

Ueber die

Conjugation der Infusorien.

Von

Richard Hertwig.

(Mit 4 Tafeln.)

Über die

Conjugation der Infusorien

Richard Hertwig

1878

Verlag von G. Fischer, Jena

Einleitung.

Durch die Untersuchung von Seeigeleiern, bei welchen durch Einwirkung von Chloral der Abschluss der inneren Befruchtungsvorgänge verhindert worden war, sowie durch die Beobachtung, dass auch im unbefruchteten Ei der Eikern ein wenn auch beschränktes Maass von Theilungsfähigkeit unter Umständen gewinnen kann, war ich zu der Anschauung gekommen, dass zwischen Ei- und Sperma-Kern kein principieller Unterschied in der histologischen Zusammensetzung vorhanden ist, dass die Bestandtheile, welche dem Spermakern zukommen, chromatische Substanz oder Nuclein und achromatische Substanz oder Paranuclein, auch im Eikern nicht fehlen. Das Wesentliche der Befruchtung besteht nicht darin, dass ein Kern — oder um es allgemeiner auszudrücken — ein Befruchtungskörper mit einer specifischen Constitution, welche man die männliche nennen könnte, dem Ei eingepft wird; es genügt vielmehr, dass der befruchtende Kern in einer anderen Zelle entstanden ist. Dieser Anschauung zu Folge können die Kerne der Geschlechtszellen nicht die Ursache oder die Träger der geschlechtlichen Differenzirung sein; letztere vielmehr muss aus anderweitigen mehr nebensächlichen Momenten erklärt werden, dass nämlich die Eier die Aufgabe übernommen haben, das für jede Entwicklung nöthige Bildungsmaterial zu liefern und in Folge dessen gross und unbeweglich geworden sind, während die Spermatozoen umgekehrt geringe Grösse mit grosser Beweglichkeit verbinden, weil sie dafür zu sorgen haben, dass die Geschlechtszellen zum Zweck der Befruchtung sich treffen.

Diese auch von anderen Forschern getheilte Auffassungsweise führt zu bestimmten Consequenzen in der Beurtheilung des Zellenlebens. Wenn zur Erklärung der geschlechtlichen Differenzirung nicht ein bestimmter Zellentheil, sondern nur die gesammte Zelle herangezogen werden kann, so ist von vornherein die Möglichkeit ausgeschlossen, dass sich im Rahmen einer einzigen Zelle die Sonderung in männliche und weibliche Eigenschaften vollzogen hat; die Annahme, dass es hermaphrodite Zellen giebt, hat dann keine Berechtigung mehr, und so kommt denn auch eine von Engelmann und meinem Bruder fast gleichzeitig ausgesprochene, auch von mir lange Zeit getheilte Auffassung in Wegfall, dass die Infusorien solche hermaphrodite Zellen seien, dass ihr Hauptkern als weibliches Element, ihr Nebenkern als männlicher Theil gedeutet werden müsse.

Die hier kurz skizzirten Erwägungen liessen mir eine eigene Untersuchung der Infusorien und ihrer Copulationserscheinungen wünschenswerth erscheinen, zumal als mir die schönen Untersuchungen von Maupas sowohl in der vorläufigen Mittheilung als auch in dem von Bütschli gegebenen Referat unbekannt geblieben waren. Ich benutzte daher die Gelegenheit, als sich in den Zuchtgläsern des Münchener zoologischen Instituts grosse Mengen von *Paramecium Aurelia* entwickelten und auch bald in Copulation übergingen, und legte in regelmässigen Zeiträumen reiches Untersuchungsmaterial in Picrinessigsäure, Chromsäure und Chromosmiumsäure ein. Bei der Wahl der ersten beiden Reagentien war für mich der Gesichtspunkt maassgebend, dass sie die am meisten gebräuchlichen Reagentien bei der Erforschung von Kernstructuren sind. Picrinessigsäure mit darauffolgender Färbung in Boraxcarmin hatte mir und meinem Bruder vornehmlich bei der Untersuchung der Seeigelleier gedient und war mir in seiner Wirkung auf Kernstructuren am besten bekannt. Ich habe sie daher auch in erster Linie benutzt, da ich mit der Untersuchung der Fortpflanzungserscheinungen noch den zweiten Gesichtspunkt verband, Klarheit über die feinere Structur der ruhenden und activen Haupt- und Nebenkern der Infusorien zu gewinnen.

