ZB MED - Informationszentrum Lebenswissenschaften

Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere

Lang, Arnold

Jena, 1901

ZB MED - Informationszentrum Lebenswissenschaften

Shelf Mark: Ui VI 1828

XIII. Fortpflanzung.

urn:nbn:de:hbz:38m:1-125109

Visual Library

(Pigmentkörper) und einem diesem angelagerten, durchsichtigen, fast oder ganz farblosen, ebenfalls kugeligen Einschluss des Exoplasmas, der als Linse bezeichnet wird. Bei Pouchetia cornuta Schütt, die wir als Beispiel wählen, ist das Stigma nach vorn gerichtet. Seine Linse ist von einer dünnen Lage des Protoplasmas überzogen. Gegen den Pigmentkörper ist die sehr stark lichtbrechende Linsenkugel, die deutlich concentrisch geschichtet ist, etwas abgeflacht. Ueber die chemische Natur der Substanz der Linse ist man nicht orientirt.

Bei Pouchetia rosea konnte Schütt feststellen, dass der Pigmentkörper (der einen mit schwarzer Flüssigkeit gefüllten Hohlraum darstellte) nach einigem Verweilen unter Deckglas seine Form so veränderte, dass sich an einzelnen Stellen des Umfangs Ausstülpungen bildeten, so dass schliesslich der Hauptkörper des Pigmentfleckes eine Menge amöboid sich ausbreitender und sich verzweigender Ausstülpungen besass.

Was die Function der Stigmata anbetrifft, so ist zweifellos, dass diese Organellen der Sitz einer gegenüber dem übrigen Zellenleib erhöhten Lichtempfindlichkeit sind und dass ihre lichtbrechenden Substanzen (Linsen, Krystallkörper) dadurch, dass sie das Licht concentriren, als lichtreizverstärkende Organellen wirken. Als specieller Sitz der erhöhten Lichtempfindlichkeit ist wohl der Pigmentkörper (die Pigmentosa) zu betrachten. Vielleicht dienen die Stigmata gleichzeitig auch zur Wärmeempfindung.

Bei ciliaten Infusorien sind unbewegliche Cilien zerstreut zwischen den übrigen Wimperhaaren oder angehäuft an bestimmten Stellen weit verbreitet. Sie werden als Tasthaare, Tastborsten in einigen Fällen in durch Beobachtung begründeter Weise aufgefasst. Sie ragen häufig über die beweglichen Cilien hervor. Bei den hypotrichen Infusorien sind alle auf der Rückenseite vorhandenen Cilien als Tastborsten entwickelt. Nach Johnson (1893) kann bei Stentor eine gewöhnliche bewegliche Cilie stillstehen und zu einem Tasthaar werden und umgekehrt.

XIII. Fortpflanzung.

Das Studium der Fortpflanzungserscheinungen der Protozoen ist von der weittragendsten Bedeutung nicht nur für die specielle Abtheilung, sondern für das ganze Thierreich, ja die gesammte Organismenwelt.

Die Hauptformen der Fortpflanzung der Protozoen sind folgende: I. Zweitheilung, II. Knospenbildung, III. Vielfache Durchschnürungstheilung, IV. Sporenbildung oder besser Zerfall-Theilung.

Bei einer und derselben Protozoenart können verschiedene dieser Vermehrungsformen oder ihrer verschiedenen Modificationen nebeneinander vorkommen. Häufig bedingt das Alterniren verschiedener Fortpflanzungsweisen bei gleichzeitig sich ausprägender morphologischer Verschiedenheit der sich verschieden fortpflanzenden Generationen und das periodische Eintreten eines Geschlechtsaktes einen ausgeprägten Generationswechsel.

Die Forschungen des letzten Jahrzehntes — in erster Linie sind die Untersuchungen von Schaudinn hervorzuheben — haben das Bild von der Zeugung und Fortpflanzung der Protozoen von Grund aus vergrössert, verdeutlicht und umgeändert.

A. Die Zweitheilung (Hemitomie) vollzieht sich entweder am activen, thätigen Thier oder am ruhenden und dann meist encystirten Organismus.

Sie ist entweder eine gleichhälftige, wenn beide Tochterindividuen gleich gross und gleich organisirt sind, oder eine ungleichhälftige, wenn die beiden Tochterindividuen ungleich gross und häufig auch etwas verschieden organisirt sind. Der letztere Theilungsmodus leitet zur Knospung hinüber.

In gewissen Fällen folgen gleichhälftige Zweitheilungen oft und rasch hintereinander, so rasch, dass die Abkömmlinge nicht Zeit haben, ihre Organisation zu entwickeln, sich zu ernähren und zu wachsen (Polytomie). Eine solche Fortpflanzungsweise vollzieht sich meist nach erfolgter Encystirung und liefert eine grössere Zahl kleiner Abkömmlinge, die man als Sporen bezeichnen kann. Diese Sporen sind entweder beweglich oder unbeweglich. Jede Spore entwickelt sich direct oder nach erfolgter Karyogamie zu einem dem Mutterthier ähnlichen Organismus.

Bei der Zweitheilung, wie überhaupt bei allen Fortpflanzungsformen, geht die Vermehrung des Kernes, die amitotisch oder unter irgend einer Form der Mitose verläuft, der Theilung des Zellenleibes zeitlich voraus; doch folgt letztere der ersteren bei dieser Fortpflanzungsform auf dem Fusse nach.

B. Die Knospung (Gemmatio) ist eine Art Theilung, bei welcher die beiden Theilproducte sehr ungleich gross und verschieden organisirt sind, so dass das grössere als Mutterthier, das kleinere als Knospe an ihm imponirt. Solcher Knospen können oft am Mutterthiere mehrere, successive oder simultan, auftreten. Meist lösen sie sich als bewimperte oder mit Geisseln versehene Schwärmer (Zoosporen) los und schwimmen fort. Wenn das Mutterthier eine complicirte Organellenstructur besitzt, so zeigen dagegen die sich loslösenden Knospen einen sehr einfachen Bau.

C. Die vielfache Durchschnürungstheilung ist eine seltene, auf gewisse Sarkodina beschränkte Fortpflanzungsart. Der Zellenleib nimmt, nachdem sich in ihm die Kerne vermehrt haben, eine sternförmig verästelte Gestalt an; die Aeste schnüren sich perlschnurförmig ein und durch. Die daraus resultirenden zahlreichen Bruchstücke wachsen rasch zu Individuen von normaler Grösse und Form aus. Diese Art der Vermehrung lässt sich von der folgenden nicht scharf abgrenzen.

D. Die Sporenbildung oder Zerfall-Theilung (Conitomie) ist dadurch charakterisirt, dass sich der Kern — gewöhnlich sehr stark und rasch — vermehrt, während der Zellleib zunächst noch völlig ungetheilt bleibt. Zu einem gewissen Zeitpunkt aber zerfällt plötzlich das Protoplasma in so viele Portiönchen, d. h. Sporen, als Abkömmlinge des Kernes gebildet wurden, so zwar, dass sich um je einen Kern eine kleine Scholle von Protoplasma sondert.

Die Kernvermehrung geschieht dabei im Wesentlichen auf zweierlei Art. Entweder vermehrt sich der Kern durch successive directe oder mitotische Zweitheilung oder er zerfällt, nachdem er vorher bestimmte Veränderungen erlitten, simultan in eine grössere Anzahl von Theilstücken (multiple Kernvermehrung).

Die verschiedenen Formen der Fortpflanzung lassen sich nicht scharf von einander abgrenzen, und es giebt Vermehrungsweisen, die

sich nur willkürlich der einen oder anderen Abtheilung einordnen lassen.

Es ist nützlich, die Fortpflanzungserscheinungen der Protozoen noch von einigen besonderen Gesichtspuncten aus zu betrachten.

A. Bei der Zweitheilung (und seltener auch bei der Knospung) sind die beiden Tochterthiere häufig nach vollzogener Theilung schon vollkommen ausgebildet, d. h. abgesehen von der Grösse dem Mutterthiere gleich gebaut. Die Differenzirung erfolgt während der Theilung, nach erfolgter Theilung sind die Sprösslinge schon für alle vegetativen Lebensfunctionen ausgerüstet.

B. Bei coloniebildenden Formen kann man von einer wahren Entwicklung im Sinne der Metazoen sprechen. Die Colonie, in welcher die Individuen in charakteristischer Weise angeordnet sind, geht durch successive Zweitheilung aus einem Stammindividuum hervor, das, dem befruchteten Ei der Metazoen vergleichbar, vorher den Akt der Karyogamie (Befruchtung, Conjugation, Copulation) durchgemacht haben kann

C. Wenn rasch kleine, einfach gebaute Fortpflanzungskörper, d. h. Sporen, dann gewöhnlich in grosser bis sehr grosser Zahl, gebildet werden, so wird der Unterschied zwischen der Spore und dem ausgebildeten Thier structurell oft sehr gross. In diesem Falle kann man sich vielleicht passender, unter Vermeidung des Wortes „Entwicklung", so ausdrücken, dass man von einer Differenzirung der Spore zum erwachsenen Protozoon spricht.

D. Die Bildung von Sporen, d. h. von kleinen, einfach gebauten Fortpflanzungskörpern, kann das Endresultat sehr verschiedener Arten der Fortpflanzung sein. Abgesehen von der eigentlichen Sporulation, die wir als Zerfall-Theilung oder Conitomie bezeichnen, können Sporen auch durch rasch fortgesetzte Zweitheilung und durch einfache oder multiple, innere oder äussere Knospung entstehen.

E. Die Sporenbildung steht nicht ausschliesslich im Dienste der Fortpflanzung, d. h. der Vermehrung der Individuenzahl einer Art, sondern sie dient vielmehr ganz allgemein der Erhaltung der Art, und zwar:

a) Es werden Sporen gebildet, die, von besonderen Schutzhüllen umgeben, wie die Schutzcysten erwachsener Thiere, mannichfaltigen äusseren schädigenden Einflüssen widerstehen können. Dauersporen oder Cystosporen.

b) Cystosporen dienen als Bestandtheile des Staubes zur Besiedelung neuer Wohnplätze, bei Parasiten gelegentlich zur Infection neuer Wohnthiere (der Nahrung dieser letzteren beigemischt). Passive Ausbreitung.

c) Im Gegensatz zu den unbeweglichen Sporen (Paulosporen), die fast immer Cystosporen sind, sind die Sporen bei überaus zahlreichen Protozoen beweglich (Kinetosporen) und dienen zur activen Ausbreitung. Zum Zwecke der Locomotion gelangen an diesen Sporen die gewöhnlichen motorischen Organellen der Protozoen zur Ausbildung, d. h. entweder Lobopodien oder Pseudopodien oder Geisseln oder Wimperhaare. In sehr einfacher Weise lassen sich die betreffenden Sporen so charakterisiren, dass man sie je nach ihrer besonderen Ausrüstung mit den betreffenden Bewegungsorganellen als Lobopodiosporen, Pseudopodiosporen, Flagellosporen (gewöhnlich Zoosporen genannt), Ciliosporen bezeichnet. Da-

durch wird auch über die Art und Schnelligkeit ihrer Dislocation einige Auskunft ertheilt. Es giebt aber auch Sporen, die ohne sichtbare Organellen in der Weise der Gregarinen dahingleiten (z. B. die Gymnosporen der Gregarinen, Coccidien und Hämosporidien).

Nach dieser Einleitung wollen wir die verschiedenen Formen der Fortpflanzung an der Hand einer grösseren Anzahl instructiver Beispiele erläutern.

A. Die Fortpflanzung durch Zweitheilung.

ist der häufigste Modus der Fortpflanzuug bei den Protozoen und kommt in sämmtlichen Klassen mit alleiniger Ausnahme der Sporozoa (?) vor. Wenn sich die Theilproducte nicht vollständig von einander trennen, sondern durch Fortsatzbildungen (Stiele) mit einander in Zusammenhang bleiben oder sich in eine gemeinsame Gallertmasse einbetten, entstehen in den verschiedensten Abtheilungen der Protozoen Colonien.

a) Lobosa.

Fast alle Amöben pflanzen sich durch einfache Zweitheilung fort, wobei der Kern sich entweder direct oder unter einer Art Mitose theilt. Keiner weiteren Besprechung bedarf der Vorgang bei den nackten Lobosa (Gymnamoebaea Fig. 176), wo die Theilung von Kern und Cytosoma vom Auftreten einer neuen contractilen Vacuole in der einen Theilhälfte begleitet wird; die andere behält die alte Vacuole bei.

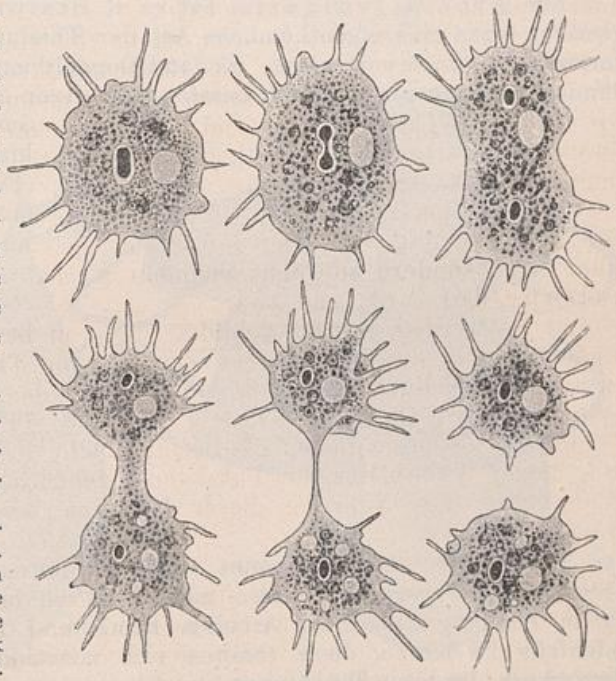


Fig. 176. **Amoeba polypodia** M. Schultze, ca. $^{250}/_{1}$. In den successiven Stadien der Theilung. Die helle Stelle ist die contractile Vacuole, der dunkle Fleck der Kern. Nach F. E. Schulze 1875.

Bei den Thekamöben, wo der Plasmaleib von einer starren Schale oder einem starren Gehäuse umhüllt ist, muss sich der Vorgang in Folge dessen nothwendig compliciren, und er thut dies in einer Weise, dass eine Annäherung an die Fortpflanzung durch Knospung resultirt. Die Fortpflanzung der Difflugien ist am besten bekannt (Gruber 1882, Verworn 1888).

Bei Difflugia besteht das Gehäuse aus verkitteten Fremdkörperchen (Sandkörnchen, Diatomeenschalen u. s. w.). Die Thiere nehmen diese Partikelchen von aussen in ihren Plasmaleib auf und scheiden sie dann an der Oberfläche als Bausteinchen ab. Wenn man Difflugien so hält, dass ihnen nur winzige Splitterchen fein pulverisirten Glases zur Verfügung stehen, so werden die neuen Gehäusepartien oder die ganzen neuen Gehäuse aus Glassplittern aufgebaut.

Bei der Fortpflanzung einer Difflugia (ihre Schale besteht etwa aus Sandkörnchen, sie hat aber in ihrem Plasmaleib Glassplitterchen aufgespeichert) wölbt sich aus der alten Schale eine Protoplasmamasse hervor (nachdem sich [Rhumbler 1898] der Kern vorher getheilt hatte), welche wächst und allmählich die Gestalt und Grösse der alten Schale annimmt. (Es wird ihr der eine Tochterkern zugetheilt.) Sodann lagert sie an der Oberfläche das aufgespeicherte Baumaterial ab. Dasselbe wird durch ein Secret, welches alsbald erhärtet, zu einem festen Gehäuse zusammengekittet. Dann theilt sich das gesammte Protoplasma an der Grenze zwischen Mutter- und Tochtergehäuse und man hat nun in Folge dieser einfachen ungleichhälftigen Theilung zwei Gehäuse, von denen das alte aus Sandkörnchen, das neue aus Glassplittern besteht. Aus jeder Schalenmündung treten alsbald die Lobopodien hervor.

Für Arcella (vulgaris) hat es R. Hertwig 1899 wahrscheinlich gemacht, dass eine eigenthümliche Art der Theilung der Thiere im vielkernigen Zustande vorkommt. Er fand Doppelthiere, deren beide Schalenöffnungen genau auf einander passten und deren Protoplasma vollständig durch diese Oeffnungen hindurch zusammenhing (Fig. 177). In jeder Schale fand er im Plasma 28 Kerne, also in beiden genau gleichviel. Dieser Umstand, sowie eine bestimmte Beschaffenheit

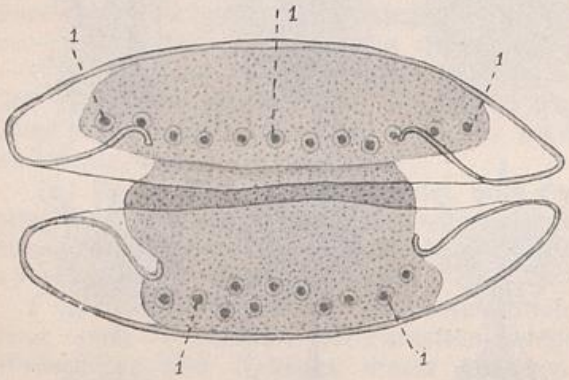


Fig. 177. **Arcella vulgaris** Ehrbg. 50—150 μ. Vorgerücktes Theilungsstadium im Profil. *1* Die Kerne. In jedem Theilstück 28 Kerne. Nach R. Hertwig 1899.

der Kerne, die darauf hinwies, dass sie eben aus einer mitotischen Theilung hervorgegangen waren, machen es wahrscheinlich, dass es sich um in Theilung befindliche Arcellen handelte. Das Mutterthier besass jedenfalls 28 Kerne, diese theilten sich mitotisch so, dass von jedem Mutterkern der eine Tochterkern in das eine, der andere in das andere Tochterthier zu liegen kam. Es würde also bei der Theilung der vielkernigen Arcella nicht etwa eine Halbirung der Zahl der vorhandenen Kerne stattfinden.

Im Gegensatz hierzu hat Schaudinn (1899) für Trichosphaerium sieboldi Schn. einlässlich nachgewiesen, dass bei dieser vielkernigen Form sowohl im Mononten- wie im Amphiontenzustand eine derartige Zwei-

theilung oder vielfache Durchschnürungstheilung eintreten kann, dass die Kerne, die sich dabei im Ruhezustande befinden, auf die Descendenten vertheilt werden, so dass diese immer viel weniger Kerne besitzen. Vergl. p. 201 und Fig. 206 I *A*, I *B*, VI *A*, VI *B*.

Bei der vielfachen Durchschnürungstheilung nehmen die Thiere vor der Trennung in die Theilstücke eine sternförmige Gestalt an. Bei dieser Art der Fortpflanzung werden die vegetativen Thätigkeiten nicht unterbrochen. Der Organismus frisst und verdaut ruhig weiter.

b) Filosa und Reticulosa.

Auch bei den Filosa und Reticulosa kommt Fortpflanzung durch Zweitheilung vor, wenigstens bei den niederen, einkammerigen und manchen nackten Formen. Dabei verhält sich bei einzelnen Formen mit zarter, biegsamer chitiniger Schale (z. B. Lieberkühnia) diese wie eine Zellmembran, d. h. sie theilt sich mit. Wird die Schale aber derber, so finden sich Verhältnisse wie bei den Thekamöben, zu deren Darstellung wir die Filosenform Euglypha alveolata wählen, deren Theilung wiederholt und in neuerer Zeit besonders durch Schewiakoff (1888) genau untersucht wurde (Fig. 178 u. 179).

Euglypha hat eine zierliche, aus sich dachziegelförmig bedeckenden Kieselplättchen zusammengesetzte Schale. Ehe sich ein Thier zur Theilung

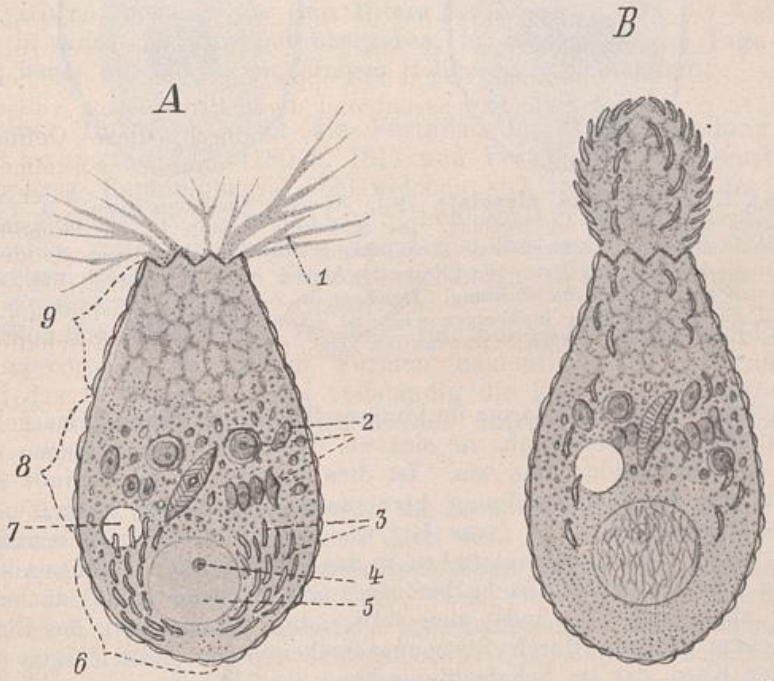


Fig. 178. **Euglypha alveolata** Duj. Länge bis 100 μ. *A* Ein zur Theilung sich anschickendes Thier. *B* Nach 20 Minuten. Beginn der Theilung. Das Plasma der alveolären Zone ist zum Theil aus der Schalenmündung hervorgetreten und wird von den herausgewanderten Schalenplättchen dachziegelartig überdeckt. Das Plasma der hyalinen Zone hat an Volumen zugenommen. Der Kern besitzt einen faserigen Bau — feinfaserige, dichte Knäuelform. Der Nucleolus im Verschwinden begriffen. *1* Filopodien, *2* Nahrungskörper, *3* Schalenplättchen, *4* Nucleolus, *5* Nucleus, *6* hyaline Zone des Protoplasmas, *7* pulsirende Vacuole, *8* Körnerzone des Protoplasmas, *9* alveoläre Zone des Protoplasmas. Nach Schewiakoff 1888.

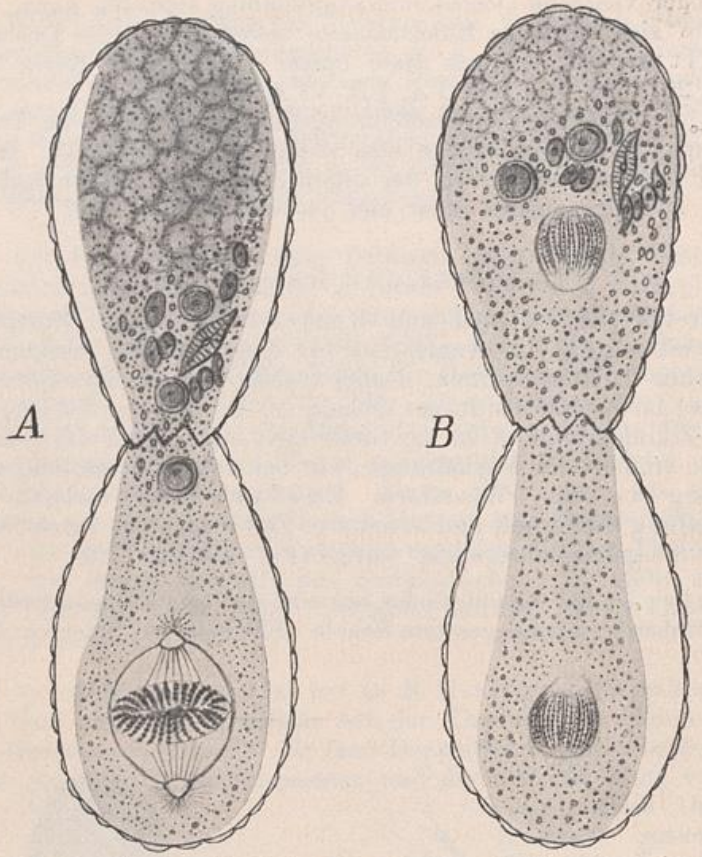


Fig. 179. **Euglypha alveolata** Duj. Weitere Theilungsstadien. *A* 1 Stunde 20 Minuten nach Beginn der Theilung. Die contractile Vacuole ist verschwunden. Die neue Schale des neuen Tochterthieres ist vollständig aufgebaut, das Plasma der alveolären Zone in sie hinübergewandert. Die Chromatinschleifen im Kern deutlich. *B* 1 Stunde 40 Minuten nach Beginn der Theilung. Der Kern in 2 Tochterkerne getheilt, von denen einer in die Tochterschale hinübergewandert ist. Jeder Tochterkern vom Plasma der hyalinen Zone umgeben. Nach Schewiakoff 1888.

anschickt, sondert sein Plasma im hinteren Theile der Schale eine grössere Anzahl solcher Plättchen ab, die sich um den Kern herum lagern. Dann zieht es die Pseudopodien ein. Ist dies geschehen, so beginnt Protoplasma aus der Schalenöffnung hervorzuquellen, immer mehr, bis der herausgetretene Theil so gross ist, wie der in der Schale befindliche. Dabei wandern die Schalenplättchen in das herausquellende Plasma hinein, werden hier an die Oberfläche befördert und als neue Schale dachziegelförmig abgelagert. Es findet eine vollständige Vermischung des Plasmas der beiden Hälften durch Strömungserscheinungen statt. Jetzt theilt sich der Kern, der im Schalenhintergrund zurückblieb, in exquisit mitotischer Weise in zwei, wovon der eine in der alten Schale verharrt, während der andere in die die neue Schale ausfüllende Protoplasmamasse hinüberwandert. Inzwischen war die contractile Vacuole vollständig verschwunden. Jetzt tritt in jedem Tochterindividuum eine neue auf. Die beiden Tochterindividuen hängen noch eine kurze Zeit, Schalenöffnung gegen Schalenöffnung, mit ihrem Protoplasma aneinander, dann erfolgt

an der Schalenmündung Pseudopodienbildung und die beiden Individuen lösen sich von einander los.

c) Heliozoa.

Fortpflanzung durch Zweitheilung findet auch bei vielen Heliozoa statt. Wir sind darüber besonders durch die Untersuchungen von SCHAUDINN 1896 bei Actinophrys, Acanthocystis und Verwandten genauer orientirt.

Actinophrys zeigt ein grobvacuoläres Ektoplasma, das ohne schärfere Grenze in das dichtere, feinvacuoläre Entoplasma übergeht. Im Centrum des letzteren liegt der in der Einzahl vorhandene bläschenförmige Kern. Die Pseudopodien sind mit stark lichtbrechenden Axenfäden versehen, die durch das Ekto- und Entoplasma bis zur Oberfläche des Kerns zu verfolgen sind, wo sie der Membran mit einer kleinen fussplattenartigen Verbreiterung aufsitzen. Vergl. Fig. 18 p. 14 und Fig. 247 *A* p. 264.

Vor der beginnenden Zweitheilung werden die Pseudopodien eingezogen und die Axenfäden rückgebildet und aufgelöst. Der Kern theilt sich mitotisch. Nach beendeter Kerntheilung erfolgt die Durchschnürung des Körpers, worauf die Theilstücke wieder Pseudopodien bilden.

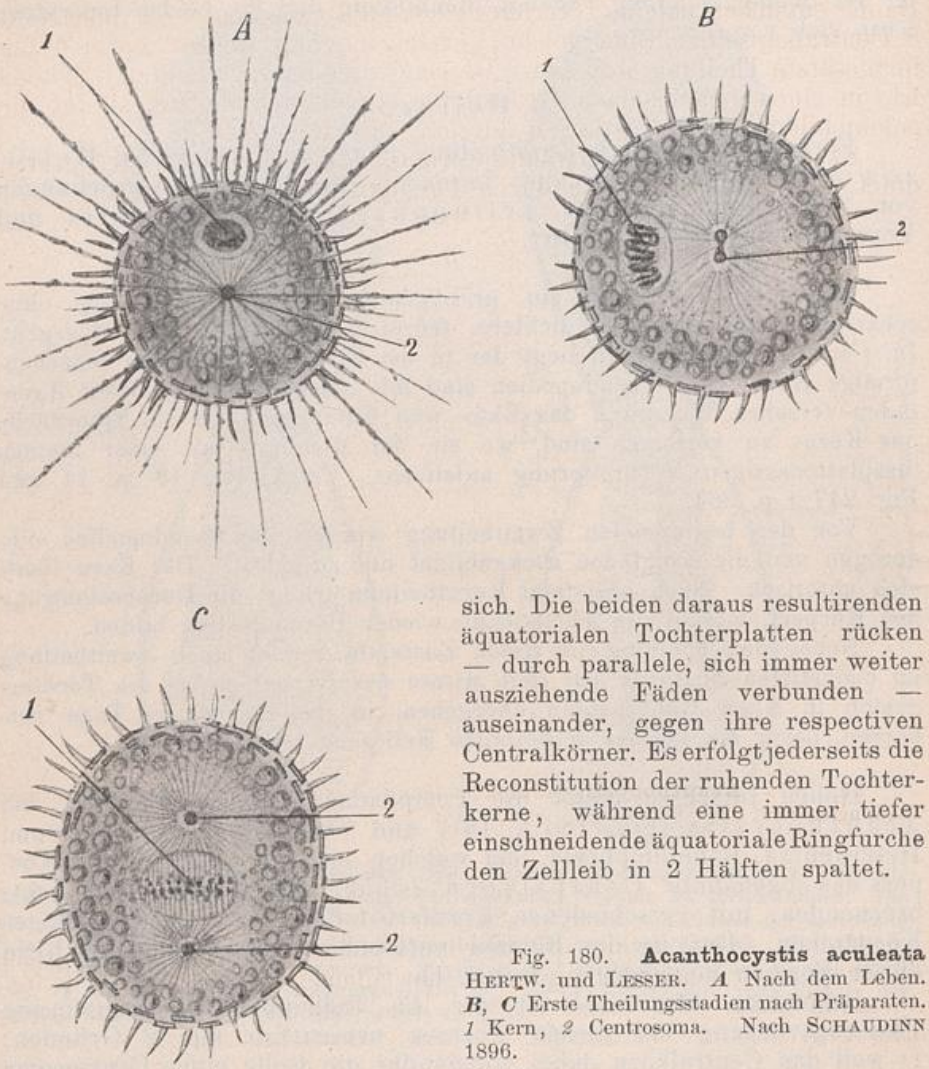
Neben der Theilung im freien Zustande kommt auch Zweitheilung im encystirten Zustande vor (mit Mitose des Kerns), wobei die Tochtercysten in einen Ruhezustand übergehen, in dem sie einige Tage verharren, bevor ein kleines einkerniges Heliozoon herausschlüpft.

Hohes Interesse bietet die Fortpflanzung durch Theilung bei Acanthocystis (Fig. 180 u. 181) und Verwandten (Sphaerastrum, Heterophrys, Raphidiophrys), bei welchen sich im Centrum des Körpers das sogenannte „Centralkorn" befindet, ein ziemlich stark lichtbrechendes, mit verschiedenen Kernfarbstoffen stark tinctionsfähiges Körperchen. Der in der Einzahl vorhandene bläschenförmige Kern dieser Formen liegt immer excentrisch.

Besonders interessant ist der im Folgenden zu schildernde Theilungsvorgang bei diesen Formen namentlich aus 2 Gründen: 1) weil das Centralkorn dabei vollständig die Rolle eines Centrosoma spielt, 2) weil die Theilung des Kernes unter einer ganz typischen Mitose verläuft.

Bei Beginn der Theilung werden die Pseudopodien eingezogen. Das Centralkorn wird hantelförmig und theilt sich. Aus der in Form eines „Pseudonucleolus" im bläschenförmigen Kern enthaltenen Chromatinsubstanz bildet sich die Knäuelfigur. Der chromatische Knäuelfaden segmentirt sich sodann in zahlreiche stäbchenförmige Chromosomen.

In dem Maasse, als die beiden Tochter-Centralkörner auseinanderweichen, streckt sich der Zellleib des Heliozoon in die Länge. Die beiden auseinanderweichenden, durch dünne Verbindungsfäden zusammenhängenden Centralkörner nehmen bald ihre Lage in den Brennpunkten des Ellipsoides ein. Der Kern hat sich unterdessen zwischen die Centralkörner gelagert und seine Lininsubstanz hat eine parallelstreifige Structur angenommen, während die Chromosomen sich zu einer Aequatorialplatte anordnen. Es verschwindet die Kernmembran. Die Chromosomen spalten



sich. Die beiden daraus resultirenden äquatorialen Tochterplatten rücken — durch parallele, sich immer weiter ausziehende Fäden verbunden — auseinander, gegen ihre respectiven Centralkörner. Es erfolgt jederseits die Reconstitution der ruhenden Tochterkerne, während eine immer tiefer einschneidende äquatoriale Ringfurche den Zellleib in 2 Hälften spaltet.

Fig. 180. **Acanthocystis aculeata** HERTW. und LESSER. *A* Nach dem Leben. *B*, *C* Erste Theilungsstadien nach Präparaten. *1* Kern, *2* Centrosoma. Nach SCHAUDINN 1896.

d) Radiolaria.

Vermehrung durch Zweitheilung ist bei den Radiolarien zwar weniger allgemein verbreitet als die Fortpflanzung durch Zerfalltheilung, doch wurde sie wiederholt und in verschiedenen Abtheilungen beobachtet, besonders in den Abtheilungen der Phaeodarien und unter den Spumellarien bei den Polycyttarien. Zuerst theilt sich der Kern, und zwar kann dies direct oder mitotisch geschehen. (Neueste Litteratur: KARAWAIEW 1895; BORGERT 1896; MITROPHANOW 1896). Dann theilt sich die Centralkapsel wie eine Zellmembran und schliesslich folgt auch das Extracapsulum nach. Bei gewissen Phaeodarien (Aulacantha scolymantha) wurde wiederholt constatirt, dass die Theilung nicht unter allen Umständen eine vollständige ist, dass vielmehr die Centralkapsel fortfahren kann sich zu theilen, ohne dass am Extracapsulum Theilungserscheinungen zu constatiren wären.

Dann entstehen kleine (vorübergehende?) Colonien von höchstens 8 Centralkapseln. Eine solche Vermehrung der Centralkapsel durch fortgesetzte Theilung, wobei ihre Descendenten im ungetheilten Calymma wie in einer gemeinsamen Gallerthülle eingebettet bleiben, ist für die coloniebildenden Polycyttarien durchaus die Regel.

Es muss hier noch erwähnt werden, dass bei vielen Polycyttarien die Colonie als solche sich durch Theilung fortpflanzen kann.

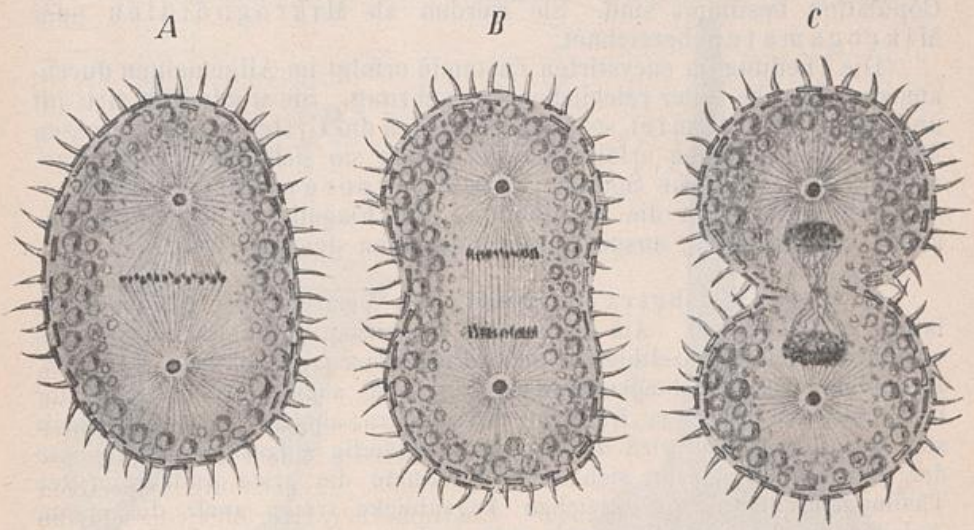


Fig. 181. **Acanthocystis aculeata** Hertw. und Lesser. *A*, *B*, *C* Spätere Theilungsstadien, nach Präparaten. Schaudinn 1896.

e) Flagellata.

Hier ist Zweitheilung der gewöhnliche Fortpflanzungsmodus. Die Theilung findet entweder im freien, beweglichen oder im encystirten Zustande statt. Im ersteren Falle lässt sich in den meisten Fällen erkennen, dass die Theilung in der Längsrichtung erfolgt.

Eine Ausnahme von dieser Regel scheint nur Oxyrrhis marina Duj. zu machen, die sich durch Quertheilung fortpflanzt. (Die Form macht bei den Flagellaten auch darin eine Ausnahme, dass bei ihrer Schwimmbewegung die Geissel nachfolgt.) Vergl. ferner Codosiga p. 174.

Die Längstheilung wird eingeleitet durch die Theilung des Kerns, die wie aus neueren Untersuchungen von Blochmann, Fisch, Keuten, Ischikawa, Zacharias u. s. w. hervorgeht, wohl allgemein eine mitotische ist. Dann erfolgt die Verdoppelung der übrigen Organellen, die in dreimal verschiedener Weise erfolgen kann.

1) Die Organellen theilen sich. Dieser Fall ist selten und scheint bei den Geisseln und contractilen Vacuolen nie vorzukommen.

2) Die alten Organellen erhalten sich und werden, z. B. die vorhandenen Flagellen und die contractile Vacuole, dem einen Tochterindividuum zugetheilt, während die entsprechenden Organellen im anderen Individuum neu gebildet werden.

3) Die alten Organellen verschwinden und es werden in jedem Tochterthiere neue gebildet.

Dass durch fortgesetzte Theilung bei vielen Flagellaten verschiedenartige Colonien zu Stande kommen, wobei die Thiere mit ihrem Plasmaleib (was selten ist) oder mit ihren Schalen, Hüllen oder Stielen verbunden bleiben, wurde früher schon erörtert.

Rasch aufeinanderfolgende Theilungen liefern bei gewissen Flagellaten zu gewissen Zeiten eine Generation von Zwergen, die zur Copulation bestimmt sind. Sie werden als Mikrogonidien oder Mikrogameten bezeichnet.

Die Theilung im encystirten Zustande erfolgt im Allgemeinen durchaus zum Zwecke einer reichlichen Vermehrung. Sie wiederholt sich oft und rasch (Polytomie), so dass schliesslich die Cyste von einer grossen Menge kleiner Zellen erfüllt ist, die, indem sie sich mit Geisseln ausrüsten, als bewegliche Sporen (Flagellosporen) ausschwärmen.

Wir wollen nun die Zweitheilung der Flagellaten im freien Zustande an einzelnen, ausgewählten Beispielen demonstriren.

1) Codosiga botrytis Ehrbg., ein Vertreter der Choanoflagellaten, coloniebildend. Am Ende eines gemeinsamen Stieles ein Büschel von kurzgestielten Einzelthieren. Jedes Einzelthier mit 2 contract. Vacuolen. Darstellung des Theilungsvorganges (Fig. 182) nach Fisch (1885), der in einigen Punkten von früheren Beobachtern abweicht. Zuerst theilt sich der Kern, dann wird die Geissel vollständig eingezogen und ebenso der Kragen. Nun zeigt sich am Vorderende die erste Andeutung der Theilungsfurche und im gleichen Augenblicke treten auch die ersten Anlagen der beiden neuen, noch ganz niedrigen Kragen zu beiden Seiten

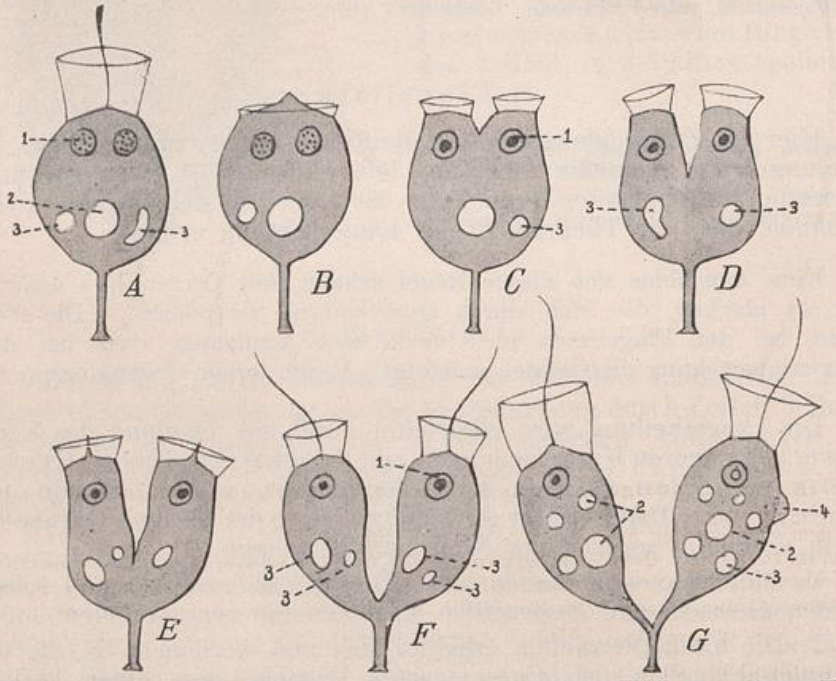


Fig. 182. **Codosiga botrytis** Ehrbg. *A*—*G* Successive Theilungsstadien. *1* Kerne, *2* nicht contractile Hauptvacuole, *3* pulsirende Vacuolen, *4* Empfangsvacuole. Nach Fisch 1885.

der Furche auf, die nun immer tiefer nach hinten einschneidet und schliesslich noch den Stiel spaltet. Dabei kommt in jedes Tochterindividuum eine der beiden contractilen Vacuolen zu liegen, während die zweite sich neubildet. Im Grunde des sich verlängernden Kragens knospt das neue Flagellum hervor. Eine grosse, nicht contractile, centrale Vacuole, die bei C. botrytis im hinteren Körpertheil zwischen den beiden contractilen

Fig. 183. Rechts. Fig. 184. Links.

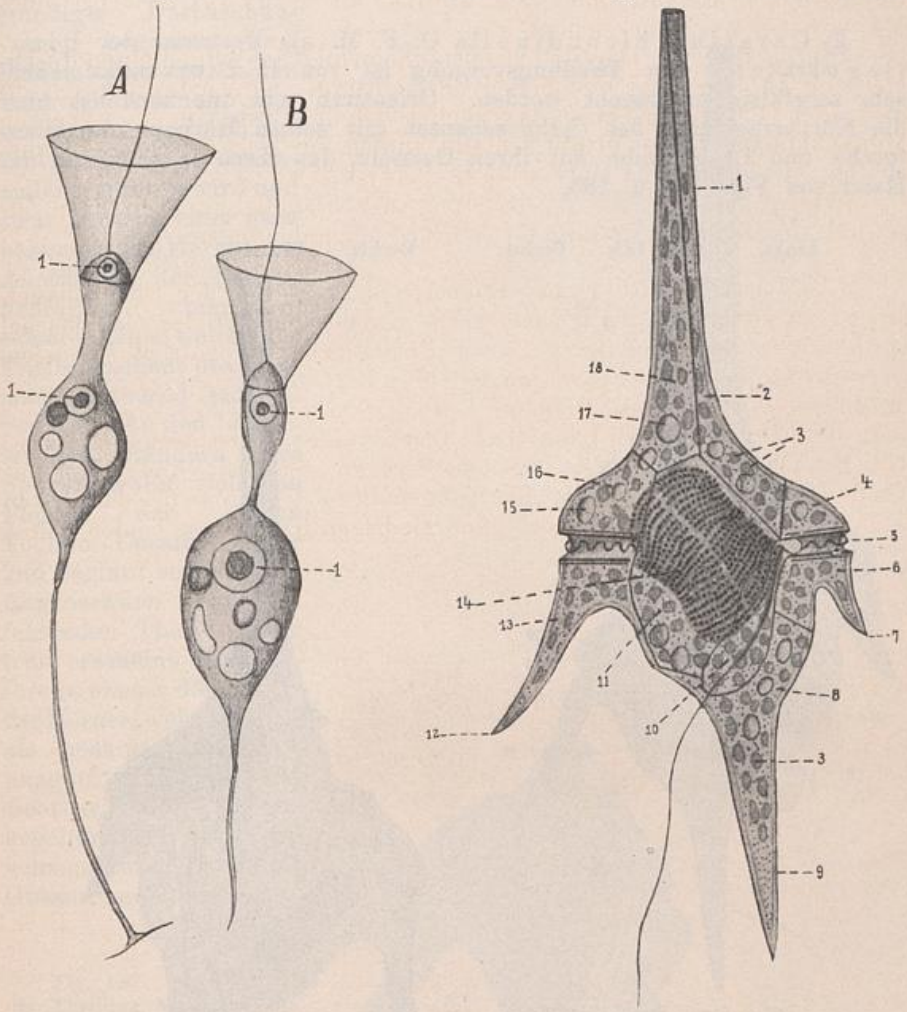


Fig. 183. **Codosiga botrytis** Ehrbg. *A*, *B* Quertheilungsstadien. Die Theilung des Kernes ist schon vollendet. *1* Die Tochterkerne. *B* Stadium der Theilung 30 Minuten nach dem Stadium der Fig. *A*. $^{650}/_{1}$. Nach Francé 1897.

