängern sich, werden zuerst oval, dann zylindrisch, abgerundet an beiden Enden. Diese Eier, welche bald frei werden, besitzen nur an einem Pole das Bildungsplasma mit dem Kern, der Rest der Zelle dagegen enthält zahlreiche Dottergranulationen; die Eier sind also nach einem telolecithalen Typus gebaut. Bei dem andern Syzygiten, d. h. bei dem männlichen Individuum, bilden sich gleichzeitig an der Oberfläche desselben die Spermatozoiden und zwar auf einer ganz ähnlichen Weise wie bei den monozoischen Coccidien (Léger) oder bei *Cyclospora karyolitica* nach den Untersuchungen von Schaudinn. Die Spermatozoiden, die in die weibliche Kammer wandern, um hier die Eier zu befruchten, sind äußerst kleine Elemente, von 5—6 μ Länge, und bestehen fast aus reiner Chromatinsubstanz mit der Ausnahme eines kleinen, hellen, plasmatischen Fleckes in der Mitte. Ihre Form ist eine geschlängelte. Bei der Befruchtung verschmelzen die beiden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Geschlechtskerne (Vorkerne). Die französischen Gelehrten haben hier auch einige Bilder gesehen, welche für ein Vorhandensein von Polkörperchen (Richtungskörperchen) sprechen; aber diese Frage lassen sie noch offen.

In einer kurzen, aber sehr wichtigen Arbeit über die Entwicklung der Sexualelemente und über die Befruchtung bei *Stylorhynchus longicollis* F. St., einer im Darmkanale von *Blaps* schmarotzenden Polycystide, gibt Léger folgende Beschreibung der betreffenden Verhältnisse. Zwei Gregarinenindividuen, die sich bei der Konjugation mit einer gemeinschaftlichen Cyste umhüllen, sind differenten Geschlechtes, das eine ist männlich, das andre weiblich, was Léger schon in der Arbeit vom Jahre 1901 nachgewiesen hat. Zwischen den beiden Individuen existiert zuerst kein Dimorphismus und die Zellen, welche sich in Geschlechtselemente transformieren sollen, sind zuerst ganz gleich, indifferent. In dieser Hinsicht existiert eine große Differenz zwischen den von Léger beschriebenen, heterogamisch sich vermehrenden Gregarinenformen und der von mir beschriebenen *Schaudinnella*, bei welcher: 1) die »Konjugation« beider Individuen oder der Syzygiumprozeß bei denselben eine nur sehr untergeordnete Rolle spielt, indem die beiden Syzygiten nur männlichen, nur weiblichen, oder beiderlei Geschlechts sein können, 2) die Entwicklung der Geschlechtszellen vom ersten Moment an ganz verschieden bei den beiden Geschlechtern erfolgt.

Die anfangs ganz indifferenten Geschlechtszellen von *Stylorhynchus*, welche an der Peripherie der beiden Individuen sich entwickeln, stellen kugelige, 6 μ Durchmesser besitzende und mit einem kugeligen Kern und Karyosom versehene Zellen, die vermittelst je eines feinen Stieles mit der Oberfläche des Gregarinenkörpers verbunden sind. Der Körper der Gregarine bleibt aber nicht einheitlich, sondern in dem Maße, als sich die Kerne vermehren, teilt sich derselbe in einige Stücke von verschiedener Gestalt und es bilden sich nun an der Peripherie dieser Stücke die zahlreichen Sexualelemente. Diese Verhältnisse erinnern uns an diejenigen bei *Schaudinnella*, da hier der Körper der Gregarine — was wir wenigstens bei den männlichen Individuen beobachtet haben — in einige Stücke zerfällt (vgl. Fig. 6).