Die in der Wärme eines Brutofens gefärbten *Parameccien* wurden bald schwächer bald stärker mit Salzsäure-Alkohol ausgezogen und entweder in Glycerin oder in Nelkenöl aufbewahrt. Letzteres hat vor dem Canadabalsam nicht nur den grossen Vorzug, dass die Faserung der

Spindeln deutlicher zu erkennen ist, sondern erleichtert auch die Untersuchung, weil es ein Drehen und Pressen des Objects jederzeit erlaubt. Ich muss Nelkenölpräparate auch noch aus einem weiteren Grunde empfehlen. Durch langes Liegen in Nelkenöl wird das Protoplasma, wie ich es schon früher bei Eiern in Erfahrung gebracht habe, spröde und splittert bei Druck oder bei kurzen mit der Präparirnadel ausgeführten Schlägen auf das Deckglas in viele Stücke. Durch Zertrümmern der Thiere kann man die Kerne und die aus ihnen hervorgegangenen Spindeln vollkommen isoliren und untersuchen, ohne dass anhaftendes Protoplasma das Bild trübe. Starke Aufhellung in Nelkenöl und Anwendung des Abbe'schen Beleuchtungsapparats sind ausserdem nöthig, um über die Vertheilung des Chromatins in den Kernspindeln und ihren Entwicklungsstadien Klarheit zu gewinnen. Denn gewöhnlich handelt es sich hier um so geringfügige Quantitäten, dass ich anfangs die vorbereitenden Stadien der Spindeln für achromatisch hielt.

Für die richtige Darstellung der achromatischen Kernfiguren ist das allzu sehr aufhellende Nelkenöl weniger geeignet und die Beobachtung in Glycerin oder Wasser vorzuziehen. Ich habe daher ein und dasselbe Präparat zuerst in Nelkenöl untersucht, dann zertrümmert, dann mit Alkohol ausgewaschen und schliesslich noch in Glycerin übertragen. Man gewinnt auf diesem Wege eine genaue Kenntniss auch der feinsten Kernstructuren, wie sie sonst gar nicht erreicht werden kann.

Selbstverständlich habe ich ab und zu auch lebende Thiere beobachtet und dabei die Dauer der Copulation bei einer Zimmertemperatur von 14--15° R auf 18—20 Stunden bestimmt. Für den Entscheid aller wichtigen Fragen ist die Beobachtungsweise aber nicht brauchbar. Wenn man die Kernspindeln sehen will, muss man die Infusorien so stark quetschen, dass ihre Lebensfähigkeit leidet. So werden manche normale Vorgänge, vor Allem der Austausch der Spindeln ganz unmöglich gemacht. Wir haben hier einen Fall vor uns, wo die Untersuchung des lebenden Thieres durch die damit verbundenen ungünstigen Existenzbedingungen viel unzuverlässiger ist, als Abtöden der einzelnen Stadien und Construction der Entwicklungsweise aus Combination der erhaltenen Bilder.

Auf den Tafeln I—III habe ich die wichtigsten Copulationsstadien abgebildet; ich habe dabei zumeist solche Copulae ausgewählt, bei denen