Fig. 184—187. **Ceratium hirundinella** O. F. M. Süsswasser. Länge bis 220 μ. *1* Apicales Horn, abgebrochen dargestellt, *2* erste apicale Platte, *3* Chromatophoren, *4* erste Prääquatorialplatte, *5* Quer- oder Ringfurche, *6* erste Postäquatorialplatte, *7* linkes hinteres Horn, *8* antapicale Platte, *9* antapicales Horn, *10* Geisselspalte, *11* Mundplatte, *12* rechtes hinteres Horn, *13* dritte Postäquatorialplatte, *14* Kern, *15* Fettkugeln, *16* dritte Prääquatorialplatte, *17* Fettkugeln, *18* dritte apicale Platte, *19* zweite apicale Platte, *20* zweite Prääquatorialplatte, *21* zweite Postäquatorialplatte. Nach Lauterborn 1895.

Fig. 184. **Exemplar zu Beginn der Theilung,** von der Bauchseite. Die Theilung des Kernes ist eingeleitet.

Vacuolen liegt, verschwindet während des Theilungsprocesses vollständig, um in jedem Tochterindividuum neu aufzutreten.

Ausser der Längstheilung wurde bei Codosiga von S. KENT und neuerdings von FRANCÉ (1897) auch ungleichhälftige Quertheilung (Fig. 183) beobachtet. Das vordere Tochterindividuum (kleiner als das hintere) behält den Kragen und die Geissel, löst sich los und schwimmt davon, das hintere zurückbleibende muss jene Organellen neu bilden.

2) Ceratium hirundinella O. F. M. als Vertreter der Dinoflagellaten. Der Theilungsvorgang ist von R. LAUTERBORN (1895) sehr sorgfältig untersucht worden. Orientiren wir uns zunächst über die Körperregionen, den Cellulosepanzer mit seinen Hörnern, die Ringfurche und Längsfurche mit ihren Geisseln, den Kern u. s. w. an der Hand von Fig. 184 u. 185.

Links. Fig. 185. Rechts.

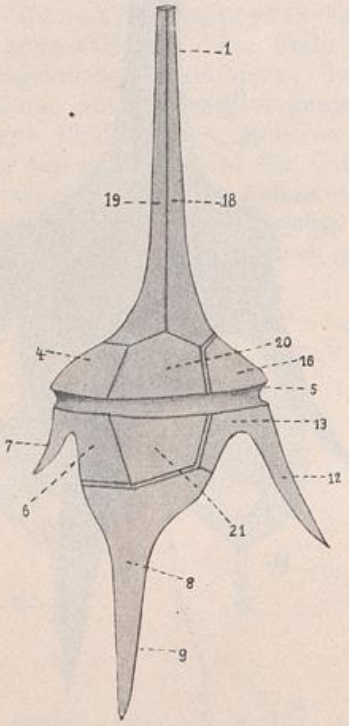


Fig. 185. **Exemplar von der Rückenseite,** zur Darstellung der Panzerplatten und des dorsalen Theiles der Querfurche. In Fig. 184—186 ist die feinere Sculptur des Panzers nicht dargestellt. ½

Rechts. Fig. 186. Links.

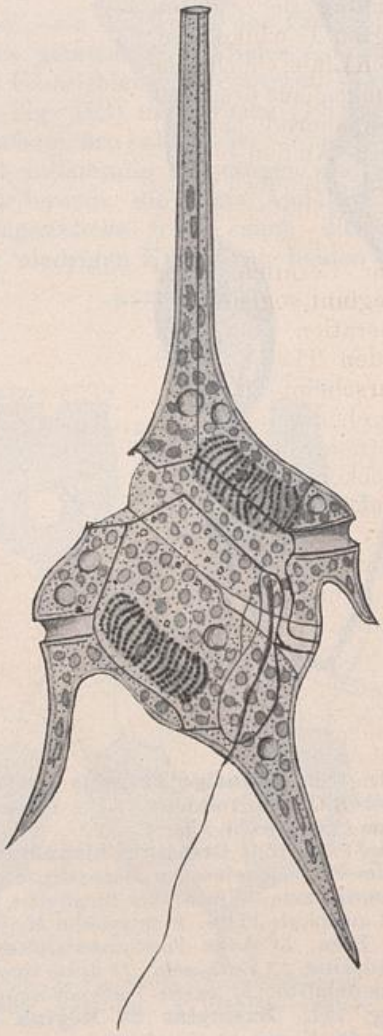


Fig. 186. **Fortgeschrittenes Stadium der Theilung.** Die beiden Panzerhälften auseinandergerückt. Kerntheilung vollendet.

Die Theilung (Fig. 186 u. 187) vollzieht sich während der Nacht. Zuerst theilt sich der Kern in einer hier nicht näher zu besprechenden Weise, die weder eine directe noch eine echt mitotische ist. Die Theilungsaxe des Kernes, welche den Mittelpunkt der beiden auseinanderweichenden Kernhälften verbindet, verläuft in einem Winkel von etwa 45° zur Ringfurche und zwar von links vorn nach rechts hinten. Dann theilt sich der Plasmaleib durch eine zuerst links hinten auftretende Einschnürung, die in schiefer Richtung nach rechts vorn fortschreitet. Nach erfolgter vollständiger Durchschnürung beginnen die Plasmaleiber der beiden Tochterindividuen auszuwachsen, wodurch der Cellulosepanzer auseinandergesprengt wird und zwar „entlang einer ganz bestimmten, durch die Anordnung der Platten bedingten winkeligen, schiefen Linie, welche der Theilungsebene des Plasmas annähernd parallel verläuft. An den beiderseitigen Rändern des Spaltes wölbt sich das Plasma der beiden Tochter-Ceratien vor und beginnt sogleich mit Regeneration der ihm fehlenden Theile. Sehr früh erscheint die Querfurche, ebenso die Anlage der Hörner, welche zuerst als höckerartige Erhebungen des Plasmas sichtbar werden, dann kegelförmige Gestalt annehmen und rasch an Grösse zunehmen."

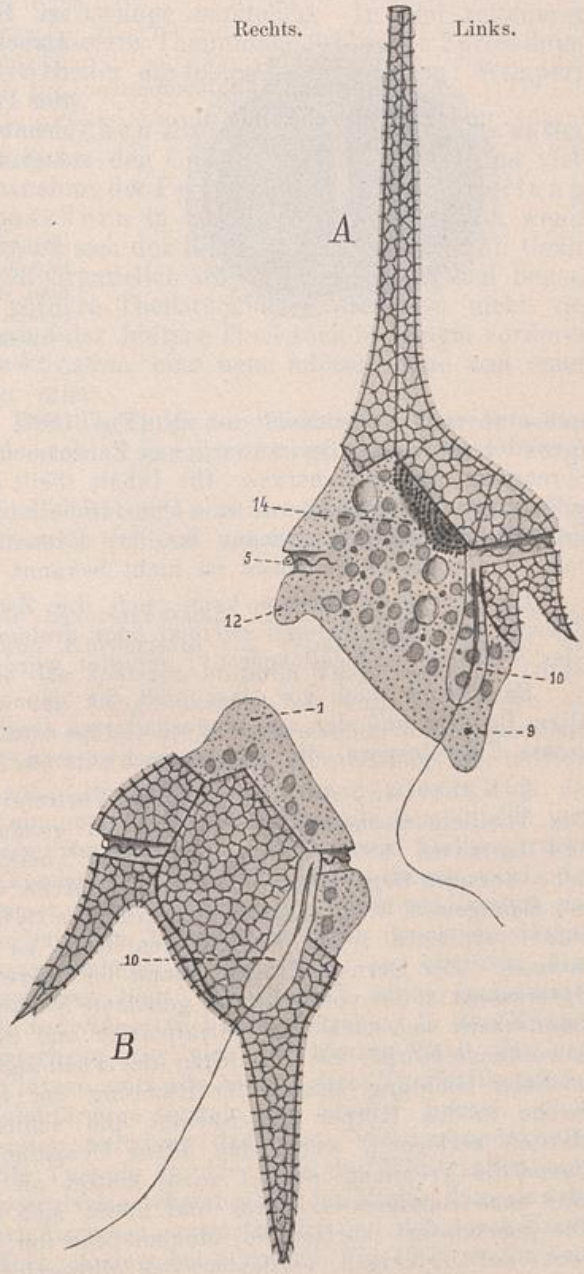


Fig. 187. ***A*** Eben aus der Theilung hervorgegangenes vorderes Tochterindividuum, welches die ihm fehlende hintere — ***B*** hinteres Tochterindividuum, welches die ihm fehlende vordere Hälfte durch Neubildung zu ergänzen im Begriff steht. Von der Bauchseite. Die Sculptur des Panzers ist dargestellt. Doch sollten in der Figur die Leisten am Rande im Profil frei vorragen und nicht durch einen Saum verbunden sein.

Dadurch wird der Spalt zwischen den beiden Panzerhälften immer klaffender, bis sich schliesslich die beiden Tochterindividuen vollständig von einander trennen. Jedes von ihnen behält die Hälfte des mütterlichen Panzers und ergänzt sie durch Neubildung. Wahrscheinlich behält das hintere Individuum die beiden Geisseln, während das vordere beide neu bilden muss.

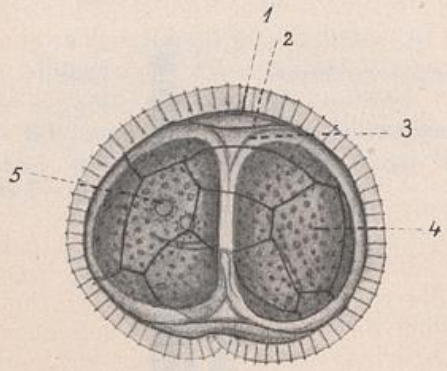


Fig. 188. **Peridinium ovatum** (Pouchet) Schütt. $^{400}/_{1}$. Thier in Apicalansicht mit 2 Sporen. *1* Membran des Mutterthieres, *2* für beide Sporen gemeinsame Hülle, *3* innere Sporenhülle für jede Spore, *4* Spore, *5* Pusule. Nach Schütt 1895.

Ausser der Theilung im frei beweglichen Zustande wurde bei Dinoflagellaten auch Theilung im Ruhezustande beobachtet. Dabei zieht sich bei Peridinium (Schütt 1887, 1895) der Plasmaleib von der Panzermembran zurück, rundet sich ab und sondert innerhalb des Panzers eine neue Cystenmembran ab (Fig. 188). Die Cyste verbleibt nun entweder im Innern der mütterlichen Panzermembran oder sie tritt unter Sprengung derselben heraus. Ihr Inhalt theilt sich in zwei Zellen. Eine jede dieser Zellen bekommt eine Querfurche und an dem einen Ende eine Geissel. Schliesslich sprengen sie ihre Cystenhülle und schwimmen davon. Ihr weiteres Schicksal ist nicht bekannt.

Bei gewissen Formen kann sich die Zweitheilung innerhalb des Panzers des Mutterthieres zweimal oder dreimal wiederholen, so dass 4 oder 8 Zellen („Flagellosporen") gebildet werden.

Es kommt auch vor, dass sich der ganze Zellenleib innerhalb des alten Panzers und der neu abgesonderten Cystenhülle in eine einzige grosse Flagellospore, die zum Ausschwärmen bestimmt ist, verwandelt.

3) Noctiluca miliaris Sur. als Vertreter der Cystoflagellata. Die Theilungserscheinungen wurden am genauesten von Robin (1878) und Ishikawa (1894) verfolgt. Vor der Theilung verschwinden sämmtliche äussere Organellen; die Peristomfurche verflacht und verstreicht; die Bandgeissel wird eingezogen. Nur das Cytostoma soll offen bleiben. Das Cytoplasma zieht sich um den Kern zu einer ovalen Masse zusammen. Der Kern theilt sich sodann der Quere nach und zwar mitotisch. (Interessant ist der von Ishikawa geleistete Nachweis eines Centrosoma.) Dann theilt sich auch das Centralplasma und es tritt hinten am queroval gewordenen Körper die erste Spur der Theilungsfurche auf, die in genau medialer Richtung, also in der Richtung der verschwundenen Peristomfurche, in den Körper einschneidet, ihn schliesslich in zwei seitliche Hälften zerlegend, wobei das offene Cytostoma ebenfalls halbirt wird. Bevor die Trennung perfect wird, knospt an jedem Tochterindividuum eine neue Bandgeissel hervor und bildet sich eine neue Peristomspalte. Die gemeinsame (horizontale) Medianebene der Tochterthiere steht senkrecht auf derjenigen (verticalen) des Mutterthieres.

f) Ciliata.

Die Wimperinfusorien pflanzen sich fast ausschliesslich durch Zweitheilung fort. Diese erfolgt entweder im freien, beweglichen oder im ruhenden und dann meist encystirten Zustande.

Theilung im Ruhezustande. Sie kommt bei holotrichen Infusorien, und zwar gewöhnlich neben dem anderen Theilungsmodus vor. Bei Colpoda ist jedoch diese Theilungsart die einzige bekannte. Die äusseren Organellen verschwinden, der Körper rundet sich kuglig ab, umgiebt sich gewöhnlich mit einer Cystenhülle und theilt sich zweimal hintereinander, so dass 4 Sprösslinge entstehen. In viel selteneren Fällen entstehen durch fortgesetzte Theilungen zahlreiche Sprösslinge. Jeder Sprössling regenerirt wieder die fehlenden Organellen: Wimpern Peristom, Cytopharynx u. s. w.

Theilung im beweglichen Zustande. Im Gegensatz zu den Flagellaten ist die Theilung bei den Ciliaten, mit alleiniger (und vielleicht nur scheinbarer) Ausnahme der Peritrichen, eine Quertheilung. Dabei theilt sich der Grosskern in einer von der directen wenig abweichenden Weise, während sich der Kleinkern mitotisch theilt. Da die wichtigsten äusseren Organellen im vorderen Körpertheil liegen, so gehen diese auf das vordere Theilstück über, das also nicht viel zu regeneriren hat, während das hintere Theilstück in seinem vorderen Bezirke wieder ein neues Peristom, eine neue adorale Zone und einen neuen Cytopharynx bilden muss.

1) Holotricha. Die Theilung der Holotrichen wurde schon früher an dem Beispiele von Paramaecium geschildert. Vergl. pag. 71 u. ff.

2) Heterotricha. Bei Stentor ist der Theilungsvorgang (Fig. 189 u. 190) oft verfolgt worden (zuletzt von Schuberg, 1890/91, und Johnson, 1893).

Das erste Signal zur bevorstehenden Theilung wird dadurch gegeben, dass an der linken Körperseite ein Wimperband auftritt, die Anlage der adoralen Zone des späteren hinteren Tochterthieres. Dieses Wimperband verläuft in der Längsrichtung von vorn bis gegen die Mitte der Körperlänge, etwas schief, die Wimperstreifen durchschneidend. Bald zeigt sein hinteres Ende eine etwas stärkere Krümmung; hier tritt die Cytopharynxeinstülpung auf. Vor dem Wimperband schnürt sich der Körper ein, derart, dass ein neues Stirnfeld zu Stande kommt, das vom Wimperband, welches dabei immer mehr in eine quere Stellung rückt, in der für Stentor charakteristischen Schraubenlinie umzogen wird. Indem die Einschnürung immer tiefer einschneidet, bleibt schliesslich das vordere Tochterindividuum mit dem hinteren nur noch durch ein dünnes Verbindungsstück in Zusammenhang, welches stets am aboralen Ausgangspunkte der adoralen Zone liegt. Schliesslich reisst auch dieses letzte Band, und die beiden Individuen sind völlig getrennt. In dem Maasse, als die Einschnürung fortschritt, zog sich der hintere Theil des vorderen Tochterthieres nach hinten spitz aus, so dass diese Theilhälfte wieder die charakteristische keulenförmige Gestalt von Stentor bekam. Sehr frühzeitig, gleich beim ersten Auftreten des neuen Wimperbandes, trat auch eine neue contractile Vacuole in der Nähe des Hinterendes jenes Bandes auf. Bei Stentor coeruleus erscheint sie in der Weise, dass eine der hier liegenden gewöhnlichen Vacuolen contractil wird und sich durch Excretionsporen nach aussen öffnet. Anders bei S. roeseli (Fig. 190), wo die neue

contractile Vacuole aus einer localen Anschwellung des hinteren zuführenden Kanales der alten contractilen Vacuole hervorgeht. Wie der neue zuführende Kanal, welcher der adoralen Zone entlang verläuft, entsteht, wird am besten durch die Diagramme erläutert. Dieser Ringkanal soll übrigens wenige Stunden nach erfolgter Theilung verschwinden und also nur ganz jugendlichen Individuen zukommen. Er ist eben weiter nichts als jenes Stück des alten zuführenden Längskanales, welches vor der neuen contractilen Vacuole liegt.

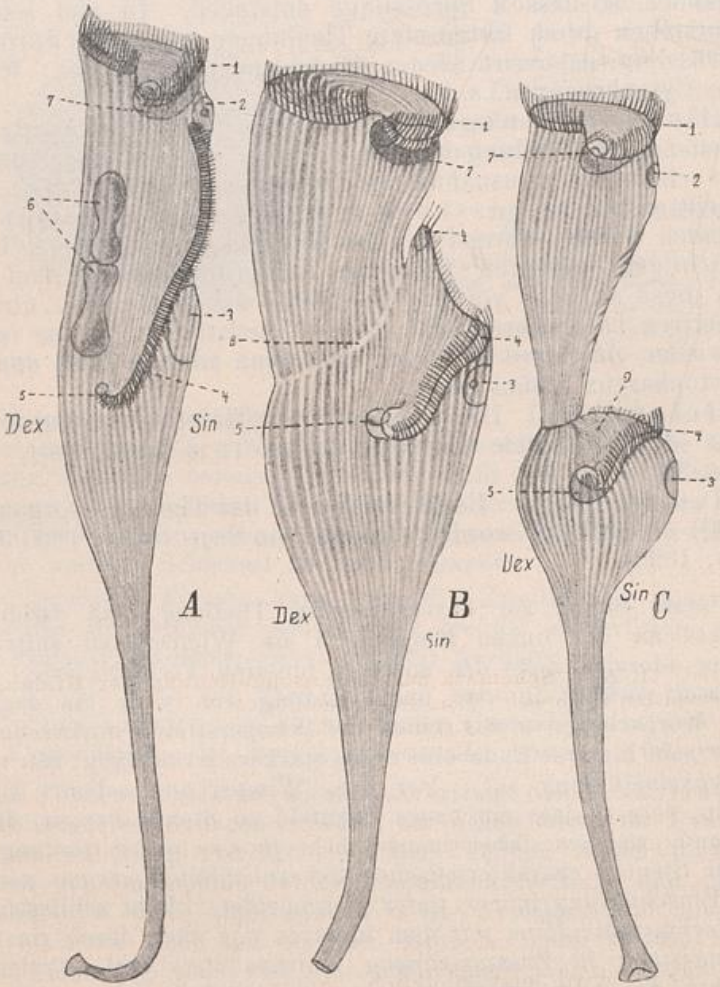


Fig. 189. **Stentor coeruleus** Ehrbg. Länge 2—4 mm. ***A***, ***B***, ***C*** Theilungsstadien von der Ventralseite. *1* Adorale Membranellenzone des Mutterthieres, die zur adoralen Zone des vorderen Tochterthieres wird, *2* pulsirende Vacuole des Mutterthieres, *3* pulsirende Vacuole des hinteren Tochterthieres, *4* neu auftretende adorale Membranellenzone des hinteren Tochterthieres, *5* Einsenkung des neuen Stirnfeldes desselben, in deren Grund sich das Cytostoma und der Cytopharynx zeigen, *6* Makronucleus, er hat sich eben getheilt, *7* spiralige Einsenkung (Peristom) des alten Stirnfeldes, in dessen Grund das Cytostoma in den (nicht dargestellten) Cytopharynx führt, *8* Trennungslinie der beiden Tochterthiere, *9* neues Stirnfeld des hinteren Tochterthieres. *Dex* Rechte, *Sin* linke Körperseite. Die allgemeine Bewimperung des Körpers ist nicht dargestellt, dagegen die Streifung, die den Wimperreihen entspricht. Nach Johnson 1893.

Die Kerne verhalten sich bei der Theilung folgendermaassen. Die Perlen des perlschnurförmigen Makronucleus (Fig. 171, p. 158) rücken bei beginnender Theilung dicht aneinander und fliessen sodann zusammen. Dabei verkürzt sich der Makronucleus, und diese seine Verkürzung geht schliesslich so weit, dass er kuglig wird (zur Zeit der Bildung des neuen Cytopharynx). Hierauf streckt er sich wieder in die Länge (in der Längsrichtung des Stentor) und wird wurstförmig. Dann wird er, von den beiden Enden aus fortschreitend gegen die Mitte, wieder perlschnurförmig, wobei die einzelnen Perlen durch ganz kurze, oft kaum erkennbare Ver-

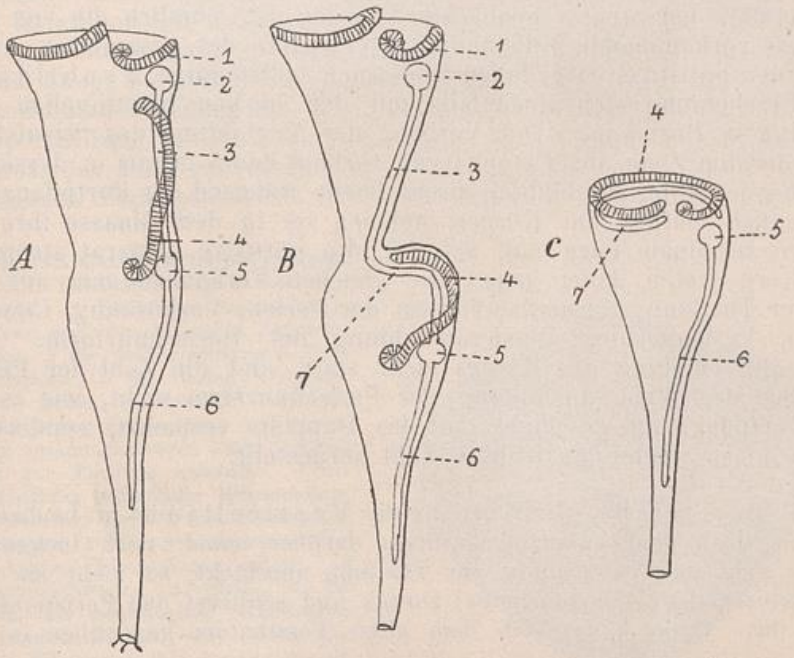


Fig. 190. ***A, B, C* Schemata zur Veranschaulichung der Bildungsweise** des neuen circulären zuführenden Kanales der pulsirenden Vacuole des hinteren Tochterthieres bei der Theilung von **Stentor roeseli** EHRBG. *1* Adorale Zone des Mutterthieres, *2* pulsirende Vacuole des Mutterthieres, *3* longitudinaler zuführender Kanal der pulsirenden Vacuole des Mutterthieres, *4* adorale Zone des hinteren Tochterthieres, *5* pulsirende Vacuole des hinteren Tochterthieres, *6* ihr longitudinaler zuführender Kanal, *7* Strecke des longitudinalen zuführenden Kanales des Mutterthieres, welche zum circulären zuführenden Kanal des hinteren Tochterthieres (in *C*) wird. Nach JOHNSON 1893.

bindungsstücke (Commissuren) verbunden sind. Die Commissur, welche genau in der Mitte der Länge des Makronucleus zwei seiner Knoten verbindet und direct an der Stelle der den Körper zertheilenden Einschnürung liegt, wird jetzt plötzlich länger und dünner und zerreisst. Jetzt erst hat sich der Makronucleus getheilt und besitzt in jedem Tochterthier schon die perlschnurförmige Gestalt, mit der definitiven Zahl von Knoten, die sich also während dieser Vorgänge verdoppelt hat.

Die Theilung des Makronucleus erfolgt aber nicht immer in diesem Zeitpunkt, d. h. ganz am Schlusse der in Betracht kommenden Periode, sondern sie kann auch erfolgen a) zur Zeit der grössten Condensation und Contraction des Makronucleus, also am kugligen Kern, b) schon zur Zeit, wo die Perlen zusammenfliessen. Die Reihenfolge der Formveränderungen des Makronucleus — Verkürzung und Concentration, Wieder-

verlängerung und Wiederausbildung der Perlschnurform — wird dadurch in keiner Weise alterirt.

Das Verhalten der zahlreichen Mikronuclei während der Theilung ist noch nicht genügend aufgeklärt. Jedenfalls erfolgt ihre Theilung im Gegensatz zum Makronucleus auf mitotischem Wege. Ob aber nicht, ohne dass sie sich theilen, ein Theil Kleinkerne in das vordere und ein Theil in das hintere Tochterindividuum gelangt, weiss man nicht.

Es ist hier der Ort, auf eine hochinteressante Erscheinung aufmerksam zu machen, die von Balbiani (1891) und dann von Johnson (1893) bei Stentor beobachtet worden ist, nämlich die von Zeit zu Zeit vorkommende vollständige Atrophie des gesammten Apparates der nutritiven Organellen und seine vollständige Neubildung. Die Erscheinung steht jedenfalls mit der starken functionellen Abnutzung in Beziehung. Der Vorgang der Neubildung des Stirnfeldes, der adoralen Zone, des Cytopharynx verläuft dabei genau in derselben Weise wie bei der Neubildung dieser Theile während der Fortpflanzung. Anfänglich seitlich am Körper, nehmen sie in dem Maasse ihre definitive, terminale Lage ein, als der alte nutritive Apparat atrophirt. Am Kern treten dabei genau die gleichen Veränderungen auf wie bei der Theilung: Zusammenfliessen der Perlen, Verkürzung, Condensation, Verlängerung, Wiederausbildung der Perlschnurform. Nur findet die Theilung des Kernes nicht statt, und die Zahl der Perlen wird bei der Wiederausbildung der Perlschnurform nicht, wie es bei der Fortpflanzung geschieht, auf das Doppelte vermehrt, sondern es wird einfach wieder die frühere Zahl hergestellt.

3) Peritricha. Die Theilung der Vorticellen ist oft beobachtet worden, doch sind unsere Kenntnisse darüber immer noch lückenhaft. Wenn sich eine Vorticellide zur Theilung anschickt, so zieht sie ihre Peristomscheibe (Wimperscheibe) zurück und schliesst den Peristomsaum über ihr. Dann bildet sich dem alten Vestibulum gegenüber in der

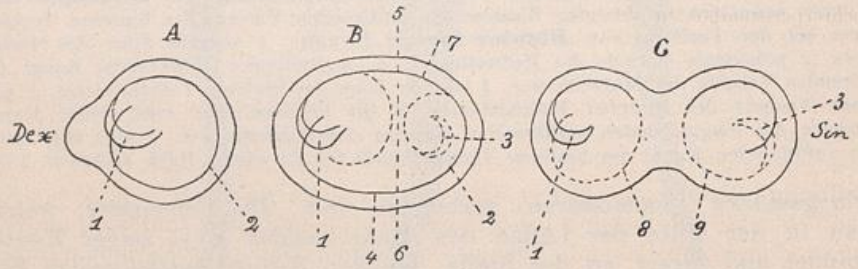


Fig. 191. ***A, B, C* Schemata zur Veranschaulichung** der das Vestibulum und die adorale Zone betreffenden Vorkommnisse bei der **Theilung der Vorticelliden.** ***A* Schema des Peristomfeldes** eines nicht in Theilung befindlichen Thieres. *1* Vestibulum, *2* adorale Zone. ***B* Dasselbe in Theilung** (nach der Darstellung Fabre's 1887 für Leiotrocha). Der rechte Sprössling behält das alte Vestibulum *1* und ergänzt die adorale Zone in der Richtung der punktirten Linie. Der linke Sprössling bildet den oralen Theil der adoralen Zone (punktirte Linie) und das Vestibulum (*3*) neu. Gewisse Theile der alten Zone *2*, nämlich die Strecken *4* und *7*, gehen jedenfalls zu Grunde. Die Linie *5—6* bezeichnet die vermuthliche Theilungsebene. ***C* Fortgeschrittenes Stadium,** die beiden Zonen ausgebildet und getrennt. *1* Das alte, *3* das neue Vestibulum, *8* und *9* die neu gebildeten Theile der beiden adoralen Zonen. *Dex* Rechte oder orale, *Sin* linke oder aborale Körperseite. Nach Bütschli 1887—1889.

Peristomfurche ein neues Vestibulum. Die adorale Zone verlängert sich, indem sie ihre Windung in Form einer Schraubenlinie fortsetzt, und taucht in das neue Vestibulum hinunter. Die in der späteren Theilungsebene liegenden Theile der alten adoralen Zone atrophiren wahrscheinlich, während der zum alten Vestibulum gehörende Theil der Zone sich wieder zu einer perfecten Zone ergänzt. Das alles geschieht in der Weise, dass die Zone des rechtsseitigen Sprösslings (mit dem alten Vestibulum) ihre alte Orientirung beibehält, während die des linken ihr gegenüber um 180° gedreht ist. Die Windungsrichtung beider ist dieselbe. Während diese Vorgänge sich abspielten, hat sich der Körper verbreitert und ist an ihm eine mediane Längsfurche aufgetreten. Der Makronucleus hat sich zuerst stark verkürzt und dann zum Zwecke der Theilung quer in die Länge gestreckt (Fig. 192). Auch der Mikronucleus schickt sich zur (mitotischen) Theilung an. Nach vollendeter Kerntheilung muss bei der Körpertheilung der Peristomraum sich in einen rechten und einen linken theilen, das kann nur durch Verwachsung seiner Decke (des zusammengezogenen Peristomsaumes) mit seinem Boden (der alten Wimperscheibe)

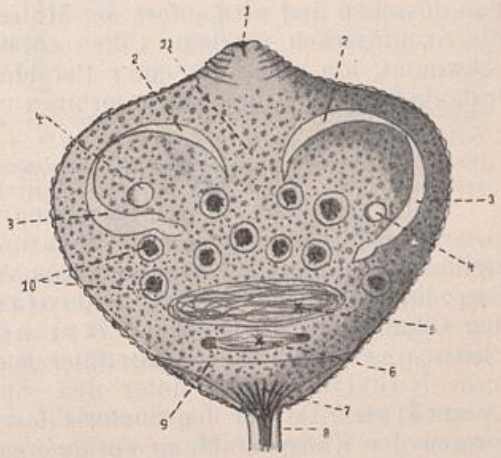


Fig. 192. **Carchesium polypinum** Ehrbg. Theilungszustand in seitlicher Ansicht. *1* Stelle des zusammengezogenen und verschlossenen Peristomrandes, *2* die beiden getrennten Peristomhöhlen, *3* die beiden Vestibula, *4* die beiden pulsirenden Vacuolen, *5* der Makronucleus, der sich vorher stark zusammengezogen hatte und sich jetzt zur Theilung anschickt, *6* der in Theilung befindliche Mikronucleus, *7* Myoneme, die sich zum Stielmuskel vereinigen, *8* Stiel, *9* Linie, an welcher der hintere Wimperkranz auftritt, *10* Nahrungsvacuolen, *11* Stelle, wo die Decke des ursprünglich einheitlichen Peristomraumes mit dem Boden (der alten Wimperscheibe) verwachsen ist, wodurch die Trennung der beiden Tochterperistomhöhlen erfolgte. Nach Bütschli, in Leuckart's Wandtafeln.

geschehen. Nach erfolgter Körpertheilung bricht jeder der beiden Peristomräume nach aussen durch. Die neugebildete (linkes Individuum) oder restaurirte (rechtes Individuum) Wimperscheibe tritt aus der Oeffnung hervor und entfaltet sich, und die adorale Zone tritt in Action. Nur wenn sich ein Sprössling loslöst, um fortzuschwimmen und sich anderswo anzusiedeln (einzellebende Vorticellen), öffnet sich sein Peristomraum vor der Hand nicht. An solchen sich loslösenden Sprösslingen tritt der hintere Wimperkranz auf. Wenn sie sich festheften, verlieren sie diesen hinteren Wimperkranz wieder, bilden den Stiel und entfalten die Wimperscheibe aus dem sich weit öffnenden Peristomraum.

Ueber das Verhalten der contractilen Blase, des Reservoirs und des Cytopharynx bei der Theilung ist man nicht unterrichtet.

Ueber die Bütschli'sche Ansicht, dass bei den Vorticelliden die Wimperscheibe dem Rücken anderer Infusorien entspreche, während der ganze übrige Körper den Bauch darstelle, von dessen Mittelpunkt der Stiel abgehe, müssen wir auf dessen Originalabhandlung verweisen (Bütschli

1886). Ist diese Ansicht richtig, so ist die Theilung der Vorticellen nicht eine Längstheilung, sondern eine Quertheilung, wie bei allen übrigen Ciliaten.

4) Hypotricha. Die Hypotricha pflanzen sich durch quere Zweitheilung fort, wobei der gesammte eigenthümliche Wimperapparat der Bauchseite an beiden Tochterthieren vollständig neugebildet zu werden scheint. Neuere Untersuchungen über die feineren Vorgänge bei der Theilung der Hypotricha liegen nicht vor. Solche wären sehr wünschenswerth.

g) Suctoria.

Während bei den Wimperinfusorien Zweitheilung sozusagen die ausschliessliche Fortpflanzungsweise ist, kommt sie bei den Sauginfusorien nur selten vor, vorwiegend in den Gattungen Podophrya und Sphaerophrya. Die Theilung erfolgt in transversaler Richtung. Der Fall ist selten, dass die beiden Tochterthiere sofort einander und der Mutter gleich werden. Gewöhnlich bildet bloss das hintere neue Saugfüsschen und wird sofort der Mutter ähnlich, während das vordere die Saugfüsschen einzieht, Cilien entwickelt und als Ciliospore fortschwimmt, um erst nach einer Periode freier Schwimmbewegung sich festzuheften, die Cilien zu resorbiren und Saugfüsschen vorzustrecken.

B. Fortpflanzung durch Knospenbildung.

Die Vermehrung durch Knospung ist bei den Suctoria die fast ausschliesslich herrschende Fortpflanzungsweise. Sie kommt aber auch, freilich meist vereinzelt, in anderen Abtheilungen vor, so unter den Sarcodinen vornehmlich bei Radiolarien und Heliozoen, unter den Ciliaten bei gewissen Peritrichen (Spirochona, Kentrochonopsis), unter den Geisselthierchen bei der Cystoflagellatenform Noctiluca und unter den Sporozoa bei gewissen Myxosporidien. Da bei den Suctoria fast alle die verschiedenen Hauptformen der Knospenbildung vorkommen, so wollen wir diese Gruppe bei unserer Betrachtung voranstellen.

a) Suctoria.

Die Fortpflanzung durch Knospung führt im Allgemeinen zur Bildung von bewimperten Knospen, die sich als Ciliosporen loslösen und fortschwimmen.

Die Knospung ist entweder eine äussere oder eine innere. In jedem der beiden Fälle kann sie ferner eine einfache oder eine mehrfache (multiple) sein.

Was die Art der Bewimperung der Knospen anbetrifft, so kann man folgende Hauptfälle unterscheiden: 1) Die Knospen sind an ihrer ganzen Oberfläche bewimpert (holotriche Knospen); 2) die Knospen sind nur auf einer Seite, die man als Bauchfläche bezeichnen kann, oder nur an bestimmten Stellen dieser Bauchfläche bewimpert (hypotriche Knospen); 3) die Knospen zeigen vorn, an einer mehr oder weniger deutlichen, ringförmigen Einschnürung, einen oder mehrere Wimperringe (sog. peritriche Knospen.)

1) Die einfache, äussere Knospenbildung (Fig. 193 *A*) lässt sich leicht von jener, oben besprochenen Form der Zweitheilung ableiten, wo die beiden Tochterthiere ungleich sind, indem das vordere Cilien bekommt und als Schwärmer (Ciliospore) davonschwimmt, während das hintere Saugfüsschen treibt und sofort dem Mutterthiere ähnlich wird. Nehmen wir nun an, dass sich das vordere Tochterthier von dem hinteren auch noch durch geringere Grösse auszeichne, so haben wir den Fall der einfachen

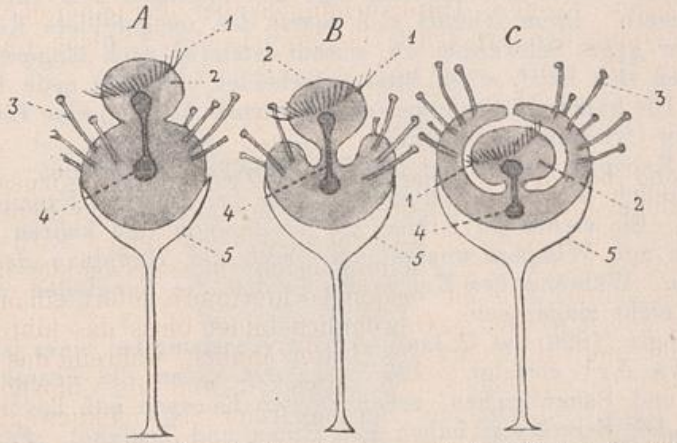


Fig. 193. Vergleich der einfachen äusseren mit der einfachen inneren Knospung bei den **Suctoria.** Schema. *A* Aeussere, *C* innere Knospung, *B* schematische Zwischenform. *1* Wimpern der Knospe, der Einfachheit halber ein einziger Kranz dargestellt, *2* Knospe, *3* Saugtentakel des Mutterthieres, *4* Kern in Theilung, *5* gestieltes becherförmiges Gehäuse.

äusseren Knospenbildung. Dieser im ganzen seltene Fortpflanzungsmodus wurde bei Arten der Gattung Sphaerophrya beobachtet. Er kommt gelegentlich auch bei anderen Suctorien (z. B. Ephelota) vor, die sich sonst durch multiple äussere Knospung fortpflanzen, und zwar nur bei kleinen Individuen.

2) Die multiple äussere Knospung. Ein schönes Beispiel dieser Vermehrungsweise liefert uns Ephelota (Podophrya) gemmi-

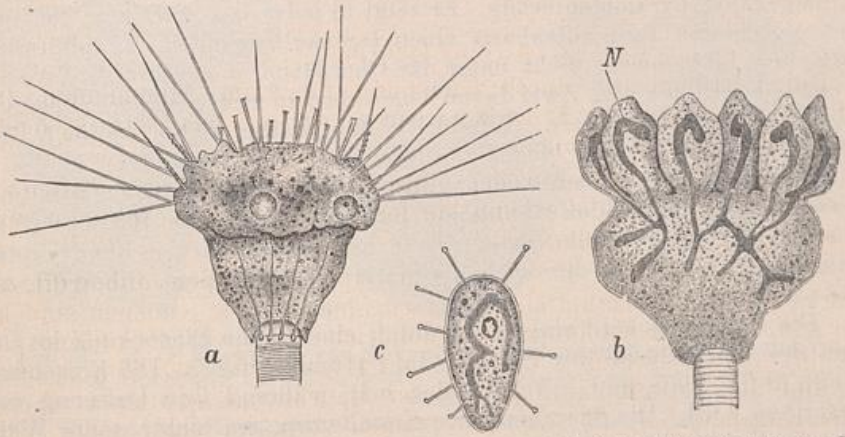


Fig. 194. **Ephelota (Podophrya) gemmipara,** nach R. Hertwig (aus Claus, Zoologie). *a* Mit ausgestreckten Saugröhrchen und Fangfäden, mit 2 contractilen Vacuolen, *b* mit Knospen, in welche Fortsätze des verästelten Kernes *N* eintreten, *c* losgelöster Schwärmer.

para (Fig. 194), deren Fortpflanzung von R. Hertwig (1876), genau untersucht wurde. R. Hertwig resumirt die Beschreibung des Vorganges selbst kurz, wie folgt: „Der hufeisenförmige Kern (Makronucleus) treibt zahlreiche sich verästelnde Knospen. Ueber den Enden der Kernknospen bilden sich auf der Körperoberfläche kleine Höcker, in welche die sich verlängernden Endäste des Kernes hineinwachsen. Hier biegen sich letztere hufeisenförmig um; die an Grösse zunehmenden Höcker höhlen sich auf einer Seite muldenförmig aus und bedecken sich auf derselben mit Flimmern. Dann schnürt sich zuerst der neugebildete Kern, demnächst der ganze Schwärmer ab, worauf letzterer nach längerem Umherschwimmen sich fixirt, einen Stiel ausscheidet und eine neue Podophrya bildet." Die hypotrich bewimperten Schwärmer besitzen eine Einstülpung, die an ein Cytostoma erinnert.

Die Knospen werden bei Ephelota gleichzeitig gebildet. Ihre Zahl ist gewöhnlich 4 oder 6, seltener 8—12, bei kleinen Exemplaren nur 2 oder 1. Sie stehen im Kranze am Vorderende und kehren ihre concave, sich mit Wimpern ausrüstende Seite der Hauptaxe des Mutterthieres zu. Während der Knospung werden die Fangfäden und Saugröhrchen nicht eingezogen.

Unlängst (1896) hat C. Ishikawa die Knospung bei einer japanischen Ephelota-Art verfolgt. Bei dieser Art treten die Tentakel (Greiftentakel und Saugröhrchen) schon an den Knospen auf, bevor sie sich loslösen. Die Schwärmer haben also Cilien und Tentakel. Ferner wird bei der japanischen Art noch eine zweite Art Knospen gebildet, „welche die ganze Gestalt des erwachsenen Individuums annehmen, wenn sie noch mit dem Mutterkörper zusammenhängen".

3) Die einfache innere Knospung ist die verbreitetste Form der Knospung bei den Suctoria. Sie wurde beobachtet bei Tokophrya, Dendrocometes, Stylocometes und gewissen Acineten. Man kann sie von der einfachen äusseren Knospung ableiten, wenn man annimmt, dass die Stelle, an welcher sich bei dieser die Knospe bildet, in den Grund einer von aussen in das Körperinnere vordringenden Einstülpung, den sogenannten Brutraum, zu liegen kommt (vergl. Fig. 193).

Wir wählen als Beispiel die einfache, innere Knospenbildung von Tokophrya (Podophrya) quadripartita (Fig. 195) nach den sorgfältigen Untersuchungen von Bütschli (1876). Der Körper dieses Thierchens ist umgekehrt pyramidenförmig. Er zeigt in jeder der 4 Ecken der nach vorn gerichteten Pyramidenbasis einen tentakeltragenden, knopfförmigen Fortsatz. Es kommen, dicht unter der Oberfläche, 3 contractile Vacuolen in bestimmter Lage vor. Zwei davon liegen vorn an zwei gegenüberliegenden Seiten der Pyramidenbasis. Eine dritte liegt weiter hinten, so im Körper, dass Linien, welche die beiden vorderen mit ihr verbinden, in ihr in einem rechten Winkel zusammenstossen. Wir wollen die longitudinale Ebene, in der die beiden vorderen Vacuolen liegen, die Horizontalebene, die auf ihr senkrecht stehende und mit ihr sich in der Hauptaxe schneidende Ebene, in der auch die hintere Vacuole liegt, die Medianebene nennen.