Es ist sehr interessant, daß nach Légers Beobachtungen die Kerne, welche für die Geschlechtselemente bestimmt sind, auf einem typischen, mitotischen Wege sich vermehren, während im Inneren der Körperstücke der Gregarine typisch-mitotisch sich teilende, viel größere

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Kerne auftreten, die nachher vollkommen degenerieren, nachdem die Geschlechtszellen von dem Mutterorganismus sich ablösen. Auch ich habe eine Vermehrung solcher großer, chromatinarmer Kerne (Fig. 6) beobachtet, die den Zerfall des zuerst einheitlichen Organismus in einige Stücke begleitet; ich beobachtete aber dabei niemals mitotische Teilungen sondern eine Fragmentation des Kernes. Den Ursprung der großen, oder wie sie Léger nennt, somatischen Kerne konnte der französische Gelehrte nicht ermitteln, die kleinen, oder die sexuellen hält er aber wie Cuénot (34), Mrázek (12) und Siedlecki (20) für Produkte des kleinen primitiven Kernes (micronoyeau primitiv), was mit meinen Untersuchungen übereinstimmt. Die großen Kerne hält er wahrscheinlich für Produkte des primitiven großen Kernes der Gregarine, womit auch meine Untersuchungen im Einklang sind. Die Anlagen der weiblichen Geschlechtszellen verändern sich nur wenig. Die indifferenten Zellen runden sich ab und werden als Eier frei.

Bei der Bildung der männlichen Geschlechtszellen sind dagegen die Veränderungen der zuerst indifferenten Geschlechtszellen viel beträchtlicher. Die reifen Spermatozoen sind sehr lang (25 μ Länge ohne den Schwanz mitzurechnen), hinten verschmälert, mit einem ganz vorn liegenden Kerne versehen, dessen Chromatin aus drei bis vier kompakten Körnern besteht. Léger beschreibt nun weiter im einzelnen den Befruchtungsprozeß, die Fusion des Chromatins beider Elemente und nimmt dabei an, daß hier wahrscheinlich zwei Centrosomen (ein männliches und ein weibliches) verschmelzen, um das Centrosom des befruchteten Eies zu bilden. Er schwankt aber in dieser Hinsicht.

Aus den oben angeführten Tatsachen sehen wir also, daß bei der *Schaudinnella*, sowie bei den von Léger und Duboscq beschriebenen Formen, eine typische Heterogamie hervortritt. Die Bildung von Makro- und Mikrogameten bei der *Schaudinnella* erinnert uns an denselben Prozeß bei den Coccidien oder Hämosporidien. Auch die Tatsache, daß bei der *Schaudinnella* eine Autoinfektion stattfindet, daß die im Darme produzierten Amphionten nicht nur andre Individuen von *Henlea* infizieren können, sondern in der Darmwand des Wirtes große Massen von neuen Sporozoiten liefern können, die wieder neuen Gregarinen den Anfang geben, hat sehr viel Ähnliches mit der Vermehrung der Coccidien; eine große Differenz besteht aber darin, daß bei den Coccidien, z. B. bei *Coccidium Schubergi* nach Schaudinn die durch Monogonie entstandenen Gymnosporen in das Darmepithel

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eindringen, bei der *Schaudinnella* aber es die Amphionten sind, auf geschlechtlichem Wege entstandene Elemente, die in die Darmwand einzutreten, Sporozoiten zu produzieren und eine Autoinfektion zu verursachen die Fähigkeit besitzen.

Was diese Autoinfektion anbelangt, so muß ich hier bemerken, daß schon M. Caulery und F. Mesnil (2) im Jahre 1898 eine sehr interessante Entwicklungsgeschichte bei *Gonospora longissima* beschrieben haben, einer in der Leibeshöhle und in dem Darm von *Dodecaceria concharum* Oest. lebenden Gregarine, bei welcher wahrscheinlich zwei verschiedene Generationen vorkommen. Die im Darme lebende Generation liefert hier besondere sichelförmige Gymnosporen, die wahrscheinlich zur weiteren direkten Infektion neuer Darmzellen dienen und somit durch diese Autoinfektionsfähigkeit große Übereinstimmung mit den Mononten der Coccidien aufweisen.