das eine Thier in der Entwicklung dem anderen etwas vorausgeeilt war, was im Allgemeinen seltener zutrifft. Maassgebend war hierbei für mich die Absicht, bei beschränktem Raum eine grössere Vollständigkeit der auf einander folgenden Stadien zu erzielen. Sämmtliche Figuren wurden bei Zeiss $\frac{1}{18}$ Ocular 2 mit Prisma gezeichnet, bei der Zusammenstellung der Tafel aber etwas verkleinert. Der Maassstab der Verkleinerung ist nicht für alle Figuren derselbe. Denn wenn auch bei *Paramaecium Aurelia* im Allgemeinen nur die kleineren Thiere copuliren, so sind doch die Dimensionen derselben nicht vollständig die gleichen, wie z. B. die Länge zwischen 0,1 und 0,13 Millimeter variirt. Im Interesse des Tafelarrangements habe ich die einzelnen Copulae annähernd auf dieselbe Grösse reducirt und dabei bald mehr bald minder verkleinert, indem ich nur die Grössenverhältnisse innerhalb einer Copula richtig wahrte. Ein derartiges Verfahren ist statthaft, da ein genaueres Studium lehrt, dass die geringfügigen Schwankungen in der Grösse, welche man beobachten kann, nach keiner Richtung hin von Wichtigkeit sind. Erstens sind sie nicht maassgebend für die Art, in welcher die Thiere sich zum Zweck der Copulation zusammenthuen. Denn wenn man auch häufig Paarlinge findet, bei denen der eine den anderen bedeutend an Grösse überragt, so sind doch ebenso häufig Päärchen, welche nur aus kleineren oder nur aus grösseren, unter sich gleichen Individuen bestehen. Zweitens kann man aus der Grösse der Copulae keinen Rückschluss auf die Dauer der Vereinigung machen. Grössere und kleinere Maasse ergeben sich sowohl auf frühen wie auf späten Stadien der Entwicklung, so dass man weder ein Wachstum noch eine Verkleinerung der Thiere während der Copulation nachweisen kann.

Bei den Figuren der Tafeln I—III habe ich das Verhalten der verschiedenen Kernsubstanzen möglichst genau berücksichtigt; da ich aber auf diesen, von den meisten früheren Beobachtern vernachlässigten Punkt grosses Gewicht legte, habe ich namentlich von den Veränderungen der Nebenkernkerne noch besonders genaue, auf Isolationspräparate sich stützende Einzeldarstellungen bei stärkerer Vergrösserung auf Tafel IV gegeben.

Nach dem Verhalten der Nebenkernkerne kann man im Verlauf der Copulation 4 Perioden abgrenzen; während der ersten Periode wandeln sich die Nebenkernkerne in Spindeln um; die zweite Periode umfasst die Theilungen der Nebenkernspindeln; die dritte Periode kann man die Be-

fruchtungsperiode nennen, da während ihr Nebenkernspindeln ausgetauscht werden; in die vierte Periode fällt endlich die Neuanlage der Haupt- und Nebenkerne. So ergeben sich für unsere Darstellung 4 Abschnitte, zu denen sich noch 3 weitere hinzugesellen. Ich halte es für zweckmässig, bevor wir die Veränderungen während der Copulation erörtern, einige Bemerkungen über den gewöhnlichen Bau der Paramaecien in einem besonderen Kapitel voranzustellen; ein zweites Kapitel möge über den äusseren Verlauf der Conjugation und die während der Conjugation erfolgenden Umgestaltungen der Thiere handeln, ein drittes über die Theilungen, welche der Copulation folgen und vorgehen. Die Angaben früherer Forscher werde ich im Anschluss an jeden Abschnitt in einer besonderen Literaturübersicht besprechen.

Ich werde mich bei letzterer vorwiegend auf die Arbeiten, welche seit Bütschli's und Balbiani's grundlegenden Untersuchungen erschienen sind, beschränken; rücksichtlich der älteren Literatur verweise ich auf die Bearbeitung, welche die Infusorien in Bronn, Classen und Ordnungen des Thierreichs durch Bütschli erfahren haben.

I. Bemerkungen zum Bau der Paramaecien.

Bei der Besprechung des Baues der Paramaecien beschränke ich mich auf die Theile, welche bei der Conjugation und Theilung hauptsächlich von Bedeutung sind, das sind die Kerne und das Cytostom.