Die Knospung wird eingeleitet durch eine kleine Einsenkung im Centrum der Vorderfläche des Thieres (der Pyramidenbasis). Die Einsenkung dringt in die Tiefe und erweitert sich hier, während ihre Oeffnung nach aussen eng wird. Die fortschreitende Erweiterung geschieht in der Weise, dass die Höhle sich nach hinten in der Medianebene in zwei spaltförmige Kanäle verlängert, einen dorsalen und einen ventralen. Die ganze Höhle ist

also in der Medianebene etwa hufeisenförmig. Die Protoplasmaportion, die von diesem hufeisenförmigen Spalt umfasst wird (also der Boden der Einsenkung), wird zur Knospe. Nun breitet sich die Höhle allmählich auch rechts und links nach hinten aus, so dass die Knospe rings herum herausgeschält wird. Die äussere Oeffnung der Höhle ist zu einem kurzen

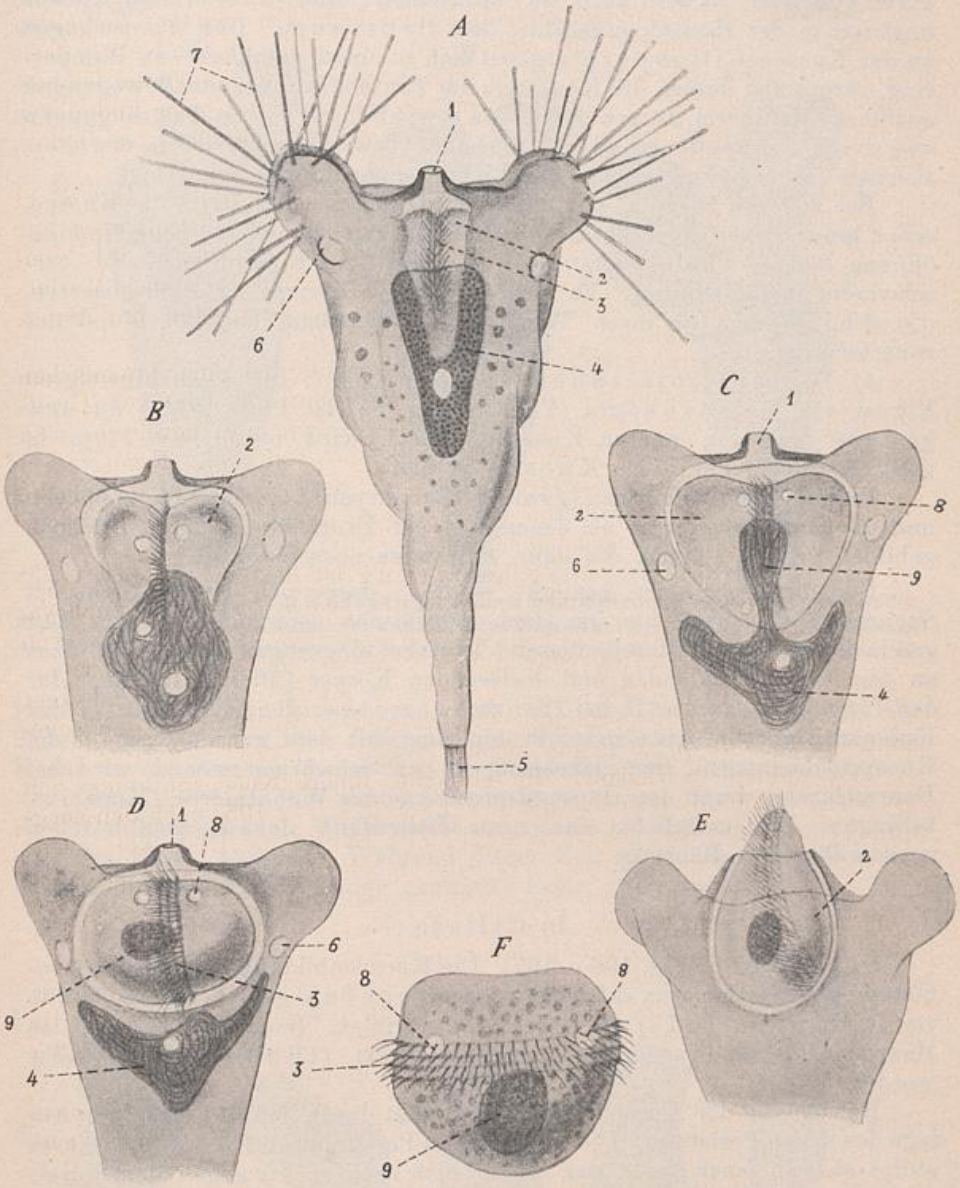


Fig. 195. ***A—F* Knospung von Tokophrya (Podophrya) quadripartita** Clp. u. Lchm. ***A—D*** Allmähliche Ausbildung der Knospe nach Beobachtung an einem und demselben Thier, in einem Zeitraum von 2—2½ Stunden. ***E*** Eine im Ausschlüpfen begriffene Knospe. ***F*** Eine frei umherschwimmende Knospe (Ciliospore), stärker vergrössert. *1* Geburtsöffnung, *2* Knospe, *3* Wimperkranz der Knospe, *4* Makronucleus, *5* Stiel, *6* pulsirende Vacuolen des Mutterthieres, *7* Saugtentakel, *8* pulsirende Vacuolen der Knospe, *9* Kern (Makronucleus) der Knospe. Nach Bütschli 1876.

rüsselartigen Röhrchen geworden. Sehr frühzeitig tritt an der Knospe in der Medianebene des Mutterthieres ein Wimperbogen auf und bald erscheinen in ihrem Innern auch die drei Vacuolen. Dann bereitet sich der Kern (Makronucleus) zur Theilung vor; der eine Tochterkern kommt in die Knospe zu liegen, der andere bleibt im Mutterthier zurück. Ist die Kerntheilung durch die Verbindungsbrücke zwischen Knospe und Mutter hindurch vollendet, so wird auch sie durchschnürt, und die eiförmige Knospe liegt frei in der Einstülpungshöhle, dem Brutraum. Der Wimperbogen an der Knospe (Ciliospore) ergänzt sich zu einem geschlossenen Wimperring, vermittelst dessen die Knospe in der Bruthöhle rotirende Bewegungen ausführt. Bei ihrem Ausschlüpfen, das sowohl durch eigene Anstrengungen wie durch Contractionen des Mutterleibes bewerkstelligt wird, erweitert sich die Geburtsöffnung (die alte Einstülpungsöffnung) sehr stark.

Bei anderen Formen, z. B. bei Dendrocometes, tritt die Knospe, schon lange bevor sie vollständig herausgeschält ist, aus der Einstülpungsöffnung hervor. Dabei verstreicht natürlich die Einstülpung und verschwindet ihre Oeffnung. Es wird die innere Knospe zu einer äusseren, die sich, nachdem sie ihren Wimperring bekommen, losschnürt und davonschwimmt.

4) Die multiple innere Knospung. Im reichverzweigten Körper von Dendrosoma (Fig. 98 pag. 85) ist Platz genug für eine grössere Zahl von inneren Knospen. Doch wird bei dieser Form in jeder Bruthöhle nur eine Knospe gebildet.

Endlich giebt es Formen (gewisse Tokophryen, Acineten, Trichophryen und die Ophryodendren), bei denen in einer Bruthöhle mehrere Knospen gebildet werden können, die dann successive ausschlüpfen.

Nebenbei mag hier bemerkt werden, dass sich gelegentlich bei Suctorien das ganze Thier in einen Schwärmer verwandeln kann. Das geschieht entweder dadurch, dass die Tentakel eingezogen werden und dass an dem sich abrundenden und loslösenden Körper Cilien auftreten, oder der Vorgang verläuft, z. B. bei Dendrocometes, genau so wie bei der Knospung, nur dass das ganze Protoplasma mit dem ganzen Kern in die Knospe hineintritt. Der Uebergang in den Schwärmerzustand wird bei Dentrocometes durch den Häutungsprocess seines Wohnthieres, Gammarus, bedingt. Er ermöglicht eine neue Besiedlung der Kiemenblättchen nach vollendeter Häutung.

b) Ciliata.

Spirochona (Fig. 196 u. 197). Die Knospenbildung der den Kiemenblättchen von Gammarus aufsitzenden Spirochona gemmipara wurde von R. Hertwig (1877) sehr sorgfältig verfolgt. Bau und Theilung des Makronucleus sind neuerdings von Balbiani (1895) nachuntersucht worden.

Der Beginn der Knospung wird angezeigt durch das Auftreten der Anlage des neuen Peristoms. Die linke (orale) Peristomwand des Mutterthieres stülpt sich an jener Stelle aus, wo sie sich nach rechts gegen den Spiraltrichter umschlägt. Das Wimperkleid im Grunde des Peristoms setzt sich in diese Ausbuchtung, die Anlage des neuen Peristoms (Fig. 196 *A*, 3) fort. Dasselbe erhält sich während des ganzen Knospungsvorganges und wird zur adoralen Zone des Tochterthieres. Am Körper der Spirochina tritt links auf der Bauchseite eine nach vorn gerichtete höckerartige Hervorwölbung auf, die sich immer mehr accentuirt: es ist die junge Knospe.

Die Anlage des neuen Peristoms wird sackförmig, sie wächst in den vorderen Theil der Knospe hinein. Ihre anfänglich weite Communicationsöffnung mit dem Peristom des Mutterthieres wird zu einem engen und dünnen Kanal, der schliesslich verschwindet, so dass dann das Tochterperistom im Innern der Knospe einen allseitig geschlossenen wimpernden

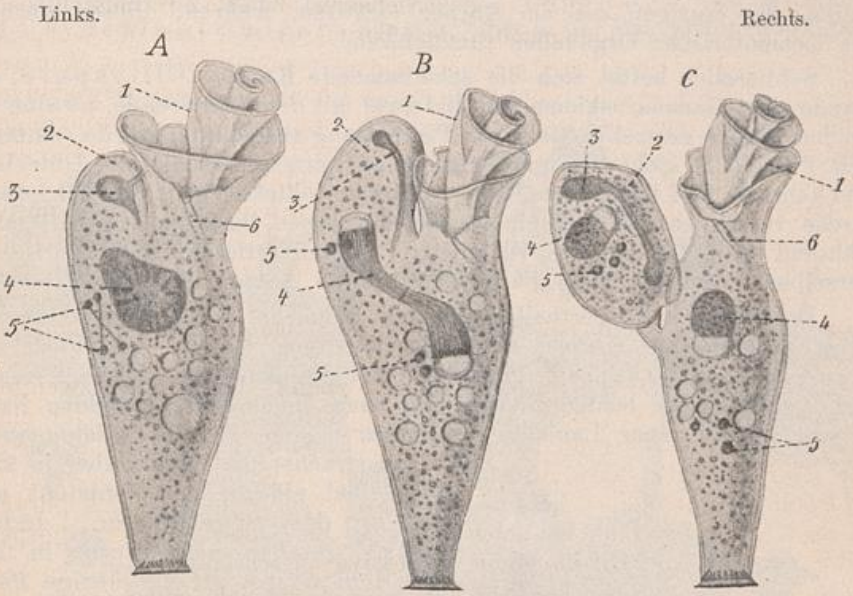


Fig. 196. *A*, *B*, *C* **3 Knospungsstadien von Spirochona gemmipara** STEIN. Dorsalansichten. *1* Spiraltrichter des Peristoms des Mutterthieres, *2* Knospe, *3* Peristomanlage der Knospe, *4* Makronucleus, *5* Mikronuclei, *6* Cytopharynx. Nach R. HERTWIG 1877.

Hohlraum darstellt. Inzwischen haben sich der Makronucleus und die Mikronuclei (letztere sehr früh) getheilt, wobei die eine Tochterhälfte der Kerne in die Knospe, die andere ins Mutterthier zu liegen kommt.

Die Knospe schnürt sich an ihrer Basis immer mehr vom Mutterthier ab. Eine geraume Weile bleibt sie sodann an diesem, wie eine kurz gestielte Beere, hängen. Während dieser Zeit öffnet sich die Peristomanlage, die sich in die Länge gestreckt hatte, nach aussen.

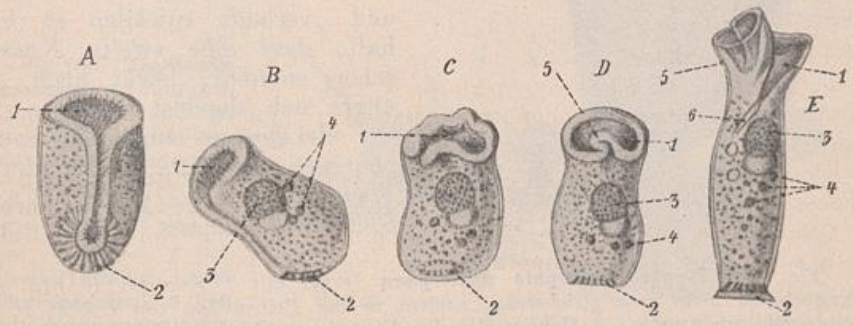


Fig. 197. *A*—*E* **Spirochona gemmipara** STEIN. Entwicklung der Knospe zum jungen Thier. *1* Peristom, resp. Anlage desselben, *2* Strahlenfigur des Protoplasmas, resp. basale Anheftungsplatte, *3* Makronucleus, *4* Mikronuclei, *5* Spiraltrichter des Peristoms, resp. seine Anlage. Nach R. HERTWIG 1877.

Die abgelöste Knospe, welche träge herumschwimmt, hat keinerlei Aehnlichkeit mit dem Mutterthier. Sie ist annähernd eiförmig, doch etwas abgeplattet. Am ganz stumpfen Vorderende ist sie breit und tief ausgehöhlt, fast wie ein Eibecher. Diese Vertiefung setzt sich auf einer Seite in Form einer breiten Rinne bis fast ans Hinterende fort. Das Ganze ist das Peristom, das sich nach aussen geöffnet hat, und dessen Cilien, die einzigen die am Körper existiren, während dieser Periode als locomotorische Organellen functioniren.

Schliesslich heftet sich die schwimmende Knospe (Ciliospore) am Rande einer Gammaruskieme fest und zwar mit dem Hinterende, wo eine besondere radiär gestreifte Stelle zur Festheftung ausgebildet wurde. Anfänglich (Fig. 197 *B*) steht die nunmehrige junge Spirochona schief zur Unterlage und kehrt ihr ihre wimpernde Rinne zu. Dann richtet sie sich auf. Die Längsfurche verschliesst sich durch Zusammenwachsen ihrer wulstigen Ränder, während vorn die ventrale Wand der Peristomvertiefung sich ins Innere derselben einfaltet. Diese Falte ist die erste Anlage des Spiraltrichters.

Der vordere Körpertheil setzt sich nunmehr durch eine halsartige Einschnürung vom Körper ab. Die wulstigen Ränder des Peristoms werden zu dünnen Lippen, dann zu einem dünnen Saum, der sich immer mehr erhebt. Die beiden Ränder der nach innen vorspringenden Falte verwachsen zu einer Lamelle, die immer weiter in die Peristommulde vorwächst und sich dabei in sich selbst einrollt. So entsteht aus ihr der Spiraltrichter. Indem sie rascher nach vorn in die Höhe wächst als der übrige Peristomsaum, kommt die charakteristische Conformation des Peristomabschnittes des erwachsenen Körpers zu Stande. Zur Zeit, als die Anlage des Spiraltrichters etwa eine halbe Windung erreicht hatte, legte sich links im Grunde des hier vertieften Peristoms der Cytopharynx mit dem Cytostoma an.

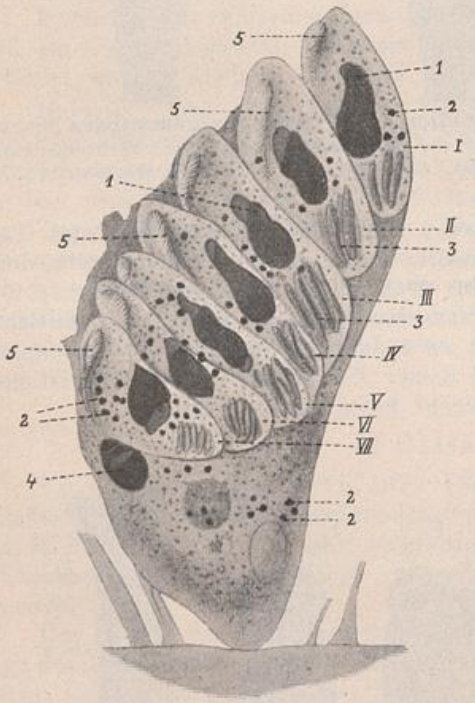


Fig. 198. **Kentrochonopsis multipara** Dofl. mit 7 Knospen *I—VII*, die wahrscheinlich nicht ganz gleichzeitig, sondern in der Reihenfolge von *I—VII* (*I* die älteste) gebildet wurden. *1* Makronuclei der Knospen, *2* Mikronuclei in den Knospen und im Mutterthier. Das ruhende Thier hat 6 Mikronuclei, „deren Vermehrung bei der Knospung zu einem wahren Gewimmel dieser Gebilde führt". *3* Anhäufungen färbbarer Substanz von unbekannter Bedeutung, *4* Makronucleus des Mutterthieres, *5* Peristomanlagen der Knospen. Nach Doflein 1897.

Der Vorgang der Knospung kann sich mehrere Male an demselben Mutterthier wiederholen und „verläuft zuweilen so lebhaft, dass eine zweite Knospe schon entsteht, bevor noch die ältere sich abgelöst hat".

Bei einer neuen, zu den Spirochoninen gehörenden Ciliatenform, Kentrochonopsis multipara constatirte Doflein (1897) mul-

tiple Knospung. Doch ist der Knospungsvorgang im Einzelnen noch ganz ungenügend bekannt. Wir verweisen auf die Figur 198 und ihre Erklärung.

c) Lobosa.

Fortpflanzung durch Knospenbildung wurde 1896 von SCHAUDINN bei Leydenia gemmipara SCHAUD., einer in der Bauchhöhlenflüssigkeit

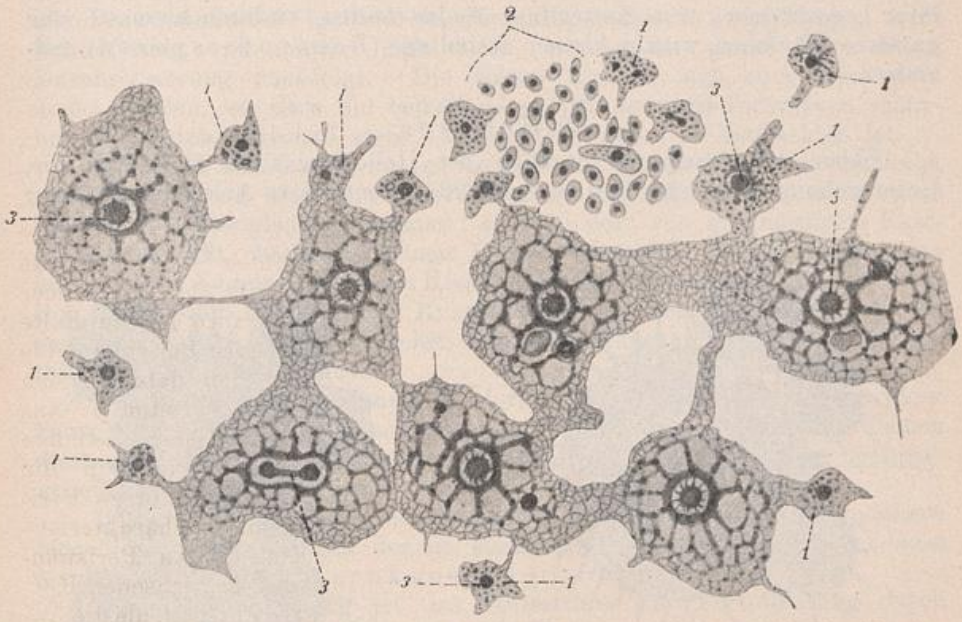


Fig. 199. **Leydenia gemmipara** SCHAUD. Eine Colonie von Amöben in conservirtem Zustand. Vergröss. ca. $^{2400}/_{1}$. *1* Knospen z. Th. losgelöst, *2* Haufen von durch Theilung der Knospen entstandenen Knöspchen (Minimalgrösse 3 μ), *3* Kerne. Nach SCHAUDINN 1896.

asciteskranker Menschen parasitisch lebenden, zu den Gymnamöben gehörigen Sarcodine beobachtet. Dieses Protozoon vermehrt sich sowohl durch Theilung wie durch Knospung. Die Beziehungen zwischen beiden

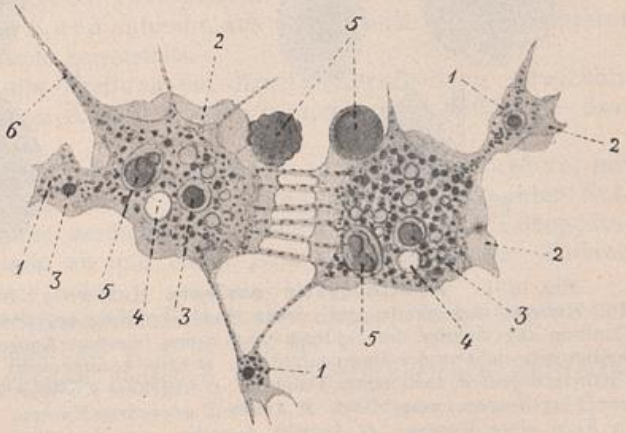


Fig. 200. **Leydenia gemmipara** SCHAUD. Maximalgrösse bis 36 μ. Zwei plastogamisch verschmelzende Amöben mit 3 Knospeu nach dem Leben. *1* Knospen *2* hyaline lamellöse Lobopodien, *3* Kerne, *4* pulsirende Vacuolen, *5* rothe Blutkörperchen, *6* körnige, fadenförmige Lobopodien. Nach SCHAUDINN 1896.

Fortpflanzungsarten, zwischen denen eine Grenze sich nicht ziehen lässt, sind in diesem Falle äusserst klar und einfach. Bei der Theilung theilt sich der Kern amitotisch in zwei gleich grosse Tochterkerne; beiden Tochterkernen werden gleich grosse Portionen Protoplasma zugetheilt. Bei der Knospung ist der eine Tochterkern (der Knospenkern) kleiner als der andere, und es wird dem ersteren auch eine kleinere Portion Protoplasma zugetheilt. Die Grösse der Knospe ist immer proportional der Grösse des Knospenkernes. Die Grösse der Knospen (und ihrer Kerne) wechselt innerhalb weiter Grenzen. Die Knospen können sich sofort nach ihrer Losschnürung vom Mutterthier wieder theilen, wodurch kleinere oder grössere Häufchen winzig kleiner Keimlinge (Lobopodiosporen) entstehen.

d) Heliozoa.

Ueber die Knospungsvorgänge bei Heliozoen sind wir durch die Untersuchungen, welche Schaudinn (1896) besonders an Arten der Gattung

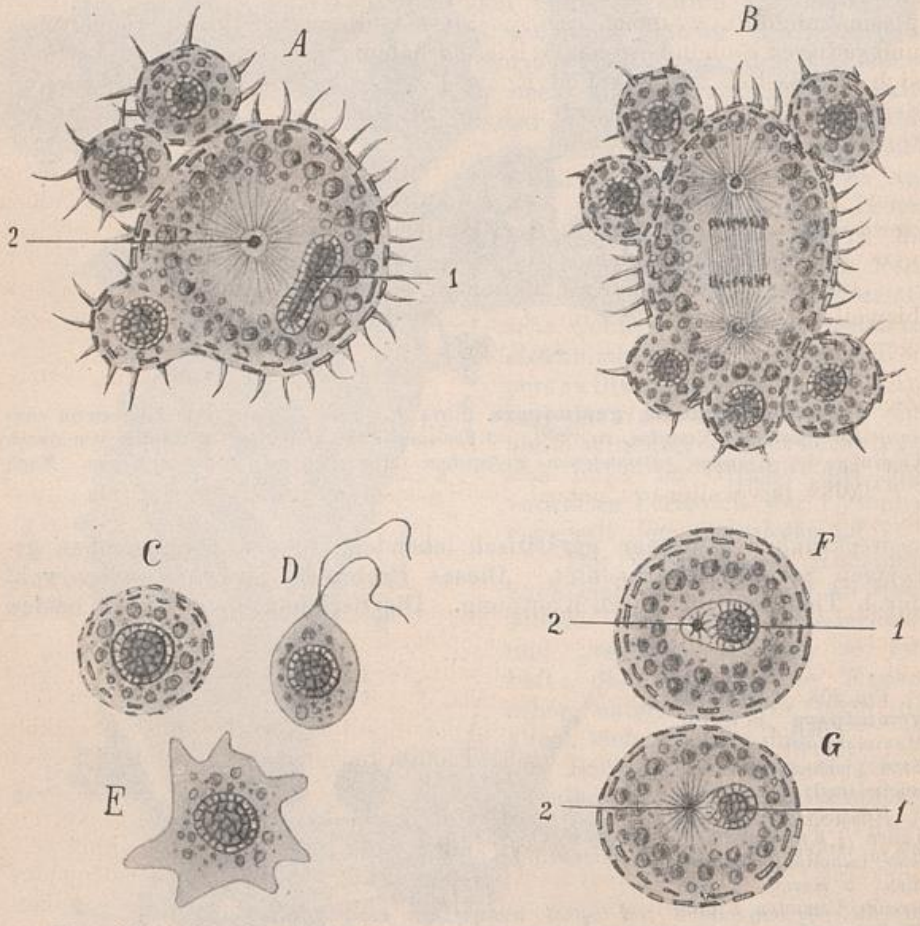


Fig. 201. **Acanthocystis aculeata** Hertw. u. Lesser. *A—G* Knospung. *A* 2 Knospen abgeschnürt, eine dritte in Abschnürung begriffen; der Kern (*1*) in directer Theilung zum Zwecke der Bildung einer neuen (vierten) Knospe. Das Centrosoma (*2*) betheiligt sich nicht an der Knospenbildung. *B* Eine Acanthocystis aculeata mit 6 Knospen, in Theilung begriffen, nach einem Präparat. *C* Abgelöste Knospe. *D* Knospe zu einem Schwärmer (Flagellospore) umgebildet. *E* Amöboid gewordene Knospe. *F* Centralkorn (Centrosoma) im Kern einer Knospe. *G* Austritt desselben aus dem Kern. Nach Schaudinn 1896.

Acanthocystis angestellt hat, recht gut orientirt. Die Knospung kommt hier ebenfalls neben der Fortpflanzung durch Theilung vor und kann mit ihr abwechseln.

Während bei der Theilung das Centralkorn sich als echtes Centrosoma aufspielt, der Kern sich mitotisch theilt und die Pseudopodien eingezogen werden, bleibt das Centrosoma an den Knospungsvorgängen gänzlich unbetheiligt. Bei der Knospung theilt sich der Kern direct. Die Pseudopodien werden nicht eingezogen.

Zuerst streckt sich das hier aus chromatischer Substanz bestehende, als Pseudonucleolus bezeichnete, Kernkörperchen in die Länge, wird hantelförmig und schnürt sich durch, worauf der ganze Kern dieser Durchschnürung nachfolgt. Die Kerne können sich noch wiederholt direct theilen, so dass die betreffenden Acanthocystis-Individuen mehrkernig werden, während stets nur ein Centrosoma zu beobachten ist.

Während nun ein Kern im Zellleib des Mutterthieres zurückbleibt, rückt der andere (oder die anderen) an die Oberfläche, „wobei er etwas feinkörniges Entoplasma mitnimmt; er wird dort von grobkörnigem Ektoplasma umhüllt, wölbt mit seinem Plasma allmählich die aus tangentialen und radiären Nadeln bestehende Kieselschale buckelartig hervor und schnürt sich schliesslich als kugelige Knospe ganz von dem Mutterthier ab, indem tangentiale Nadeln zwischen seiner Oberfläche und der des Mutterthieres abgelagert werden."

Der ganze Process dauert 2—4 Stunden. Ein und dasselbe Thier kann sehr zahlreiche Knospen erzeugen, bis zu 24. Nicht selten bleiben diese noch eine Zeit lang mit dem Mutterthier vereinigt, so dass vorübergehend Colonien entstehen.

Bei der die Knospung einleitenden Kerntheilung ist der Knospenkern bisweilen viel kleiner als der im Mutterthier zurückbleibende; so dass man auch von einer Kernknospung sprechen kann.

Nach der Knospung ist das Mutterthier zur Fortpflanzung durch Zweitheilung befähigt (Vergl. Fig. 201 *B*).

Die fertig gebildeten Knospen entbehren sowohl der Pseudopodien, wie des Centrosoma.

Was das weitere Schicksal der Knospen anbetrifft, so hat Schaudinn folgende 4 Fälle ermittelt.

1) Die Knospe löst sich mit ihrer Kieselhülle vom Mutterthier ab, fällt zu Boden, verharrt 3—4 Tage in einem Ruhezustand. Am 5. Tage sodann fängt sie an Pseudopodien auszusenden, sich zu ernähren und zu wachsen. Es tritt in ihrem Protoplasma ein neues Centrosoma auf, welches zuerst im Kern entsteht, aus dem es nach Verlauf mehrerer Stunden ziemlich plötzlich heraustritt.

2) Durch wiederholte Theilung bei directer Kerntheilung entwickeln sich aus der Knospe eine Anzahl Tochterknospen, deren Schicksal dasselbe ist wie im Falle 1.

3) Die Knospe verlässt ihre Kieselhülle als Flagellospore, mit zwei Geisseln ausgerüstet, bewegt sich träge umher, wird unter Entwickelung von Lobopodien amöboid (verwandelt sich in eine Lobopodiospore), rundet sich sodann ab und bildet eine neue Kieselhülle. Sodann Ruheperiode u. s. w. wie bei 1.

4) Die Knospe verlässt die Kieselhülle direct als Lobopodiospore. Nachher Ruheperiode u. s. w. wie bei 1.

Es kommen Uebergänge zwischen diesen verschiedenen Entwickelungsformen vor.

e) Radiolaria.

Knospung wurde bis jetzt nur bei coloniebildenden Radiolarien beobachtet und zwar bei Sphärozoen. Sie findet nur in jugendlichen Colonien statt, bei denen die das extracapsuläre von dem intracapsulären Plasma später sondernde Kapselmembran noch nicht ausgebildet ist. Die Knospen wachsen als rundliche Lappen überall aus dem Zellleib hervor, schnüren sich ab und zerstreuen sich in der gemeinsamen Gallerte. Jede Knospe enthält ein Fettträubchen und mehrere differenzirte Kerne. Was das weitere Schicksal dieser als „extracapsuläre Körper“ bezeichneten Knospen anbetrifft, so konnte in gewissen Fällen ihre Umbildung in jene Form von Flagellosporen beobachtet werden, die unter dem Namen von Anisosporen im Abschnitt „Fortpflanzung durch Zerfalltheilung“ besprochen wird. In sehr vielen Fällen aber verbleiben höchst wahrscheinlich die Knospen in ihrer Muttercolonie und entwickeln sich zu gewöhnlichen Individuen, so dass sich die Colonie auf einmal stark mit neuen Individuen bevölkert. (Vergl. besonders Brandt 1885; nach Famintzin 1889 soll sich freilich die Sache ganz anders verhalten.)

f) Flagellata.

Noctiluca miliaris Sur. (Fig. 202 u. 203). Bei dieser Form kommt neben der Fortpflanzung durch Zweitheilung auch Vermehrung durch Knospenbildung vor (Cienkowski 1871, 1873; Robin 1878; Ishikawa 1894, 1899). Der Knospung geht das vollständige Verschwinden aller äusseren Organellen voraus; auch das Cytostoma verschwindet. Fast das gesammte Plasma zieht sich allmählich zu der stärkeren centralen Ansammlung, dem Centralplasma, zurück, welches den Kern birgt. Zugleich wölbt sich dieses Centralplasma flach-hügelförmig vor. Dann theilt sich der Kern und auch das Centralplasma sondert sich in zwei auseinanderrückende Massen, von denen Plasmastränge allseitig eine Strecke weit ausstrahlen. Die beiden Massen (eine jede mit ihrem Kern) bleiben dabei durch solche feine, anastomosirende Ausläufer in Zusammenhang. Eine jede erscheint wieder hügelförmig über die Oberfläche vorgewölbt. Der Theilungsvorgang wiederholt sich nun in derselben Weise mehrere Male, bis sich das Centralplasma in eine grosse Menge von immer

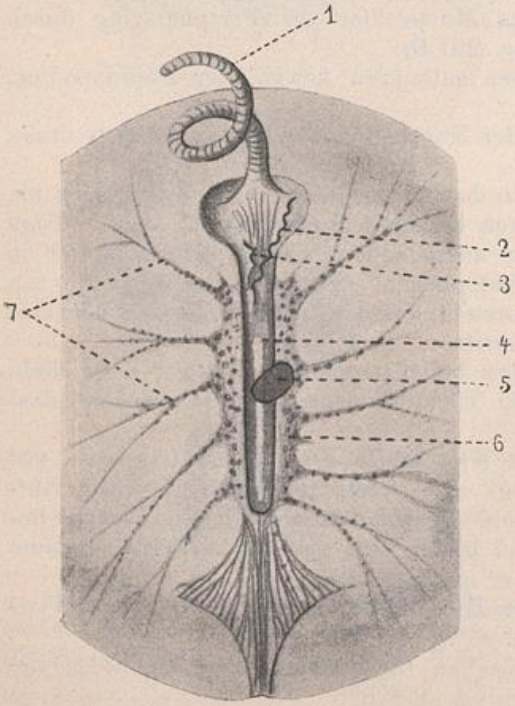


Fig. 202. **Noctiluca miliaris** Sur. von der oralen (ventralen) Seite. *1* Bandgeissel, *2* Flagellum, *3* Zahn, *4* Mundspalte, *5* Kern, *6* Centralplasma, *7* von dem Centralplasma ausgehende, sich verästelnde Plasmastränge. Nach Bütschli 1885.

kleiner werdenden Klümpchen, ein jedes mit seinem Kern, getheilt hat, die alle hügelförmig vorgewölbt sind. Alle diese Hügel bilden zusammen eine Scheibe an der Oberfläche des Mutterthieres. Schliesslich schnüren sich die Hügel oder Knospen ab, derart, dass der Kern in sie eingeschlossen wird und sie nur noch durch ein dünnes Stielchen mit der Oberfläche der Noctiluca zusammenhängen. Nachdem nun jede Knospe noch ein Flagellum entwickelt hat, löst sie sich los und schwimmt als Geisselschwärmer (Flagellospore) davon.

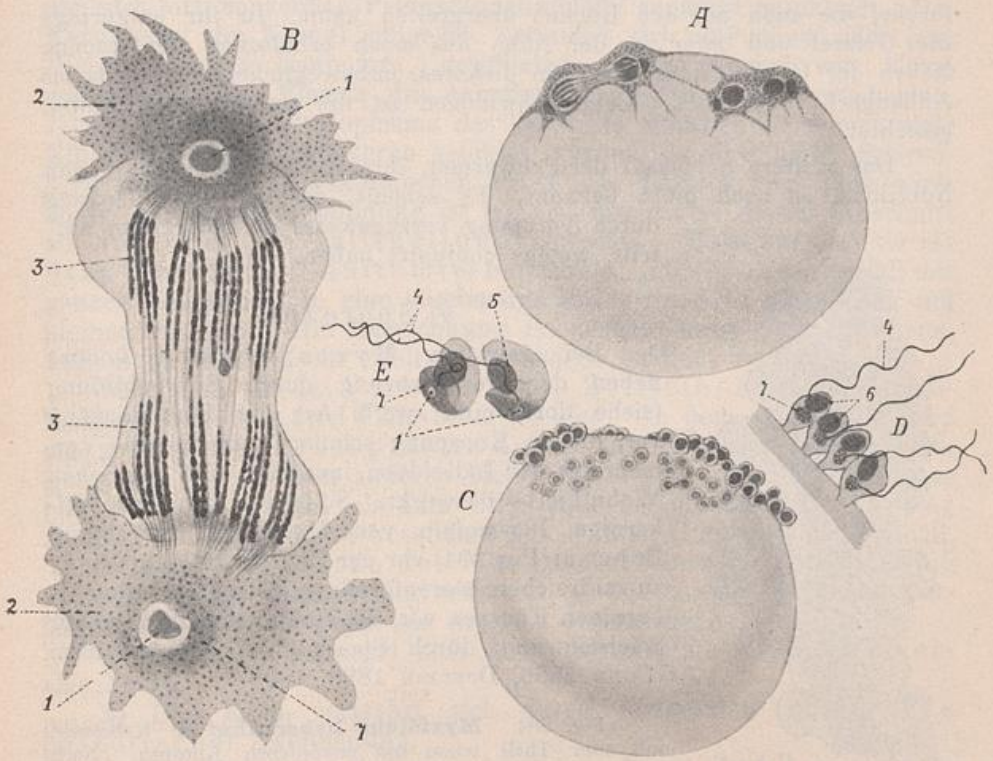


Fig. 203. **Knospung von Noctiluca miliaris** Sur. *A* Frühes Stadium der Knospung mit im Ganzen 4 Kernen, von denen 2 sichtbar sind; links Kern und Zelle in Theilung, rechts Kern schon getheilt, $^{120}/_{1}$. *B* Zell- und Kerntheilung bei der Knospung, sehr stark vergrössert. *C* Stadium mit 51 Kernen; die der gegenüberliegenden Seite blass dargestellt. *D* Reife Knospen (Sporen) unmittelbar vor der Loslösung vom Körper des Mutterthieres. *E* 2 Sporen nach der Loslösung. *1* Centrosoma, *2* Protoplasma, *3* Chromosomen, *4* Geisseln, *5* und *6*-Kerne, *7* besonders beschaffenes Protoplasma (Bildungsplasma, Archoplasma). Nach Ishikawa 1894 und 1899.

Es werden etwa 300 bis 500 Flagellosporen gebildet. Ueber die feineren Vorgänge, das Verhalten des Kernes und eines Körperchens, welches vollständig die Rolle eines Centrosoma spielt, und des sogenannten Archoplasmas bei der Knospung vergl. Ishikawa 1894 und 1899, ferner auch Fig. 203 *B*.

Die ganze Bildungsweise der Knospen erinnert an die sogenannte discoidale Furchung telolecithaler, meroblastischer Eier höherer Thiere. Sie zeigt aber auch eine grosse Aehnlichkeit mit manchen Formen der Conitomie (Sporenbildung). Von der typischen Knospung weicht die Flagellosporenbildung von Noctiluca besonders dadurch ab, dass das

Mutterthier (resp. seine wesentlichen Theile: Plasma und Kern) seine Selbständigkeit, seine Individualität, verliert; dass es ganz wie bei der Zerfalltheilung in der Bildung der Knospen oder Sporen aufgeht, während bei der echten Knospung das knospende Mutterthier sich erhält und wieder neue Knospen zu erzeugen vermag.

Die Form der Schwärmer (Flagellosporen) ist bilateral-symmetrisch, vorn abgerundet, hinten ziemlich zugespitzt, auf der Rückenseite und vorn an der Bauchseite gewölbt, hinten auf der Bauchseite leicht vertieft. Vor der ventralen Aushöhlung, dem Vorderende mehr genähert, ist eine Querfurche, die auch auf den Rücken übergreifen kann. In ihr entspringt die Geissel und zwar in der Nähe des noch erhaltenen Centrosoma. Neben der Geissel kann noch ein dickeres, unbewegliches, cylindrisches Anhängsel vorkommen. Beim Schwimmen ist die Geissel nach hinten gerichtet.

Das weitere Schicksal der Schwärmer, ihre Entwickelung zu jungen Noctiluca, ist noch nicht bekannt. Es scheint, dass die Fortpflanzung durch Knospung vorzugsweise an Individuen auftritt, welche conjugirt haben.

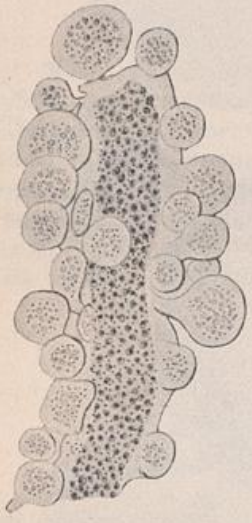


Fig. 204. **Myxidium lieberkühni** in Knospung, mit zum Theil schon frei gewordenen Knospen. Nach Ludwig Cohn (1895) 1896.

g) Sporozoa.

Bei gewissen Myxosporidien kommt neben der Fortpflanzung durch Sporenbildung (siehe dort) eine zweite Art der Fortpflanzung vor, die an Knospung erinnert und die eine Vermehrung der Individuen innerhalb des nämlichen Wohnthieres bezweckt. So wölbt sich der vielkernige Plasmaleib von Myxidium lieberkühni Bütschli (Fig. 204) vor der Zeit der Sporenbildung zu zahlreichen, beerenförmigen, selbst wieder mehrkernigen Knospen vor, die sich abschnüren, weiter wachsen und durch Sporenbildung fortpflanzen (Cohn 1896, Doflein 1898, 1899).

C. Die Fortpflanzung durch Zerfalltheilung (Sporenbildung).

(Conitomie Haeckel.)

Diese Fortpflanzungsweise ist bis jetzt fast allgemein schlechthin als Sporenbildung bezeichnet worden. Allein das Charakteristische der Zerfalltheilung ist nicht die Bildung von Sporen an und für sich, sondern die besondere Art, wie die Sporen gebildet werden. Sporen sind kleine, einzellige Fortpflanzungskörper, aus denen sich, mit oder ohne vorhergehende Karyogamie, wieder neue ausgebildete Individuen der betreffenden Protozoenarten differenziren. Solche Sporen können gebildet werden

1) durch rasch fortgesetzte und wiederholte Zweitheilung, wobei die jeweilen durch Zweitheilung (Hemitomie) entstehenden Tochterzellen nicht Zeit haben, zur Grösse und zum Bau des Mutterthieres heranzugedeihen, sich auch während der ganzen Dauer des Processes nicht

selbständig ernähren. Diese Art der Sporenbildung (Polytomie Haeckel) ist bei Ciliaten und namentlich bei Flagellaten ziemlich verbreitet.

2) Es werden Sporen auf dem Wege der äusseren oder inneren, der einfachen oder multiplen Knospung gebildet. Die sich loslösenden Knospen sind eben Sporen, denen man es nicht ansieht, ob sie auf diese oder eine andere Weise gebildet wurden. Siehe den vorhergehenden Abschnitt.

3) Die Sporen werden auf folgende Weise gebildet. Der Zellleib der sich fortpflanzenden Protozoenzelle bleibt zunächst ungetheilt. Der Kern (oder die Kerne) hingegen vermehrt sich auf diese oder jene Weise, bis eine bestimmte, gewöhnlich grosse, Anzahl von Kerndescendenten im Plasma des ungetheilten Zellleibes entstanden sind. Jetzt zerfällt das Protoplasma des Zellleibes simultan in ebenso viele Klümpchen wie Sporenkerne gebildet wurden, so dass jeder Sporenkern sein Protoplasmaklümpchen erhält, das dadurch zur Spore wird. Diese Art der Sporenbildung ist es, von der wir in diesem Abschnitt als von einer „Zerfalltheilung" sprechen. Haeckel hat sie als Staubtheilung (Conitomie) bezeichnet: „gleichzeitiger Zerfall des ganzen Zellkörpers in eine staubartige Masse von sehr zahlreichen und kleinen Sporen." Die Bezeichnung ist deshalb nicht ganz zutreffend, weil nicht immer „sehr zahlreiche" Sporen gebildet werden.

Mit Bezug auf das Verhalten des Zellleibes bei der Zerfalltheilung kann man zwei Fälle unterscheiden. In dem einen Falle wird das gesammte Protoplasma zur Bildung der Sporen aufgebraucht. In dem anderen bleibt ein Theil veränderten Protoplasmas unverbraucht als zum Untergang bestimmter Restkörper zurück, der nicht selten besondere Einschlüsse (Pigment etc.) enthält.

Was das Verhalten des Kernes bei seiner der Zerfalltheilung vorausgehenden Vermehrung anbetrifft, so ist dasselbe nach den vorliegenden Untersuchungen ein dreifach verschiedenes:

1) Der Kern vermehrt sich durch fortgesetzte directe Zweitheilung.

2) Der Kern vermehrt sich durch fortgesetzte indirecte (mitotische) Zweitheilung.

3) Der Kern vermehrt sich durch simultanen Zerfall in mehrere bis zahlreiche Tochterkerne.

Diese letztere erst in der Neuzeit bekannt gewordene multiple Kernvermehrung stellt also am Kerne denselben Vorgang dar, der sich nachher am ganzen Zellleib abspielt.

(Da bei den Protozoen auch Kernvermehrung durch Knospung vorkommt, so erweist es sich, dass sich bei der Vermehrung der Protozoenkerne die gleichen drei Hauptkategorien wiederholen, wie bei der Fortpflanzung ihres ganzen Zellleibes: Zweitheilung, Knospung und Zerfalltheilung.)

Vor der Zerfalltheilung verschwinden gewöhnlich die äusseren Organellen (wenn solche vorhanden sind); Lobopodien, Pseudopodien, Flagellen werden eingezogen. Der Körper umgiebt sich sodann gewöhnlich mit einer einfachen oder mehrfachen Cystenhülle.

Doch kommt der Fall nicht selten vor, dass der Process der Zerfalltheilung sich am Zellleib nackter Protozoen abspielt.

Die neueren Untersuchungen berechtigen uns durchaus zu der Annahme, dass auch bei allen durch Zerfalltheilung sich vermehrenden

Protozoen von Zeit zu Zeit geschlechtliche Vorgänge sich abspielen, dass bei gewissen Generationen Karyogamie (Conjugation, Copulation) eintritt.

Man bezeichnet am besten die geschlechtliche Vermehrung, welche nach erfolgter Karyogamie eintritt, mit HAECKEL als Amphigonie, die sich so vermehrenden Individuen als Amphionten (herangewachsene Zygoten), während die ungeschlechtliche (parthenogenetische) Vermehrung, jene, welcher keine Karyogamie vorausgeht, zweckmässig Monogonie genannt wird. Die in dieser Weise sich vermehrenden Individuen heissen Mononten.