Die Tatsache, daß bei der *Schaudinnella* und bei den von Léger und Duboscq beschriebenen Formen zwei Arten von Gameten entstehen, macht es sehr wahrscheinlich, daß die Sporoblasten, welche bei andern Gregarinen besonders bei *Monocystis* in Kopulation eintreten, von verschiedenen Individuen herstammen, obwohl dies bis jetzt durch keine direkte Beobachtung bestätigt worden ist. Siedlecki, der die Kopulation der Sporoblasten bei *Monocystis* zuerst beobachtet hat, ist der Meinung, daß die miteinander kopulierenden Elemente von verschiedenen Syzygiten stammen. Er sagt mit vollem Rechte, daß ein indirekter Beweis für diese Ansicht aus der großen Analogie der betreffenden Prozesse bei *Monocystis* und *Trichosphaerium Sieboldi* nach den Beobachtungen von Schaudinn (18) hervorgeht. Denn in einem gewissen Entwicklungsstadium entsteht bei *Trichosphaerium* eine große Menge von kleinen, mit je zwei Flagellen versehenen Körperchen, die nach der Zerreißung der Hülle nach außen in das Meerwasser auswandern und alle zugrunde gehen, falls sie ähnliche Körperchen fremder Individuen nicht antreffen; wenn sie aber dieselben finden, so tritt die Kopulation ein. Cuénot (3) ist derselben Ansicht wie Siedlecki und er sagt ganz richtig, daß »s'il n'y avait pas amphimixie, on ne comprendrait pas, pourquoi deux Gregarines s'associent pour former leurs spores«. Diese Ansicht halte ich für ganz zutreffend und dieselbe wird noch dadurch bestätigt, daß in manchen Fällen, in welchen verschiedene (männliche und weibliche) Gameten produziert werden, wie bei *Schaudinnella*, keine innigere Verbindung der Syzygiten vorkommt, und die Bildung der verschiedenen Gameten mit dem Syzygiumprozesse in keinem ur-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sächlichen Verhältnis steht, wobei derselbe hier überhaupt nur eine vorübergehende Erscheinung ist.

Ich stelle mir nun die Sache so vor, daß bei denjenigen Gregarinen, bei welchen die Sporoblasten isogam sind, die beiden Syzygiten infolge eines innigeren Zusammenhanges etwa in verschiedener Richtung gereizt oder, sozusagen, verschiedenartig polarisiert werden, weshalb auch die Sporoblasten des einen Individuums, obwohl gleich gebaut, nur mit denjenigen eines andern Individuums zu kopulieren imstande sind, während bei der Heterogamie, wo die Gameten selbst so differente Baueigenschaften besitzen und so bedeutend verschieden sind, daß nur die Makrogameten mit den Mikrogameten, welche von verschiedenen Individuen stammen, miteinander kopulieren können — diese Reizung der beiden Syzygiten und somit die Verleihung einem jeden derselben einer gewissermaßen verschiedenen Polarität ganz zwecklos erscheint. Denn aus den Beobachtungen von Siedlecki bei *Monocystis* geht klar hervor, daß die beiden, anfangs ganz gleichen Syzygiten etwas different sich verhalten, der eine verhält sich während des Syzygiumprozesses mehr aktiv, der andre mehr passiv und der erstere überwältigt den letzteren, indem er in der Richtung gegen den Syzygiten einen pseudopodienartigen Fortsatz entsendet. Somit wäre es auch klar, warum bei den ganz heterogam sich fortpflanzenden Gregarinen, z. B. bei der *Schaudinnella*, der Syzygiumprozeß so sehr rückgebildet sein kann.

Man kann, meine ich, folgende Entwicklungsstufen in dem Geschlechtsprozesse der verschiedenen, bis jetzt in dieser Hinsicht näher bekannt gewordenen Gregarinen unterscheiden: 1) Ein Syzygiumprozeß, welcher zur Reizung der beiden Syzygiten dient und bei welchem dieselben physiologisch verschiedenartig sich verhalten und dann eine Bildung von gleichgebauten, aber physiologisch differenten Sporoblasten, also isogamen Sexualelementen (*Monocystis ascidiae*). 2) Ein Syzygiumprozeß, während welchem die beiden Individuen nicht in einen so innigen Kontakt eintreten — und dann eine Bildung von weiblichen und männlichen Gameten, die innerhalb der Cyste der beiden Syzygiten sich befruchten (*Stylorhynchus*). 3) Der Syzygiumprozeß hat nur eine ganz vorübergehende Bedeutung, er stellt nur eine reduzierte Erscheinung dar; die Syzygiten sind nicht unbedingt geschlechtlich verschiedene Individuen, und gewöhnlich erst, nachdem die Syzygiten ganz frei werden, produzieren sie von Anfang an stark differenzierte männliche und weibliche Gameten, die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

meistens ganz frei im Darmlumen des Wirtes zu liegen kommen und hier sich befruchten (*Schaudinnella*).