Der Hauptkern (Nucleus der alten Autoren, Macronucleus Maupas', secundärer Kern Bütschli's) grenzt beim lebenden Thier unmittelbar an das Protoplasma und hat eine ovale Gestalt; in den meisten Reagentien schrumpft er etwas, so dass ein Zwischenraum zwischen ihm und dem Protoplasma entsteht; gleichzeitig verliert die Oberfläche ihr glattes Aussehen; Einkerbungen erstrecken sich mehr oder minder tief in das Innere hinein und zerlegen den Kern nicht selten in drei ungleich grosse Lappen (Taf. I Fig. 2) oder es werden an den Enden fingerförmige Fortsätze deutlich oder leisten- und ruffartige Vorsprünge. Derartige Unebenheiten in der oberflächlichen Begrenzung des Kerns sind natürliche

Structurverhältnisse desselben, wenn sie auch im frischen Zustand nicht beobachtet werden. Denn sie treten in gleichförmiger Weise bei der Anwendung der verschiedensten Reagentien auf und fehlen constant zu bestimmten Zeiten: während der späteren Stadien der Theilung und im Lauf der ersten Periode der Copulation.

Bei der Schrumpfung der Kerne wird auch eine deutliche, fast doppelt contourirte Kernmembran in dem Zwischenraum zwischen Kern und Protoplasma sichtbar, sie greift in die tieferen Einkerbungen des Kerns ein und folgt somit im Wesentlichen den Contouren desselben, auch wenn sie durch Reagentienwirkung abgehoben ist.

Die Substanz des Kerns ist in frischem Zustand fein granulirt, wird bei der Gerinnung etwas grobkörniger und färbt sich bekanntlich intensiv in Carmin. Carminpräparate ergeben somit das Bild einer rothen Masse mit einer feinkörnigen Zeichnung im Innern. Sprengt man durch Zertrümmern kleine Kernstücke ab und untersucht dieselben mit Oelimmersion, indem man im Abbe'schen Beleuchtungsapparat die Diaphragmen ausschaltet, so erblickt man grössere und kleinere rothe Granula von unregelmässiger vielfach zackiger Gestalt, welche nach Art eines Reticulums zusammengefügt sind. (Taf. IV Fig. 12.) Das Reticulum wird deutlicher, wenn man den Diaphragmenapparat wieder einschaltet, weil dann ungefärbt gebliebene Theile sichtbar werden. So habe ich die Vorstellung gewonnen, dass im Kern von Paramaecium und wohl auch von den übrigen Infusorien zweierlei geformte Substanzen enthalten sind, eine chromatische und eine achromatische, dass erstere ein engmaschiges Gerüst bildet, in dessen Masse feinste Chromatinkörnchen eingelagert sind, zusammengeballt zu grösseren und kleineren Granula. Ich habe nämlich bei gewissen pathologischen Entwicklungszuständen der Seeigeleier Kerne aufgefunden, welche den Infusorienkernen äusserst ähnlich waren und bei denen die geschilderte Structur unzweifelhaft festgestellt werden konnte. Ferner kann ich meine Auffassungsweise noch stützen durch Beobachtungen über die Art, in welcher sich die Hauptkerne bei der Conjugation der Paramaecien und — noch schöner zu sehen — bei der Conjugation der Stylonychien aus den Theilstücken der Nebenkerne entwickeln. Ich werde später darauf zurückkommen und begnüge mich hier mit der Bemerkung, dass die sogenannten Placenten zuerst runde fast gänzlich

achromatische Körper von schwammiger Structur sind, dass sich diese zu homogenen Kugeln verdichten, in denen erst später das Chromatin in äusserst feiner Vertheilung abgelagert wird.

Die Zusammensetzung aus zweierlei geformten Substanzen ist nun sehr viel leichter zu erweisen bei den Nebenkernen.

Die Paramaeciumart, welche mir zur Untersuchung diente, besitzt constant zwei Nebenkern, während bei allen übrigen Arten nur ein Nebekern vorhanden ist. Ich nenne sie Paramaecium Aurelia, indem ich mich der Namengebung anschliesse, welche Maupas eingeführt hat und die auch von Bütschli angenommen worden ist. Die Form ist demgemäss nicht identisch mit den Paramaecien, welche den Untersuchungen Balbiani's, Bütschli's, Gruber's und Plate's gedient haben; für diese würde Maupas zu folge der Name *P. caudatum* anzuwenden sein.

Die Nebenkern liegen meist dicht bei einander und dicht am Hauptkern, seltener als bei anderen Arten sind sie in eine Nische des letzteren eingeschlossen. Wenn sie sich vom Hauptkern und von einander entfernen, so hängt das wohl damit zusammen, dass die Thiere in Vorbereitung zur Theilung sind oder sich zur Conjugation anschicken.