Die Amphigonie ist auch hier wie bei anderen Vermehrungsarten die seltenere, die Monogonie die häufigere Fortpflanzungsweise. Nach einmalig erfolgter Amphigonie vermag sich die Art mehrere bis viele Generationen hindurch durch Monogonie fortzuflanzen. Es herrscht also ein Generationswechsel. Mehrere aufeinander folgende Generationen von Mononten, die sich ohne dazwischentretende Karyogamie, also ungeschlechtlich, durch Monogonie fortpflanzen, wechseln ab mit einer Generation von Amphionten, an denen sich die geschlechtlichen Vorgänge der Karyogamie abgespielt haben und deren Amphigonie eine Fortpflanzung durch Zerfalltheilung ist, die wieder eine erste Generation von Mononten liefert [1]).

a) Lobosa.

Dass Zerfalltheilung (Sporenbildung) neben der Fortpflanzung durch Zweitheilung auch bei den Lobosen vorkommt, wurde bei der monographischen Darstellung von Amoeba schon hervorgehoben. Bei dieser Gelegenheit wurde die (mit Generationswechsel verknüpfte) Sporenbildung von Paramoeba eilhardi SCHAUD. und die Sporenbildung von Amoeba proteus ausführlich geschildert. Vergl. p. 44 u. ff.

Aber auch bei den Thecamöben ist Sporenbildung durch Zerfalltheilung bekannt geworden. So z. B. bei den zwei- bis vielkernigen Arcellen und Difflugien, bei denen sich, nachdem zahlreiche Kerne gebildet sind, im von der Schale eingeschlossenen Weichkörper Protoplasmaportiönchen, um jeden Kern eines, sondern, die durch die Oeffnung der Schale austreten und, soviel man weiss ohne ein Schwärmerstadium zu durchlaufen, sich unter Bildung einer neuen Schale direct wieder zu jungen Arcellen und Difflugien ausbilden.

Sehr genau ist die Fortpflanzung durch Zerfalltheilung bei einer nicht direct zu den Thecamoeben zu rechnenden, aber in ihre Nähe zu stellenden Sarcodinenform beobachtet worden, bei Trichosphaerium sieboldi SCHN. Bei dieser Form herrscht ein Generationswechsel zwischen zwei verschiedenen Generationen, die sich aber beide durch Zerfalltheilung fortpflanzen. Die Kenntniss dieser Vorgänge ist so wichtig, dass wir

1) Mit Recht bemerkt GRASSI (1900), dass man auch bei den Schizomyceten nach einer geschlechtlichen Generation suchen müsse. Er hat die Ueberzeugung, dass zur Zeit der vollständige Entwickelungscyclus keines einzigen Bakteriums bekannt ist. Die Bakteriologen sollten dieser Suggestion die grösste Aufmerksamkeit zuwenden, die zu Entdeckungen von fundamentaler Bedeutung führen könnte. Die Erscheinung z. B., dass die Cholera und das gelbe Fieber in Europa nicht endemisch geworden sind, könnte vielleicht dadurch ihre Erklärung finden, dass in Europa die für das Auftreten der Geschlechtsgeneration der Krankheitserreger nöthigen Bedingungen fehlen. Aus dem Fehlen der Geschlechtsgeneration könnte sich vielleicht auch das Erlöschen gewisser Epidemien, und viele Thatsachen des grösseren oder geringeren Infectionsvermögens einer und derselben Bakterienart erklären. So GRASSI.

der Lebensgeschichte von Trichosphaerium einen besonderen Abschnitt widmen.

Der Generationswechsel von Trichosphaerium sieboldi Schn.

(Nach Fritz Schaudinn 1899.) Fig. 205 und 206.

I. Der erwachsene Amphiont (Schizont, Schaudinn [Fig. 205). Trichosphaerium tritt in zwei Formen auf, die in den meisten Charakteren übereinstimmen, in einigen aber voneinander abweichen und die sich in etwas verschiedener Weise fortpflanzen. Die beiden Formen gehören einem Zeugungskreise an, so dass also ein Generationswechsel herrscht. Die Individuen der Generation der Amphionten entstehen aus Zygoten, die durch totale Conjugation von zwei gleichen Gameten gebildet werden, welche die Form von Flagellosporen haben. Die Amphionten pflanzen sich einerseits durch Zwei- oder Vieltheilung, andererseits durch Zerfalltheilung (Conitomie) fort. Im letzteren Falle liefern sie Sporen, die sich ohne dass Karyogamie stattfände, direkt zu Individuen der zweiten Generation, zu Mononten, ausbilden. Die Mononten pflanzen sich ihrerseits wieder durch Zerfalltheilung (Conitomie) fort und zerfallen dabei in Flagellosporen, welche, ausschwärmend, als Gameten zur Karyogamie bestimmt sind. Die durch Kargogamie zweier Flagellosporen entstehenden Zygocyten oder Zygoten wachsen wiederum zu Amphionten aus. Der Zeugungskreis ist geschlossen.

Trichosphaerium ist eine marine Form, die überall und oft massenhaft in Seewasseraquarien auftritt. Das Lebewesen zeichnet sich durch überaus grosse Lebenszähigkeit einerseits, durch ganz aussergewöhnliche Langsamkeit der Lebensverrichtungen anderseits aus. Es vegetirt im Schlamm oder auf Algen. Es kann einen Durchmesser von bis 2 mm erreichen.

Der Körper ist kuglig oder ganz unregelmässig. Er ist von einer Gallerthülle umgeben, welche allen seinen Formveränderungen folgt. Diese Hülle ist von persistirenden Oeffnungen znm Durchtritt der Lobopodien durchbrochen. Es sind diese Oeffnungen bald einfache kreisrunde Durchbrechungen der Gallerthülle, bald ist ihr Rand verdickt und stärker lichtbrechend. Der verdickte Rand kann zitzenförmig vorgezogen sein. Häufig ist der Mündungsrand ausgestülpt. Beim Zurücktreten der Lobopodien werden die Oeffnungen verschlossen.

Auf der Gallerthülle der Amphionten befinden sich eigentümliche Stäbchen oder Borsten, die den Mononten fehlen. Sie sind keine Fremdkörper, sondern von den Amphionten selbst gebildet. Sie stehen dicht nebeneinander, senkrecht zur Oberfläche und bestehen vorwiegend aus kohlensaurem Magnesium.

Die aus den engen Oeffnungen der Gallerthüllen vortretenden Lobopodien sind lang, fadenförmig, drehrund, absolut hyalin, stark lichtbrechend und sie endigen abgerundet. Sie sind nicht klebrig und dienen weder zur Locomotion noch zur Nahrungsaufnahme. Die Lobopodienöffnungen wären viel zu eng, um als Eingangspforten für die Fremdkörper zu dienen, welche man im Innern des Weichkörpers findet. Wahrscheinlich dienen sie ausschliesslich als Tastorganellen. Sie führen fortwährend tastende und drehende Bewegungen aus, ähnlich denen, die für die Axopodien von Camptonema (p. 111) geschildert wurden. Sie sind bei der Locomotion nach vorn gerichtet. Werden sie zurückgezogen,

etwa bei Berührung eines Fremdkörpers, so geschieht dies nur sehr langsam.

Die Bewegung, ein überaus langsames Vorwärtsfliessen, geschieht durch Gestaltveränderung des Körpers. Indem Trichosphaerium in der Minute 10 μ Wegstrecke zurücklegt, ist es wohl das langsamste Protozoon.

Die Nahrungsaufnahme erfolgt ähnlich wie bei den Amöben durch Umfliessen seitens des Weichkörpers. „Wenn der Organismus auf seinen Wanderungen auf einen Fremdkörper stösst, so bleibt der

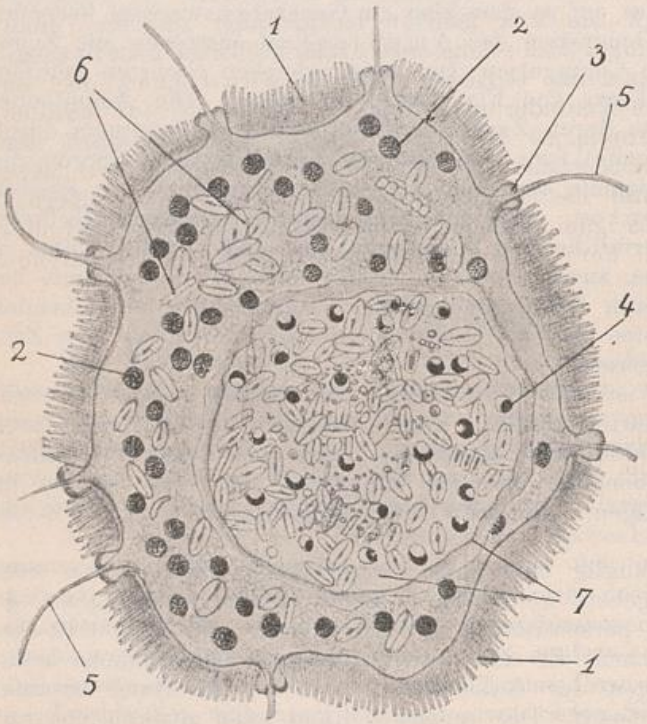


Fig. 205. **Trichosphaerium sieboldi** Schn., nach Schaudinn 1899. Schnitt durch einen Amphionten. Vergrösserung $^{560}/_{1}$. Das Thier hat einen anderen Amphionten derselben Art (7) gefressen, welcher bis auf die Hülle, die Kerne und die unverdaulichen Nahrungsreste verdaut ist. Daneben andere Nahrungseinschlüsse (Diatomeen). *1* Stäbchen der Hülle, *2* Kerne des verdauenden Trichosphaerium, *3* Lobopodienöffnungen, *4* Kerne des gefressenen Trichosphaerium, *5* Lobopodien, *6* aufgenommene Nahrung (Diatomeen).

letztere zwischen den Stäbchen an der klebrigen Gallerte der Hüllschicht haften; langsam wälzt sich nun der Weichkörper weiter und drückt so, indem er wie eine zähe Teigkugel darüber fliesst, den Fremdkörper durch die Gallerthülle hindurch in das Plasma hinein.“ Alles das geschieht äusserst langsam. Die verschiedensten auf dem Wege angetroffenen Fremdkörper gelangen so in den Zellleib hinein: Algenfäden, Diatomeen, Bacillarien, Cyanophyceen, Ueberreste von Thieren, Copepodennauplien, Infusorien, Rhizopoden, daneben aber auch Sandkörnchen, Reste und Bruchstücke von Foraminiferengehäusen und aller mögliche Detritus. Als echter Kannibale verzehrt und verdaut Trichosphaerium auch kleinere Individuen der eigenen Art (Fig. 205).

Ueber die Grundsubstanz des Weichkörpers, der keine Differenzirung in Ekto- und Endoplasma erkennen lässt, gelangte Schaudinn zu folgender Auffassung, zu der er schon bei der Untersuchung von Calcituba gekommen war: „Die Grundsubstanz ist aus zwei optisch differenten Bestandtheilen zusammengesetzt. Eine stärker lichtbrechende

und eine hellere Substanz sind in Form einer Emulsion durcheinander gemengt, doch in äusserst feiner und gleichmässiger Weise. Die hellere Substanz erfüllt in Tröpfchenform die stärker lichtbrechende so vollständig, dass die letztere optisch nur als das Fadenwerk eines feinen Netzes erscheint, während die hellen Tropfen die Maschenräume bilden." Dabei hat man sich die stärker lichtbrechende Substanz nicht etwa als fest, sondern als zähflüssig vorzustellen.

Der Weichkörper erscheint braun gefärbt, was von den zahlreichen und verschiedenartigen Einschlüssen herrührt, als da sind: Flüssigkeitsvacuolen, Nahrungskörper, Föcalballen (Sterkome), Excretkörner, Fettkörner, Reservekörperchen, Commensalen.

Rasch pulsirende Vacuolen fehlen. Immerhin finden sich im Weichkörper mehr oder weniger zahlreiche wasserklare Flüssigkeitsvacuolen, die ihre Gestalt und Grösse langsam ändern können, doch so langsam, dass man die Veränderungen nur nach grösseren Intervallen mit Hülfe des Zeichenprismas feststellen kann. Vielleicht wird der Wasserwechsel im Protoplasma ebenso gut wie durch eine rhythmisch pulsirende Vacuole durch die sehr langsamen Contractionen und Expansionen zahlreicher Flüssigkeitsvacuolen erreicht. Dieser Satz hat möglicherweise auch für die Foraminiferen und Radiolarien, denen pulsirende Vacuolen fehlen, Gültigkeit.

Von der aufgenommenen Nahrung wurde schon gesprochen. Sie wird in Nahrungsvacuolen eingeschlossen, in denen sie verdaut wird. Die nicht verdaubaren Nahrungsreste werden zu grösseren Klumpen zusammengeballt und dann ausgestossen. Bisweilen bleiben sie aber, durch Kitt zu stark lichtbrechenden, kugeligen Körpern, den „Sterkomen" verbunden, lange Zeit im Weichkörper zurück. Ueber die muthmaasslichen Gründe dieser Erscheinung vergleiche man die Originalarbeit p. 46 und 47.

Grüngelbe bis graubraune, oft krystallinische sehr stark lichtbrechende Excretkörner finden sich bei thierischer Nahrung in grösserer, bei pflanzlicher in geringerer Zahl im Protoplasma. Chemisch verhalten sie sich wie die von Paramaecium, vergl. p. 62.

Kleine, stark lichtbrechende Körnchen, die vor der Encystirung auftreten, später aber wieder verschwinden, sind Proteinkrystalloide und dienen als Reservestoffe.

Interessant ist das gelegentliche Vorkommen von braunen Zellen, einzelligen pflanzlichen Commensalen, die zu den Euflagellaten und zwar zu Cryptomonas gehören (Cr. brandti Schaudinn). Sie finden sich regellos zerstreut durch das Protoplasma. Schaudinn fand keine Andeutung, dass sie verdaut werden, selbst bei hungernden Thieren nicht. Er untersuchte die Organisation dieser braunen Zellen, verfolgte ihre Vermehrung durch Zweitheilung und constatirte, dass sie bei hungernden Trichosphärien aus ihrer platzenden Zellmembran nach Art von Amöben hervor- und aus dem Wirthe herauskriechen, Cryptomonasform annehmen, zwei Geisseln entwickeln und fortschwärmen.

Was die Kernverhältnisse betrifft, so ist der ganz junge, sich aus der Zygote differenzirende Amphiont einkernig. Der Kern theilt sich aber frühzeitig, und der Amphiont wird bei fortschreitendem Wachsthum durch fortgesetzte mitotische Kerntheilung vielkernig. Stets theilen sich alle Kerne gleichzeitig.

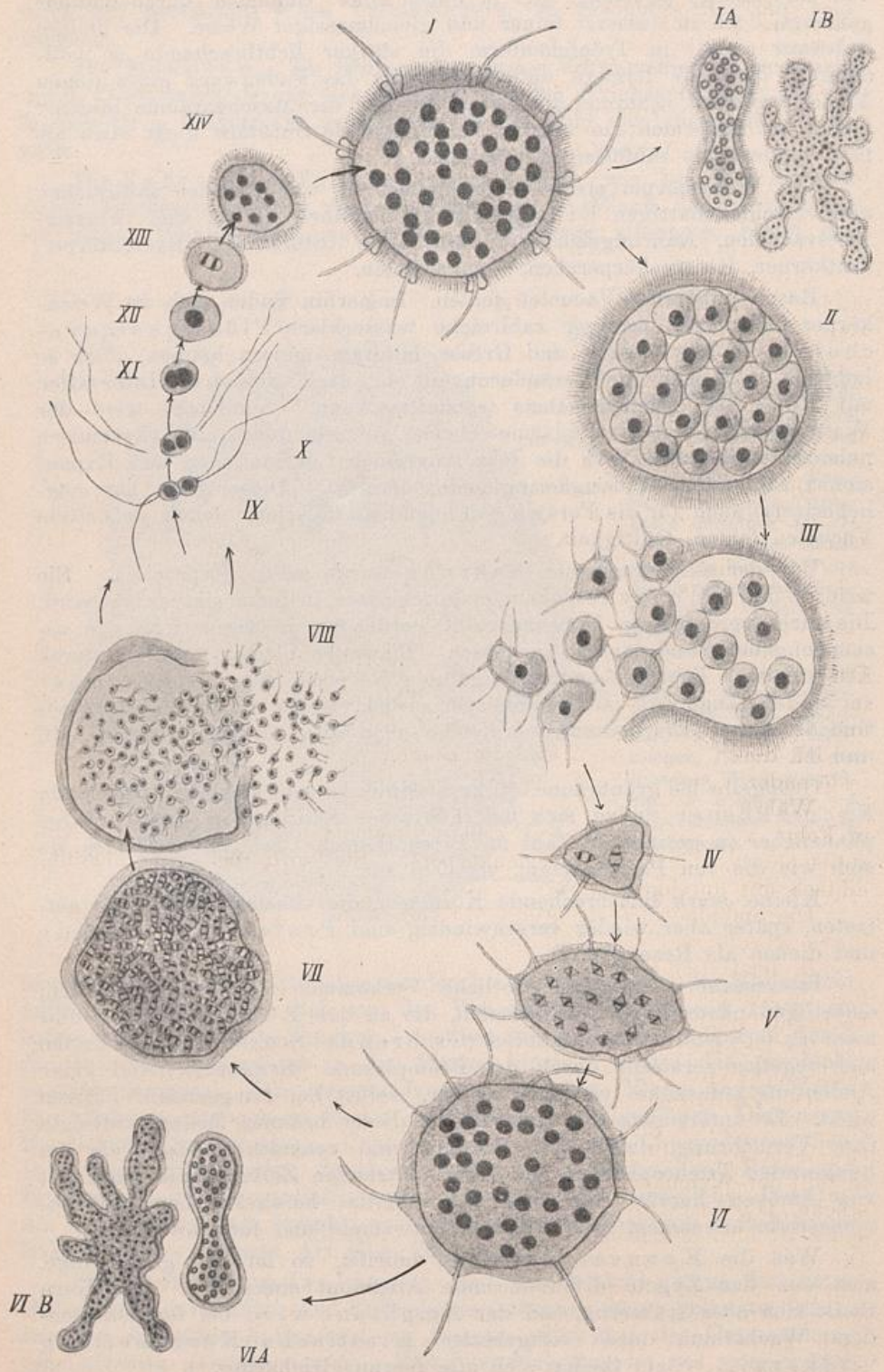

I
IA
IB
II
III
IV
V
VI
VIA
VI B
VII
VIII
IX
X
XI
XII
XIII
XIV

Fig. 206. **Schematische Darstellung des Zeugungskreises von Trichosphaerium sieboldi** Schn. *I* Ausgebildeter Amphiont, *I A* und *I B* ambulante Vermehrung desselben, und zwar *I A* Zweitheilung, *I B* Zerschnürungstheilung, *II* Conitomie, *III* Auswanderung der Sporen, *IV* junger Monont, *V* derselbe in lebhafter Kernvermehrung, *VI* ausgebildeter Monont, *VI A* und *VI B* ambulante Vermehrung der Mononten, und zwar *VI A* Zweitheilung, *VI B* Zerschnürungstheilung, *VII* Monont in lebhafter Kernvermehrung zur Conitomie, *VIII* Conitomie, Ausschwärmen der Zoosporen (Flagellosporen) *IX, X, XI, XII* Copulation (Karyogamie) von 2 Flagellosporen, *XIII* Bildung der Stäbchenhülle und erste Kerntheilung des jungen Amphionten, *XIV* junger Amphiont, etwas weiter ausgebildet. Nach Fritz Schaudinn 1899.

II. Die Fortpflanzung der Amphionten.

Die Amphionten pflanzen sich fort erstens durch ambulante (vegetative) Vermehrung und zweitens durch Zerfalltheilung (Conitomie) im Ruhezustand.

1) Bei der ambulanten Vermehrung (vegetative Vermehrung, Schaudinn) setzen sich die Lebensthätigkeiten der Trichosphärien unverändert fort. Der Organismus zeigt Bewegungserscheinungen, er frisst und verdaut ruhig weiter. Die Kerne befinden sich bei dieser Vermehrungsweise immer im Ruhezustand.

Die ambulante Vermehrung geschieht:

a) Durch Zweitheilung (Fig. 206 *I A*). Der vielkernige Körper schnürt sich an einer Stelle ein. Die fortschreitende Einschnürung führt zur Durchschnürung in zwei vielkernige Theilstücke. „Die beiden Theilstücke sind nicht immer gleich gross, und es lassen sich alle Uebergänge bis zur Abschnürung einer winzigen Knospe auffinden."

b) Durch Drei-, Vier-, Fünf- und n-Theilung. (Vielfache Durchschnürungstheilung [Fig. 206 *I B*].) Bei der Zerschnürung in n-Theilstücke wird die Gestalt der Thiere ganz unregelmässig, lappig und buckelig. Die einzelnen Fortsätze strecken sich in die Länge und werden durch ringförmige Einschnürungen in eine Reihe sich allmählich loslösender Bruchstücke zerlegt.

Während der ambulanten Vermehrung folgt die Gallerthülle bei den in Folge von Einschnürungen sich vollziehenden Theilungen allen Gestaltsveränderungen des Weichkörpers. Sie wird bei der Theilung einfach mit durchgeschnürt.

Die ambulante Vermehrung verläuft sehr langsam, sie kann bis zu ihrem Abschluss viele Tage, ja mehr als zwei Wochen dauern.

In der Gefangenschaft, in den Aquarien, ist die ambulante Vermehrung fast die ausschliessliche; an den frei im Meere lebenden Thieren hingegen beobachtet man sie selten.

2) Vermehrung durch Zerfalltheilung (Conitomie) im Ruhezustand (Schizogonie Schaudinn). (Fig. 206 *I, II, III, IV.*)

Die Zerfalltheilung der Amphionten erfolgt nur während der Nacht. Zunächst werden die Lobopodien eingezogen, es reinigt sich ferner der Organismus gründlich, indem er alle fremden Einschlüsse ausstösst; dann zerfällt der Weichkörper, nicht ganz simultan, in ebenso viele nackte Theilstücke, Gymnosporen, als Kerne vorhanden sind. Jede Gymnospore ist also einkernig. Ein Rest des Weichkörpers bleit nicht übrig. Die Gymnosporen wandern nun aus, wobei die Gallerthülle des Mutterorganismus zerstört wird. Während des Auswanderns bilden die Gymnosporen die charakteristischen tastenden Lobopodien aus und scheiden nach kurzer Zeit eine Gallerthülle ab, während die Bildung von Stäbchen unterbleibt. Die derart aus Gymnosporen direct, ohne Karyogamie, differenzirten jungen Mononten sind zunächst einkernig.

Sofort aber beginnt die fortgesetzte mitotische Zweitheilung des Kernes (die Theilungen erfolgen auch hier an allen Kernen immer gleichzeitig), wodurch der Monont rasch vielkernig wird.

III. Der erwachsene Monont (Sporont, Schaudinn [Fig. 206 *VI*]). Der erwachsene Monont stimmt nicht nur in der Art der Ernährung, der Bewegung und in den Kernverhältnissen, sondern auch in den übrigen Structurverhältnissen vollständig mit dem Amphionten überein, bis auf den einen Hauptpunkt, das vollständige Fehlen der Stäbchen.

IV. Die Fortpflanzung der Mononten (Fig. 206 *VI A, VI B, VII, VIII*).

Die Mononten (Sporonten, Schaudinn) pflanzen sich wie die Amphionten fort: erstens durch ambulante (vegetative) Vermehrung, zweitens durch Zerfalltheilung (Conitomie) im ruhenden Zustand. Die Formen der ambulanten Vermehrung der Mononten sind genau dieselben wie bei den Amphionten.

Dagegen verläuft die Fortpflanzung durch Zerfalltheilung (Conitomie) im ruhenden Zustande verschieden.

Die Vermehrung durch Zerfalltheilung der Mononten kann sich zu jeder beliebigen Nacht- oder Tageszeit vollziehen. Dabei werden, wie bei den Amphionten, die Lobopodien eingezogen und die fremden Plasmaeinschlüsse ausgestossen. Das so gereinigte Protoplasma wird vacuolisirt, und es treten in ihm sehr zahlreiche stark lichtbrechende Proteinkörnchen, die später in den Sporen wieder resorbirt werden, auf. Die Kerne vermehren sich (immer mitotisch und simultan) überaus lebhaft, werden dabei immer kleiner und erfüllen schliesslich in ungemein grosser Zahl den Weichkörper. Dabei gruppiren sie sich in einschichtiger Lage um die einzelnen Vacuolen. Es erfolgt dann der Zerfall des ganzen Weichkörpers in zahlreiche grosse Kugeln (etwa von der Grösse der Gymnosporen der Amphionten). Diese Kugeln lösen sich erst wieder in zahlreiche einzelne Sporen auf, welche als Flagellosporen, mit je zwei Geisseln ausgerüstet, lebhafte drehende und kugelnde, ziemlich ungeschickte Bewegungen ausführen und schliesslich nach Durchbruch der Gallerthülle ausschwärmen.

Jene Kugeln, welche in die Flagellosporen zerfallen, erweisen sich als blastulaähnliche, je eine Vacuole umschliessende, Hohlkugeln; die Geisseln der sie zusammensetzenden Sporen werden in den gemeinsamen Hohlraum hinein gebildet. Die fertigen Flagellosporen sind kugelig oder oval, einkernig, mit Proteinkörnchen und je einer grösseren, nicht pulsirenden Vacuole. Bei der Bewegung folgen die Geisseln nach. Die Flagellosporen sind alle von gleicher Grösse.

V. Die Copulation (Karyogamie) der Flagellosporen (Fig. 206 *IX—XII*).

Die durch Conitomie gebildeten Flagellosporen, welche nicht zur Copulation gelangen, gehen bald zu Grunde, was meistens der Fall ist, weil niemals die aus demselben Individuum stammenden Sporen copuliren und man zwei gleichzeitig sporulirende Mononten selten dicht nebeneinander findet.

Nach erfolgter Karyogamie (die beiden Kerne verschmelzen vollständig miteinander) werden die 4 Geisseln der Zygocyte (Zygote) abgeworfen. Der ganze Process dauert ungefähr 6 Stunden. Nach weiteren 12 Stunden hat sich die Zygocyte unter den nämlichen Erscheinungen der Kernvermehrung wie bei den jungen Mononten und unter beginnender Aus-

bildung der Gallerthülle zum jungen Amphionten differenzirt, der sich bald auch dadurch als solcher charakterisirt, dass in seiner Gallerthülle zahlreiche glänzende Körnchen auftreten, die sich in radiären Reihen anordnen und beim Wachsthum der Amphionten und Dickerwerden der Gallerthülle zu dessen typischen Hüllstäbchen werden (Fig. 206 *XIII* u. *XIV*).

Damit ist der Entwickelungscyclus von Trichosphaerium geschlossen.

Ueber die Plastogamie der Mononten wird in einem späteren Abschnitt berichtet.

b) Rhizopoda.

1) Zu den nackten Rhizopoden (Nuda) wird eine von Haeckel (1868) beschriebene Form, Protomyxa aurantiaca, gerechnet, die, da kein Kern zu beobachten war, zu den Moneren gestellt wurde. Ihr orangerothes Plasma entsendet typische reticuläre Pseudopodien. Haeckel beobachtete nun, wie bei gewissen Individuen, nach erfolgter Encystirung, der Plasmainhalt der Cysten in eine grosse Anzahl von kleinen Kugeln zerfiel, die, als birnförmige Flagellosporen (Fig. 207) mit einer sehr starken Geissel ausgerüstet, aus der platzenden Cyste ausschwärmten, um aber bald (wohl etwa nach einem Tage) zur Ruhe zu kommen und unter Entsendung von Plasmafortsätzen, ähnlich denen der Amoeba radiosa, nach Amöbenart herumzukriechen und Nahrung aufzunehmen.



Fig. 207. **Protomyxa aurantiaca** Haeckel. Austreten der Flagellosporen aus der platzenden Cystenhülle; weiter oben 7 Sporen, die zur Ruhe gekommen sind, die Geissel eingezogen haben und statt dessen eine Anzahl von spitzen, formwechselnden Fortsätzen hervorstrecken, mittelst deren sie herumkriechen. Nach Haeckel 1868.

2) Foraminifera. Unsere Kenntnisse von der Fortpflanzung der beschalten Rhizopoden erstrecken sich zur Zeit noch auf sehr wenige Formen. Doch scheint, abgesehen von den niederen monothalamen Formen, wo auch noch Zweitheilung vorkommt, Sporenbildung durch Zerfalltheilung die vorherrschende Fortpflanzungsweise zu sein.

Bildung von Flagellosporen. Hyalopus (Gromia) dujardini Schultze pflanzt sich fort a) durch Zweitheilung, b) durch Geisselsporenbildung (Schaudinn 1894). Im letzteren Falle ziehen die Thiere ihre Pseudopodien ein und verschliessen die Mündung ihrer Schale. Dann zerfällt der ganze vielkernige Weichkörper in kugelige kernhaltige Stücke, in denen der Kern und das Plasma an Masse ungefähr gleich sind. Anfangs sind diese Stücke amöboid, dann entwickeln sie eine sehr

lange Geissel. Die im Mutterthier enthaltenen Nahrungsreste und braunen lichtbrechenden Kügelchen sinken auf den Boden der Schale, die sie etwa bis zur Hälfte ausfüllen. In der anderen Hälfte bewegen sich die Schwärmer lebhaft umher. Je zwei derselben copuliren. Nach einigen Stunden schwärmen sie aus. Ihr weiteres Schicksal ist noch unbekannt.

Die Fortpflanzung durch Flagellosporenbildung ist wahrscheinlich unter den Foraminiferen ziemlich verbreitet, wie wir weiter unten bei der Besprechung des interessanten Generationswechsels von Polystomella sehen werden.

Bildung von Pseudopodiosporen. Die folgende Darstellung ist Schaudinn (1894) entlehnt. Die Pseudopodiosporen in die der Weichkörper vieler Foraminiferen bei der Fortpflanzung zerfällt und die durch die frühzeitige Bildung von Pseudopodien ausgezeichnet sind, werden meist wieder direct zu jungen Foraminiferen, indem sie Schale absondern und in der für die betreffende Species charakteristischen Weise weiterwachsen.

Dabei sind folgende Modificationen zu beobachten:

I. „Die Theilung des Weichkörpers, die Formgestaltung der Theilstücke und die Absonderung der Schale vollzieht sich innerhalb der Mutterschale.“ Die so gebildeten „Embryonen“ verlassen die letztere durch die Mündung (Ammodiscus) oder, wenn die Mündung zu eng ist, durch Aufbrechen der Schale (Discorbina).

Beispiele. A. Ammodiscus gordialis Pu. J. „Diese Form, welche ihre Schale aus Fremdkörpern (Sand) aufbaut, nimmt vor der Fortpflanzung Fremdkörper, besonders Kieselstückchen und Diatomeenschalen, in das Plasma auf. Dann zerfällt der ganze Weichkörper innerhalb der Schale in zahlreiche (50—80) kugelige Theile, die je einen, seltener zwei oder mehr Kerne, enthalten. Schon innerhalb der Mutterschale sondern die kugeligen Embryonen ein chitinöses Schalenhäutchen ab, auf welchem die von der Mutter aufgespeicherten Fremdkörper haften bleiben. In diesem Zustand, oder nachdem noch eine halbe Windung hinzugebaut wurde, verlassen sämmtliche Embryonen das Gehäuse der Mutter durch die sehr weite Mündung desselben.“

B. Discorbina globularis d'Orbigny. Bildung der Embryonen ähnlich wie bei Ammodiscus innerhalb der Schalenkammern. Die Embryonen sondern innerhalb der Mutterschale Kalkschale ab und brechen in ein-, zwei- oder dreikammerigem Zustande durch die Schalenwand der Mutter aus, um davonzukriechen. Embryonen meist einkernig. Nur sehr selten, bei sehr dickschaligen Individuen, fliesst das Plasma durch die Schalenmündung aus und theilt sich erst ausserhalb derselben. (Aehnlich wie Discorbina verhalten sich Arten der Gattungen Planorbulina, Truncatulina, Peneroplis.)

II. „Die Theilung des Weichkörpers erfolgt innerhalb der Schale, die Formgestaltung und Schalenabsonderung der Theilstücke aber ausserhalb derselben, d. h. nachdem die letzteren als nackte Pseudopodiosporen (Plasmodien, Schaudinn) die Mutterschale verlassen haben (Calcituba).“

Schaudinn fasst die Lebensgeschichte von Calcituba (Fig. 208) folgendermaassen zusammen. „Aus nackten Plasmodien (Protoplasmaklümpchen mit Kernen und Pseudopodien) entstehen grosse, vielkammerige, sternförmige Individuen (Fig. 9, p. 10) auf folgende Weise: Das Plasmodium (Pseudopodiospore) setzt sich auf flächenhaft wachsenden Algen fest und umgiebt sich mit Schale; von der so entstandenen ersten Kammer wachsen in radiärer Richtung dichotomisch sich verästelnde, gekammerte Kalk-

röhren aus. Während die peripheren Röhrenenden weiterwachsen, zerfällt die centrale Partie, wenn die Algenunterlage verzehrt ist, in Bruchstücke von verschiedener Kammerzahl, die auf den Boden sinken. Es

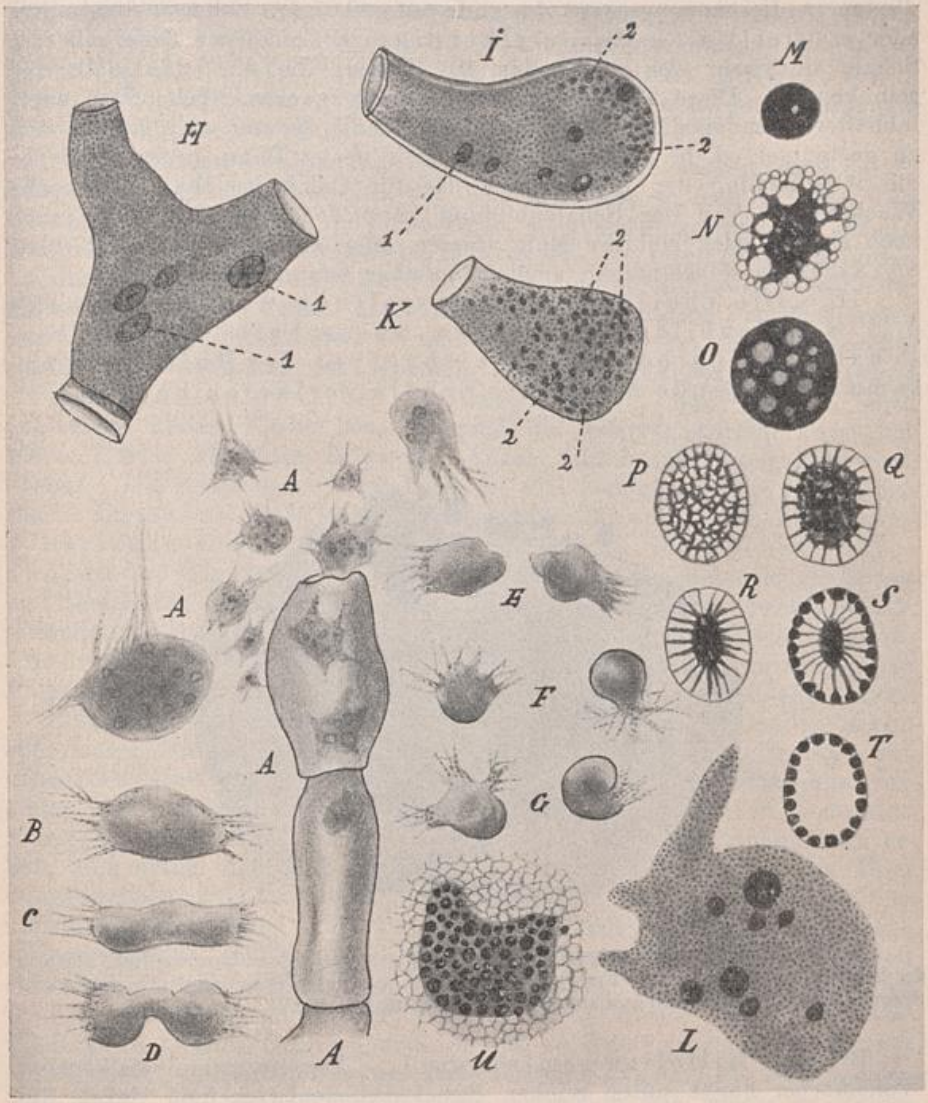


Fig. 208. **Calcituba polymorpha** Roboz. *A* Ein Abschnitt der Schale, aus welchem Plasmodien (Pseudopodiosporen) von verschiedener Grösse auswandern, $^{500}/_{1}$. *B* bis *G* Die Theilung eines Plasmodiums und die Gestaltveränderungen der Theilstücke während eines Tages, $^{50}/_{1}$, *H*, *I*, *K* Verschiedene Kammern (Präparate), *1* Mutterkerne, *2* durch multiple Vermehrung entstandene Tochterkerne, $^{530}/_{1}$, *L* Plasmodium (Präparat) mit mehreren Kernen, $^{530}/_{1}$, *M* bis *U* Aufeinander folgende Stadien des Kernes bei seiner multiplen Vermehrung, $^{1500}/_{1}$. Nach Schaudinn 1894 und 1895.

ist auf diese Weise aus dem grossen sternförmigen Individuum ein Ring radiär angeordneter kleinerer Individuen entstanden; die letzteren bauen an ihren peripheren Enden immer neue Kammern, während die centralen älteren Theile abbrechen und zu Boden fallen ..... Das Schicksal der

auf den Boden gefallenen Bruchstücke ist verschieden. Wenn sie Nahrung erlangen, z. B. auf Algen fielen, bauen sie neue Kammern und wachsen in der gewöhnlichen Weise weiter.“ Wenn sie keine Nahrung haben, so verschliessen sie entweder ihre Mündungen mit chitinösen Häutchen und warten in diesem encystirten Zustande auf günstigere Lebensbedingungen, oder es theilt sich der (vielkernige) Weichkörper innerhalb der Schale in zwei oder mehr (bis 10) Theile, die ein- bis vielkernig sein können. Diese Theilstücke wandern als nackte Plasmodien unter lebhafter Pseudopodienbildung aus der Schale heraus und setzen sich an geeigneter, d. h. nahrungsreicher Stelle fest. Dann beginnt wieder die Abscheidung der Schale und das für Calcituba charakteristische Wachsthum. Vor der Schalenbildung kann das Plasmodium sich auch noch einmal oder mehrere Male theilen oder selbst längere Zeit (über $^1/_4$ Jahr) als selbständiger, amöbenähnlicher Organismus leben.

III. „Die Theilung, Formgestaltung der Theilstücke und Schalenbildung erfolgen ausserhalb der Mutterschale, d. h. nachdem der Weichkörper der Mutter als zusammenhängende Masse die Schale verlassen hat.“

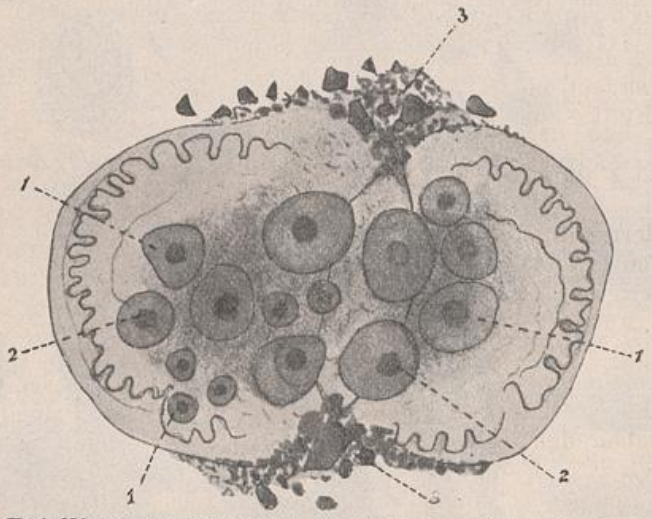


Fig. 209. **Patellina corrugata** Will. Zwei plasmogamisch verbundene Individuen in der Bildung von Thekosporen (Embryonen) begriffen, von unten (von der Basis) gesehen. *1* Sporen, *2* ihr Kern, *3* Detritushaufen. Nach Schaudinn 1895.

Beispiel: Miliolina seminulum L. „Der gesammte vielkernige Weichkörper fliesst unter reicher Pseudopodienentwickelung durch die Schalenmündung heraus und lagert sich vor derselben in Gestalt eines unregelmässigen Klumpens; dieser theilt sich dann in zahlreiche (20—50) Theilstücke (Sporen) von verschiedener Grösse, welche Kugelgestalt annehmen, Schale absondern und in der für Miliolina charakteristischen Weise weiterwachsen. Einzelne dieser Theilstücke wandern aber noch längere Zeit nackt umher und können sich noch mehrmals teilen“; die Embryonen meistens einkernig. Aehnlich Patellina corrugata Williamson (Fig. 209).

Generationswechsel zwischen zwei dimorphen Generationen, von denen die eine sich durch Pseudopodio-

sporen (Embryonen), die andere durch Flagellosporen fortpflanzt.

Der Dimorphismus bei den Foraminiferen ist schon lange bekannt und in neuerer Zeit (Munier-Chalmas, Schlumberger) bei zahlreichen Gattungen nachgewiesen. Seine genetische Erklärung ist aber erst von Lister (1894, 1895) und Schaudinn (1895) gegeben worden, welche die Lebensgeschichte einer dimorphen Form, Polystomella crispa L., vollständig eruirten und deren Angaben in den wichtigsten Punkten miteinander übereinstimmen (Fig. 210).

Wie bei den übrigen dimorphen Foraminiferen besteht auch bei P. crispa ein Unterschied zwischen den beiden Formen in der Grösse der Centralkammer der vielkammerigen, planospiral gewundenen Schale. Bei der megalosphärischen Form ist die Centralkammer gross, bei der mikrosphärischen Form klein, gewöhnlich sehr viel kleiner als bei der ersteren Form. Doch kommen alle möglichen Zwischenformen vor. Der Hauptunterschied besteht aber darin, dass die megalosphärische Form während der längsten Zeit ihres Lebens einen grossen Chromatinklumpen, den Principalkern, und daneben noch zahlreiche kleine Kerne hat, während die mikrosphärische Form nur kleine Kerne, allerdings in grosser Anzahl durch das Plasma zerstreut, besitzt. Die megalosphärische Form ist viel häufiger als die mikrosphärische. Lister fand auf 1812 Individuen nur 52 mikrosphärische. Die mikrosphärische Form pflanzt sich durch Bildung von Pseudopodiosporen fort (Fig. 210 *F*). „Dabei fliesst das Plasma aus der Schale heraus und theilt sich unter lebhafter Pseudopodienbildung in zahlreiche Stücke, (Pseudopodiosporen), die sich entweder bald oder erst nach längerem Umherwandern abrunden, Schale absondern und nun sich zu den jungen Polystomellen der megalosphärischen Generation umbilden. Junge, 1—2-kammerige Embryonen dieser Generation zeigen, wie die mikrosphärischen Mutterthiere, im Plasma zahlreiche kleine Kerne in Form von unregelmässigen Chromatinbröckchen. Bei dem weiteren Wachsthum vereinigt sich ein Theil dieser kleinen Kerne zu einem grösseren Chromatinklumpen. Es ist dies der Principalkern. Dieser Principalkern erhält sich neben den isolirt gebliebenen kleinen Kernen, bis das Thier ausgewachsen ist. Dann, am Ende der vegetativen Periode, zerfällt er vollständig, und es ist nunmehr das ganze Plasma mit sehr zahlreichen kleinen Kernen erfüllt. Um jeden dieser Kerne sondert und sammelt sich ein Portiönchen Plasma und rundet sich ab. Alle diese Portiönchen theilen sich unter mitotischer Theilung ihres Kernes, und erst diese Theilstücke zweiter Ordnung sind es, die zu Sporen und zwar zu mit je 2 Geisseln ausgerüsteten ausschwärmenden Flagellosporen werden (Fig. 210 *C, D*). Diese Flagellosporen entwickeln sich wieder zu Individuen der mikrosphärischen Generation.

Bei erneuten Untersuchungen wird darauf zu achten sein, ob nach erfolgter Flagellosporenbildung nicht Vorgänge der Karyogamie (Copulation) eintreten.

Abgesehen von der der Flagellosporenbildung von Polystomella vorausgehenden Zweitheilung der kleinen Kerne scheint Zweitheilung des Kernes sonst bei den Foraminiferen nicht vorzukommen, vielmehr scheint die allgemein verbreitete Art der Kernvermehrung jene multiple zu sein, bei der der Kern, nachdem er gewisse Veränderungen erlitten, simultan in zahlreiche Tochterkerne zerfällt.