Den ganzen Entwicklungsgang von *Schaudinnella* kann man folgendermaßen in der Kürze darstellen:

1) Sporozoiten, die an die Darmwand sich anheften und zu

2) Gregarinen auswachsen.

3) Die Gregarinen bilden Syzygien, und zwar ♂ mit ♀, ♂ mit ♂, oder ♀ mit ♀, wobei sich entweder keine gemeinschaftliche Cyste bildet, oder es entsteht eine solche, indem sie gewöhnlich einer gallertartigen Veränderung unterliegt.

4) Die Syzygiten werden frei. Man unterscheidet im Darme ♂ und ♀ Individuen, die ganz frei sind.

5) Die ♂ Gregarinen produzieren zahlreiche kleine sichelförmige Spermatozoen (Mikrogameten). Die ♀ Gregarinen produzieren eine Anzahl größerer, rundlicher Eier (Makrogameten).

6) Befruchtung.

7) Das befruchtete Ei oder Amphiont bekommt zwei Hüllen.

8) Ein Teil der Amphionten geht mit dem Kote des Wirtes nach außen. Ein andrer Teil bleibt im Darme desselben Wirtes und dient zur »Autoinfektion«.

9) Der Amphiont dringt zwischen die Epithelzellen der Darmwand, vergrößert sich hier sehr stark und bildet sehr zahlreiche, kugelförmige, mit einer Hülle versehene Sporozoiten, die in die Darmhöhle übergehen, um wieder in geschlechtsreife Gregarinen auszuwachsen.

Was die Technik anbelangt, so habe ich ganze Würmchen, in deren Darmkanale die Gregarinen lebten, im Sublimat, in heißem Sublimat oder in Flemmingscher Flüssigkeit (die mir aber keine guten Resultate lieferte) fixiert, gradatim durch immer steigernden Alkohol und Xylol in Paraffin übergeführt und in Serienschnitte zerlegt. Zur Färbung benutzte ich Hämatoxylin-Eosin, Eisenhämatoxylin und Safranin.

Lemberg, im April 1903.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Literatur.

1. Max Abel, Beiträge zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge bei den limicolen Oligochäten. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII. 1902.
2. Maurice Caulery et Felix Mesnil, Sur une Grégarine coelomique présentant dans son cycle évolutif une phase de multiplication asporulée. Compt. Rendus Soc. de Biol. Paris (10). T. V. 1898. Auch Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. T. CXXVI.
3. Lucien Cuénot, Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines. Archives de Biologie. T. XVII.
4. Derselbe, Sur la prétendue conjugaison des Grégarines. Bibl. anat. T. VII. 1899.
5. Derselbe, L'epuration nucléaire au début de l'ontogénèse. Compt. Rendus Acad. Sc. Paris. T. CXXV.
6. Hesse, Beiträge zur Kenntnis des Baues der Enchytraeiden. Diese Zeitschrift. Bd. LVII.
7. A. Kölliker, Diese Zeitschr. 1848.
8. L. Léger, Sur la morphologie des éléments sexuels chez les Grégarines Stylorhynchides. Compt. Rendus Acad. Sc. Paris. 1901.
9. Derselbe, Note sur le développement des éléments sexuels et la fécondation chez le Stylorhynchus longicollis. F. St. Arch. de Zool. expér. et génerale. Notes et Revues. No. 4 et 5. 3. Série. T. X. 1902.
10. L. Léger et O. Duboscq, Les éléments sexuels et la fécondation chez les Pterocephalus. Compt. Rendus de l'Acad. des Sc. Paris. 1902.
11. Labbé, Sporozoa. Das Tierreich. Lief. 5. Berlin.
12. A. Mrázek, Studia o sporozoich. I. Deleni jaderné a sporulace u Gregarin. Véstnik král. ceské spolecnosti náuk. 1899.
13. J. Nusbaum, Vergleichende Regenerationsstudien. I. Teil. Poln. Archiv f. biol. u. med. Wissenschaften. Bd. I. 1901.
14. Derselbe, Zur Anatomie und Systematik der Enchytraeiden. Biol. Centralbl. 1895.
15. S. Provazek, Zur Entwicklung der Gregarinen. Archiv für Protistenkunde. I. Bd. 1902.
16. Radkewitsch, Trav. Soc. Univ. Charkow. 1870. (Die Originalarbeit war mir unbekannt, ich zitiere dieselbe nach Labbé, Sporozoa. 1899.)
17. F. Schaudinn, Untersuchungen über den Generationswechsel der Coccidien. Zoolog. Jahrbücher. XIII. 1900.
18. Derselbe, Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphärium Sieboldi. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin. Anhang. 1899.
19. M. Siedlecki, Über die geschlechtliche Vermehrung der Monocystis ascidiae. Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie. 1899.
20. Derselbe, O rozwoju płciowym gregaryny Monocystis ascidiae R. Lank. Abhandl. d. Krakauer Akad. Wiss. 1902.
21. H. Ude, Beiträge zur Kenntnis der Enchytraeiden und Lumbriciden. Diese Zeitschr. 1895.
22. Fr. Vejdovský, Die Enchytraeiden. Eine Monographie. 1879.
23. Wasielewski, Sporozoenkunde. Jena 1896.
24. E. B. Wilson, The Cell in Developpement and Inheritance. New York 1900.
25. Wolters, Die Konjugation und Sporenbildung bei den Gregarinen. Arch. f. mikr. Anat. XXXVII.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXII.