Rücksichtlich der Structur ist als constant hervorzuheben, dass die Nebenkern kugelige oder ovale Bläschen sind, umschlossen von einer zarten Membran. Die eigentlichen Kernbestandtheile, das Chromatin und das Achromatin, sind dagegen sehr verschieden angeordnet. Am häufigsten habe ich beobachtet, dass im Kernbläschen ein Nucleolus lagert, welcher in Reagentien zu einem homogenen stark lichtbrechenden Körper gerinnt, dass ferner der Zwischenraum zwischen ihm und der Kernmembran von einer feinkörnigen Masse, einem Kernreticulum, ausgefüllt wird. Das Kernreticulum färbt sich gar nicht, der Nucleolus nicht so intensiv als man seinem compacten Gefüge nach erwarten sollte; ich halte es daher für wahrscheinlich, dass er ausser dem Chromatin auch noch Achromatin enthält, welches somit nicht völlig in das Kernreticulum aufgegangen wäre.

Sehr häufig liegt der Nucleolus stark excentrisch in einem Kernende, während das andere vom achromatischen Reticulum eingenommen wird; zugleich ist er nicht kugelig, sondern calottenförmig, indem die nach der

Kernmitte schauende Seite von einer planen Fläche begrenzt wird. Dazu kann dann kommen, dass die achromatische Substanz sich der Kernmembran dicht anfügt, ebenfalls homogen wird und eine Verdickung in der Kernwand bildet (Taf. IV Fig. 13).

In manchen Kernen ist ausser der begrenzenden Kernmembran nur noch eine geformte Structur zu erkennen, ein einfacher homogener Nucleolus oder ein grösserer nucleolusartiger Körper, welcher Gerüststructur besitzt. Ich glaube, dass in beiden Fällen chromatische und achromatische Substanz sich gegenseitig durchdrungen haben. Namentlich den letzteren Fall erkläre ich mir durch die Annahme, dass die feinsten Theile des chromatischen Nucleolus sich im achromatischen Netzwerk vertheilt haben. Die Vertheilung scheint mir vorbereitet zu werden durch Zustände des Nucleolus, wie ich sie häufiger aufgefunden habe. Sein Centrum war lichter, als wäre es von einer Vacuole eingenommen, oder er bestand aus mehreren um eine lichte Mitte gruppirten Körpern oder er war in feine Körnchen ganz zerfallen.

Zu den Veränderungen in der feineren Structur gesellen sich erhebliche Unterschiede in der Grösse der Nebenkerne; aus zahlreichen Messungen ergibt sich, dass die Grösse derselben zwischen 0.0037 und 0.0062 mm schwanken kann. Durch diese Wahrnehmung wurde ich veranlasst genauer festzustellen, in welchem Verhältnisse die Maasse zu einander stehen, welche 1) Länge und Breite des gesammten Paramaecium, 2) Länge und Breite des Kerns, 3) die Durchmesser des Nebenkerne und seines Nucleolus liefern.

Aus den in Tabelle I enthaltenen Maassen ergibt sich, dass im Allgemeinen der Hauptkern beim Wachsthum des gesammten Thieres eine Vergrösserung erfährt, welche indessen demselben nicht vollkommen proportional verläuft. Grosse Paramaecien haben daher absolut genommen grössere Kerne als kleine Exemplare, im Verhältniss zur Körpergrösse sind dagegen ihre Kerne klein zu nennen.

Ganz anders verhalten sich die Nebenkerne; die Tabelle lehrt, dass dieselben im Grossen und Ganzen um so kleiner sind, je grösser die zugehörigen Thiere werden. So kann unter Umständen ein Paramaecium doppelt so grosse Nebenkerne besitzen als ein anderes, welches ihm fast um $\frac{1}{3}$ an Grösse überlegen ist.