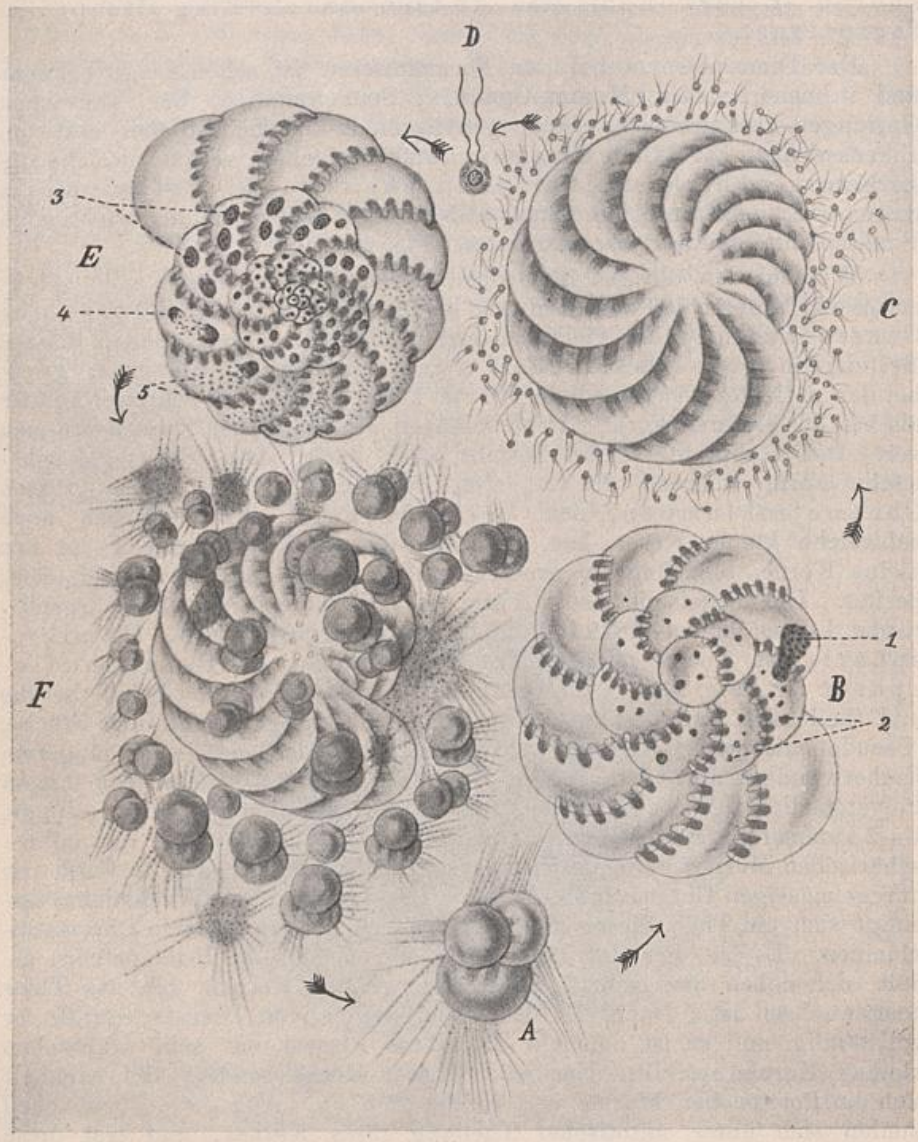


Fig. 210. **Dimorphismus und Generationswechsel von Polystomella crispa** L. Der Lebenscyclus verläuft in der Pfeilrichtung. ***A*** Junges megalosphärisches Individuum, ***B*** Erwachsenes megalosphärisches Individuum (entkalkt), ***C*** Megalosphärisches Individuum, in Sporenbildung begriffen; die Sporen (Flagellosporen) schwärmen aus, ***D*** Flagellospore, stärker vergrössert, ***E*** aus einer Flagellospore hervorgeganges, mikrosphärisches Individuum (vielkernig, entkalkt), ***F*** Mikrosphärisches Individuum in Embryonenbildung begriffen. *1* Principalkern, *2* kleine Kerne, *3* heranwachsende Kerne, *4* Kerne, in multipler Theilung begriffen, *5* die durch das Protoplasma zerstreute Kernsubstanz, aus *4* hervorgegangen. Die Figuren sind nach von Prof. SCHAUDINN in Berlin dem Lehrbuch zur Verfügung gestellten Skizzen ausgeführt.

c) Heliozoa.

Hier kommt neben der Fortpflanzung durch Theilung und Knospung auch Vermehrung durch Zerfall-Theilung vor. Es werden eiförmige Flagellosporen gebildet, die am spitzen Pole mit 2 Geisselhaaren aus-

gerüstet sind. Diese Sporenbildung, die übrigens immer noch nicht genügend erforscht ist, kann im freien oder encystirten Zustande erfolgen.

Bei Actinosphaerium eichhorni ist der Encystirungsprocess von eigenthümlichen Vorgängen sowohl der Theilung als der Sporenbildung begleitet (Fig. 211 u. 212). Der Process nimmt nach A. Brauer (1894) folgenden Verlauf: „Das sich encystirende Thier (Muttercyste) zieht seine Pseudopodien ein und scheidet eine gallertige Hülle aus. Unter dem Schutze derselben bildet sich der vacuoläre Bau des Protoplasmas zurück, es treten in der Markschicht charakteristisch geformte, dotterartige Körnchen auf, vom Protoplasma werden in allen Theilen kieselige Skeletstücke ausgeschieden, die allmählich nach der Peripherie verlagert werden, und endlich verschmelzen eine grössere Anzahl von Kernen miteinander. Nachdem diese Vorbereitungen beendet sind, zerfällt das Thier in so viele Theilstücke, grosse Cystosporen erster

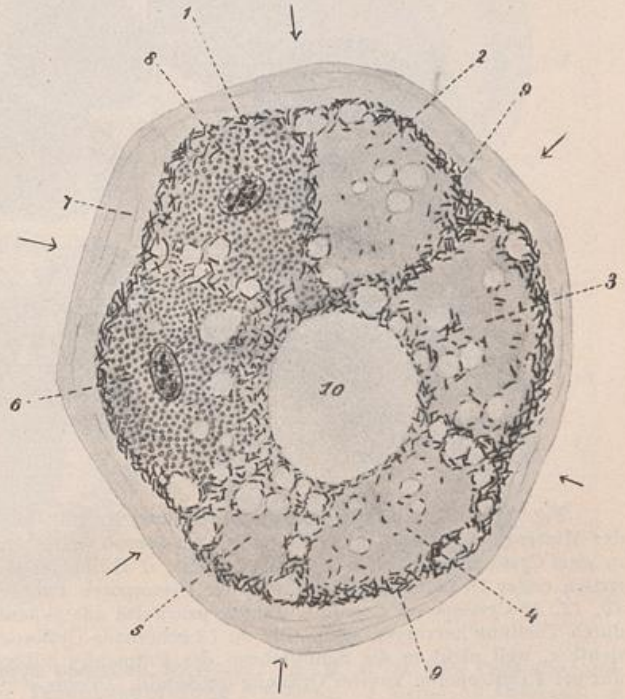


Fig. 211. **Actinosphaerium eichhorni** Ehrbg., Encystirung. Muttercyste im Begriff, sich in die Cystosporen erster Ordnung (Primärcysten) zu zerklüften. *1, 2, 3, 4, 5, 6* die späteren Cystosporen erster Ordnung, *7* Hülle der Muttercyste, *8* Kern der späteren Cystospore erster Ordnung *1*, *9* Kieselhülle, aus kleinen Spicula gebildet, *10* grosse centrale Vacuole, durch Zusammenfliessen mehrerer entstanden. Die Pfeile geben die Richtung an, in der die Zerklüftung erfolgen wird. Die Dotterkörnchen sind nur bei den zukünftigen Cystosporen *1* und *6* dargestellt. Vergr. $^{392}/_{1}$. Nach A. Brauer 1894.

Ordnung, als Kerne, welche hierbei keine Veränderungen erleiden, vorhanden sind. Eine jede Cystospore scheidet wieder eine eigene gallertige Hülle aus. Darauf erfolgen eine oder zwei Theilungen sowohl des Kernes wie der Zelle, wodurch Cystosporen zweiter Ordnung (Fig. 212) gebildet werden, die weiter, nachdem die Theilungen beendet und die Kieselhülle fertig ausgebildet ist, zu den Ruhecysten werden. Eine jede Ruhecyste hat nur einen central liegenden grossen Kern; derselbe ist umgeben von einer Zone von Körnern; an diese schliesst sich weiter nach aussen eine schmale, körnchenfreie Rindenschicht an; weiter nach aussen folgt die Kieselhülle, dann eine gallertige Hülle, welche 2 oder 4 Cystosporen umschliesst, und endlich eine zweite gallertige Hülle, von welcher alle Cysten umgeben sind. Die Ruhecysten verharren längere Zeit in völliger Ruhe. Alsdann entwickeln sich aus ihnen

entweder einkernige oder, nachdem in der Cyste bereits Kerntheilungen erfolgt sind, mehrkernige Actinosphärien, in denen die dotterartigen Körner allmählich verschwinden und welche bald anderen Actinosphärien völlig gleichen.“ Die Theilung der Kerne erfolgt sowohl im freien, wie im encystirten Zustande auf mitotischem Wege.

In neuester Zeit (1899) hat R. Hertwig diese Vorgänge wiederum genau untersucht und ist dabei zu manchen abweichenden Befunden gelangt. Von grosser Bedeutung ist die von ihm beobachtete totale

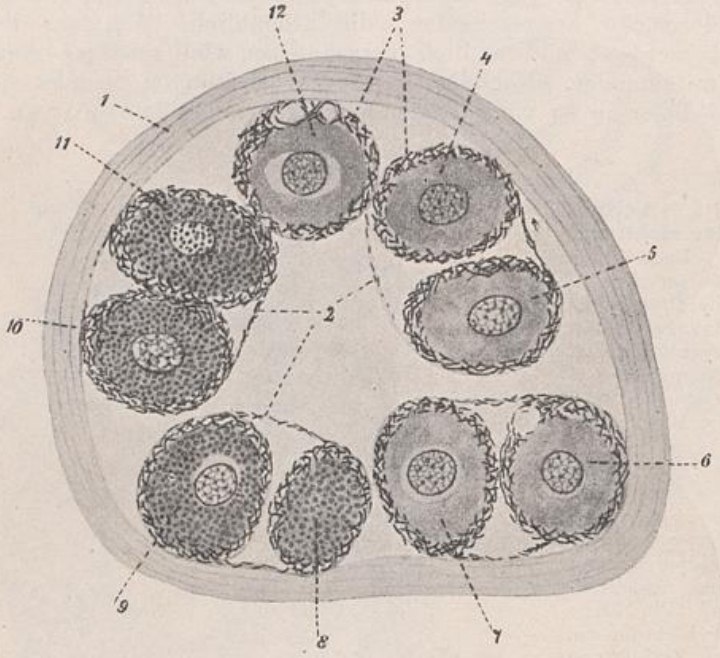


Fig. 212. **Actinosphaerium eichhorni** Ehrbg., Encystirung. Die Zerklüftung der Muttercyste hat stattgefunden. Die Cystosporen erster Ordnung haben sich eine jede in zwei Cystosporen zweiter Ordnung getheilt. *1* Hülle der Muttercyste, *2* Hülle der Cystosporen erster Ordnung. *3* Kieselhülle der Cystosporen zweiter Ordnung, *4*, *5*, *6*, *7*, *8*, *9*, *10*, *11*, *12* Cystosporen zweiter Ordnung, paarweise aus je einer Cystospore erster Ordnung durch Theilung hervorgegangen. Die zu *12* gehörende Cystospore zweiter Ordnung ist nicht sichtbar, weil nicht in die Schnittebene des Präparates fallend. Die Dotterkörnchen sind nur bei 4 Cystosporen zweiter Ordnung dargestellt. Vergr. $^{392}/_{1}$. Nach A. Brauer 1894.

Karyogamie der paarweise vereinigten Cystosporen zweiter Ordnung und die ihr vorhergehende Bildung von Reductionskörperchen. Diese Erscheinungen werden im letzten Abschnitt dieses Kapitels im Zusammenhang dargestellt werden.

d) Radiolaria.

Die Fortpflanzung durch Zerfalltheilung ist hier die ganz allgemein verbreitete Hauptfortpflanzungsweise. (Daneben kommt, wie schon früher mitgetheilt, gelegentlich noch Zweitheilung und Knospenbildung vor.)

An dem Vorgange der Conitomie betheiligt sich nur die Centralkapsel. Der Kern oder die Kerne, die im intracapsulären Cytoplasma enthalten sind, theilen sich amitotisch rasch oder sie zerfallen rasch in eine ausserordentlich grosse Anzahl von Sporenkernen. Um jeden Sporen-

kern sondert sich ein Klümpchen Cytoplasma, das eine ei- oder bohnenförmige Gestalt annimmt und ein oder zwei Geisselhaare entwickelt. Die so entstandenen Flagellosporen schwärmen aus. Ihre Entwickelung zu jungen Radiolarien hat noch nicht verfolgt werden können.

Kurz vor dem Ausschwärmen der Flagellosporen hören die Beziehungen zwischen dem kernhaltigen intracapsulären und dem kernlosen extracapsulären Protoplasma auf. Das letztere zieht sich zusammen und stirbt ab, so dass die zu einem Sporenbehälter (Sporangium) gewordene

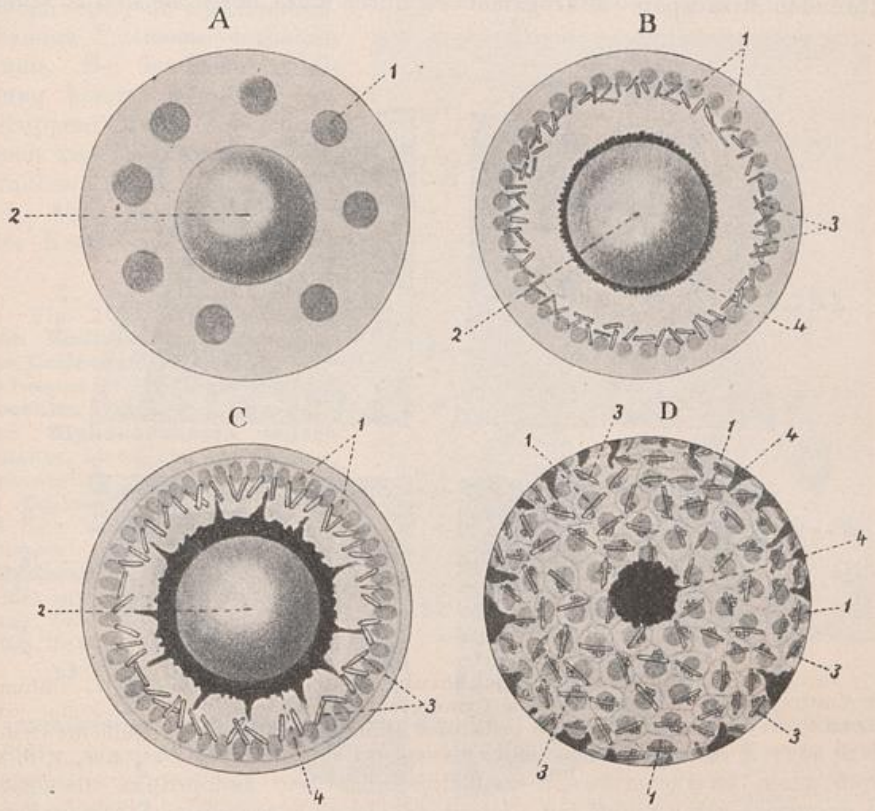


Fig. 213. **Myxosphaera coerulea** HAECKEL. *A*, *B*, *C*, *D* Vier Centralkapseln in verschiedenen Stadien der **Isosporenbildung**, Schema. *1* Kerne, *2* Oelkugel, *3* Krystalle, *4* Pigment. Nach BRANDT 1885.

Centralkapsel des seines hydrostatischen Apparates beraubten Radiolars im Wasser zu sinken beginnt, bis, je nach den Arten in verschiedener Tiefe, das Ausschwärmen der Flagellosporen erfolgt.

Die gewöhnlichen Flagellosporen, die bei den Radiolarien vorkommen, werden als Isosporen oder auch als Krystallschwärmer bezeichnet. Zur Zeit der der Schwärmerbildung vorausgehenden raschen Kernvermehrung (Fig. 213) treten im Protoplasma der Centralkapsel zahlreiche winzig kleine Krystalloide auf, von denen dann je eines jedem Krystallschwärmer zugetheilt wird. Die Krystalloide bestehen aus einer organischen Substanz und sind jedenfalls als Reservekörperchen zu betrachten, die den Isosporen auf ihren Entwickelungsweg mitgegeben werden. Der Kern der Isosporen ist homogen und doppelt lichtbrechend.

Gewisse Radiolarien erzeugen aber nicht bloss solche Isosporen, sondern auch noch eine andere Form von Flagellosporen, die sogenannten Anisosporen. Bei diesen sind die Kerne nicht homogen, sondern differenzirt und einfach lichtbrechend. Besonders wichtig aber ist, dass die Anisosporen unter sich nicht gleich sind, sondern dass zweierlei Anisosporen (Fig. 214 u. 215) gebildet werden, die sich durch verschiedene Grösse und verschiedene Beschaffenheit des Kernes unterscheiden: Makro- und Mikrosporen. Es ist wahrscheinlich, dass eine Makrospore (als Makrogamet) mit einer von einem anderen Individuum herrührenden Mikrospore (Mikrogamet) copuliren muss, bevor sie sich zu einem

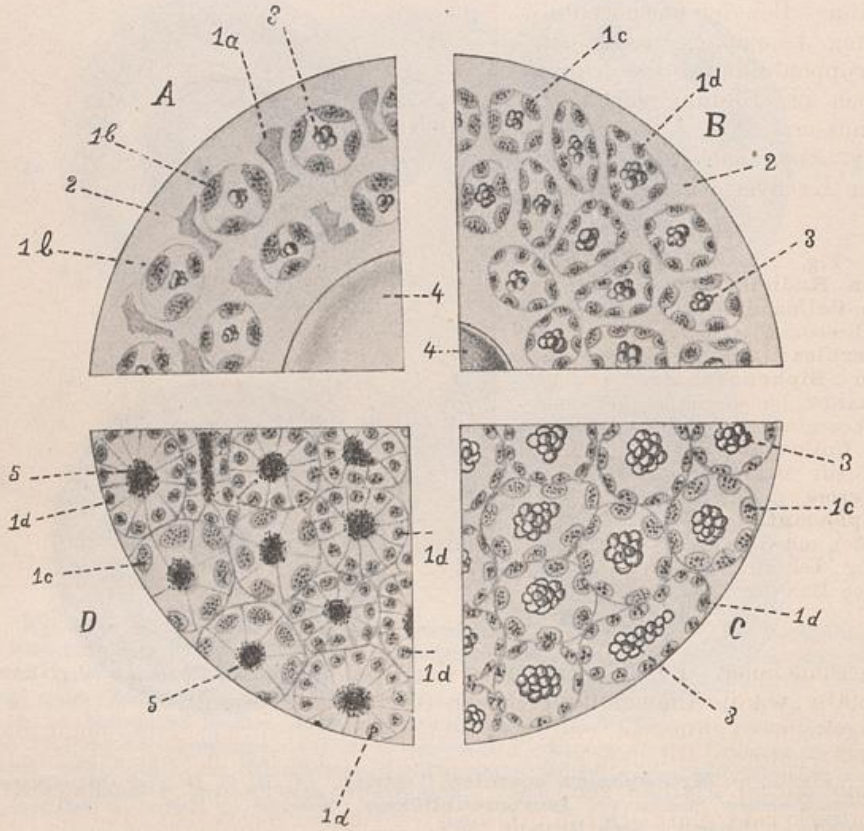


Fig. 214. **Collozoum inerme** MÜLL. *A*, *B*, *C*, *D* Vier Quadranten von Centralkapseln in verschiedenen Stadien der **Anisosporenbildung**, Schema. *1a* Homogene Kerne der protoplasmatischen Zwischensubstanz, *1b* Kerne der Protoplasmaklumpen oder -Nester, *1c* grössere Kerne (der späteren Makrosporen), *1d* kleinere Kerne (der späteren Mikrosporen), *2* Zwischensubstanz, *3* Fettträubchen, *4* Oelkugel, *5* körnig zerfallene Fettträubchen. Nach BRANDT 1885.

jungen Radiolar entwickeln kann. Es ist ferner wahrscheinlich, dass bei denjenigen Radiolarien, bei denen sowohl Isosporenbildung als Anisosporenerzeugung vorkommt, ein Generationswechsel in dem Sinne existirt, dass durch Isosporen sich fortpflanzende Generationen mit durch Anisosporen sich vermehrenden abwechseln (Monogonie und Amphigonie).

Die Bildung von Isosporen und Anisosporen war früher nur von coloniebildenden Radiolarien bekannt. 1890 wurde sie auch (BRANDT) bei Thalassicolla, einem (nicht coloniebildenden) Vertreter der Spu-

mellarien, beobachtet. Vielleicht ist der Generationswechsel unter den Radiolarien verbreiteter, als man früher annehmen durfte.

Bei den Collozoiden, Sphärozoiden und bei Thalassicolla werden bei der Anisosporenbildung Mikro- und Makrosporen in einem und demselben Individuum gebildet, bei den Collosphäriden dagegen in verschiedenen.

Die Bildungsweise der Isosporen und diejenige der Anisosporen ist in mancher Beziehung eine verschiedene. Bei der die Anisosporenbildung einleitenden Kernvermehrung ordnen sich die Kerne zu Gruppen, von denen eine jede eine traubenförmige Fettmasse enthalten kann. Bei der Isosporenbildung kommt es weder zur Gruppenbildung der Kerne, noch zur Bildung von Fetttrauben.

Aber auch der Modus der Kernvermehrung ist ein

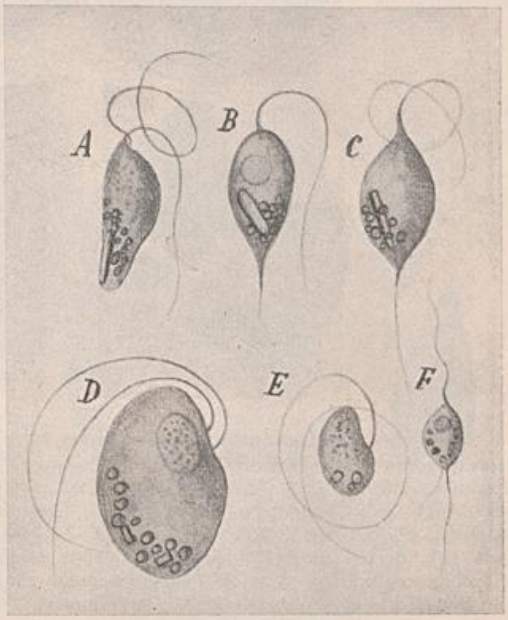


Fig. 215. **Flagellosporen von Radiolarien.** *A* Isospore von **Collozoum fulvum** BRANDT. *B* Isospore (?) von **Myxosphaera coerulea** HAECKEL. *C* Isospore (?) von **Siphonosphaera tenera** BRANDT, hinten ein fadenförmiger, unbeweglicher Fortsatz. *D* und *E* **Collozoum inerme** MÜLL., *D* reife Makrospore, *E* reife Mikrospore. *F* Flagellospore von **Xiphacantha alata** (Acanthometride), mit 3 Geisseln. Vergrösserung bei allen Figuren $^{2000}/_{1}$. Nach BRANDT 1885.

verschiedener. Bei Thalassicolla (Fig. 216) z. B. (HERTWIG 1879, BRANDT 1890), „wo die Umwandlung des grossen, hochdifferenzirten Kernes in die ungemein zahlreichen und sehr einfachen Schwärmerkerne nicht durch wiederholte Zweitheilung" geschieht, findet „bei Bildung der Isosporen ein simultaner Zerfall in sehr zahlreiche kleine Kerne durch Zerfliessen des Mutterkernes statt. Der Mutterkern wird dabei verbraucht. Bei der Anisosporenbildung dagegen findet eine Art von Knospung vom Kern aus statt, wobei der Mutterkern bis zur Ausbildung der Schwärmer erhalten bleibt".

Was die Mikro- und Makrosporenkerne anbetrifft, so unterscheiden sie sich dadurch, dass die letzteren in blass färbbarer Grundsubstanz nur feine Chromatinelemente besitzen, während die ersteren grobe Körner und Fäden aus chromatischer Substanz enthalten.

e) Sporozoa.

Dass Sporenbildung durch Zerfalltheilung (Conitomie) sozusagen die ausschliessliche Fortpflanzungsweise der Sporozoen ist, wurde schon oben gesagt. Wir wollen den Vorgang zunächst für die Gregarinen zusammenfassend schildern.

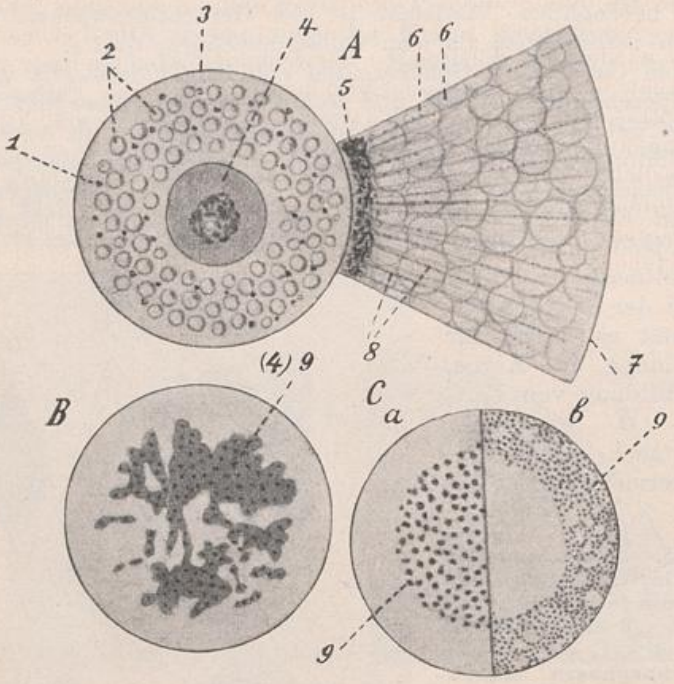


Fig. 216. **Thalassicolla nucleata** HUXLEY. *A* Bau eines gewöhnlichen, vegetativen Individuums (Ausschnitt). *B* Centralkapsel eines sich zur Isosporenbildung anschickenden Individuums. Der Kern (*4*) *9* hat in Folge amöboider Bewegungen eine unregelmässige Gestalt angenommen und lange Fortsätze in das umgebende Plasma hineingetrieben, die zu zerfliessen beginnen. *C* Zerklüftung der Kernmassen in zahlreiche Stücke (*a*), die in immer kleinere Partikelchen zerfallen und gegen die Peripherie rücken (*b*). Die so gebildeten, nach Hunderttausenden zählenden kleinen Kerne (*9*) werden ein jeder zum Kern einer Isospore. *1* Concretionen, *2* Oelkugeln, *3* Membran der Centralkapsel, *4* Kern (Binnenbläschen), Durchmesser desselben bei dieser riesigen Form bis 0,5 mm, *5* extracapsuläre Pigmentschicht, *6* Vacuolen (Alveolen) des Calymma, *7* Oberfläche des Calymma (Gallerthülle). Nach BRANDT 1890.

I. Gregarinida.

Fast immer (eine einzige bekannte Ausnahme) geht der Fortpflanzung Encystirung voraus. Wenn die Gregarine einen Epimerit besitzt, wird dieser vor der Encystirung abgeworfen.

Bei der Encystirung können folgende drei Fälle eintreten:

1) Ein einziges Individuum rundet sich ab und umgiebt sich mit einer Cystenhülle.

2) Zwei oder drei Individuen legen sich dicht aneinander und bilden zusammen einen kugeligen Klumpen, der sich mit einer gemeinsamen Cystenhülle umgiebt. Die Individuen treten aber in keine inneren Beziehungen zu einander, es erfolgt keine Conjugation oder Copulation, und jedes Individuum pflanzt sich sodann für sich fort (Pseudoconjugation).

3) Zwei Individuen umgeben sich mit einer gemeinsamen Cystenhülle, innerhalb welcher sie conjugiren. Nach erfolgter Conjugation pflanzt sich jedes Individuum für sich fort. Dieser Vorgang erscheint nach neuesten Untersuchungen wieder sehr in Frage gestellt.

Die Cystenhülle ist eine ziemlich dünne, aber sehr resistenzfähige Membran. Häufig gesellt sich zu ihr noch eine dicke äussere, durchsichtige Gallerthülle.

Die Sporenbildung durch Conitomie erfolgt in folgender Weise. Der Kern theilt sich fortgesetzt. Dabei rückt er an die Oberfläche, und auch seine durch wiederholte Theilungen entstehenden Abkömmlinge verbleiben in den oberflächlichen Lagen des Cytoplasmas. In einem Falle, bei Monocystis (Fig. 217), wurde festgestellt (Wolters 1891, Cuénot 1900), dass die Kerntheilung auf mitotischem Wege erfolgt.

Schliesslich, wenn eine grosse Anzahl von Kernen an der gesammten Oberfläche gebildet sind, theilt sich die oberflächliche Schicht des Cytoplasmas so, dass jeder Kern seine Portion bekommt. Diese kernhaltigen Portionen stehen anfänglich noch mit der centralen, nicht kernhaltigen

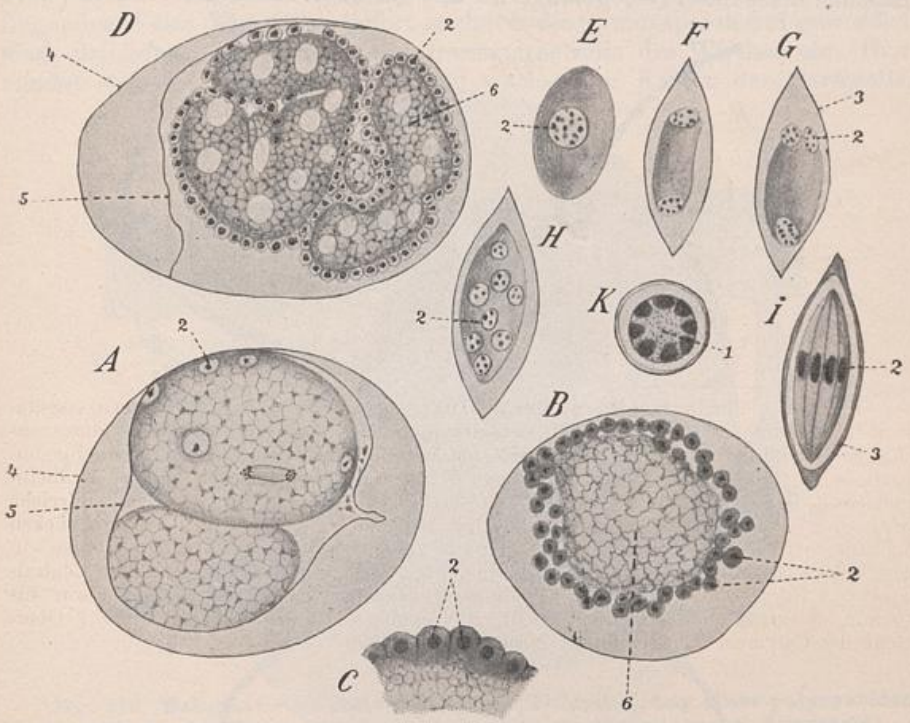


Fig. 217. **Monocystis agilis** F. Stein und **magna** Schmidt (aus dem Regenwurmhoden). Verschiedene Stadien der Sporenbildung. ***A*** Schnitt durch zwei Individuen nach erfolgter Encystirung und Karyogamie. Im oberen Individuum sieht man eine Mitose und 5 mitotisch entstandene Kerne. ***B*** und ***D*** Fortgeschrittene Stadien der Sporenbildung. ***C*** Fragment der Oberfläche (schematisch). Die Sporen im Begriffe sich zu individualisiren. ***E*** Spore der ersten Generation. ***F*** Dieselbe mit ihrer Cystenhülle, erste Kerntheilung vollendet. ***G***, ***H*** Weitere Stadien der Kernvermehrung der Sporen der ersten Generation (Cystosporen). ***I*** und ***K*** Individualisirung der 8 Sporen der zweiten Generation (Gymnosporen, Sporozoiten), ***K*** Querschnitt. *1* und *6* Restkörper, *2* Kerne, *3* Sporenhülle, *4* äussere, *5* innere Cystenhülle. Nach Wolters 1891.

Plasmamasse in Continutät, dann aber lösen sie sich auch von dieser los. Es zerfällt also die Gregarine in eine grössere Anzahl peripherer kernhaltiger Fortpflanzungskörperchen (Sporen) und eine centrale kernlose, vacuolisirte Plasmamasse, den Restkörper.

Aus diesen Fortpflanzungskörperchen gehen nun nicht wieder direkt Gregarinen hervor, sondern sie bilden nur eine erste Sporengeneration. Aus den Individuen dieser ersten Generation entstehen durch Conitomie erst wieder Sporen einer zweiten Generation (zweiter Ordnung).

Die Sporen der ersten Generation sind Cystosporen, sie umgeben sich mit einer doppelten Hülle (Endospore und Epispore). Ihr Kern theilt sich successive, bis 6—8 Kerne entstanden sind. Dann grenzt sich um jeden Kern wieder ein Plasmaklümpchen ab, derart, dass wiederum ein, wenn auch sehr kleiner, Restkörper übrig bleibt. So entstehen die 6—8 Sporen der zweiten Generation. Diese sind nackte Sporen (Gymnosporen). Sie werden gewöhnlich Sporozoiten genannt. Sie verbleiben zunächst eingeschlossen in der Hülle der Cystospore (der ersten Generation).

Das Austreten der Cystosporen aus der Muttercyste geschieht erst, nachdem diese ins Freie gelangt ist und dabei Wasser oder feuchte Um-

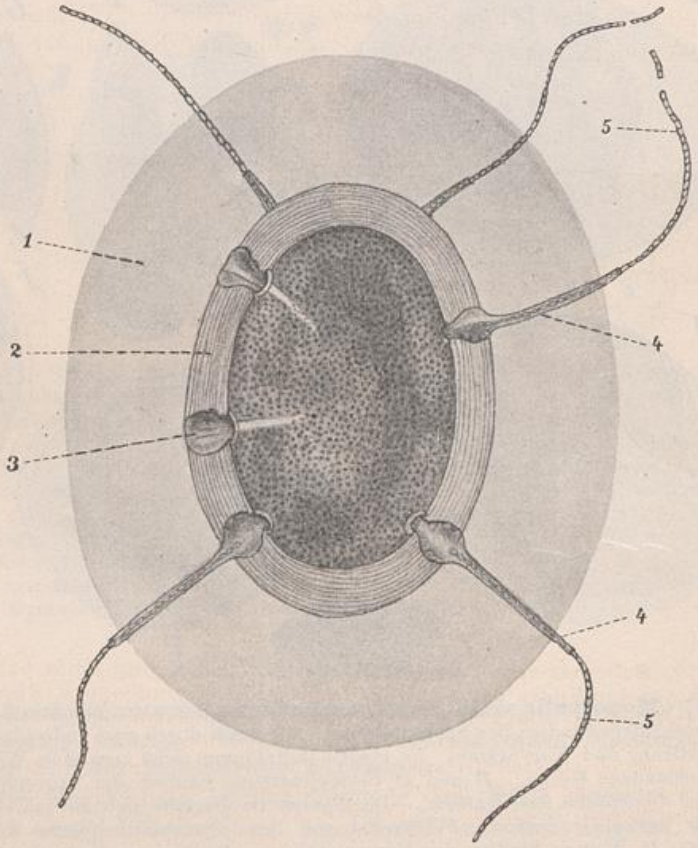


Fig. 218. **Clepsidrina blattarum** Siebold. **Muttercyste.** *1* Aeussere durchsichtige Cystenhülle, *2* innere Cystenhülle, *3* eingestülpte Sporoducte, *4* ausgekrempelte Sporoducte, aus denen die perlschnurförmig aneinander gereihten Cystosporen hervortreten, *5* Sporenreihe. Nach Aimé Schneider 1875.

gebung angetroffen hat. Die Entleerung erfolgt dann in zweifach verschiedener Weise. In dem einen Falle wird die Hülle der Muttercyste einfach zersprengt, wobei der Restkörper durch Quellungserscheinungen betheiligt sein kann. In dem anderen Falle (Clepsidrina und Verwandte) entstehen zur Zeit der Cystenreife an der inneren Cystenwand der Muttercyste nach innen gerichtete Röhren, die sich dann plötzlich, indem sie die äussere Gallerthülle durchbohren, nach aussen umkrempeln und als oft weit vorragende Sporoducte die Cystosporen nach aussen hervortreten lassen (Fig. 218).

Die auf diese oder jene Weise frei gewordenen Sporen der ersten Generation (Cystosporen) müssen nun mit der Nahrung in den Darm eines neuen Wohnthieres gelangen, damit die in ihnen enthaltenen Sporen der zweiten Generation durch Platzen ihrer gemeinsamen Doppelhülle oder durch besondere in dieser vorhandene Oeffnungen austreten können. Dies geschieht unter der Einwirkung der Verdaungssäfte des Wirthes.

Die Sporen der zweiten Generation, die Gymnosporen oder Sporozoiten, ihrer Gestalt wegen häufig auch Sichelkeime genannt, differenziren sich direct wieder zu Gregarinen.

Diese Differenzirung geschieht, wenn wir irgend einen Vertreter der Polycystiden als Beispiel wählen — es sind dies Darmparasiten — in folgender Weise (Fig. 219). Sofort nachdem die Gymnosporen frei geworden sind, dringen sie eine jede in eine Darmepithelzelle des Wirthes ein. Hier rundet sich die Gymnospore ab und wächst auf Kosten der Darmzelle,

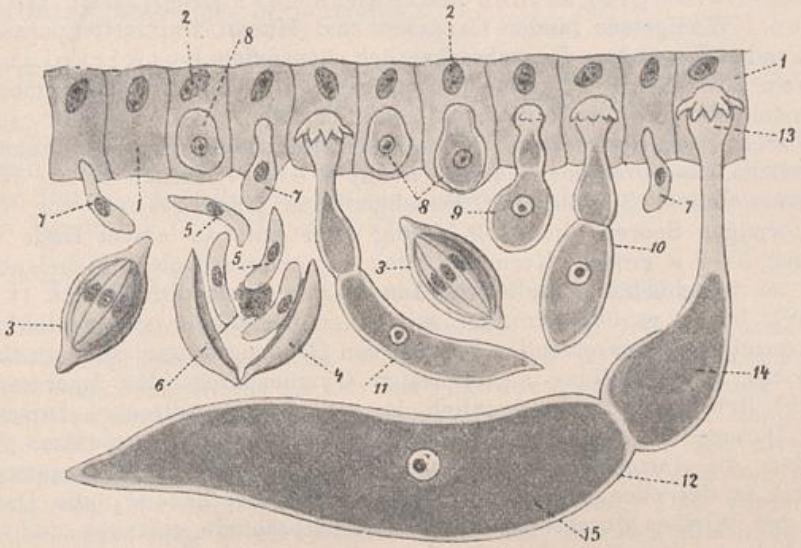


Fig. 219. **Schematische Darstellung der Differenzirung einer polycystiden Gregarine aus der Spore der zweiten Generation (Gymnospore, Sporozoit).** *1* Darmepithelzellen des Wirthes, *2* ihre Kerne, *3* Cystospore, *4* sich öffnende Cystospore, die ihre Gymnosporen *5* unter Zurücklassung des Restkörpers *6* entleert, *7* Gymnosporen, die im Begriffe sind, in Darmepithelzellen einzudringen, *8* intracellulär gewordene Gymnosporen, *9*, *10*, *11*, *12* verschiedene Stadien der aus den Darmzellen des Wirthes in den Darmraum vorwachsenden jungen Gregarinen, *13* Epimerit, *14* Protomerit, *15* Deutomerit.

so dass diese sie bald nicht mehr zu fassen vermag. Der Parasit tritt dann aus der Zelle theilweise in den Darmraum vor. Es differenzirt sich an ihm das Endo- von dem Ektoplasma. Der Kern rückt in den frei in den Darm vorragenden Theil des jungen Gregarinenleibes, und dieser kernhaltige Theil, der immer stärker wächst, sondert sich als Deutomerit durch eine quere ektoplasmatische Scheidewand vom Protomeriten. Am Protomeriten selbst wieder differenzirt sich der in der Darmzelle steckende Theil zum Epimeriten.

Die Entwickelungsgeschichte derjenigen Gregariniden, die in abgeschlossenen Körperhöhlen ihrer Wirthe leben (Leibeshöhle etc.), wäre noch ganz dunkel, wenn nicht M. Caullery und F. Mesnil 1898 einen wichtigen Beitrag zu ihrer Kenntniss geliefert hätten. Die Gregarine,

die sie untersuchten, Gonospora longissima, ein Vertreter der Monocystiden, lebt in der Leibeshöhle (Cölom) von Dodecaceria concharum Oerst. (einem marinen Ringelwurm aus der Familie der Cirratuliden). Ihr fadenförmiger Körper erreicht hier im ausgebildeten Zustande eine Länge von 1,5 bis 2 cm. Die Entwickelung der Gregarine hält gleichen Schritt mit der des Wirthes. Wenn letzterer geschlechtsreif ist und die Geschlechtsproducte durch die Nephridien nach aussen entleert, so haben sich auch schon die Gregarinen encystirt und fortgepflanzt. Die Cystosporen werden noch innerhalb der Leibeshöhle des Wirthes frei und gelangen mit dessen Geschlechtsproducten durch die Nephridien nach aussen. Ihr weiteres Schicksal ist nicht durch Beobachtung ermittelt. Wahrscheinlich gelangen sie direct in den Darm junger Dodecacerien, wo ihre Cystenhüllen sich öffnen und die enthaltenen Gymnosporen (Sporozoiten) frei werden. Diese dringen nun wahrscheinlich in die Zellen des Darmepithels ein und werden hier zu Individuen einer von den Cölomgregarinen durchaus verschiedenen Generation. Wenigstens fanden Caullery und Mesnil Darmzellenparasiten in folgenden Zuständen, die wahrscheinlich ebensoviele Entwickelungsphasen darstellen: 1) kleine Körperchen von 3 bis 10 μ Durchmesser, bestehend aus einem anfänglich halbmondförmigen, später kugligen, stark färbbbaren Kern und einer diesen umschliessenden Protoplasmahülle; 2) ähnliche, aber grössere Klümpchen mit 2 oder 4 Kernen in der Nähe des einen Poles; 3) Tönnchen, bestehend aus einem Bündel von 6—8 sichelförmigen Sporen, die 8—9 μ lang sind und an einem Ende den kugligen, 2—3 μ grossen Kern enthalten; 4) einzelne solche Sichelsporen isolirt an verschiedenen Stellen im Innern von Darmepithelzellen.

Wir haben es offenbar hier mit einer besonderen Generation von in Darmzellen schmarotzenden Formen von Gonospora longissima zu thun, die durch Zerfalltheilung sichelförmige Gymnosporen (den Sporozoiten ähnlich) liefert, die wahrscheinlich 1) zur weiteren directen Infection neuer Darmzellen des Wirthes dienen und 2) zu einer gewissen Zeit (nachdem die Darmzellenparasiten sich eine Anzahl von Generationen hindurch in der oben angegebenen Weise vermehrt haben?) die Darmwand des Wirthes durchsetzen, in dessen Leibeshöhle gelangen und hier allmählich zu den lang fadenförmigen Gonospora auswachsen, welche sich schliesslich selbst wieder encystiren, durch Conitomie Cystosporen liefern, die ins Freie gelangen und neue Dodecaceria inficiren, so dass der Entwickelungscyclus geschlossen wäre.

Er liesse sich folgendermaassen resümiren:

Bei Gonospora longissima lebt die Gregarinenform in der Leibeshöhle geschlechtsreifer Dodecacerien und pflanzt sich hier in der gewöhnlichen Weise durch Bildung von Cystosporen fort, die selbst wieder durch Conitomie Gymnosporen liefern. Die Cystosporen gelangen nach aussen und dienen zur Infection neuer Wirthe. Im Darmkanal dieser letzteren werden die enthaltenen Gymnosporen frei, dringen in die Darmepithelzellen ein und werden zu einer Generation von Darmzellenparasiten, die noch innerhalb der Darmzellen des Wirthes sich vermehren und Sichelsporen liefern, die zur Ausbreitung der Infection im nämlichen Wirthe dienen, bis nach wiederholten Generationen (?) die Zeit kommt, wo Sichelsporen durch die Darmwand in die Leibeshöhle eindringen und wieder zu Cölomgregarinen werden.

Die Darmzellenparasiten von Dodecaceria, als besondere Generation der Cölomgregarine Gonospora longissima, bieten nun besonders

deshalb auch noch ein grosses Interesse, weil sie, auch in ihrer Vermehrungsweise und in der Aufgabe der Ausbreitung der Infection im eigenen Wirthe eine grosse Uebereinstimmung mit den Mononten der Coccidien zeigen, so dass Gregarinen und Coccidien dadurch einander bedeutend näher gerückt werden.