Alle Abbildungen wurden mit Hilfe des Zeichnungsprisma von Zeiss, und zwar mit Ausnahme der Fig. 11 (bei Syst. homog. Immers. 1/12, Komp.-Oc. 12) bei Syst. homog. Immers. 1/12, Oc. 4, Tubuslänge 160, des Zeissschen Mikroskopes angefertigt und betreffen *Schaudinnella henleae*.

Fig. 1. Verschiedene Gregarinenformen im Darmkanale der *Henlea*, teils frei (*a*, *c*, *e*), teils an das Darmepithel angeheftet (*d*, *b*), teils im Syzygiumzustande (*f*, *b*, *g*).

Fig. 2. Sporozoiten (*a*) und junge Gregarinenformen im Zusammenhange mit dem Darmepithel von *Henlea*.

Fig. 3. Eine Gregarine aus dem Darmkanale von *Henlea*.

Fig. 4. Eine weibliche Gregarine, im Zustande der Eierbildung; rechts und links liegen schon zwei freie Eizellen (Makrogameten).

Fig. 5. Eine weibliche Gregarine (*a*) und (*b*), eine Gruppe von Spermatozoiden (Mikrogameten) mit den Resten des Körpers des männlichen Organismus (oben liegt der große, zu Grunde gehende Kern desselben) frei im Darmlumen der *Henlea* liegend.

Fig. 6. Zwei männliche Gregarinen im Zustande der Fragmentation.

Fig. 7—9. Männliche Gregarinen im Zustande der Mikrogametenbildung.

Fig. 10 u. 11. Makrogameten und Mikrogameten, frei im Darmlumen liegend und die Befruchtungserscheinungen derselben.

Fig. 12. Ein befruchtetes Ei (Amphiont), in welchem der chromatinreiche Geschlechtskern in einige Tochterkerne sich geteilt hat; aus der Darmhöhle einer *Henlea*.

Fig. 13. Ein zwischen die Epithelzellen des Darmes eindringender Amphiont.

Fig. 14. Ein etwas tiefer zwischen die Epithelzellen des Darmes eingedrungener Amphiont.

Fig. 15. Ein unter den Epithelzellen des Darmes ruhender Amphiont.

Fig. 16. Drei Amphionten in der Darmepithelwand, von welchen zwei (*a*) ganz entleert sind; der dritte (*a'*) enthält fast reife Sporozoiten; *e*, Endothel des Darmblutsinus.

Fig. 17. Drei verschiedene Entwicklungsstadien der Amphionten aus der Darmepithelwand.

Fig. 18. Ein entleerter Amphiont (*a*) unter der Darmepithelwand liegend; *e*, inneres, *e'*, äußeres Endothel des Darmblutsinus.

Fig. 19. Zwei Amphionten in der Darmepithelwand, von welchen der eine (*a*) entleert ist, der andre (*a'*) aber viele Kerne der künftigen Sporozoiten enthält.