Um nun zu ermitteln, in welchen Lebensperioden sich das auffallende Missverhältniss zwischen Grösse des Gesamttthiers und Grösse seiner Nebenkerne entwickelt, habe ich besondere Tabellen angefertigt 1) für die Paramaecien, welche im letzten Stadium der Theilung standen oder an ihrer Form noch erkennen liessen, dass sie sich kürzlich erst getheilt hatten; 2) für Paramaecien, welche nach aufgehobener Copulation in Regeneration ihrer Haupt- und Nebenkerne begriffen waren; 3) für Paramaecien, welche im Begriff standen zu copuliren.

Bei den Thieren der ersten Kategorie sind durchgängig die Nebenkerne sehr klein, kleiner sogar als man sie sonst finden würde; sie messen noch nicht 0,003 mm. Aus Theilung hervorgegangene Thiere sind somit sowohl selbst klein, als auch haben sie kleine Nebenkerne.

Entcopulirte Paramaecien sind je nach der Zeit, welche seit der Copulation verflossen ist, sehr verschieden gross; sie wachsen rasch nach beendigter Vereinigung und ebenso vergrössern sich die Anlagen der Hauptkerne; nur die Masse der Nebenkerne bleiben in dieser Zeit ziemlich constant.

Dagegen sind ausnahmslos bei Thieren, welche zur Vereinigung schreiten, die Nebenkerne von auffallender Grösse, sie können hier einen Durchmesser von 0.0075 mm haben. Man wird daher mit grosser Sicherheit den Satz aufstellen können, dass eine Vergrösserung der Nebenkerne eintritt, wenn sich die Zeit einer Copulationsperiode nähert. Daraus kann man weiter schliessen, dass Vergrösserung der Nebenkerne entweder selbst Ursache zur Copulation ist, oder äusserer Ausdruck von innerlich sich vollziehenden Structurveränderungen, welche die Thiere zur Copulation führen.

Grosse Nebenkerne sind nun gleichzeitig diejenigen, welche am deutlichsten das achromatische Reticulum zeigen. Während das Chromatin wahrscheinlich an Masse kaum Veränderungen erfährt, ist die Anhäufung der auch sonst in den Lebensprocessen der Zelle eine active Rolle spielenden achromatischen Substanz beim Herannahen einer Copulation unverkennbar.

Ueber den Bau des Cytostoms kann ich mich kurz fassen. Die Mundöffnung liegt an der Grenze des mittleren und hinteren Drittels am Ende einer Furche, welche von der ventralen Seite aus auf die rechte Seite des Thieres hinüberreicht; sie ist im Allgemeinen oval, zieht sich

aber rückwärts in eine feine Spitze aus. Im Umkreis der Mundöffnung schlägt sich die Cuticula in das Innere ein und begrenzt einen die Nahrung zuleitenden Schlund, an welchem wir zwei Abschnitte als Vestibulum und Oesophagus unterscheiden wollen. Die Grenze beider Abschnitte ist am deutlichsten während der ersten Copulationsstadien, weil dann die Thiere sich in reiner Profilstellung befinden.

Das Vestibulum ist ein Sack, der, doppelt so lang wie der Durchmesser der Mundöffnung, von dieser aus rückwärts in das Körperinnere hineinhängt. In Profilstellung gesehen zeigt es besonders schön eine Structur, bestehend aus einem breiten Bande, welches in der Nähe des oberen Randes der Mundöffnung beginnt, vorwiegend der linken Wand des Cytostoms angehört und bis an den Grund des Sackes reicht. Das Band ist fein längsgestreift, die Längsstreifen sind von Querstreifen gekreuzt, letztere geben den Ursprung ab für Flimmerbüschel oder Membranellen, die man an abgetödteten Thieren als dreieckige Figuren auf dem optischen Querschnitt erkennen kann. Ob das Cytostom ausser den Membranellen noch weitere Flimmern besitzt, lasse ich dahin gestellt, jedenfalls stellen jene den wichtigsten Theil der Beflimmerung dar. Im Folgenden werde ich das mit Membranellen bedeckte Band stets als Wimperstreifen bezeichnen; wir werden sehen, dass es bei Theilung und Conjugation eine wichtige Rolle spielt.