II. Coccidiida.

Ueber die Fortpflanzung der Coccidien liegen mehrere ganz moderne gründliche Untersuchungen vor. Wir wählen für unsere Darstellung die neueste Untersuchung von SCHAUDINN über den Generationswechsel der Lithobius-Coccidien (1900), die technisch und methodisch mustergültig ist. Die Abhandlung enthält auch eine historische Uebersicht der Coccidienforschung, in welcher die Namen R. PFEIFFER, L. PFEIFFER, AIMÉ SCHNEIDER, LABBÉ, MINGAZZINI, SCHUBERG, PODWISSOZKY, SIEDLECKI, LÉGER, SIMOND, v. WASIELEWSKI und SCHAUDINN besonders hervortreten.

Der Generationswechsel von Coccidium schubergi SCHAUD. nach SCHAUDINN (1900). (Fig. 220.)

Coccidium schubergi lebt, häufig in Gesellschaft von zwei anderen Coccidien, C. lacazei LABBÉ und Adelea ovata A. SCHNEIDER in den Darmepithelzellen der zu den Tausendfüsslern gehörenden räuberischen Bandassel Lithobius forficatus L.

1) Die Sichelsporen der Amphionten (XX u. I).

Die jüngsten Stadien von C. schubergi leben frei im Darme von Lithobius. Es sind nackte Sichelsporen d. h. Gymnosporen (Sichelkeime, Sporozoiten) die von Amphionten gebildet wurden. Diese Sichelsporen sind indes nur schwach gekrümmt, sie erreichen eine Länge von 15—20 μ und eine Dicke von 4—6 μ. Das überaus fein alveoläre Körperplasma lässt weder eine Differenzirung in Ektoplasma und Endoplasma, noch ein Oberhäutchen (Pellicula) erkennen. Das Vorderende der Sichelspore läuft in eine scharfe Spitze aus; das sich allmählich verjüngende Hinterende endigt leicht abgerundet. Der kuglige Zellkern, in dessen Liningerüst Chromatinkörper eingestreut sind, findet sich in der Mitte des Zellleibes an seiner dicksten Stelle.

Die Gymnosporen zeigen Bewegungen. Diese sind von dreierlei Art. 1) Beugen und Strecken, 2) metabolische Contractionen die von vorn nach hinten verlaufen, 3) Vorwärtsgleiten. Diese letztere Bewegung, durch regelmässige Ruhepausen unterbrochen, wird in der nämlichen Weise wie bei den Gregarinen bewirkt. (Vergl. pag. 126 u. ff.)

2) Das Eindringen der Sichelsporen in das Darmepithel (II).

Dieses Eindringen, das mit der Spitze voran geschieht, konnte SCH. am lebenden Object beobachten. Es werden dabei alle drei Bewegungsarten combinirt. Wenn einmal die Spitze ins Plasma der Epithelzelle eingedrückt ist, so wird das völlige Eindringen in die Zelle vor allem durch die metabolische Contraction der Sichelspore bewirkt. Der Vorgang ist in 5—10 Minuten vollendet. Die eingedrungenen Sporen behalten noch 1—2 Stunden ihre Sichelgestalt.

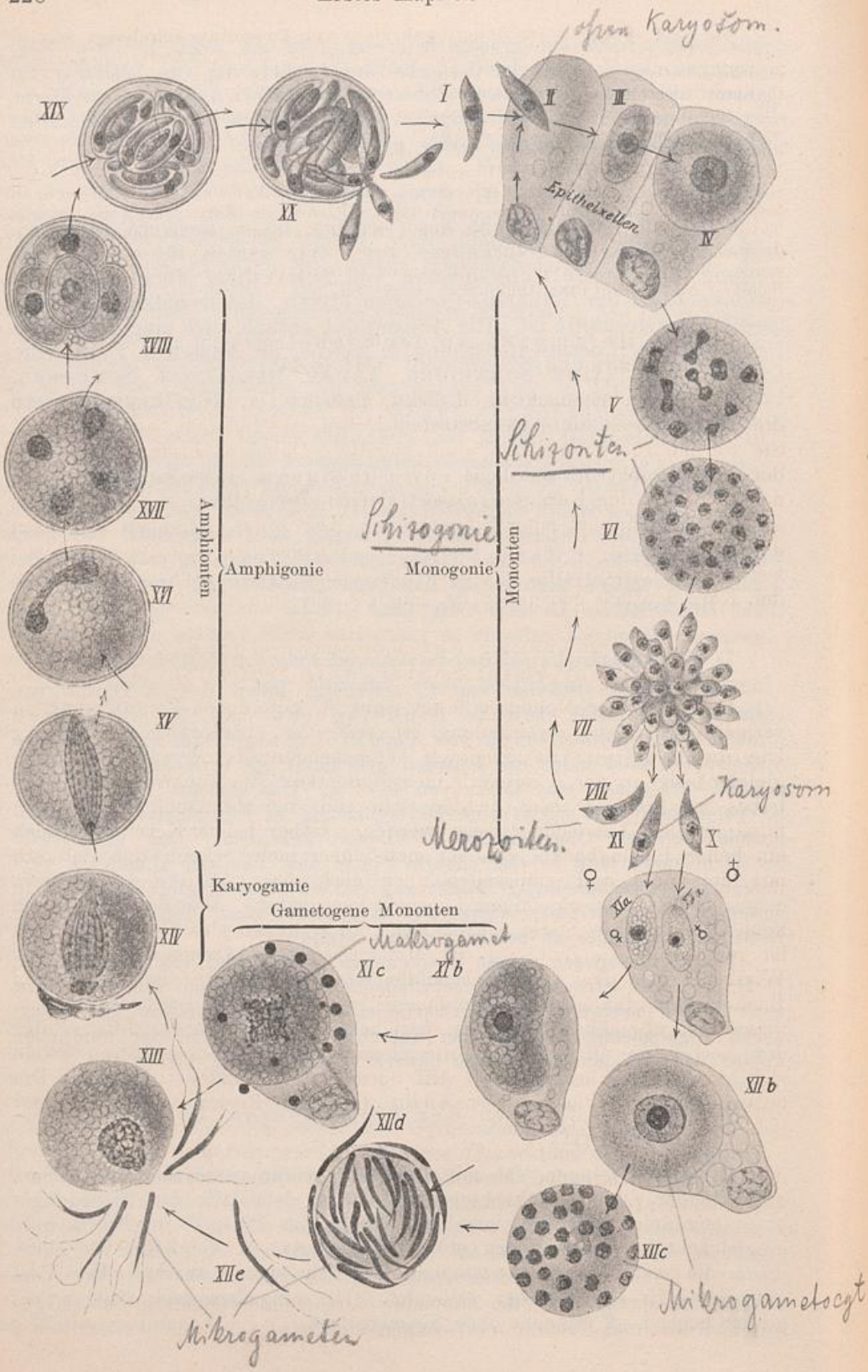

offen Karyosom.
I
II
III
IV
Epithelzellen
XI
XIX
XVIII
XVII
XVI
XV
XIV
XIII
V
VI
VII
VIII
IX
X
XIa
XIb
XIc
XIIa
XIIb
XIIc
XIId
XIIe
Schizonten
Schizogonie
Amphionten
Amphigonie
Monogonie
Mononten
Merozoiten.
Karyosom
Karyogamie
Gametogene Mononten
Makrogamet
Mikrogametocyt.
Mikrogameten

Fig. 220. **Schema des Zeugungskreises von Coccidium schubergi** SCHAUDINN. *I* Aus der Cyste entleerte Gymnospore, *II* in eine Darmepithelzelle von Lithobius eindringende Gymnospore, *III*, *IV* Heranwachsen derselben zu einem Mononten, *V* Monont in Kernvermehrung, *VI*, *VII* Conitomie (Zerfalltheilung), *VIII*, *IX*, *X* Gymnosporen, *XIa* und *XIIa* Gymnosporen der Mononten, in Darmepithelzellen eingedrungen, *XIa* wird zu einem Oogonium, *XIIa* zu einem Antheridium, *XIb* Oogonium, *XIIb* Antheridium, *XIIc* multiple Vermehrung des Kernes dieses letzteren, *XIc* befruchtungsfähiger Makrogamet, *XIId* Bildung der Mikrogameten, *XIIe* schwärmender Mikrogamet (Flagellospore), *XIII* Makrogamet, von Mikrogameten umschwärmt, *XIV* und *XV* Cystozygoten = befruchtete Makrogameten = junge Amphionten, *XVI* Kern (Synkaryon) des Amphionten in Theilung, *XVII* Theilung der Tochterkerne, *XVIII* Conitomie des Amphionten und Bildung der Cystosporen, *XIX* Zerfall der Cystosporen in je zwei Gymnosporen, *XX* Freiwerden der Gymnosporen des Amphionten im Darm eines anderen Individuums von Lithobius. Nach SCHAUDINN 1900.

3) Das Heranwachsen der Sichelsporen zu Mononten. (Schizonten, SCHAUDINN). (III u. IV.)

1—2 Stunden nach ihrem Eindringen in Darmepithelzellen fangen die Gymnosporen an, sich abzurunden und zu Mononten auszuwachsen. Sie werden zuerst oval und dann kugelig. Dabei bleibt ihr Plasmaleib, der eine prachtvoll deutliche alveoläre Structur aufweist, vollständig nackt. Auch der Kern vergrössert sich, und es bildet sich in ihm ein grosser z. T. chromatischer Binnenkörper (Karyosom). Das Heranwachsen der Mononten geschieht auf Kosten der Wirthszellen, die hypertrophisch werden und darauf fettig entarten. Ihr letzter Rest, in welchem nur noch der Kern deutlich erkennbar ist, umgiebt als dünne Hülle den Parasiten.

4) Die Vermehrung der Mononten durch Zerfalltheilung (Conitomie; Schizogonie SCHAUDINN). (V, VI, VII.)

Der Kern der Mononten fängt bald an sich durch Zweitheilung zu vermehren. Diese Zweitheilung ist eine Art directer Theilung Die durch fortgesetzte Theilung entstehenden Kerne vertheilen sich gleichmässig an der Peripherie des Mononten. Im Innern seines Zellleibes wird das Plasma dichter, während die oberflächlichen Partien flüssiger, ihre Vacuolen grösser werden. Ueber jedem Kern wölbt sich ein heller Plasmabuckel vor, der sich immer mehr erhebt, den Zellkern mit sich zieht und schliesslich auch noch einen Theil des dichteren, centralen Plasmas zu seinem Aufbau verwendet. Die Buckel werden keulenförmig; ihre Stiele convergiren radiär gegen des Centrum. Dies ist gewöhnlich die Zeit, wo der Monont aus der Darmepithelzelle des Wirthes heraus und in das Darmlumen hineinfällt. Die keulenförmigen Buckel individualisiren sich nunmehr vollständig und werden, indem ihre Stiele allmählich sich spitz ausziehen, zu Gymnosporen. Jetzt erfolgt der Zerfall der Mononten in die einzelnen Gymnosporen, deren Stiele sich unter Knickbewegungen der Sporen voneinander loslösen. Die centrale dichtere Plasmamasse bleibt dabei als Restkörper zurück und geht allmählich zu Grunde.

Im Gegensatz zu Coccidium schubergi vermehrt sich der Kern bei der Fortpflanzung der Mononten von Coccidium lacazei und Adelea durch multiple Theilung.

5) Die sichelförmigen Gymnosporen der Mononten und ihre Ausbreitung über den Darm des Wirthes. (VIII.)

Die durch Conitomie der Mononten entstehenden Gymnosporen (Merozoiten, SIMOND und SCHAUDINN) zeigen eine grosse Aehnlichkeit mit den

Sichelsporen der Amphionten, aus denen die erste Monontengeneration hervorging. Sie zeigen die nämlichen drei Bewegungsformen und haben ein ganz ähnliches Aussehen. Doch ist ihre Gestalt etwas gedrungener, eher keulen- als sichelförmig; sie besitzen ein Karyosoma, die ursprünglichen Sichelsporen der Amphionten hingegen nicht. Auch zeigt ihr Plasma ein etwas anderes Gefüge.

Die Sichelsporen der Mononten dringen ganz in derselben Weise wie die der Amphionten in neue Darmepithelzellen ein, wo sie zu einer neuen Generation von Mononten auswachsen können. Während aber bei der ersten Generation der Mononten die Kernvermehrung und Zerfalltheilung erst eintritt, wenn sie vollständig herangewachsen sind, so kann bei den Mononten der zweiten und weiterer Generationen die Kernvermehrung und Zerfall-Theilung auf allen Wachsthumsstadien stattfinden. Doch werden nie weniger als 4 Sichelsporen gebildet.

Diese ungeschlechtliche Vermehrung (Monogonie) der Mononten durch Zerfalltheilung und Bildung sichelförmiger Gymnosporen dient zur Ausbreitung des Parasiten über den ganzen Darmkanal des Wirthes oder, wie man sich ausdrückt, zur Autoinfection.

6) Die gametogene Monontengeneration. (X, XI, XIa, XIIa, XIb, XIIb.)

Ausser der beschriebenen Vermehrung kommt nun noch eine amphigone Fortpflanzung des Coccidiums vor, die durch Karyogamie, also durch einen Geschlechtsact, eingeleitet wird. Sie führt zur Bildung von Cystosporen, welche die Neuinfection anderer Wirthsindividuen vermitteln.

Erst 5 Tage nach erfolgter Infection, nachdem schon mehrere Generationen von Mononten auf einander gefolgt sind, tritt neben den gewöhnlichen Mononten eine besondere Generation auf, die wir, weil sie Gameten erzeugt, als gametogene bezeichnen wollen. Die Sache verhält sich so.

Man trifft von dem angegebenen Zeitpunkte an unter den frisch in Epithelzellen eingedrungenen Sichelsporen nicht nur, wie bis dahin, eine einzige Sorte, sondern deren drei. Die eine Sorte stimmt mit der bisherigen überein. Sie besteht aus Sichelsporen, die schnell heranwachsen, in ihrem Protoplasma nur sehr wenige grössere körnige Einschlüsse enthalten und grob vacuolisirt erscheinen. Diese Sorte wird zu gewöhnlichen Mononten.

Eine zweite Sorte besteht aus Sichelsporen, die mit denen der ersten Sorte in dem geringen Besitz von körnigen Reservestoffen übereinstimmen, aber langsamer wachsen und sich durch eine überaus feine und gleichmässige Granulirung des Protoplasmas auszeichnen.

Diese Sorte von Sichelsporen entwickelt sich zu einer gametogenen Monontengeneration und zwar zu einer solchen, die durch Zerfalltheilung Mikrogameten liefert. Man bezeichnet diese Sorte von Mononten auch als Antheridien.

Eine dritte Sorte von in Epithelzellen eingedrungenen Sichelsporen entwickelt sich ebenfalls langsam, speichert aber dabei im Protoplasma zahlreiche, grosse, stark lichtbrechende Körner (dotterartige Reservestoffe) auf. Aus jedem Individuum dieser gametogenen Generation wird direct (ohne Theilung) ein Makrogamet. Man bezeichnet diese Individuen auch als Oogonien.

Die gametogene Generation der Mononten, die erst nach dem fünften Tage auftritt, besteht also aus zweierlei Arten von Individuen, 1) Oogonien und 2) Antheridien. Die Oogonien werden direct zu Makrogameten, während die Antheridien erst durch einen Act der Fortpflanzung, nämlich durch Zerfall-Theilung, die Mikrogameten liefern.

7) Die Bildung der Mikrogameten. (XIIc, XIId.)

Die sich aus den Sichelsporen bildenden Antheridien sind anfänglich ellipsoidisch. Dann bekommen sie die gewöhnliche Kugelgestalt des Coccidiums. Wenn das Antheridium seine volle Grösse erreicht hat, löst sich die Membran seines Kernes auf. Dieser letztere nimmt dabei eine unregelmässige Gestalt an, indem er von seiner Oberfläche feine Fortsätze in das Plasma aussendet. Es sind dies Bahnen, in denen die Chromatinkörnchen aus dem Kern auswandern und sich allmählich im ganzen Protoplasma vertheilen. Als Ueberrest des Kernes bleibt im Centrum nur noch das eine bedeutende Anzahl von Chromatinkörnchen enthaltende Karyosom zurück. Dieses zerfällt später und geht zu Grunde, so dass dadurch eine Reduction der Kernsubstanz herbeigeführt wird.

Die in grosser Menge ins Protoplasma ausgewanderten und dort zerstreuten Chromatinkörnchen rücken immer mehr an die Peripherie, so dass die tieferen und centralen Partien vollständig von ihnen verlassen werden. An der Peripherie verdichten sie sich schliesslich gruppenweise (in Folge sehr complicirter Vorgänge) zu einer grösseren Anzahl von Kernen von anfänglich lockerem, später sehr compactem Gefüge, die schliesslich Kommagestalt annehmen.

Um die dergestalt durch eine Art multipler Kernvermehrung gebildeten Kerne sammelt sich je ein kleines Klümpchen hyalinen Plasmas, das sich immer schärfer abgrenzt. Diese Plasmaklümpchen mit ihrem Kern sind die Anlagen der Mikrogameten, die also durch simultane Zerfalltheilung entstehen. Sie fangen alsbald an, sich träge hin und her zu krümmen. Ihre Kerne werden noch länger und schmäler. Aus dem hyalinen Plasma bilden sich zwei Geisseln, eine vordere und eine hintere, die vordere zuerst. Diese fangen an sich zu bewegen, und zwar immer lebhafter, bis die Mikrogameten sich schliesslich von der Oberfläche des Antheridiums loslösen und sodann frei schwärmend im Darmlumen angetroffen werden. Die Hauptmasse des Plasmaleibes des Antheridiums bleibt als grosser, kugliger Restkörper zurück und geht mitsammt den eingeschlossenen Resten des Karyosoma zu Grunde.

8) Der Bau der ausgebildeten Mikrogameten. (XIIe.)

Die Mikrogameten sind langgestreckt fadenförmig, bis 7 μ lang und kaum 1 μ dick, sanft sichelförmig gekrümmt, vorn in eine glänzende Spitze auslaufend, die offenbar das Einbohren erleichtert. Der Körper des Mikrogameten besteht fast ausschliesslich aus Chromatinsubstanz, nur seine Spitze und das Hinterende (die Basis der hinteren Geissel) sind plasmatisch. Von den beiden plasmatischen Geisseln entspringt die vordere vorn, an der Basis der kleinen, stark lichtbrechenden Spitze, an der concaven Seite des Körpers. Sie ist mindestens doppelt so lang als der Gametenleib selbst. Die hintere Geissel ist eine directe hintere Verlängerung des Körpers. Sie ist vielleicht etwas kürzer als die vordere.

Die Mikrogameten bewegen sich vorwärts durch lebhaft schlängelnde Bewegungen der vorderen Geissel, die dabei nach hinten gerichtet ist. Sie drehen sich dabei um ihre Längsaxe. Die hintere Geissel scheint nur zur Steuerung zu dienen und erinnert an die Schleppgeissel der Heteromastigoda unter den Flagellata.

9) Die Bildung der Makrogameten. (XIc.)

Wie schon bemerkt beladen sich die Oogonien reichlich mit Reservestoffen in Form von stark lichtbrechenden Körnchen. Aus einem Oogonium wird direct ein Makrogamet unter folgenden Vorgängen. Indem der Körper wächst, wird er zunächt ellipsoidisch, dann bohnenförmig und schliesslich kugelig. Dabei vergrössert sich im wachsenden Kern besonders stark das Karyosom. Der Kern des ausgebildeten Oogoniums stimmt ganz mit dem der Mononten überein. Wenn das Oogonium seine volle Grösse erreicht hat, so rückt das Karyosom aus dem Centrum des Kernes langsam an dessen Grenze und tritt in das umgebende Plasma aus, wobei es sofort in viele grössere und kleinere Partikel zerfällt, die dann explosionsartig aus dem Zellleib ausgestossen werden. Diese Partikel erscheinen im Leben als kleine glänzende Tröpfchen.

Durch diesen Vorgang der Reifung, bei dem eine Reduction der Chromatinsubstanz erfolgt (das Chromatin bildet einen wesentlichen Bestandtheil des Karyosoma), wird das Oogonium zu einem reifen, befruchtungsfähigen Makrogameten, der inzwischen wohl schon aus der Wirthszelle ausgetreten und in das Darmlumen gefallen ist.

10) Die totale Karyogamie (Copulation) der Gameten. (XIII, XIV, XV.)

Schaudinn hat die Stadien dieses Vorganges nicht nur an conservirtem und gefärbtem Material untersucht, sondern er hat alle Erscheinungen direct am lebenden Object beobachtet. (Dies gilt übrigens für den ganzen Entwickelungscyclus des Parasiten.) Diese Beobachtung gehört nach Schaudinn zu den anziehendsten mikroskopischen Genüssen.

Sofort nach Ausstossung der Karyosomtröpfchen rückt der Kern des Makrogameten aus dem Centrum heraus und nähert sich der Oberfläche. In der nächsten Nähe des Kernes bildet sich an der Oberfläche des Makrogameten der Empfängnisshügel, das ist eine kleine Hervorwölbung aus vollkommen hyalinem Protoplasma, die sehr langsame amöboide Bewegungen zeigt. Das hyaline Plasma setzt sich vom Empfängnisshügel bis zum Kern fort. An dieser Stelle bildet sich bei der Copulation eine trichterförmige Einsenkung, die Mikropyle.

Vor Ausstossung der Karyosomtröpfchen sind die Mikrogameten den Makrogameten gegenüber gleichgültig. Sind aber die Karyosomtröpfchen ausgetreten, so werden plötzlich alle in der Nähe befindlichen Mikrogameten wie von einem Magneten angezogen, sie stürzen mit beschleunigter Geschwindigkeit von allen Seiten auf dem kürzesten Wege zum Makrogameten heran.

Bisweilen ist der ganz reife Makrogamet noch in der Darmepithelzelle eingeschlossen. Man kann dann sehen, wie ein Mikrogamet mit verblüffender Schnelligkeit mit seiner Spitze sich in die Epithelzelle einbohrt, um durch ihr Plasma zu dem eingeschlossenen Makrogameten zu gelangen.

Es liegen wichtige Anhaltspunkte für die Annahme vor, dass die Anziehung von den Theilen des ausgestossenen Karyosoma ausgeübt wird,

dass es sich um eine chemotaktische Wirkung der im Darmsaft aufgelösten Karyosomasubstanz handelt. Sobald die Gameten, die sich dieser Substanz gegenüber positiv chemotaktisch verhalten, in ihre Ausbreitungssphäre gelangen, werden sie durch die differenten Concentrationsgrade, welche ihren Körper treffen, so gerichtet, dass die vordere Spitze in die stärker concentrirte Schicht zu liegen kommt, wobei sie die Richtung nach der Reizquelle erhalten.

Der Makrogamet wird von 12—14, selten mehr, Mikrogameten umschwärmt, deren Spitze bei allen gegen den Empfängnisshügel gerichtet ist. Sobald ein Mikrogamet diesen berührt, bleibt er an ihm kleben und dringt in den Makrogameten ein, der Mikropyle folgend. Sofort, nachdem der Mikrogamet eingedrungen ist, wird die Mikropyle durch einen kleinen Pfropf einer etwas stärker lichtbrechenden Substanz verschlossen, und gleichzeitig bildet sich an der ganzen Oberfläche des Makrogameten eine dichte, nirgends unterbrochene Membran, welche das Eintreten weiterer Mikrogameten verunmöglicht.

Die Copulation hat sich, wenigstens äusserlich, vollzogen. Makrogamet und Mikrogamet sind zu einer Zygote verschmolzen, die durch das Auftreten einer Cystenhülle sofort zu einer Cystozygote wird.

Die ausgesperrten Mikrogameten verschmelzen um die verstopfte Mikropyle zu einem unregelmässigen Chromatinklumpen, der zuletzt aufgelöst wird.

Der eingedrungene Mikrogamet, respective die den grössten Theil seines Körpers bildende Chromatinsubtanz, krümmt sich zu einem Knäuel zusammen, der sich der Oberfläche des Makrogametenkernes auflagert und zu einem compacten, unregelmässigen Klumpen wird. Dann verschmelzen die beiden Kerne ganz langsam, aber vollständig, miteinander zum Synkaryon der Cystozygote. Die Copulation ist somit eine typische Karyogamie.

Das durch Verschmelzung der beiden Gametenkerne entstandene Synkaryon hat zunächst die Gestalt einer langgestreckten Spindel, die mit ihren beiden Spitzen die gegenüberliegenden Cystenwände berührt.

11) Die Bildung der Amphionten.

Die Cystenhülle der Zygote wird immer dichter und undurchlässiger, während die Zygote im Uebrigen beträchtliche Zeit (24 Stunden) in einem Ruhezustand verharrt, bevor sie als Amphiont sich zur Vermehrung anschickt. Meist verlassen die Amphionten oder Cystozygoten den Darm des Wirthes schon in diesem Zustande mit dessen Excrementen, so dass ihre Fortpflanzung durch Conitomie ausserhalb des Wirthes stattfindet. Ein Theil der Amphionten aber bleibt zurück und gelangt erst später, nach erfolgter Sporulation, ins Freie. Die ersten Amphiontencysten gelangen am 7. Tage nach aussen.

12) Die Vermehrung der Amphionten. (XVI, XVII, XVIII.)

Nach der erwähnten Ruhepause zieht sich das spindelförmige Synkaryon im Centrum der Cyste zu einem kugeligen Kern zusammen. Nachdem dieser eine Reihe von Veränderungen erlitten, theilt er sich durch eine Art primitiver Mitose in zwei Tochterkerne, von denen jeder wieder auf dieselbe Weise in zwei getheilt wird. Während dieses Theilungsvorganges contrahirt sich der Plasmaleib innerhalb der Cystenhülle und zieht sich durch Ausscheidung von Flüssigkeit zwischen ihm und der Cystenhülle

von dieser zurück. Die 4 Enkelkerne des Synkaryon gruppiren sich regelmässig in den 4 Quadranten des Plasmaleibes, der nun simultan in vier gleich grosse Theilstücke zerfällt, deren Centrum von je einem Kern eingenommen wird. Im Centrum der Cyste bleibt ein kleiner, unregelmässig gestalteter Restkörper zurück. Die so durch Conitomie entstandenen 4 Sporen werden durch Absonderung einer äusseren dickeren Gallerthülle und einer inneren, ihrer Oberfläche dicht angeschmiegten, stark lichtbrechenden Membran zu Cystosporen. Diese Cystosporen sind vermöge ihrer undurchlässigen Cystenhülle Dauersporen. Sie können ohne Schaden für ihre Keimfähigkeit in dem entleerten Koth des Wirthsthieres eintrocknen und sind lange gegen äussere Einflüsse sehr widerstandsfähig.

Die Cystosporen sind Sporen der ersten Generation oder erster Ordnung. Ihr Plasmaleib theilt sich in die Sporen der zweiten Generation oder zweiter Ordnung.

13) Die Vermehrung der Cystosporen (Sporen erster Generation) und Bildung der sichelförmigen Gymnosporen (Sporen zweiter Generation). (XIX u. XX.)

Der Kern der Cystosporen theilt sich wiederum durch eine Art primitiver Mitose. Mit der Kerntheilung geht die Ausbildung eines grossen centralen Restkörpers Hand in Hand. Die beiden Tochterkerne rücken an die Pole der ovoiden Cystospore, und nun zerfällt der Plasmaleib der Cystospore in zwei sichelförmige Theilstücke unter Zurücklassung des die beiden Stücke voneinander trennenden grossen Restkörpers. Die so gebildeten 2 Theilstücke sind sichelförmige Gymnosporen (Sichelkeime, Sporozoiten). Sie bilden die zweite Sporengeneration der Amphionten.

14) Die Infection der Lithobien mit Coccidien.

Nach den Untersuchungen von Schaudinn ist es nicht wahrscheinlich, dass die Cystosporen von Coccidium in einen Zwischenwirth gelangen, um mit diesem schliesslich wieder in den Darm von Lithobius zu kommen. Die Asseln (Oniscus, Porcellio), die mit den Lithobien zusammen vorkommen und von ihnen gefressen werden, sind keine Zwischenwirthe. Obschon sie sich leicht inficiren könnten, indem sie wie jeglichen Schmutz so auch den Koth von Lithobien fressen, hat doch Schaudinn festgestellt, dass die Cystosporen der Lithobiencoccidien im Asseldarm nicht platzen. Hingegen hat Schaudinn in vollständig einwandfreier Weise festgestellt, dass sich die Lithobien direct durch ihrer Nahrung beigemischte Cystosporen inficiren lassen. Wenn in den Excrementen eines isolirten Lithobius 8 Tage lang keine Cystosporen auftreten, so kann man sicher sein, dass das betreffende Individuum coccidienfrei ist. Füttert man nun solche Individuen mit Stückchen von Mehlwurmfleisch, denen Cystosporen von Coccidium schubergi zugefügt werden, so gelingt leicht die Reininfection der betreffenden Lithobien mit dieser Coccidienart, und nach einer Woche gehen mit den Excrementen des inficirten Lithobius wiederum die ersten Cystosporen ab.

Die natürliche Infection der Lithobien ist noch nicht sicher ermittelt. Da der Kannibalismus der Lithobien sicher festgestellt ist, so ist gelegentliche Infection auf diesem Wege sehr gut möglich. Möglich ist auch, dass eine Infection erfolgt, wenn Lithobius Asseln fressen, die zufällig eben erst Lithobiuskoth mit Cystosporen verzehrt, oder solche, die sich bloss äusserlich mit solchem Koth beschmutzt haben.

Wenn man die Cystosporen in den Darmsaft eines frisch getödteten Lithobius bringt, so kann man das Platzen ihrer Cystenhüllen und das Auskriechen der sichelförmigen Gymnosporen leicht beobachten. Dieses Platzen scheint durch Quellung des Restkörpers bewerkstelligt zu werden. Beim Platzen öffnen sich die Cysten stets in einer meridionalen, glatten Linie.

Die im Darm von Lithobius frei gewordenen Sichelsporen dringen in Darmepithelzellen ein und entwickeln sich zu der ersten Generation von Mononten.

So schliesst sich der Entwickelungscyclus der Coccidien.

Wir ersehen aus der vorstehenden Darstellung, dass die durch einen geschlechtlichen Vorgang eingeleitete Amphigonie Cystosporen liefert, die zur Infection neuer Wirthe bestimmt sind, während durch die ungeschlechtliche (mehrfach wiederholte) Monogonie Gymnosporen gebildet werden, die zur Ausbreitung des Parasiten über den ganzen Darmkanal des Wirthes dienen.

Bei Gelegenheit der Schilderung des Entwickelungscyclus der Lithobiuscoccidien wollen wir Coccidium cuniculi Rivolta und C. perforans Leuck. (C. oviforme) erwähnen. Es sind dies Coccidien, welche, das erstere in den Gallengängen, das letztere im Darm des Kaninchens und Hasen, seltener des Menschen, vorkommen. Sie erzeugen die bekannte Kaninchenseuche, welche häufig ganze Zuchten dahinrafft, indem besonders die jungen Thiere nach der Infection acut

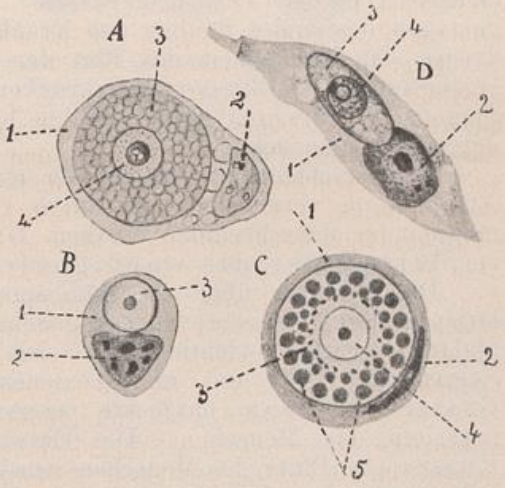


Fig. 221. ***A* Coccidium schubergi** Schaudinn. Ausgebildeter Monont (Schizont) in einer Epithelzelle, nach dem lebenden Object, Vergrösserung ca. $^{800}/_{1}$, nach Schaudinn 1900. ***B*** und ***C*** **Coccidium perforans** Leuck. **(C. oviforme).** ***B*** Junger Amphiont (Sporont) in einer Epithelzelle. ***C*** Aelterer Amphiont vor der Encystirung, nach conservirten und gefärbten Präparaten, Simond, 1897. ***D*** **Benedenia (Klossia) octopiana** Schn. Junger Parasit in der Epithelzelle, nach Siedlecki 1898. C. schubergi in Lithobius, C. perforans in Kaninchen. Benedenia octopiana in Octopus und Sepia. *1* Darmzelle des Wirthes, *2* ihr Kern, *3* Parasit, *4* sein Kern, *5* Chromatinkörperchen.

erkranken und in 8—14 Tagen sterben. Die Infection geschieht wie bei Lithobius direct durch Cystosporen, welche mit dem damit beschmutzten Futter in den Körper der Wirthe gelangen. Im Miste verseuchter Ställe kommen massenhaft Cystosporen dieser Coccidienformen vor. Die neueste Untersuchung rührt von P. L. Simond (1897) her. Die Ausbreitung im Wirthe geschieht, wie bei den Lithobiuscoccidien, durch monogone Erzeugung von sichelförmigen Gymnosporen, die wieder neue Wirthszellen inficiren.

Varietäten von Coccidium perforans erzeugen Krankheiten beim Pferd, der Ziege, dem Schaf, dem Rind und dem Schwein. Man consultire darüber die Arbeiten von Zürn, E. Zschokke, Hess und Guillebeau.

III. Haemosporidia.

Die mit Generationswechsel verbundene Fortpflanzung der Hämosporidia durch Conitomie ist nunmehr, dank den Untersuchungen über die Lebensgeschichte der Malaria-Parasiten, gut bekannt. Doch bleiben immer noch manche Lücken auszufüllen. Es hat sich herausgestellt, dass der Generationswechsel der Haemosporidia in den meisten seiner Phasen eine grosse Uebereinstimmung mit dem der Coccidien zeigt.

Durch Hämosporidien (Blutzellenschmarotzer) werden beim Menschen die verschiedenen Formen des Wechselfiebers (Malaria tertiana, tertiana maligna, quartana, quotidiana, aestivo-autumnalis, perniciosa, Kamerunfieber u. s. w.) hervorgerufen. Auch bei Vögeln erregen Hämosporidien eine Art Malaria. Das Texasfieber des Rindes wird durch eine Hämosporidienform hervorgerufen. Es sind ferner Hämosporidien in den Blutkörperchen verschiedener Säugethiere, Reptilien und Amphibien beobachtet und beschrieben worden.

Es ist nunmehr festgestellt, dass der Generationswechel der Hämosporidien unter einem Wirthswechsel erfolgt. Als zweite Wirthe (Zwischenwirthe) sind für die Malariaparasiten des Menschen Arten der Stechmückengattung Anopheles (Fig. 224, 225, 227), für die Krankheitserreger der Vogelmalaria Arten der Stechmückengattung Culex, für die Texasseuche der Rinder gewisse Zecken (Boophilus bovis) nachgewiesen. Durch den Stich dieser Thiere gelangen bestimmte Stadien der Krankheitserreger aus den Speicheldrüsen der Insecten in das Blut der betreffenden Warmblüter, und beim Saugen des Blutes malariakranker Warmblüter kehren bestimmte Stadien der Parasiten wieder in den Körper der Insecten, zunächst in deren Darm zurück.

Die verschiedenen Formen der Krankheitserreger, Mononten und Amphionten, vermehren sich durch Conitomie, und zwar in beiden miteinander abwechselnden Wirthen. Dabei findet die Monogonie im Wirbelthier, die Amphigonie im Insectenkörper statt.

Die Literatur über die Hämosporidien, besonders über die Malariaparasiten, ist eine sehr ausgedehnte. Ueber die Geschichte der Malariaforschung orientirt man sich am besten bei Nuttal 1899, Schaudinn 1899 und in der neuesten Malaria-Monographie von Grassi. Laveran entdeckte zuerst (1880) einen der Malariaparasiten des Menschen. Die Entwickelung und Vermehrung der Parasiten im Blute des Menschen wurde zuerst von Golgi 1889 gründlich untersucht. Die Copulation entdeckte zuerst Mc Callum 1898. Das Verdienst der Erforschung der in den Stechmücken lebenden Generation der Malariaparasiten der Vögel und des Menschen, und das Verdienst der Feststellung der Art der Infection gebührt Ross (1897), Grassi (1898) und seinen italienischen Mitarbeitern und Koch (1899). Die Krankheitserreger der Texasseuche des Rindes sind seit 1891 besonders von Smith untersucht worden.

Für die Darstellung der Fortpflanzung der Hämosporidien wählen wir die Malariaparasiten des Menschen und verwenden zu diesem

Zwecke in erster Linie die Angaben und Abbildungen von GOLGI (1889), LABBÉ (1894) und besonders die allerneueste, ausführliche, durch gute Abbildungen illustrirte Abhandlung von GRASSI (1900)[1]).

Der Generationswechsel der Malariaparasiten des Menschen (Fig. 222, 223, 226, 228).

1) Die Mononten (Fig. 222, 223 *A* bis *G*).

Die jüngsten Stadien der Parasiten, die man in den rothen Blutkörperchen der malariakranken Menschen antrifft, sind winzig kleine, nackte, mit je einem Kern ausgerüstete, amöboid bewegliche Zellen, die kein Pigment enthalten. Bei den verschiedenen Arten der Parasiten, es giebt deren mindestens drei, ist die Form und Bewegungsweise der Lobopodien verschieden. Diese Zellen, es sind junge Mononten, wachsen rasch heran. Beim Quartanparasiten, Plasmodium malariae, erreichen sie nach 24 Stunden ungefähr den fünften oder den sechsten Theil der Grösse des rothen Blutkörperchens. Indem sie unter amöboiden Bewegungen heranwachsen, zersetzen sie den rothen Farbstoff (das Hämoglobin) der Blutkörperchen, in denen sie schmarotzen. Die Zersetzungsproducte des Hämoglobins lagern sich in Form von braunen Pigmentkörnchen (Melanin, Malariafarbstoff) im Protoplasma der Mononten ab.



Fig. 222. **Plasmodium malariae** LAVERAN **(Haemamoeba laverani, varietas quartana** GOLGI) aus dem Blut malariakranker Menschen, *a* frisch inficirtes Blutkörperchen, *b* etwas grössere Keime, *c* erwachsener Parasit mit starker Pigmentkörnung, grosse, lappige Fortsätze bildend, *d* abgerundete Form mit grossem Kern, *e* Beginn der Keimbildung, *f* rosettenförmig um einen Restkörper angeordnete Keime, *g* freie Keime (Gymnosporen) nach Zerfall des rothen Blutkörperchens. Nach LABBÉ 1894 (aus WASIELEWSKI, Sporozoenkunde, 1896).

Bei fortschreitendem Wachsthum des Parasiten — nach 48 Stunden ist der Monont von Plasmodium malariae ein Drittel bis halb so gross wie das Blutkörperchen — hypertrophiren die inficirten Blutkörperchen. Schliesslich bildet die Substanz des aufgeblähten Blutkörperchens nur noch eine ganz dünne Schicht um den sich abrundenden, zur vollen Grösse herangewachsenen Parasiten, der sich nunmehr zur Fortpflanzung anschickt. Die Vermehrung geschieht durch Zerfalltheilung oder Conitomie. Dabei theilt sich zunächst der Kern wiederholt, so dass eine bei den verschiedenen Arten verschiedene Anzahl — bei Plasmodium malariae gewöhnlich 9 bis 12 — von Kernen gebildet werden. Jetzt, bei Pl. malariae, nach Ablauf non 72 Stunden, zerfällt der Monont simultan in 9 bis 12 kernhaltige Portiönchen, unter Zurücklassung eines centralen, die Melaninkörnchen enthaltenden Restkörpers. Diese Portiönchen sind Gymnosporen. Sofort nach dem Zerfall des Mononten in seine Gymnosporen oder gleichzeitig mit ihm zerfällt auch der Rest des degenerirten Blutkörperchens,

1) Die ersten Abschnitte der vorliegenden Neubearbeitung der Protozoa waren schon gedruckt, als GRASSI's grosse Abhandlung erschien.

das den Mononten enthielt. Gleichzeitig mit diesem Zerfall erfolgt bei Infection mit Plasmodium malariae ein neuer Anfall des Wechselfiebers, und zwar der charakteristischen Quartana, bei der sich die Anfälle regelmässig alle 72 Stunden wiederholen. Zum Verständniss dieses zeitlichen Zusammenhanges muss bemerkt werden, dass bei der reinen Quartana sämmtliche Mononten in allen inficirten Blutkörperchen einer und derselben kranken Person gleichzeitig heranwachsen, gleichzeitig sich zur Vermehrung anschicken und gleichzeitig durch Conitomie zerfallen.

Ein anderer Malariaparasit, Plasmodium vivax, vollendet als Monont sein Wachstum und seine Fortpflanzung in 48 Stunden und erzeugt das Terzanfieber.

Die drei genauer bekannten Hämosporidien, welche beim Menschen Malaria erregen, werden von Grassi folgendermaassen charakterisirt.

Plasmodium malariae.

Als junger Keim entsendet der Plasmaleib des Mononten langsam Lobopodien, die gewöhnlich lang und dünn sind. Die Protoplasmaströmungen, die sich an den mitgeführten Pigmentkörnchen erkennen lassen, sind undeutlich. Das Pigment findet sich in Form von gröberen Körnchen oder Stäbchen und ist dunkelbraun.

Beim Heranwachsen, wobei auch die Menge von Pigment zunimmt, büsst der Körper allmählich seine Beweglichkeit ein, bleibt aber trotzdem zunächst lappig und rundet sich erst spät ab.

Bei der Zerfalltheilung werden gewöhnlich 9—12, bisweilen nur 6, gelegentlich jedoch bis 14 Gymnosporen gebildet.

Der Parasit füllt, erwachsen, fast das ganze Blutkörperchen aus, ohne jedoch dessen Peripherie zu alteriren, die vielmehr ihre natürliche Farbe und ihre Dimensionen beibehält.

Der Entwickelungscyclus des Mononten, vom Eindringen in das Blutkörperchen bis zur Zerfalltheilung, dauert 72 Stunden, dabei sammelt er sich nicht mit Vorliebe im Blutgefässgebiet bestimmter Eingeweide an.

Erzeugt die Quartana.

Plasmodium vivax.

Der Monont zeichnet sich durch lebhaftere amöboide Bewegungen — auch auf den heranwachsenden Stadien — aus. Die Protoplasmaströmungen sind ebenfalls lebhafter. Die Pigmentkörperchen sind feiner, mehr körnig und ihre braune Farbe etwas lichter als bei P. malariae.

Bei der Zerfall-Theilung der Mononten werden gewöhnlich 15 bis 20 Gymnosporen gebildet.

Das inficirte Blutkörperchen schwillt gewöhnlich an und entfärbt sich. Der Parasit kann es schliesslich vollständig ausfüllen.

Der Entwickelungscyclus der Mononten dauert 48 Stunden.

Die erwachsenen oder in Sporulation begriffenen Sporonten sammeln sich mit Vorliebe, aber keineswegs ausschliesslich, in der Milz an.

Erzeugt das Tertianfieber.

Laverania malariae.

Die Mononten dieser Art sind kleiner als die anderen. Ein erwachsener Monont erreicht höchstens die halbe Grösse des rothen Blut-

körperchens. Die in Conitomie begriffenen Mononten sind von verschiedener Grösse, doch werden sie nie grösser als zwei Dritttheile der Blutkörperchen.

Wenn der Monont ruht, erscheint er häufig von ringförmiger Gestalt und zeigt schärfere Umrisse als der Tertianaparasit. Er hebt sich deutlicher vom Blutkörperchen ab.

Seine amöboiden Bewegungen sind lebhaft. Eine Pigmentverschiebung (Strömung) lässt sich nur selten beobachten. Das Pigment findet sich in relativ geringer Menge und tritt in feinen, häufig sehr feinen, Körnchen auf. Meist findet es sich gegen den Rand des Körpers zu.

Das inficirte Blutkörperchen neigt eher dazu kleiner zu werden, zu schrumpfen.

Die Gymnosporen sind kleiner als bei den anderen Arten und werden gewöhnlich in geringerer Zahl (7, 10, 12, selten 15 oder 16) gebildet.

Dauer des Entwickelungscyclus der Mononten nicht genau bekannt, wahrscheinlich 48 Stunden. Die erwachsenen und in Sporulation begriffenen Mononten sammeln sich fast oder ganz ausschliesslich im Blutgefässsystem gewisser Eingeweide an und fehlen im peripheren Blutgefässsystem.

Erzeugt im Wesentlichen ein, häufig perniciöses, Tertianfieber, mit sehr lang andauernden Fieberanfällen (Tertiana maligna, Quotidiana, Aestivo-Autumnalfieber [Marchiafava und seine Schüler] Bidua und Quotidiana [Bacelli], Tropica [Koch] u. s. w.).