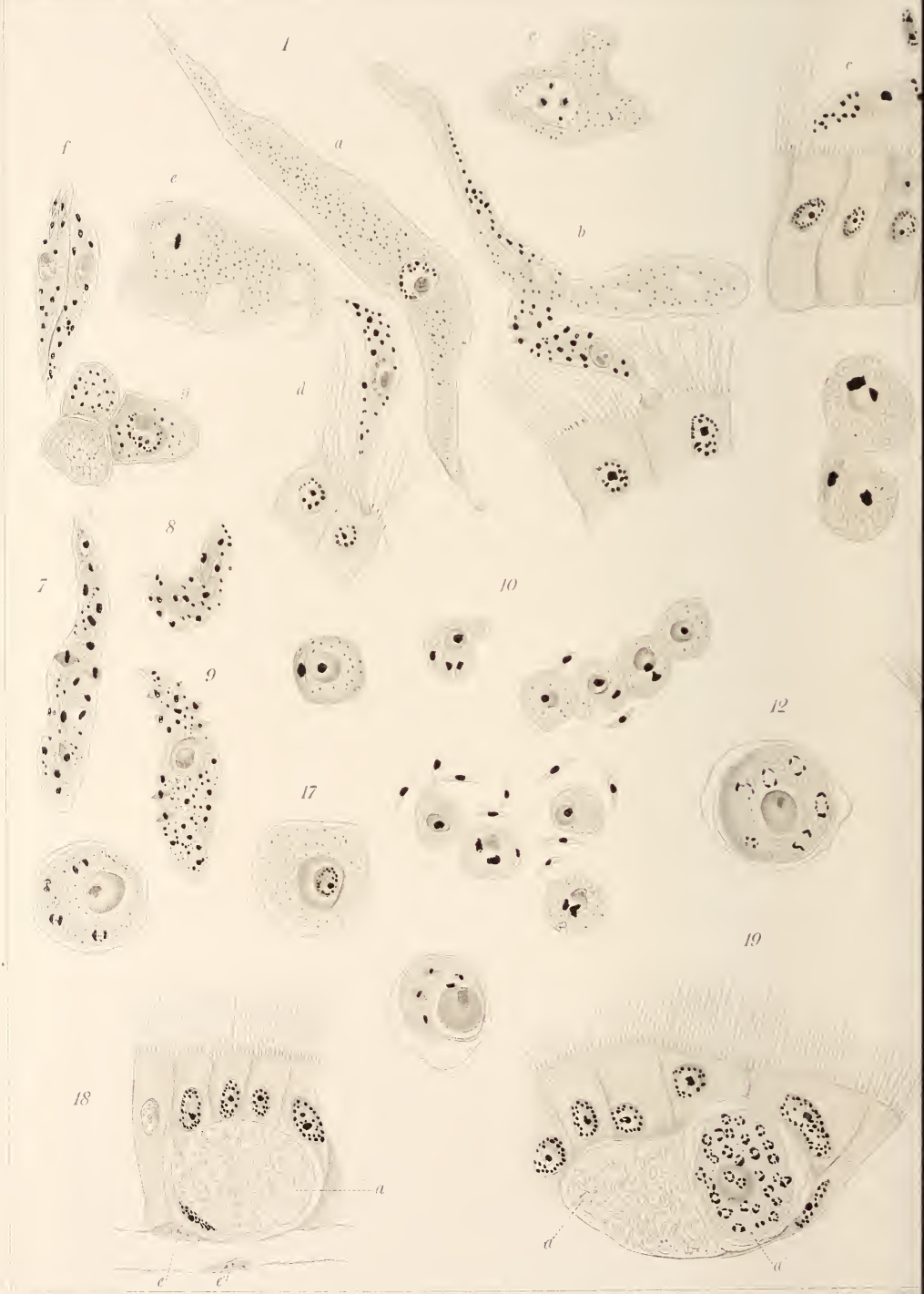
Fig. 20. Eine junge Gregarine mit dem Vorderende des Epimeriten in einer Darmepithelzelle steckend.

Fig. 21. Ein Amphiont im Zusammenhange mit der Darmepithelwand.

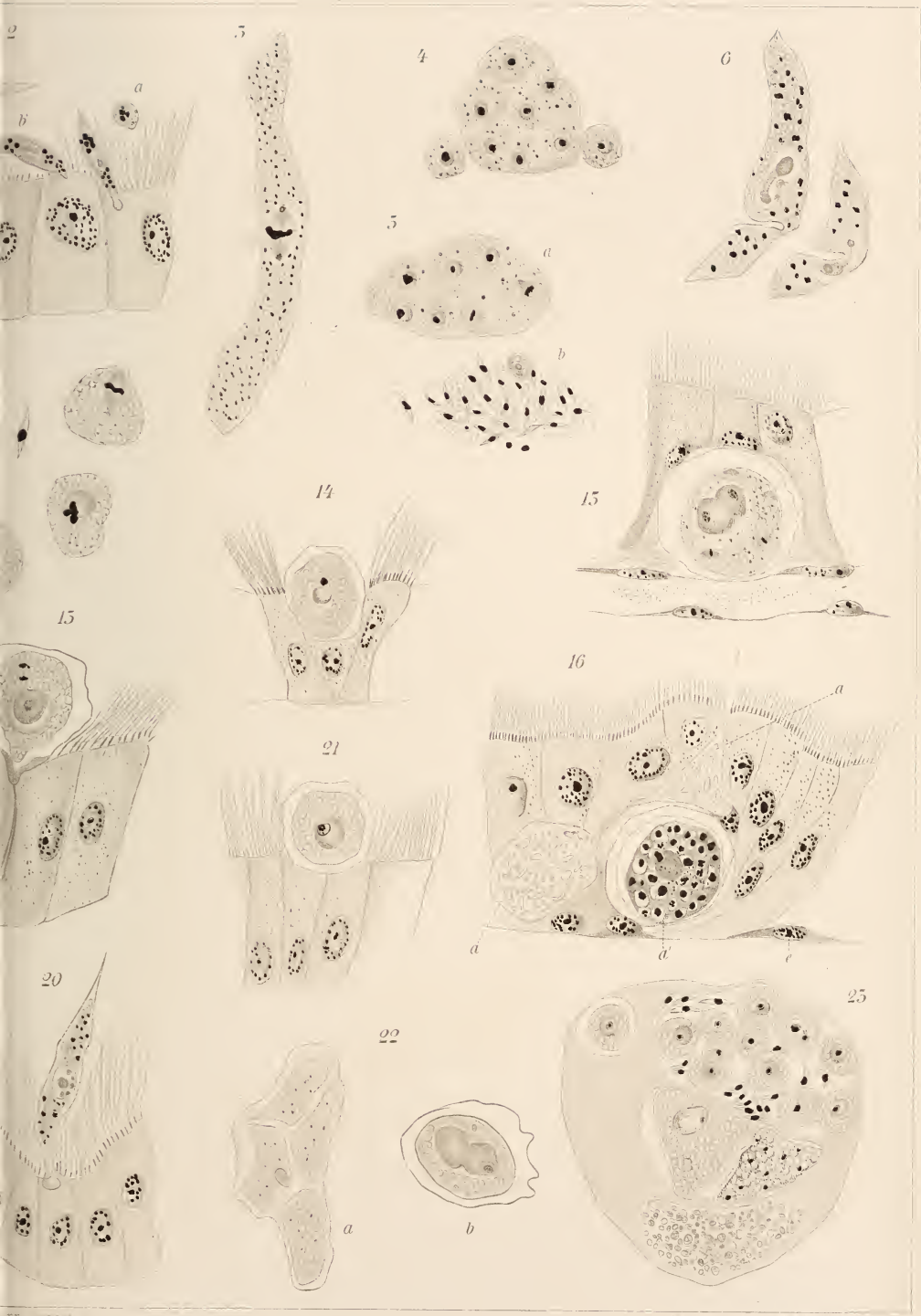
Fig. 22. Pathologische, encystierte Gregarinen.

Fig. 23. Mehrere Individuen, die in einer gemeinschaftlichen, gallertartig veränderten Cyste liegen und die teilweise (oben) schon Makrogameten und Mikrogameten bildeten, teilweise (in der Mitte) noch wenig verändert sind, teilweise einer Rückbildung unterlagen (unten).