2) Die Autoinfection des Menschen durch die Gymnosporen der Mononten.

Die bei der Conitomie der Mononten entstehenden Gymnosporen gerathen durch Zerfall des Blutkörperchens in die Blutflüssigkeit und dringen als winzig kleine, amöboide Körperchen in neue rothe Blutkörperchen ein, wo sie zu einer neuen Monontengeneration heranwachsen, die sich wiederum nach 48 resp. 72 Stunden in derselben Weise, ungeschlechtlich, durch Zerfalltheilung fortpflanzt. So wiederholen sich die Generationen, wie die Fieberanfälle. Es dienen also die ungeschlechtlich erzeugten Gymnosporen zur Ausbreitung der Parasiten im Blute des Menschen, wie die Gymnosporen der Coccidienmononten den Parasiten auf das ganze Darmepithel des Wirthes ausbreiten.

3) Die gametogene Generation der Mononten (Fig. 223 *H*, *I*).

Die in die rothen Blutkörperchen eindringenden Gymnosporen entwickeln sich nicht immer zu gewöhnlichen Mononten, sondern sie werden unter gewissen, noch nicht festgestellten, Bedingungen zu Individuen einer gametogenen Generation (Gametomononten). Diese Gametomononten sind genau wie bei den Coccidien von zweierlei Art, nämlich entweder Oogonien, von denen sich ein jedes in toto zu einem Makrogameten entwickelt oder Antheridien, die durch einen Vermehrungsvorgang eine Mehrzahl von Mikrogameten liefern.

4) Die Bildung der Makrogameten (Fig. 223 H_1, I_1, *K*).

Die nun folgende Darstellung bezieht sich in der Hauptsache auf Laverania malariae (= Haemomenas praecox).

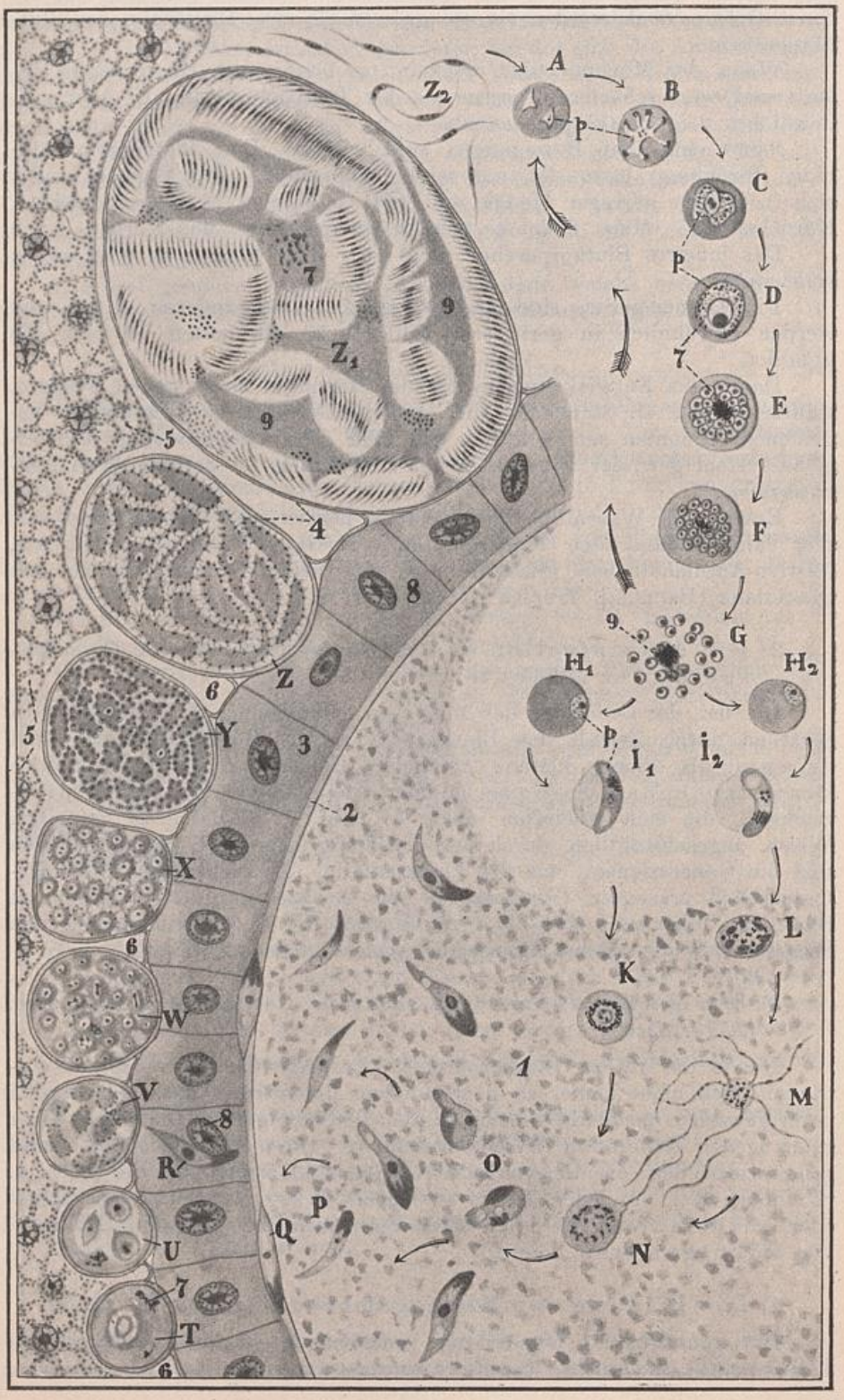

A
B
C
D
E
F
G
Z_2
Z_1
H_1
H_2
i_1
i_2
K
L
M
N
O
P
Q
R
U
T
V
W
X
Y
Z
1
2
3
4
5
6
7
8
9

Fig. 223. **Entwickelungscyclus der Malaria-Parasiten des Menschen.** Schematische Darstellung, combinirt nach den Beobachtungen und Abbildungen von GOLGI 1889, LABBÉ 1894 und GRASSI 1900. *A* bis *G*. Die Figuren *A* bis *G* repräsentiren den ungeschlechtlichen Fortpflanzungscyclus des Parasiten (Mononten) innerhalb des menschlichen Körpers resp. seiner rothen Blutkörperchen. Als Typus ist gewählt **Haemamoeba laverani, varietas tertiana = Plasmodium vivax** GRASSI. Die Abbildungen nach LABBÉ 1894. *I* bis Z_2 Die Figuren *I* bis Z_2 beziehen sich auf **Laverania malariae** GRASSI. Ihnen liegen die Abbildungen zu Grunde, die GRASSI 1900 veröffentlicht hat. Sie stellen den durch einen geschlechtlichen Vorgang (totale Karyogamie) eingeleiteten Vermehrungsprocess des Malariaparasiten (Amphionten) innerhalb der Stechmücke Anopheles dar, mit Ausnahme des Stadiums I, das noch im Blute des Menschen vorkommt. (Der Buchstabe *S* ist aus Versehen übergangen worden.) *A, B, C, D, E, F* Wachsthum und Fortpflanzung (Sporulation, Conitomie) der Parasiten (Mononten) innerhalb der rothen Blutkörperchen. *G* Zerfall des Blutkörperchens, Freiwerden der Gymnosporen, zeitlich zusammenfallend mit einem Fieberanfall. Die Gymnosporen inficiren entweder wieder (gefiederte Pfeile) neue Blutkörperchen, wo sie den nämlichen Entwickelungs- und Vermehrungsprocess wiederholen (was sehr viele Male geschehen kann), oder sie werden, in Blutkörperchen eindringend, zu sich geschlechtlich als Mikro- und Makrogameten differenzirenden Elementen. Bei **Laverania malariae** nehmen sie dabei zunächst die Gestalt von Halbmonden I_1, I_2 an. Mit dem Blute beim Stechen und Saugen von Anopheles in den Darm dieser Stechmücke übergeführt, entwickeln sich die einen Halbmonde direct zu Makrogameten (*K*), die andern runden sich ab (*L*) und liefern eine Anzahl fadenförmiger, schlängelnd sich bewegender Mikrogameten (*M*). Im Magen von Anopheles findet dann sofort die Karyogamie (Befruchtung) zwischen einem Makrogameten und einem Mikrogameten statt (*N*). Die daraus resultirende Zygocyte nimmt eine gestreckt spindelförmige Gestalt (Würmchen) an (*O, P*) und dringt in die Epithelwand des Darmes ein und durch diese in die vom Fettkörper, den Geschlechtsdrüsen etc. theilweise erfüllte Leibeshöhle hinaus, wobei sie sich abrundet und von der ausgestülpten Tunica elastico-muscularis des Darmes wie von einer Cystenmembran umhüllt wird (*T*). Die Figuren *U, V, W, X, Y, Z* zeigen das Wachsthum dieser Amphionten, die Processe der Kernvermehrung und der Bildung der fadenförmigen Gymnosporen. Letztere treten aus den Hüllen der reifen Zygocyten (Amphionten) aus, gelangen in die Leibeshöhle, von da in die Speicheldrüsen (Z_2 Sporozoiten der Speicheldrüsen) und von da beim Stich mit dem giftigen Speichel in das Blut des Menschen. Hier dringen sie in Blutkörperchen ein, werden amöboid und bilden (*A*) den Ausgangspunkt einer neuen Reihe ungeschlechtlich durch Conitomie sich fortpflanzender Generationen von Mononten. Für alle Einzeldarstellungen gültige Bezeichnungen: *p* Malariaparasit, *1* Darminhalt (Blut des Menschen) der Mücke in Verdauung, *2* Cuticula des Darmepithels der Mücke, *3* Darmepithelzellen, *4* Tunica elastico-muscularis des Darmepithels, um die Zygocyten eine Art Cystenhülle bildend, *5* Fettkörper, *6* Lacunen der Leibeshöhle, *7* Pigment, *8* Kern der Darmepithelzellen, *9* Restkörper (meist das Pigment enthaltend).

Bei Laverania nehmen diejenigen in rothe Blutkörperchen eindringenden Gymnosporen von Mononten, die zu Oogonien resp. zu Makrogameten werden, frühzeitig eine von der Form der gewöhnlichen Mononten abweichende Gestalt an. Sie werden halbmondförmig: diese Halbmonde wurden früher für Degenerationsproducte gehalten. Es ist festgestellt, dass sie sich im Knochenmark ausbilden, wo übrigens gleichzeitig auch gewöhnliche Mononten zur Entwickelung gelangen. In diesen halbmondförmigen Oogonien ist das Pigment meistens rings um den Kern angeordnet, anstatt durch den Körper zerstreut zu sein.

Die Oogonien entwickeln sich nur im Darm der Stechmücken der Gattung Anopheles weiter, in den sie zusammen mit den sie einschliessenden rothen Blutkörperchen gelangen. Nur die gametogenen Mononten, nicht aber auch die gewöhnlichen, entwickeln sich im Darm von Anopheles weiter.

Sie runden sich ab und fallen aus dem Blutkörperchen heraus. Es wurde ferner das Austreten von Chromatinkörperchen beobachtet, deren Deutung als Reductionskörper nahe genug lag. (Nach SCHAUDINN machen die Makrogameten der Malariaparasiten der Vögel einen ganz entsprechenden Reifungsprocess, wie bei den Coccidien durch, sie runden

sich kugelig ab, wobei ein Theil der Kernsubstanz [das Karyosoma] ausgestossen wird. Wenn diese Vorgänge sich abgespielt haben, so ist das Oogonium zu dem reifen, befruchtungsfähigen Makrogameten geworden.)

Die Oogonien der beiden anderen Malariaparasiten des Menschen unterscheiden sich in ihrer Form weniger auffällig von der der gewöhnlichen Mononten. Sie werden grösser als die Blutkörperchen (bis 2- oder 3 mal so gross). Die Pigmentkörnchen zeigen lebhaftere Bewegungen als bei den gewöhnlichen Mononten.

5) Die Bildung der Mikrogameten (Fig. 223 H_2, I_2, L, M).

Wie bei der Entwickelung der Makrogameten runden sich die auf diesen Stadien von den halbmondförmigen Oogonien nicht zu unterscheidenden Antheridien von Laverania malariae, in den Darm von Anopheles gelangt, ab und fallen aus dem Blutkörperchen hinaus in die vom Insect aufgesaugte Blutflüssigkeit. Inzwischen hat (schon im menschlichen Körper) die directe Theilung des Antheridiumkernes begonnen. Sie führt zur Bildung einer geringen Anzahl (4 bis 6, selten 7) von Kernen, die an die Oberfläche rücken, sich, umhüllt von einer ganz dünnen Protoplasmaschicht, ausserordentlich in die Länge strecken, sich sodann zu bewegen beginnen und sich schliesslich als fadenförmige Mikrogameten loslösen, um lebhaft durch die Blutflüssigkeit zu schwimmen. Sie lassen einen kleinen, die Pigmentkörper enthaltenden Restkörper zurück. Bei ihrer Bildung wurde ebenfalls der Austritt von Tröpfchen chromatischer Substanz aus den Antheridien beobachtet.

6) Die Mikrogameten (Fig. 223 M—N).

Die reifen, befruchtungsfähigen Mikrogameten sind langgestreckte, unter schlängelnder Bewegung energisch schwimmende Fäden, die fast ausschliesslich aus Chromatin bestehen. Von den Mikrogameten der Coccidien unterscheiden sie sich hauptsächlich durch das Fehlen der Geisseln.

7) Die totale Karyogamie der Gameten (Fig. 223 N).

An dem reifen von Mikrogameten umschwärmten Mikrogameten bildet sich ein Empfängnisshügel. Der erste Mikrogamet, der diesen berührt, bleibt haften und dringt in den Makrogameten ein. Sein Kern verschmilzt mit dem des letzteren zum Synkaryon. Weitere Mikrogameten, wenn sie auch mit dem Makrogameten in Berührung kommen, werden nicht an- und nicht aufgenommen.

Die Karyogamie (im Darm der Mücke) erfolgt wahrscheinlich auf den Reiz hin, welcher durch die Abkühlung ausgeübt wird, die das Blut beim Verlassen des Warmblüters erleidet. Schaudinn constatirte, dass die Gameten von Proteosoma (Malariaparasit der Vögel) auch auf dem abgekühlten Objectträger bald zur Copulation schreiten.

8) Die Entwickelung der Zygote zum Amphionten (Fig. 223 O, P, Q, R, T).

Während die Zygote bei den Coccidien sofort, nachdem der Mikrogamet eingedrungen ist, durch Bildung einer Cystenhülle zu einer äusserlich ruhenden Cystozygote wird, gestalten sich die Verhältnisse bei den Hämospori-

dien der Malaria wesentlich anders. Erstens bleiben die Zygoten vorläufig nackt (Gymnozygoten), zweitens geben sie ihre Kugelgestalt auf und werden zuerst kaulquappen- oder cercarienförmig und schliesslich gestreckt-spindelförmig; und drittens werden sie beweglich.

Diese nackten Zygoten wurden als Würmchen bezeichnet. Sie enthalten meist eine Vacuole. In mancher Beziehung erinnern sie in ihrer Gestalt an die Gymnosporen von Coccidien. Die eine Hälfte des Körpers ist etwas dicker als die andere; die dickere endigt mit einer Spitze, die dünnere abgerundet. Länge bis im Maximum 20 μ.

Die würmchenförmigen Zygoten bewegen sich in der im Magen von Anopheles enthaltenen menschlichen Blutflüssigkeit vorwärts. Man sieht sie sich krümmen, sich strecken und unvollständig rotiren.

Sie dringen in das Darmepithel der Mücke ein und durchsetzen es bis zu dessen Tunica elastico-muscularis, in der sie sich, zur Ruhe kommend, einnisten. Diese Tunica elastico-muscularis bildet um die

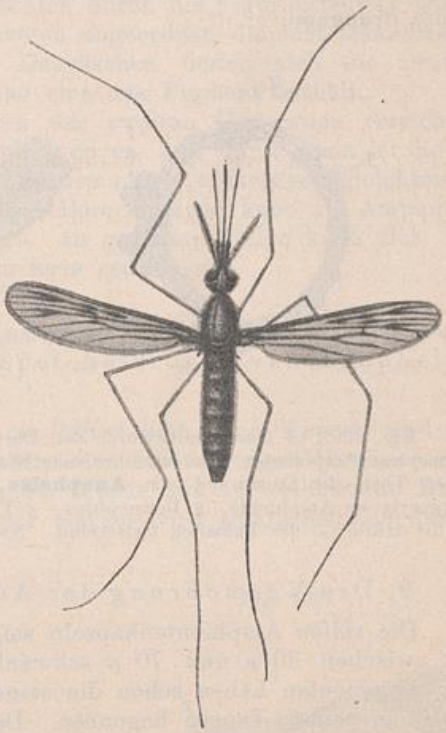


Fig. 224. **Anopheles claviger** FABR. Länge (incl. Mundwerkzeuge) 8—11 mm. Nach GRASSI 1900.

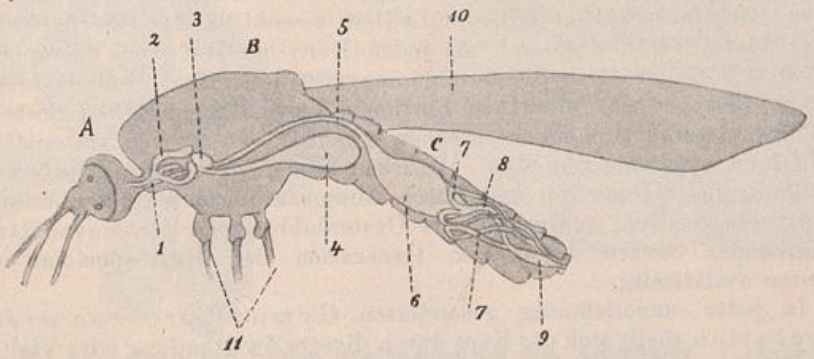


Fig. 225. Schematischer Längsschnitt durch **Anopheles**, um die Lage der Eingeweide zu zeigen. *A* Kopf, *B* Thorax, *C* Abdomen, *1* Oesophagus, *2* Speicheldrüsen, *3* accessorische Saugblase, *4* Hauptsaugblase, *5* Hals (Eingangskanal) des Magens, *6* erweiterter Theil des Magens, *7* MALPIGHI'sche Gefässe, *8* Enddarm, *9* Rectum. *10* Flügel, *11* Beine. Nach GRASSI 1900.

sich abrundenden und nunmehr rasch wachsenden Zygoten eine Cystenhülle, die also in diesem Falle nicht vom Parasiten selbst gebildet wird. An der Darmwand wird der so gebildete Amphiont immer grösser, anfänglich hebt er sich wie ein Buckel oder Knötchen ab. Wenn er dann sehr gross wird, ragt er wie eine deutlich abgeschnürte oder kurz gestielte Beere in die umgebende, vom Fettkörper und vom Ovarium erfüllte Leibeshöhle vor (Fig. 226) nicht selten das Ovarium etwas zur Seite drängend.

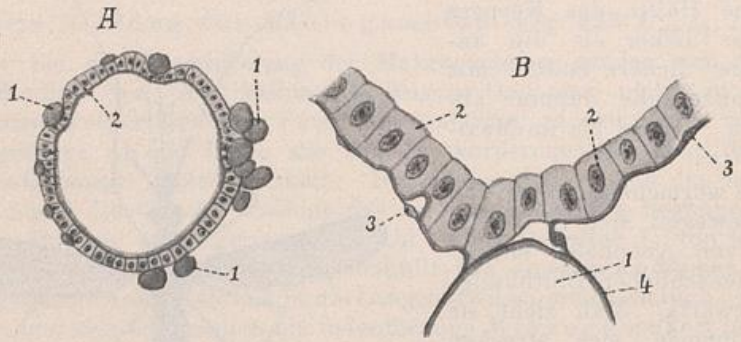


Fig. 226. *A* Querschnitt durch den Darm von **Anopheles. Malariaparasiten,** Zygocyten (Amphionten) auf verschiedenen Stadien der Entwickelung. *B* Schnitt durch einen Theil der Darmwand von **Anopheles**, bei stärkerer Vergrösserung. *1* Parasit (Zygocyte = Amphiont), *2* Darmepithel, *3* Tunica elastico-muscularis des Darmes, sich in die Hülle (*4*) des Parasiten fortsetzend. Nach GRASSI 1900.

9) Die Vermehrung der Amphionten (Fig. 223 T—Z_1).

Die reifen Amphiontenkapseln zeigen eine sehr verschiedene Grösse, die zwischen 30 μ und 70 μ schwankt. Während des Heranwachsens der Amphionten haben schon die seine Vermehrung vorbereitenden Vorgänge in seinem Innern begonnen. Der ursprünglich einzige Kern theilt sich zu oft wiederholten Malen, und zwar amitotisch. Die directe Kerntheilung ist entweder eine Zweitheilung oder eine Drei-, Vier- bis Vieltheilung. Es entstehen so überaus zahlreiche, immer kleiner werdende Kerne, die das Protoplasma des Amphionten bevölkern. Zu einer gewissen Periode zerklüftet sich der Zellleib sowohl an der Oberfläche wie in der Tiefe derart, dass sich um jeden Kern ein Hof von Protoplasma sondert. Doch ist diese Sonderung eine unvollständige, und es bleiben vielfach zwischen den einzelnen Portionen Verbindungsbrücken bestehen. Die Protoplasmaportionen entsprechen offenbar den Sporen erster Generation der Coccidienamphionten. Während aber diese letzteren Sporen sich vollständig individualisiren und durch Ausscheidung von Cystenhüllen zu Cystosporen werden, unterbleibt die Cystenbildung an den unvollständig abgegrenzten Sporen der ersten Generation der Hämosporidien-Amphionten vollständig.

In jeder unvollständig gesonderten Gymnospore der ersten Generation theilt sich der Kern durch directe Zweitheilung oder Vieltheilung. Die so gebildeten winzig kleinen Kerne finden sich bald an der Oberfläche der die Gymnosporen darstellenden Plasmaportionen, von denen eine das Pigment enthält, das sich von den Makrogameten her erhalten hat. Wenn die definitive Zahl der Kerne gebildet ist, grenzt sich an der Oberfläche einer jeden Plasmaportion um jeden Kern ein winziges Häufchen hel-

leren Plasmas ab. Diese Häufchen isoliren sich als Gymnosporen der zweiten Generation von der centralen, als Restkörper zurückbleibenden Plasmamasse. Die Gymnosporen strecken sich in die Länge und werden schliesslich lang-fadenförmig. In jeder sich verlängernden Gymnospore findet sich der anfänglich rundliche Kern in der Mitte der Länge. Auch er streckt sich sodann in die Länge.

Diese fadenförmigen Gymnosporen sind in der Amphiontenkapsel in eigenthümlicher Weise, die am besten durch die Figur erläutert wird, zu gestreckten und gewundenen Paketen angeordnet, die fast mäandrisch verschlungen erscheinen können. Dazwischen finden sich die protoplasmatischen Restmassen, von denen eine das Pigment enthält.

Die fadenförmigen Gymnosporen der zweiten Generation erreichen eine Länge von 14 μ, bei einer Dicke von ca. 1 μ. Ihr Plasma ist dicht, lichtbrechend, homogen. Sämmtliche Fadensporen entwickeln sich gleichzeitig und reifen gleichzeitig. Nach Grassi's Berechnungen kann ein Amphiont bis gegen 10000 Fadensporen liefern. In gewissen Fällen kann sich die Zahl aber auch bis auf wenige Hunderte reduciren.

10) Das Schicksal der Fadensporen der Amphionten. Ihr Eindringen in die Speicheldrüsen von Anopheles (Fig. 228).

Wenn der Amphiont reif ist, so öffnet sich seine Kapsel, und es treten mit den Restmassen die zahlreichen fadenförmigen Gymnosporen aus der Kapsel in die Leibeshöhle der Mücke aus, in welcher die Blutflüssigkeit circulirt. Das Platzen der Kapsel wird wahrscheinlich durch Quellen der Restmassen bewirkt.

Fig. 227.

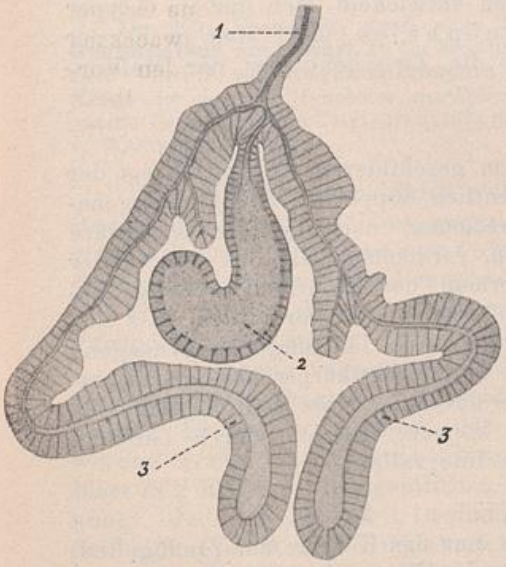


Fig. 228.

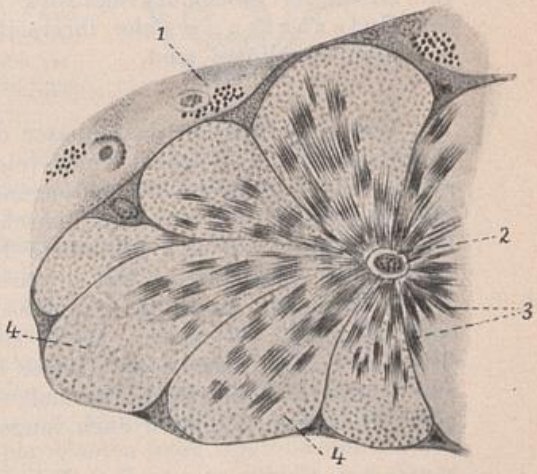


Fig. 227. **Eine der beiden Speicheldrüsen von Anopheles.** *1* Ausführungsgang, *2* mittlerer Drüsenschlauch, *3* paarige Drüsenschläuche. Nach Grassi 1900.

Fig. 228. **Theil eines Schnittes durch den dorsalen Drüsenschlauch einer Speicheldrüse von Anopheles,** welcher fadenförmige Gymnosporen enthält. *1* Fettkörper, *2* innere Cuticula des Drüsenganges, *3* Fadensporen, *4* Drüsensecret in den Drüsenzellen. Es findet sich auch Secret mit Fadensporen im centralen Lumen. Nach Grassi 1900.

Die Fadensporen zeigen schlängelnde Bewegungen; sie vermögen sich auch S-förmig oder ringförmig zu krümmen. Wahrscheinlich vermögen sie sich auch activ fortzubewegen, doch wurde dies nicht sicher beobachtet. Sie breiten sich mit dem circulirenden Blute überall in der Leibeshöhle der Stechmücke aus. Schliesslich sammeln sich alle um ihre Speicheldrüsen (Fig. 227) an und dringen in dieselben ein. In den Speicheldrüsen trifft man die Fadensporen sowohl in dem noch in den Drüsenzellen enthaltenen als auch schon in dem in den Hohlraum der Drüsengänge entleerten Secrete an (Fig. 228).

Das Eindringen der Fadensporen in das Secret der Speicheldrüsen ist wahrscheinlich auf eine chemotaktische Wirkung desselben zurückzuführen.

11) Uebertragung der Fadensporen auf den Menschen.

Wenn ein infizirter Anopheles einen Menschen sticht, so gelangen die Fadensporen mit dem Secret der Speicheldrüsen in das Blut des Menschen. Hier dringen sie jedenfalls in die rothen Blutkörperchen ein und werden zu den kleinen amöboiden Blutzellenparasiten (erste Generation der Mononten), von denen wir bei der Darstellung ausgegangen sind. Der Entwickelungscyclus der Krankheitserreger der Malaria ist damit geschlossen. Immerhin muss bemerkt werden, dass das Eindringen der Fadensporen in die Blutkörperchen und ihre Umwandlung zu jungen Mononten nicht direct beobachtet wurde.

Die Malariainfection gesunder Menschen durch den Stich inficirter Anopheles ist experimentell bewiesen und ebenso die Infection gesunder Anopheles durch das Saugen des Blutes malariakranker Menschen.

Die Malariaparasiten des Menschen entwickeln sich nur im Körper von Arten der Stechmückengattung Anopheles, nicht aber im Körper der Culexarten, welche ihrerseits die Zwischenträger der Malariaparasiten der Vögel sind.

Grassi vermuthet, dass ausser dem geschilderten Zeugungskreis der Malariaparasiten (Wechsel einer [eigentlich doppelten] Amphiontengeneration mit mehreren Monontengenerationen) noch andere secundäre Zeugungskreise, und zwar im Menschen, vorkommen, die den Anfang der Incubationsperiode und bestimmte Formen der Malariaerkrankung (Recidive mit langen Intervallen) erklären würden. Er vermuthet, dass sich die Fadensporen im Blute des Menschen durch Theilung oder Knospung oder Conitomie vermehren, bevor sie in die Blutkörperchen eindringen. (Erste Zeit der Incubation.) Ferner vermuthet er, dass sich die Oogonien und Antheridien als solche vermehren können, vielleicht durch Theilung oder Knospung (Recidive nach langen Intervallen).

Die Malariaparasiten finden sich nur im Körper der (geflügelten) Imagines der Stechmücken, niemals in den Eiern, Larven oder Puppen.

Die Malariaparasiten Plasmodium vivax und Laverania malariae vollenden ihren Zeugungskreis im Körper der Anopheles bei einer constanten Temperatur von 28 bis 30° C. in ca. 8 Tagen. Bei niederer Temperatur dauert die Entwickelung länger. Bei einer Temperatur unter

17° liefern die Antheridien im Blute von Anopheles niemals Mikrogameten, während schon bei einer Temperatur von 18 bis 20° zahlreiche Antheridien in Mikrogameten zerfallen. Diese Thatsachen werfen Licht auf die bekannte Verbreitung der Malaria. Die Krankheitserreger der Quartana entwickeln sich bei einer Temperatur von 30° im Körper von Anopheles nicht mehr, wohl aber noch bei einer Temperatur von 16,5°.

IV. Myxosporidia.

Die Fortpflanzungsverhältnisse der Myxosporidien (Gurley 1894, Thélohan 1895, Doflein 1898), deren Zellleib mehrere bis viele Kerne eingelagert enthält, weichen sehr stark von denen der bisher behandelten Sporozoen ab, so sehr, dass man neuerdings die Myxosporidien (zusammen mit den noch ungenügend erforschten Sarkosporidien) als Neosporidien den übrigen Sporozoen (Gregariniden, Coccidiiden und Hämosporidien) gegenüberstellt, die zu der Unterklasse der Telosporidia vereinigt werden. Der Körper der Myxosporidien giebt bei der Sporenbildung seine selbständige Existenz nicht auf, sondern er vegetirt und wächst weiter. Wir wählen als Typus die Myxoboliden (Fig. 230 u. 231).

Es sind dies Fischparasiten, welche in Form von Cysten, die bei gewissen Arten im völlig herangewachsenen Zustand eine ansehnliche Grösse erreichen, in den verschiedensten Geweben ihrer Wirthe schmarotzen.

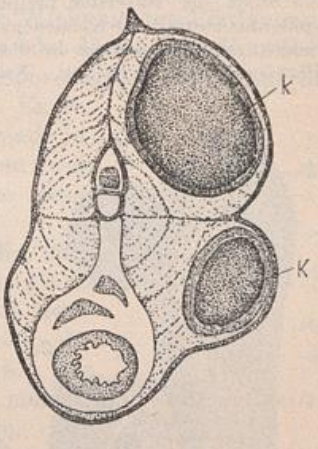


Fig. 229. Querschnitt durch einen Stichling, **Gasterosteus aculeatus.** In der Musculatur sind zwei Cysten (*k*) von **Glugea microspora** getroffen. (Glugea ist eine mit Myxobolus ziemlich nahe verwandte Gattung.) Nach Thélohan 1894 (1895) aus v. Wasielewski 1896.

Um je einen Kern bilden sich, oft schon in frühen Wachsthumsstadien des Myxosporidiums, gegen das übrige Entoplasma deutlich abgegrenzte Kugeln, die „Pansporoblasten" oder Sporoblasten der ersten Generation. Jeder solche Pansporoblast erzeugt 2 Sporen (Disporeen). (Bei anderen Myxosporidien werden 4 und mehr Sporen in je einem Pansporoblasten erzeugt [Polysporeen]).

Der Vorgang verläuft folgendermaassen. Der erste Kern des Pansporoblasten theilt sich in 2 Tochterkerne, diese theilen sich wieder, bis 8 oder 10 Kerne innerhalb der Kugel vorhanden sind. Von diesen werden 2 als Restkerne eliminirt. Dann theilt sich der Pansporoblast in 2 Kugeln, die eigentlichen Sporoblasten (oder Sporoblasten 2. Ordnung). Jeder Sporoblast 2. Ordnung erhält 3 Kerne zugetheilt, von denen der eine (der Amöboidkeimkern) sich wieder theilt. Die beiden anderen sollen Polkapselkerne heissen.

In jedem Sporoblasten (2. Ordnung) theilt sich auch das Protoplasma wiederum und zwar in 3 Portionen, eine Portion, welche jenen schon getheilten oder sich bald theilenden Kern, den Amöboidkeimkern enthält, das ist der Amöboidkeim selbst, und zwei andere Portionen mit je einem

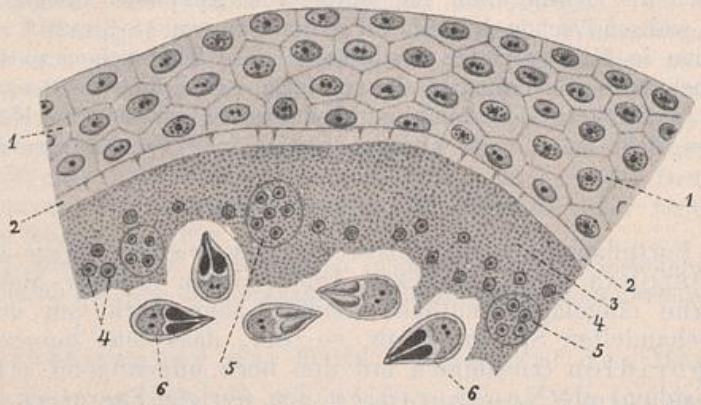


Fig. 230. **Myxosoma dujardini** THÉL. Der Parasit schmarotzt in den Kiemen der Fische **Scardinius erythrophthalmus** und **Leuciscus rutilus**, wo er an den Kiemenblättchen weisse, schmale, oft verästelte und unregelmässige Tumoren bildet, die bis zu 1 mm und 1,5 mm lang werden. Die Figur zeigt bei sehr starker Vergrösserung ein Stück der äussersten peripheren Zone der Cyste, die unmittelbar an die Kiemenepidermis anstösst. *1* Kiemenepidermis, *2* äussere homogene und hyaline (ektoplasmatische) Schicht des Cytoplasmas des Parasiten, *3* innere körnige Protoplasmamasse, *4* Kerne, *5* Pansporoblasten, *6* Sporen. Nach THÉLOHAN 1894.

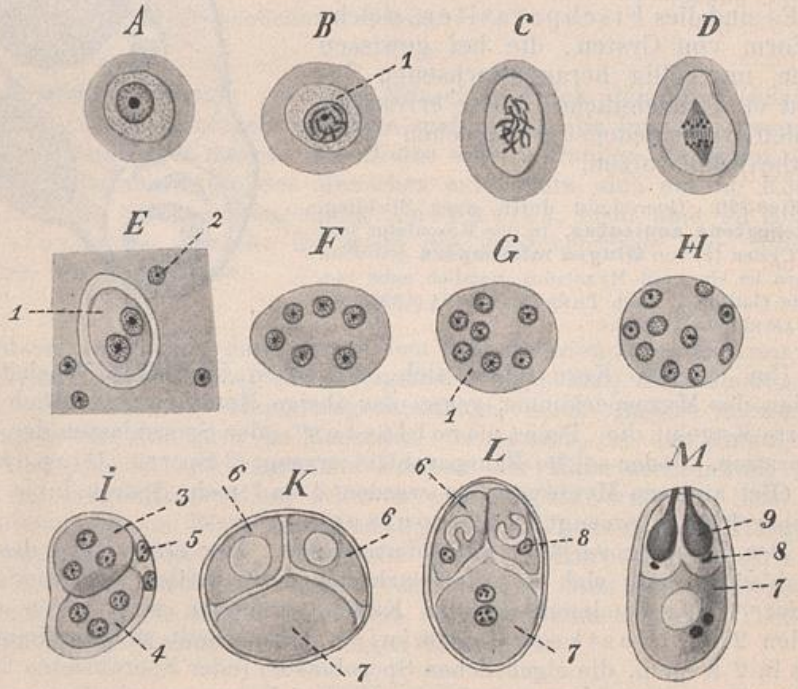


Fig. 231. Aufeinander folgende Stadien der **Sporenentwickelung von Myxosporidien.** ***E*** und ***K*** beziehen sich auf **Myxobolus pfeifferi** THÉL.; die übrigen Einzelbilder auf **Myxobolus ellipsoides** THÉL. ***A*** Im vielkernigen Protoplasma des Mutterthieres (M. ellipsoides schmarotzt im Bindegewebe von **Tinca vulgaris**) sondert sich eine kleine Portion Protoplasma ab, die einen Kern umschliesst und sich mit einer dünnen Membran umgiebt. Eine solche Portion heisst Pansporoblast. ***B*** Die Chromatinsubstanz des Pansporoblastenkernes ordnet sich zu Fäden an. ***C*** Die Kernmembran ist verschwunden, die chromatische Kernsubstanz im Knäuelstadium. ***D*** Mitose des Kernes.

E Kerntheilung vollendet, Pansporoblast isolirt, in der Nachbarschaft Kerne (*2*) des umgebenden Protoplasmas. *F*, *G*, *H* Fortschreitende Kernvermehrung, sechs, sieben, zehn Kerne. *I* Der Pansporoblast hat sich in zwei Kugeln getheilt, die eigentlichen Sporoblasten. Jeder Sporoblast erhält 3 Kerne, zwei Kerne werden ausgestossen (*5*). *K* Ein einzelner Sporoblast. Das Protoplasma des Sporoblasten hat sich in 3 Theile getheilt, zwei davon (*6*) werden die Polkapseln, der dritte (*7*) die Spore (Amöboidkeim) liefern. *L* Fortgeschritteneres Stadium der Sporenbildung; das Sporenprotoplasma (der Amöboidkeim) enthält 2 Kerne. *M* Ausgebildete Spore mit den 2 Polkapseln (*9*) und den dazu gehörigen Kernen (*8*). *1* Pansporoblast (Sporoblast der ersten Generation), *2* Kerne im umgebenden Protoplasma des Mutterthieres, *3*, *4* die beiden durch Theilung des Pansporoblasten entstandenen Sporoblasten (der zweiten Generation), *5* ausgestossene Kerne innerhalb der Pansporoblastenhülle, *6* Bildungszellen der Polkapseln, *7* Spore, Amöboidkeim, *8* Kerne der Bildungszellen der Polkapseln, *9* Polkapseln. *K*, *L*, *M* Vergr. $^{1500}/_{1}$. Länge der Spore 12—14 μ, Breite 9—11 μ. Nach THÉLOHAN 1894/95.

Polkapselkern, aus welchen die sogenannten Polkapseln werden. Es sind diese Polkapseln eigenthümliche Gebilde, die der Spore gewöhnlich an einem Pole aufsitzen und ganz das Aussehen von Nesselkapseln haben (vergl. auch Fig. 48). Sie enthalten in ihrem Innern einen spiralig aufgerollten Faden, welcher unter dem Einflusse gewisser äusserer Agentien ausgeschleudert wird. So werden sie beispielsweise ausgeschleudert, wenn die Sporen in den Darm neuer Wirthe gelangen und der Wirkung der Verdauungssäfte derselben ausgesetzt werden. Die Polkapseln dürften als Fixationsapparate aufgefasst werden können, welche die Spore an der Darmwand des Wirthes befestigen (damit sie nicht mit den Excrementen aus dem Darm entleert wird), während inzwischen der Amöboidkeim aus der sich öffnenden zweiklappigen Sporenschale auskriechen und die Neuinfection bewirken kann.

In gewissen Fällen (z. B. Ceratomyxa, Fig. 232) wird in einem Myxosporidium nur ein einziger Pansporoblast erzeugt. Von diesem werden 2 Restkerne ausgestossen, und diese sind die einzigen, die sich im Plasma des Myxosporidiums finden. Sie degeneriren bald, und mit ihnen geht der mütterliche Körper nach der Sporenbildung zu Grunde. Der einzige Sporoblast erzeugt 2 Sporen, eine jede mit 2 Polkapseln und dem Amöboidkeim.

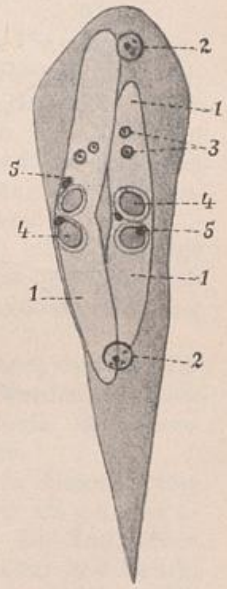


Fig. 232. **Ceratomyxa inaequalis** DOFL. Länge 20 bis 40 μ. Aus der Gallenblase des Fisches **Crenilabrus.** Eine dispore Myxosporidienform. *1* Die beiden Sporen, *2* die beiden Restkerne (Reductionskerne), *3* die Sporenkerne (Kerne der zukünftigen Amöboidkeime), *4* Polkapseln, *5* Kerne der Bildungszellen der Polkapseln. Nach DOFLEIN 1898.

Die Vermehrung der meisten Myxosporidien, bei welcher sich der vielkernige Plasmaleib des Mutterthieres lange Zeit forterhält, ist eine derartige, dass für sie noch am besten die Bezeichnung endogene Sporenbildung passen würde.

D. Die Fortpflanzungsverhältnisse der Volvociden.

Obschon die Volvociden zu den pflanzlichen Flagellaten (mit holophytischer Ernährungsweise) gehören, so sind doch die Verhältnisse ihrer Coloniebildung und Fortpflanzung von so hervorragender Be-

deutung auch für die Auffassung des Metazoenkörpers, seiner Entwickelung und Fortpflanzung, dass sie hier besprochen werden sollen.

Das Endglied der Volvocidenreihe: Volvox würden wir in der That, wenn wir es nämlich zu den Thieren rechnen dürften, als eine Zwischenform zwischen Protozoen und Metazoen betrachten müssen.

Wir wählen die sechs Gattungen Gonium, Pandorina, Stephanosphaera, Eudorina, Volvox und Pleodorina, bei welchen sich die Verhältnisse progressiv compliciren.

Die Volvociden sind freischwimmende Flagellatencolonien. Die einzelnen Individuen sind in eine gemeinsam von ihnen ausgeschiedene Gallerte eingebettet und mit 2 Flagellen ausgerüstet, die über die Oberfläche der Gallerthülle in das umgebende Wasser vorragen und zur Locomotion der Colonie dienen. Jedes Individuum enthält 1) einen Kern, 2) ein Stigma, 3) zwei contractile Vacuolen und 4) einen Chlorophyllkörper (Chromatophor), der ein oder 2 Pyrenoide (Bildungskörperchen, Vorstufen von Stärke) umschliesst. Jedes Pyrenoid ist innerhalb des Chromatophors noch von einer besonderen Stärkehülle umgeben.