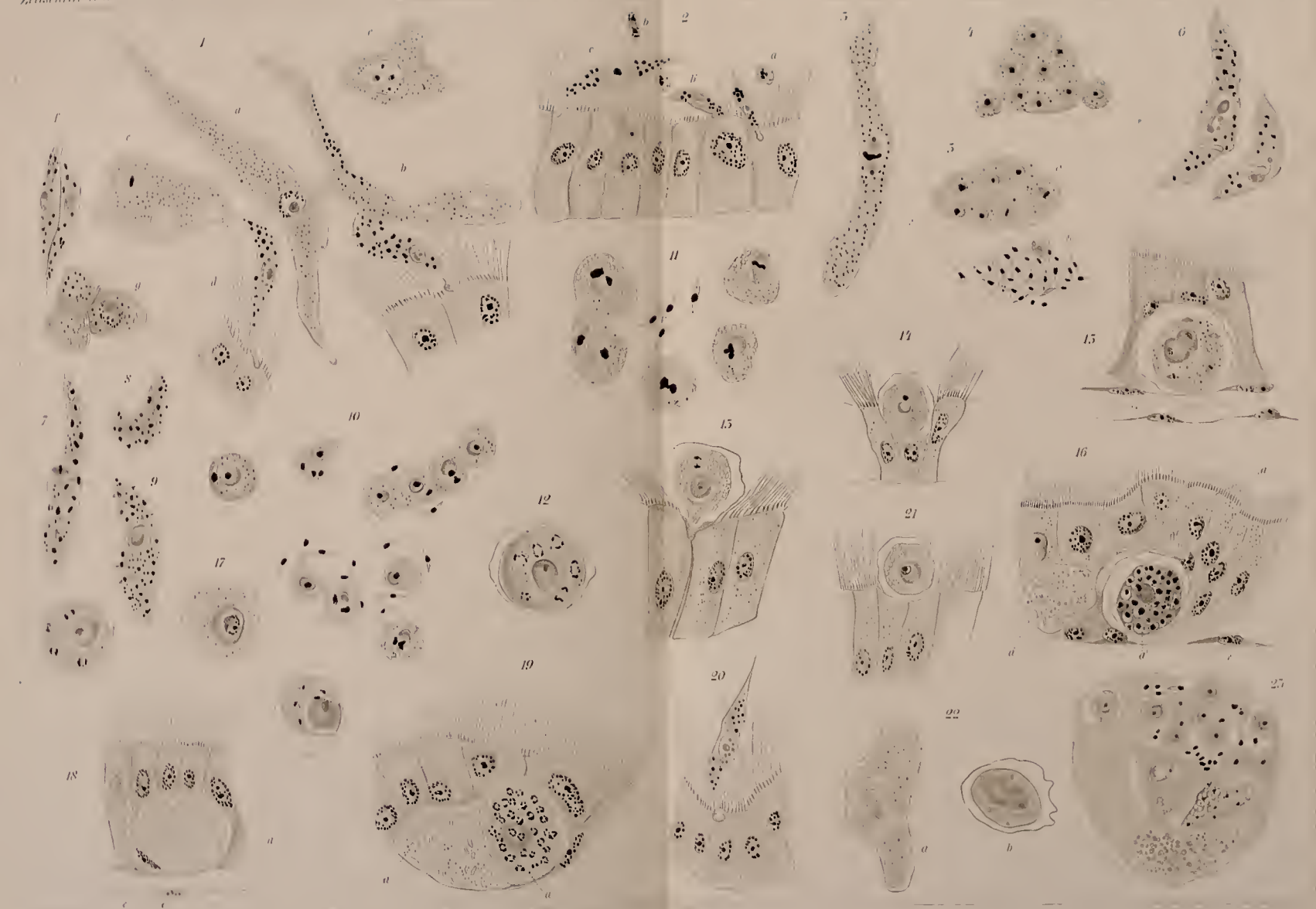
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: 75

Autor(en)/Author(s): Nusbuam Jozef

Artikel/Article: Über die geschlechtliche heterogame Fortpflanzung einer im Darmkanale von Henlea leptodera Vejd. schmarotzenden Gregarine - Schaudinnella henleae mihi 281-307