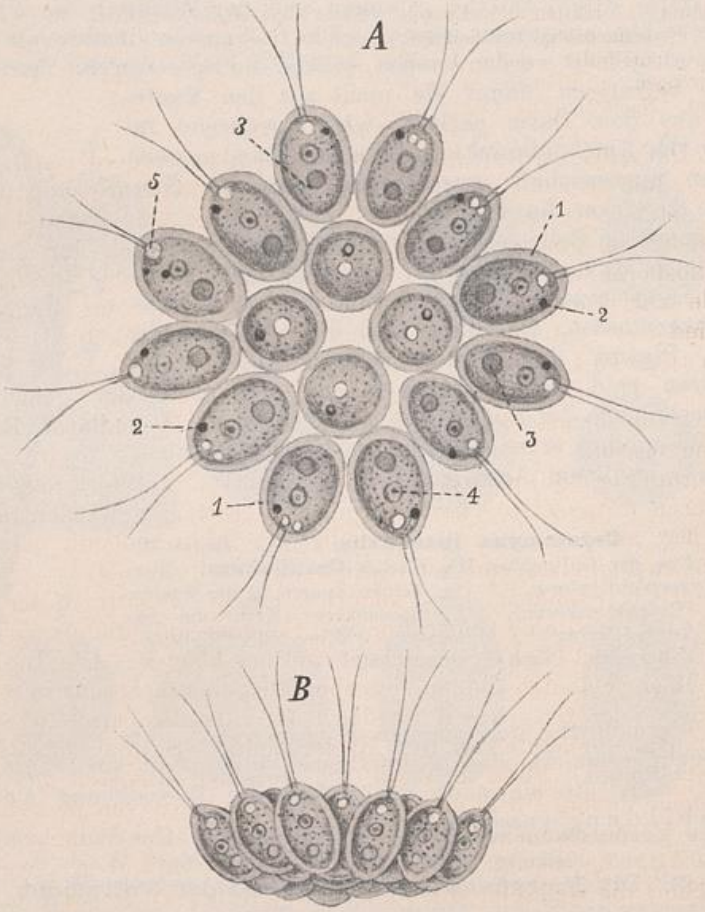


Fig. 233. **Gonium pectorale** Ehrbg. Täfelchenförmige Colonie von 16 Individuen. Seitenlänge der Colonie 60—70 μ. *A* Von der Fläche, *B* im Profil (von der schmalen Seite). *1* Hülle der Einzelthiere, *2* Stigma, *3* Stärkekorn, *4* Kern, *5* contractile Vacuole. Nach Stein 1878.

a) Gonium pectorale O. F. M. (Migula 1890). Die Colonie (Fig. 233 u. 234) hat die Gestalt eines Täfelchens und besteht aus 8—16 in einer Ebene angeordneten Individuen, die innerhalb der gemeinsamen Gallerthülle noch ihre besondere Gallerthülle haben. Die Geisseln treten alle auf der einen Fläche des Täfelchens hervor. Die Fortpflanzung geschieht in der Weise, dass sich alle Individuen gleichzeitig zu theilen beginnen, bis aus einem jeden durch fortgesetzte Theilung eine neue tafelförmige Tochtercolonie entstanden ist. Die Einzelhülle eines Individuums wird zu der gemeinsamen Hülle der aus ihm hervorgehenden Tochtercolonie. Dann schwärmen die Tochtercolonien aus der gemeinsamen Gallerthülle der Muttercolonie aus.

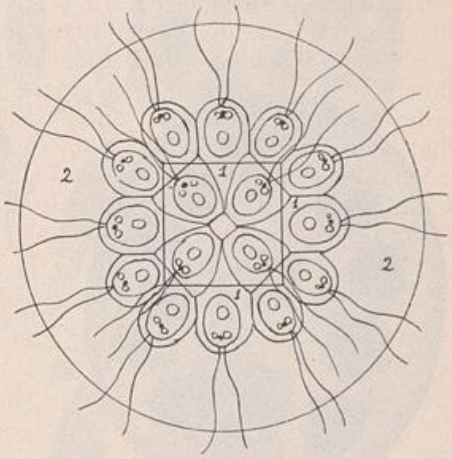


Fig. 234. **Gonium pectorale** Ehrbg. Umrisszeichnung. *1* Hüllen der Einzelindividuen, *2* gemeinsame, schleimige, wasserklare Colonialhülle, deren Lichtbrechungsvermögen mit dem des Wassers übereinstimmt. Nach Migula 1890.

Auch Dauercysten werden unter gewissen äusseren Umständen gebildet. Die Individuen einer Colonie scheiden unter Auflösung und Zerfall dieser letzteren eine Cystenhülle aus Cellulose ab. Gelangen solche Cysten wieder in günstige Verhältnisse, so theilt sich ihr Inhalt in vier Flagellosporen, welche, mit je 2 Flagellen sich ausrüstend, die berstende Cystenhülle verlassen und sich durch successive Theilung und Hüllenbildung wieder zu tafelförmigen Goniumcolonien entwickeln.

b) Pandorina morum Ehrbg. (Pringsheim 1869) bildet kugelige Colonien von 16—32 Individuen, die im Centrum der gemeinsamen Gallerthülle zusammenstossen und ihre Geisseln in radiärer Richtung hervortreten lassen.

Die Form (Fig. 235) pflanzt sich wie Gonium dadurch fort, dass alle Individuen durch fortgesetzte Theilung zu Tochtercolonien werden, die sich innerhalb der aufquellenden Gallerthülle der Muttercolonie mit ihren eigenen Hüllen umgeben und schliesslich davonschwärmen.

Gelegentlich, nachdem sich Pandorina längere Zeit in dieser Weise fortgepflanzt hat, tritt eine Generation von Colonien auf, die als gametogene (geschlechtliche) bezeichnet werden können. Die Individuen dieser Geschlechtscolonien theilen sich ebenfalls, aber meist nur in 8 Zellen, die zu ebenso vielen Gameten werden. Es entstehen also 16 oder 32, je nachdem, Gametenhaufen in der Muttercolonie. Sowohl diese letztere als die Gametenhaufen lösen sich auf, die einzelnen Gameten werden frei und schwimmen davon. Nun erfolgt die Copulation von je 2 Gameten, die mit ihren Vorderenden verschmelzen (Fig. 235 *B*). Das Verschmelzungsproduct, die Zygote, besitzt anfänglich 4 Geisseln; bald aber encystirt sie sich und verliert die Geisseln. Erst nach einer Ruheperiode (nach erfolgter Austrocknung) tritt die Zygote bei Eintritt günstiger Verhältnisse wieder aus der Cystenhülle hervor und theilt sich successive in 16 oder 32 Zellen, die eine gemeinsame Gallerthülle ausscheiden, Geisseln entwickeln etc., kurz, wieder eine junge Pandorinacolonie darstellen.

Es kommt also bei Pandorina neben der gewöhnlichen Fortpflanzung, die man als parthenogenetische bezeichnen kann, noch eine geschlechtliche Fortpflanzung vor. Die in den geschlechtlichen Colonien entstehenden Gameten, die zur Copulation bestimmt sind, zeichnen sich aber bei Pandorina noch nicht durch nennenswerthe Grössenunterschiede aus.

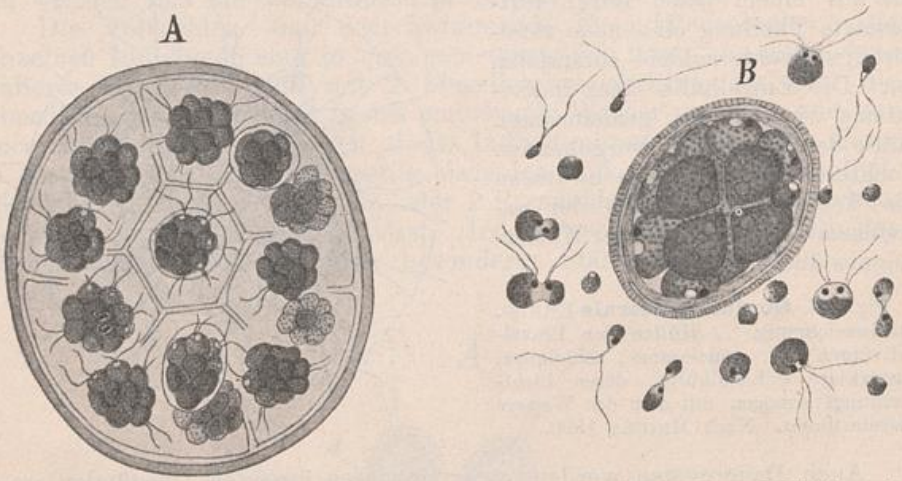


Fig. 235. **Pandorina morum** Ehrbg. *A* Eine Colonie, deren Individuen sich durch successive Theilung zu Flagellosporen entwickeln, die als Gameten zur Copulation (vielfach noch im Innern der Colonie) bestimmt sind. *B* Ein Haufen von durch successive Theilung eines Colonialindividuums entstandenen Gameten, umgeben von aus anderen Haufen frei gewordenen Gameten von z. Th. etwas verschiedener Grösse. Manche von ihnen in Copulation. Vergr. $^{480}/_{1}$. Nach Pringsheim 1869 (1870).

c) In allen wesentlichen Punkten übereinstimmend verläuft die Fortpflanzung bei Stephanosphaera pluvialis (Cohn 1852, Cohn und Wichura 1857, Hieronymus 1887), einer sehr schönen Volvocidenform (Fig. 236).

Die Colonie besteht aus 8 innerhalb der Colonialhülle zu einem äquatorialen Kranze angeordneten Individuen, deren Zellleib mit der Colonialhülle durch verästelte Fortsätze verbunden ist.

Bei der parthenogenetischen Fortpflanzung ziehen die Zellindividuen ihre Fortsätze ein, nehmen spitzkugelige, eiförmige oder auch spindelförmige Gestalt an, verlieren die Flagellen und theilen sich successive innerhalb der Colonialhülle in 2, 4 und 8 Abkömmlinge. Letztere ordnen sich wieder zu einem Kranze an. Wenn der Vorgang bei allen Zellindividuen derart, sozusagen schematisch, verläuft, so werden innerhalb der Colonialhülle 8 Kränze von je 8 Zellen gebildet, die ebenso viele junge Tochtercolonien darstellen. Doch kommen Unregelmässigkeiten und Abweichungen von diesem schematischen Verhalten häufig vor.

Zu gewissen Zeiten treten geschlechtliche (gametogene) Generationen von Stephanosphaera auf. Die 8 Zellindividuen einer gametogenen Colonie theilen sich mehr als dreimal hintereinander, so dass 16 oder mehr, bis 32, Sporen entstehen, welche Spindelgestalt annehmen und sich noch innerhalb der Colonialhülle mit je 2 Geisseln ausrüsten (Flagellosporen). Diese Flagellosporen sind als Isogameten zur Copulation bestimmt. Sie lösen sich von ihren Sporenhaufen los und es ent-

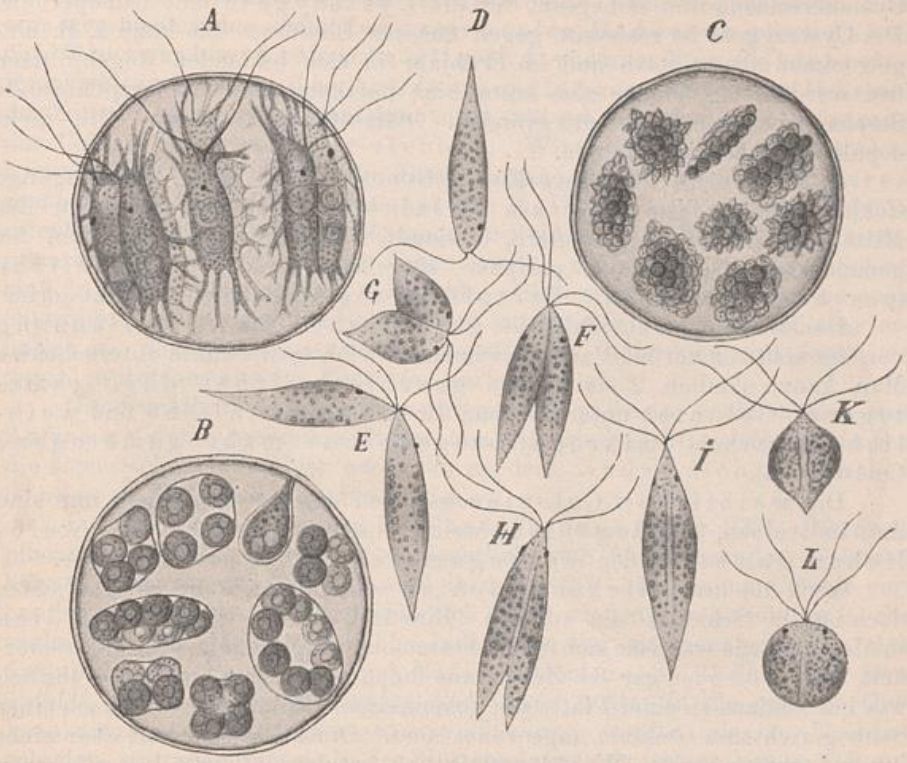


Fig. 236. **Stephanosphaera pluvialis** Cohn. *A* Eine kräftig entwickelte Colonie von 8 Individuen in Aequatorialansicht. Durchmesser der Colonie bis 60 μ. Die Individuen mit zahlreichen Haftfäden. *B* Eine Colonie, deren Individuen durch Theilung innerhalb der Muttercolonie Tochtercolonien bilden. *C* Eine Colonie, deren ursprünglich 8 Individuen durch fortgesetzte Theilung Flagellosporen bilden, die als Gameten zur Copulation bestimmt sind. *D* bis *L* Gameten. *D* Uncopulirter Gamet. *E, F, G, H, I, K, L* Gameten in verschiedenen Stadien der Copulation. Dieselbe kann sich aber im Innern der Gallerte der Muttercolonie vollziehen. Die Gameten (*D* bis *L*) sind bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet. Nach G. Hieronymus 1887.

steht bald innerhalb der Colonialhülle ein Gewimmel und Getümmel von Geisselgameten. Die Copulation von je 2 Isogameten erfolgt entweder schon im Inneren der Colonialhülle oder im freien Wasser, letzteres nachdem die Isogameten unter Platzen und Verflüssigung der Colonialhülle ausgeschwärmt sind.

Im ersteren Falle wurde constatirt, dass die einem und demselben Sporenhaufen entstammenden Gameten, die von einem und demselben Individuum der Stephanosphaeracolonie abstammen, nicht copuliren, sondern nur 2 Gameten, die von verschiedenen Individuen der Colonie abstammen. Im letzteren Falle wird die Copulation wohl in der Regel zwischen zwei Gameten erfolgen, die von verschiedenen Colonien herrühren.

Bei der Copulation verwickeln sich 2 Isogameten mit ihren Flagellen, verkleben miteinander an ihrem hyalinen, spitzen, ungefärbten Vorderende, legen sich sodann mit ihrer Bauchseite (wenn man die Seite, wo das Stigma liegt, als Rückenseite bezeichnet) aneinander und verschmelzen allmählich vollständig miteinander. Die so gebildete, anfänglich noch spindelförmige Zygote, die noch einige Zeit an ihren 4 Geisseln zu erkennen ist, rundet sich ab, verliert sodann die Geisseln, umgiebt sich mit einer

Cystenmembran und es beginnt für die Cystozygote eine Ruheperiode. Die Cystozygote ist resistent gegen äussere Einflüsse. Sie kann z. B. eingetrocknet überwintern und im Frühjahr in sich bildenden Regenpfützen frei werden, um wieder eine erste, sich parthenogonetisch fortpflanzende Stephanosphaeracolonie zu gründen. Sämmtliche Gameten, die nicht copuliren, gehen zu Grunde.

d) Eudorina elegans Ehrb. (Goroschankin 1875). Die kugelige Colonie besteht fast immer aus 32 Individuen, die aber nicht in der Mitte zusammenstossen, sondern, in ziemlich ansehnlichen Abständen, der gemeinsamen Gallerthülle peripher eingelagert sind. Gewöhnliche (parthenogenetische) Fortpflanzung ähnlich wie bei Pandorina.

Daneben kommt ebenfalls die geschlechtliche Fortpflanzung vor, die sich von der bei Pandorina in einem wichtigen Punkte unterscheidet. Man kann nämlich 2 Arten von geschlechtlichen oder gametogenen Colonien unterscheiden, die man als männliche und weibliche bezeichnet (mikrogametogene und makrogametogene Colonien).

Die weiblichen Colonien gleichen den gewöhnlichen, nur sind ihre Individuen, die Oogonien, welche später zu ebenso vielen weiblichen Gameten oder Makrogameten werden, etwas grösser.

Auch die männlichen Colonien sehen aus wie die gewöhnlichen, doch ist ihr Schicksal ein anderes. Ihre Individuen, die Antheridien theilen sich, wie wenn sie sich zu Tochtercolonien entwickeln wollten, wiederholt, bis 16, 32 oder gar 64 Zellen aus ihnen entstanden sind, die, ähnlich wie bei Gonium, zu einer Platte mit gemeinsamer Gallerthülle und nach einer Seite gerichteten Geisseln angeordnet sind. Diese Platten sind aber nicht junge Tochtercolonien. Wohl lösen sie sich aus der Gallerthülle der Muttercolonie los und schwimmen umher. Wenn sie aber dabei auf eine weibliche Colonie stossen, deren Gallerthülle verschleimte, so bleiben sie an dieser hängen und lösen sich in die einzelnen Zellen auf, die wir jetzt als männliche Gameten oder Mikrogameten erkennen. Die Mikrogameten dringen in die Schleimhülle der weiblichen Colonie ein, und es kommt zur Copulation, indem ein Makrogamet mit einem viel kleineren Mikrogameten verschmilzt. Die so entstandenen Zygoten encystiren sich und entwickeln sich dann später jedenfalls wieder zu gewöhnlichen „parthenogenetischen" Eudorinacolonien.

e) Volvox (Klein 1889, 1890, Overton 1889). Typus: Volvox globator Ehrbg. (Fig. 237—239). Die Colonie ist ellipsoidisch bis kuglig und erreicht im erwachsenen Zustande einen Durchmesser von 0,6—0,8 mm. Die Individuenzahl ist eine ausserordentlich grosse und beträgt durchschnittlich etwa 10000. Sämmtliche Individuen bilden eine einschichtige Lage an der Oberfläche. Der Plasmaleib eines jeden Individuums ist von einer dicken Gallerthülle umgeben. Die dicht gedrängten Gallerthüllen der Individuen platten sich gegenseitig ab, und bei Behandlung mit geeigneten Reagentien lassen sich die sechseckigen Grenzen der einzelnen Hüllen nachweisen. Diese ganze Schicht ist aussen noch von einem gemeinsamen, membranartigen Gallertmantel überzogen, und der Binnenraum der Colonie ist mit flüssigerer Gallerte erfüllt. Die Plasmaleiber der einzelnen benachbarten Individuen stehen miteinander durch plasmatische Verbindungsfäden in Zusammenhang.

Bei der Bewegung rotirt die Colonie um die Hauptaxe und es geht immer der eine Pol, der vordere, voran. Die Stigmata finden sich bei allen Individuen an ihrer dem vorderen Pole zugekehrten Seite.

Die Fortpflanzung ist entweder eine parthenogenetische oder eine geschlechtliche. Von fundamentaler Bedeutung ist dabei die Thatsache, daß nicht alle Individuen der Colonie die Fähigkeit haben, die Art fortzupflanzen. Die grosse Mehrzahl der Zellen besitzen diese Fähigkeit nicht, sie gehen nach der Fortpflanzung der Colonie zu Grunde, sie sterben. Wir wollen diese unfruchtbaren Individuen, denen die Hauptaufgabe zufällt, die fruchtbaren ernähren zu helfen, als somatische Zellindividuen der Volvoxcolonie bezeichnen. Die fruchtbaren Individuen, welche die Art fortzupflanzen vermögen, d. h. aus denen wieder neue Colonien hervorgehen, sind in viel geringerer Zahl vorhanden. Sie vermögen zwar, da sie auch chlorophyllhaltig sind, ebenfalls selbst zu assimiliren, nebenbei aber erhalten sie noch Nahrung von den somatischen Individuen, mit denen sie durch protoplasmatische Ausläufer verbunden sind.

Die fruchtbaren Fortpflanzungsindividuen zeichnen sich von Anfang an durch besondere Grösse aus. Sie sind nicht regellos zwischen die somatischen Individuen zerstreut, sondern finden sich nur in der hinteren Hälfte der Colonie.

1) Parthenogenetische Fortpflanzung (Fig. 237). Die Fortpflanzungsindividuen der ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Colonien heissen Parthenogonidien. Es sind ihrer nur 20—35 in einer Colonie vorhanden, und von diesen entwickeln sich selbst wieder gewöhnlich nur 8. Sie verhalten sich genau wie alle Individuen der parthenogenetisch sich fortpflanzenden Pandorina- und Eudorinacolonien. Sie theilen sich fortgesetzt, wobei sie stark wachsen und immer weiter in die centrale Gallerte vorragen. Durch fortgesetzte Theilung werden sie zu Tochtercolonien, die noch innerhalb der Muttercolonie eine Grösse von ca. 0,2 mm erreichen. Dann treten sie durch einen Riss aus der Muttercolonie aus (wobei nur sie allein, nicht die Muttercolonie, activ betheiligt sind) und schwimmen als junge Volvoxcolonien davon.

2) Geschlechtliche Fortpflanzung (Fig. 238 u. 239). Die geschlechtlichen (gametogenen) Colonien von Volvox globator sind hermaphroditisch (monöcisch). Dabei entwickeln sich die männlichen Fortpflanzungsindividuen früher als die weiblichen (Proterandrie). Die Individuen der Volvoxcolonie, aus welchen durch fortgesetzte Theilung noch innerhalb der Colonie Haufen von Mikrogameten hervorgehen (diese Individuen können als Antheridien bezeichnet werden), haben ungefähr die Größe der Parthenogonidien. Es gelangen von ihnen gewöhnlich ca. 5 zur Entwickelung. Die aus ihnen entstehenden Mikrogametenhaufen sind bald tafelförmig, bald hohlkuglig und bestehen aus sehr vielen 5—6 μ langen Mikrogameten (selten unter 100, oft sehr viel mehr). Die Auflösung der Haufen in die einzelnen Mikrogameten geschieht entweder schon in der Muttercolonie, oder erst, nachdem die Haufen ausgeschwärmt sind. Die Mikrogameten (Fig. 239 *D*, *E*) haben einen schnabelförmigen Fortsatz, 2 Geisseln, ein gelblich-grünes Chromatophor, ein Stigma und 2 contractile Vacuolen.

In einer geschlechtlichen Colonie von Volvox globator giebt es etwa 30 weibliche geissellose Individuen (Oogonien), deren Zellenleiber sich direct, ohne Theilung, zu Makrogameten entwickeln. Wenn diese reif sind, so haben sie eine Durchschnittsgröße von 45—50 μ. Nach erfolgter Copulation mit einem Mikrogameten der eigenen oder einer fremden Colonie (Selbstbefruchtung oder Fremdbefruchtung) und nach dem Absterben der Muttercolonie entwickelt sich jede Zygote, die sich

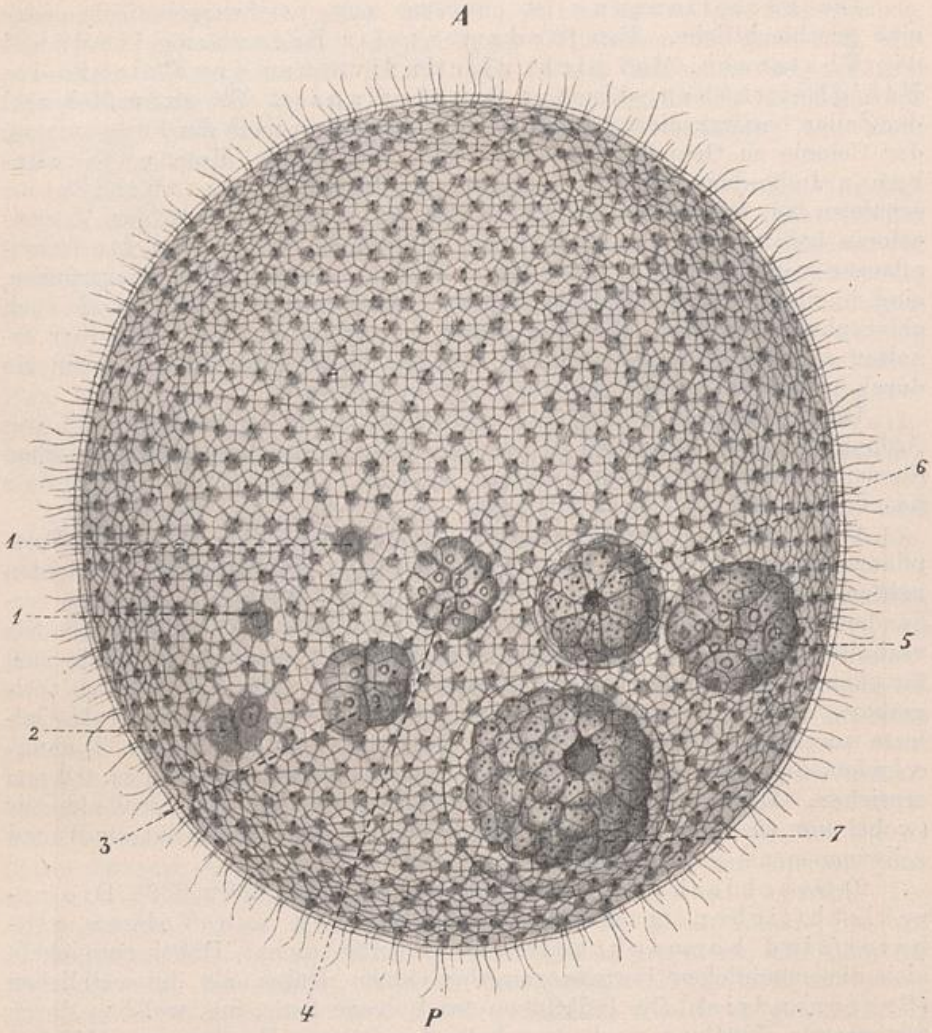


Fig. 237. **Volvox globator** Ehrbg. Durchmesser der Colonie 500—890 μ. Ungeschlechtliche Colonie, etwas schematisch. *1* bis *7* Parthenogonidien auf verschiedenen Stadien der Entwickelung. In Wirklichkeit kommen so verschiedene Stadien nicht gleichzeitig in einer und derselben Muttercolonie vor. *1* Noch ungetheilte Parthenogonidien, *2* zweigetheiltes Parthenogonidium, *3* Vier-Zellen-Stadium, *4* Acht-Zellen-Stadium, *5*, *6*, *7* weiter entwickelte Stadien. Nach den Angaben von Klein (1889, 1890) und Overton (1889) combinirte Originalfigur.

inzwischen mit einer doppelten Cystenhülle umgeben hat, durch successive Theilungen zu einer Tochtercolonie.

Die Tochtercolonien, die sich aus Zygoten entwickeln, sind wohl immer ungeschlechtlich. Dagegen können mehrere ungeschlechtliche, d. h. parthenogenetisch sich fortpflanzende, Generationen aufeinander folgen.

---

f) Auch bei der Gattung Pleodorina Shaw (californica Shaw 1894, illinoisensis Kofoid 1898) kommen zweierlei Zellindividuen in der Colonie vor, rein somatische (unfruchtbare) Individuen und Fort-

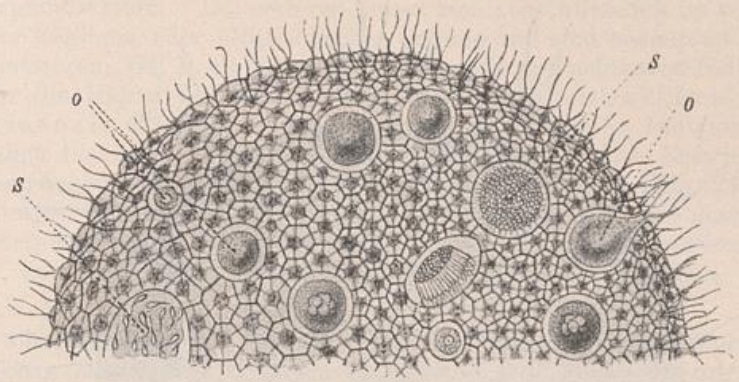


Fig. 238. **Volvox globator** EHRBG. Hinterer Theil einer geschlechtlichen, hermaphroditischen Colonie, nach CIENKOVSKY und BÜTSCHLI combinirt und etwas schematisirt. *S* Männliche Gameten (Spermatozoen), *O* weibliche Gameten (Eier). Durchmesser der Colonie 600—800 μ.

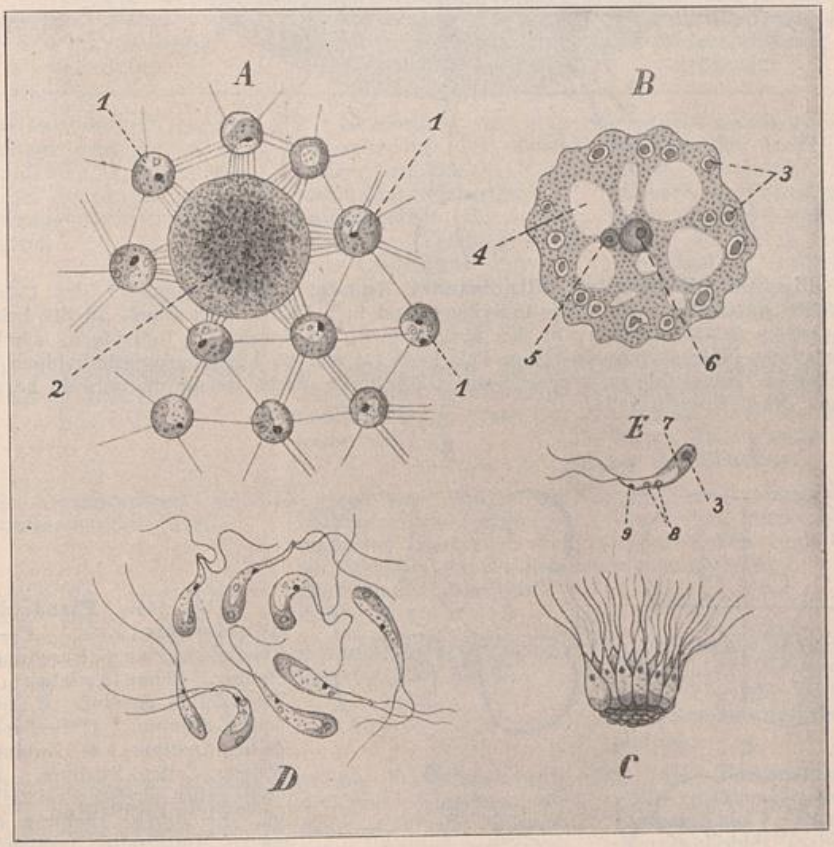


Fig. 239. **Volvox aureus** EHRBG. ***A*** Junge Eizelle (Oogonium), durch zahlreiche plasmatische Verbindungsfäden mit den benachbarten vegetativen (somatischen) Zellen zusammenhängend. ***B*** Eizelle nach dem Eintritt des Spermatozoon (Mikrogameten). ***C*** Ein zwei- unddreissigzelliges, ausgebildetes Mikrogametentäfelchen von der Seite. ***D*** Freie Mikrogameten. ***E*** Mikrogamet. ***A***, ***C*** Vergr. $^{572}/_{1}$, ***B*** $^{830}/_{1}$, ***D*** $^{685}/_{1}$, ***E*** $^{665}/_{1}$. *1* Somatische Individuen, *2* weibliches Fortpflanzungsindividuum (Oogonium, Ei). *3* Pyrenoid, *4* Vacuolen, *5* männlicher Vorkern, *6* weiblicher Vorkern, *7* Chlorophyll, *8* contractile Vacuolen, *9* Stigma. ***A***, ***C***, ***D*** Nach KLEIN 1889, ***B***, ***E*** nach OVERTON 1889. ***B*** bezieht sich auf V. globator.

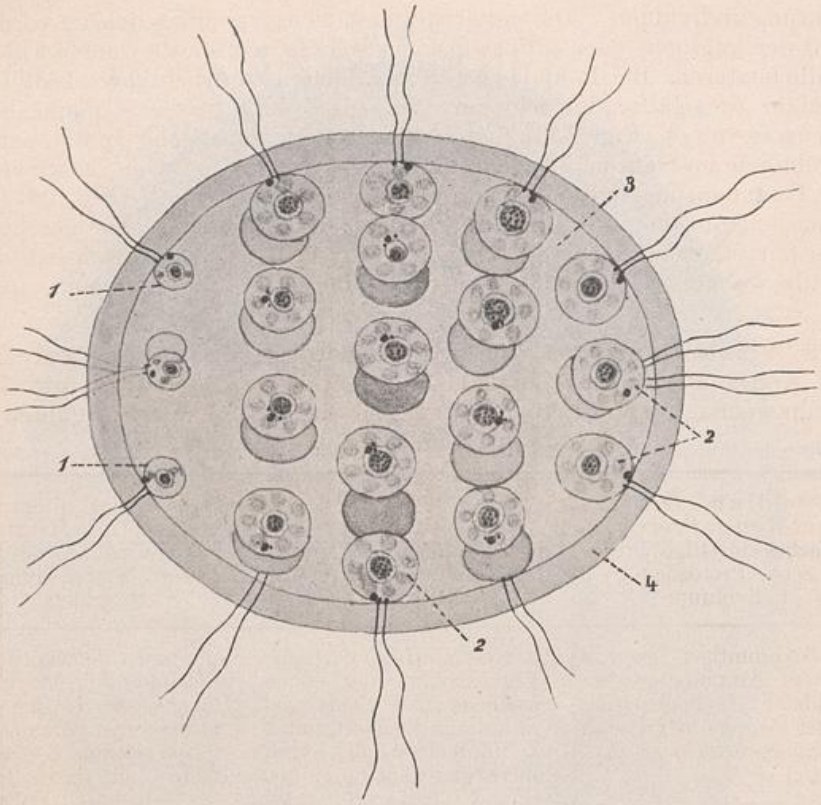


Fig. 240. **Pleodorina illinoisensis** KOFOID. Längsdurchmesser der Colonie 100—200 μ. Seitenansicht. Die Individuen sind in 5 Kreisen angeordnet. In den beiden Polarkreisen je 4 Individuen, in den übrigen je 8, im Ganzen 32 Individuen, nämlich 4 somatische (unfruchtbare) in einem Polarkreis (*1*) und 28 Fortpflanzungsindividuen (*2*), *3* gallertige Grundsubstanz, *4* gemeinsame Gallerthülle, durch welche die Geisseln hervortreten. Nach KOFOID 1898.

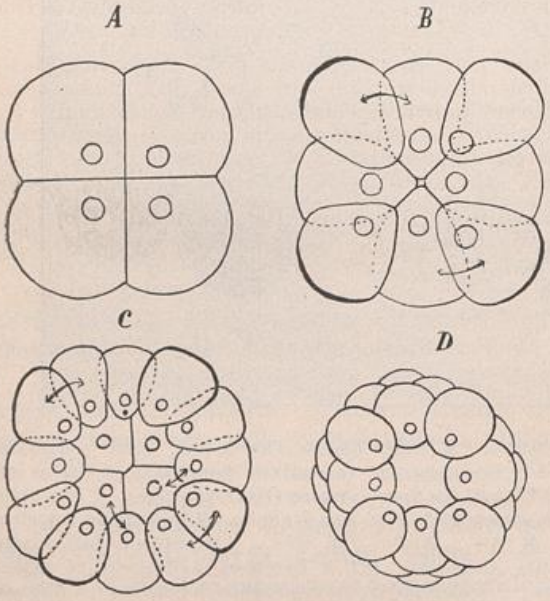


Fig. 241. **Pleodorina illinoisensis** KOF. ***A*** — ***D*** VierEntwickelungs-(Furchungs-) Stadien. Polare Ansichten. ***A*** Vier-Zellen-Stadium, ***B*** Acht-Zellen-Stadium, ***C*** Sechzehn-Zellen-Stadium, ***D*** Zweiunddreissig-Zellen-Stadium. Die Pfeile geben jeweilen zwei Zellen an, die durch Theilung aus einer Mutterzelle entstanden sind. Nach KOFOID 1898.

pflanzungsindividuen. Die ersteren finden sich ausschliesslich im vorderen Theil der kugligen oder ellipsoidischen Colonie und sind bedeutend kleiner als die letzteren. Bei P. californica bilden die unfruchtbaren Individuen ungefähr die Hälfte der 64 oder 128 Zellen enthaltenden Colonie, bei P. illinoisensis (Fig. 240) finden sich nur 4 somatische Individuen bei gewöhnlich im Ganzen 32 Zellindividuen der Colonie. Die Entwickelung der Fortpflanzungsindividuen durch successive Theilung (Fig. 241) zur neuen jungen Colonie erfolgt innerhalb der Muttercolonie. Die geschlechtliche Fortpflanzung ist bei Pleodorina noch nicht beobachtet worden. Contractile Vacuolen fehlen bei dieser Gattung den Zellindividuen.

E. Vergleichung des Zeugungskreises von Coccidium, Volvox und Aphis (Blattlaus). Letztere als Beispiel von Metazoen mit Generationswechsel zwischen parthenogenetisch und zweigeschlechtlich sich fortpflanzenden Generationen.

Coccidium, Darmzellenparasit. Einfaches einzelliges Protozoon, Protozoenindividuum	Volvox, Süsswasserbewohner. Coloniebildendes Phytoflagellat = Protophytencolonie	Blattlaus, Pflanzenschmarotzer, Metazoon (= Zellenstaat) aus der Arthropodenabtheilung der Hexapoda
Die Gesammtheit der von einem Amphionten gebildeten Gymnosporen. (Der Amphiont ist eine herangewachsene Zygote.)	Die Gesammtheit der eine Volvoxcolonie der ersten parthenogenetischen Generation zusammensetzenden Zellindividuen, die durch successive Theilung aus einer Cystozygote hervorgegangen sind.	Sämmtliche den Körper der Blattlaus der ersten parthenogenetisch sich fortpflanzenden Sommergeneration zusammensetzenden Zellen, die durch successive Theilung (Entwickelung) aus einem befruchteten Winterei hervorgegangen sind.
Die Gymnosporen zerstreuen sich.	Die Zellindividuen bleiben durch eine gemeinsame Gallerthülle zu einer Colonie vereinigt.	Die Zellen bleiben eng verbunden und bilden zusammen den Metazoenkörper (Zellenstaat = Körper der Blattlaus).
Alle Gymnosporen sind untereinander gleich.	Es giebt zwei Arten von Zellindividuen, sterile (somatische) Individuen und fruchtbare Individuen (Fortpflanzungsindividuen).	Es giebt zwei Hauptsorten von Zellen, sterile (somatische) Zellen und Fortpflanzungszellen.
	Die somatischen Individuen untereinander gleich.	Die somatischen Individuen in Folge von Arbeitstheilung hochgradig verschieden (Gewebe- und Organbildung).
Alle Gymnosporen können zu vermehrungsfähigen Mononten werden, ohne Intervention eines Geschlechtsactes.	Nur die Fortpflanzungsindividuen (Parthenogonidien) sind zur Vermehrung befähigt, und zwar ohne vorhergehende Karyogamie.	Nur die Fortpflanzungszellen (parthenogenetische Eier) sind zur Vermehrung (Entwickelung) befähigt, und zwar ohne vorhergehende Befruchtung.
Die Vermehrung des Mononten (Monogonie) geschieht durch Zerfalltheilung (Conitomie).	Die Vermehrung der Parthenogonidien geschieht durch fortgesetzte Zweitheilung.	Die Vermehrung der parthenogenetischen Eier geschieht durch fortgesetzte Zweitheilung und heisst Entwickelung.

Coccidium, Darmzellenparasit. Einfaches einzelliges Protozoon, Protozoenindividuum	Volvox, Süsswasserbewohner. Coloniebildendes Phytoflagellat = Protophytencolonie	Blattlaus, Pflanzenschmarotzer, Metazoon (= Zellenstaat) aus der Arthropodenabtheilung der Hexapoda
Die Vermehrung durch Monogonie dient zur Ausbreitung des Parasiten über die Darmwand des Wirthes.	Die parthenogenetische Fortpflanzung dient zur Ausnutzung günstiger Saisonverhältnisse.	Die parthenogenetische Fortpflanzung dient zur ausgiebigen Ausnutzung günstiger Saisonverhältnisse, besonders auch zur Ausbreitung über die Triebe einer und derselben oder benachbarter Pflanzen.
Bei der Vermehrung der Mononten wird eine neue Generation gleichartiger Gymnosporen gebildet, die sich zerstreuen und wiederum zu Mononten werden.	Bei der Vermehrung der Parthenogonidien wird eine neue parthenogenetisch sich fortpflanzende Generation von Colonien gebildet.	Bei der Entwickelung der unbefruchteten Eier wird eine neue Generation von parthenogenetisch sich fortpflanzenden Blattläusen (Zellenstaaten) gebildet.
Die sich durch Monogonie fortpflanzenden Generationen wiederholen sich.	Die sich parthenogenetisch fortpflanzenden Generationen von Volvoxcolonien wiederholen sich.	Die sich parthenogenetisch fortpflanzenden Blattlausgenerationen wiederholen sich.
Es entsteht schliesslich eine gametogene Generation, bestehend aus drei Arten von Mononten:	Es entsteht schliesslich eine gametogene (geschlechtliche) Generation von Volvoxcolonien, welche bestehen aus:	Es entsteht schliesslich eine Blattlausgeneration, deren Individuen bestehen aus:
1) gewöhnlichen Mononten.	1) sterilen Individuen.	1) somatischen Zellen.
2) Oogonien.	2) Oogonien.	2) Oocyten. (Ihre Ansammlung heisst weibliche Gonade, Ovarium, Eierstock.)
3) Antheridien.	3) Antheridien.	3) Spermatocyten. (Ihre Ansammlung heisst männliche Gonade, Testis, Hode.)
	Oogonien und Antheridien in einer und derselben Colonie vereinigt (hermaphroditische Colonie, Volvox globator) oder Oogonien und Antheridien auf verschiedene (weibliche und männliche) Colonien vertheilt. (Diese Trennung der Geschlechter kommt bei Volvox aureus vor.)	Ovarien (Oocytenhaufen) und Hoden (Spermatocytenhaufen) auf verschiedene Blattlausindividuen (Weibchen und Männchen) vertheilt. (Trennung der Geschlechter.)
Aus je einem Oogonium wird unter Reifungserscheinungen ein befruchtungsfähiger Makrogamet.	Aus je einem Oogonium wird ein reifer, befruchtungsfähiger Makrogamet. (Reifungserscheinungen unbekannt.)	Aus je einer Oocyte wird unter Reifungserscheinungen (Ausstossung der Reductionskörperchen) eine reife, befruchtungsfähige Eizelle.

Coccidium, Darmzellenparasit. Einfaches einzelliges Protozoon, Protozoenindividuum	Volvox, Süsswasserbewohner. Coloniebildendes Phytoflagellat = Protophytencolonie	Blattlaus, Pflanzenschmarotzer, Metazoon (= Zellenstaat) aus der Arthropodenabtheilung der Hexapoda
Aus je einem Antheridium entstehen durch Conitomie (Zerfalltheilung) mehrere, bewegliche, mit Geisseln ausgerüstete, befruchtungsfähige Mikrogameten.	Aus je einem Antheridium entsteht durch wiederholte Zweitheilung eine Anzahl beweglicher, mit Geisseln ausgerüsteter, befruchtungsfähiger Mikrogameten.	Aus je einer Spermatocyte entsteht durch wiederholte Zweitheilung eine Anzahl beweglicher, Geisseln tragender, befruchtungsfähiger Spermatozoen.
Je ein Makrogamet verschmilzt mit nur einem Mikrogameten, wobei auch die beiden Kerne verschmelzen (Karyogamie, Copulation, Befruchtung).	Je ein Makrogamet verschmilzt mit nur einem Mikrogameten, auch die beiden Kerne verschmelzen (Karyogamie, Copulation, Befruchtung).	Je ein befruchtungsfähiges Ei verschmilzt mit nur einem Spermatozoon, wobei Eikern und Samenkern verschmelzen (Befruchtung).
Das Product der Verschmelzung ist eine Zygote, die, indem sie sich encystirt, als Cystozygote gegen äussere Einflüsse widerstandskräftig ist, eintrocknen kann und zur Infection neuer Wirthe dient.	Das Product der Befruchtung ist eine resistente Cystozygote, die eintrocknen, den Winter überdauern und im Frühjahr wieder aufleben kann.	Das Product der Befruchtung ist das befruchtete Ei, das als Dauerei oder Winterei sich mit einer resistenten Eimembran umgiebt und überwintert, um im Frühjahr frisch knospende Blätter und Blüthenknospen zu inficiren.
Aus der Zygote wird im Darm des neuen Wirthes ein Amphiont, der sich durch Conitomie vermehrt (Amphigonie). Die so entstehenden Gymnosporen werden zu einer ersten Generation von Mononten.	Aus der Zygote wird durch fortgesetzte Theilung eine neue Volvoxcolonie, einer ersten sich parthenogenetisch fortpflanzenden Sommergeneration angehörig.	Aus den befruchteten Wintereiern entwickeln sich im Frühjahr durch fortgesetzte Theilung die Individuen der ersten, sich parthenogenetisch fortpflanzenden Sommergeneration, welche auf den jungen Pflanzentrieben leben.
Der Zeugungskreis ist geschlossen.	Der Zeugungskreis ist geschlossen.	Der Zeugungskreis ist geschlossen.

XIV. Ueber vorübergehende oder dauernde Verbindung oder Verschmelzung von Protozoenindividuen (Bildung von Colonien und Associationen, Plastogamie, Karyogamie, Conjugation und Copulation).

Die Erscheinungen, von denen in diesem Kapitel die Rede ist, sind von sehr verschiedenartiger morphologischer und physiologischer Bedeutung. Wir können sie in folgende drei Hauptgruppen eintheilen:

A. Verbindung von zwei oder mehr Protozoenindividuen derselben Art, ohne nennenswerthe Verschmelzung ihres Protoplasmas und ohne Verschmelzung ihrer Kerne. Bildung von Colonien und Associationen.

B. Vorübergehende oder dauernde Verbindung von zwei oder mehr getrennten Protozoenindividuen einer und derselben Art unter Ver-