Der Wimperstreifen erstreckt sich ähnlich dem Peristomband eines Stentors, an das er im Bau erinnert, in das Innere des Oesophagus hinein, indem er eine schwach angedeutete Spirale beschreibt. Der Oesophagus ist ein kurzer Trichter, welcher an der tiefsten Stelle des Vestibularsackes beginnt und bis an sein hinteres Ende von der Cuticula ausgekleidet ist. Hier ist die Cuticula unterbrochen und kann die zugeführte Nahrung direct in das Protoplasma übertreten.

Literatur. Ueber den Bau des Infusorienkerns stimmen die meisten Beobachter in so fern überein, als sie die eigentliche Kernsubstanz von einer besonderen Membran umgeben sein lassen; nur wenige, wie z. B. Jickeli (13; p. 468) stellen die Existenz einer besonderen Membran für die meisten Fälle in Abrede. In der Deutung der Kernsubstanz selbst gehen dagegen die Ansichten aus einander. Gruber, ähnlich wie es früher Balbiani (1; 1861 p. 124) gethan hat, nimmt für Chilodon

curvidentis (9; p. 4 und 8) eine Zusammensetzung aus dicht zusammengedrängten kleinen, stark färbbaren Kügelchen an. Bütschli (6; p. 1508) spricht von einer wabigen Structur; die Wandungen der Waben seien von der färbbaren Kernsubstanz gebildet, die Zwischenräume von einer leicht flüssigen Masse, dem Nucleochylema, erfüllt. Am complicirtesten lautet die Schilderung Jickeli's, welcher nicht weniger als vier Bestandtheile aufstellt. 1. Eine Grundsubstanz von Achromatin; 2. eine Gerüstsubstanz, d. h. eine besondere Substanz, welche das Kerngerüst bildet; 3. „die Substanz, welche Farbstoffe am klarsten wiedergiebt“ und die, wenn ich Jickeli recht verstehe, hauptsächlich im Gerüst, spärlicher in der Grundsubstanz vertheilt ist; 4. Protoplasma, welches von aussen in den Kern eintritt.

Wie leicht ersichtlich liefert jede dieser Darstellungen Anknüpfungspunkte an die Auffassung, welche ich oben vom Bau des Infusorienkerns gegeben habe.

Am nächsten aber kommt ihr die Ansicht, welche sich Maupas (21; p. 225) auf Grund von Degenerationserscheinungen des Kerns bei *Oxytricha* sp.? gebildet hat; derselbe sagt: *il semble que la substance fondamentale du nucléus à l'état normal se compose de deux matières intimement unies et mélangées, dont l'une possède l'affinité pour les teintures, tandis que l'autre y est absolument indifférente. Dans la dégénérescence la première s'altère et disparaît peu à peu.*

Während mit Ausnahme Jickeli's und Maupas' die neueren Autoren im Hauptkerne nur eine geformte Substanz, das Chromatin, annehmen, liegen für die Nebenkernkerne zahlreiche Beobachtungen vor, welche darauf hinauslaufen, dass abgesehen von der Kernmembran eine besondere achromatische und eine chromatische Kernsubstanz unterschieden werden können. Eine Zusammensetzung des Nucleolus aus 2 Substanzen, Chromatin und Achromatin, fand Plate bei den Nebenkernen von *Spirochona gemmipara* (26; p. 202) und *Paramaecium Aurelia* (richtiger wohl *P. caudatum*) (28; p. 183), Bütschli bei den Nebenkernen zahlreicher anderer Infusorien (6; p. 1523). Letzterer scheint hierin aber keine durchgreifende Erscheinung zu erblicken, da er Thiere aufführt, deren Nebenkernkerne ohne diese Differenzirung sind. Verschiedenes Verhalten der Nebenkernkerne nimmt auch

Jickeli an, welcher 3 Formen unterscheidet, 1. stark färbbare Nebenkerne; 2. Nebenkerne, welche fast farblos bleiben; 3. Nebenkerne mit deutlicher Sonderung in eine tingirbare und nicht tingirbare Substanz (p. 468). Speziell für die 2 Nebenkerne von *Paramaecium Aurelia* giebt Maupas (p. 231) eine Schilderung, welche ich hier wörtlich folgen lasse: Ils étaient de forme sphérique et composés d'un corpuscule central opaque vivement coloré par les teintures et ne mesurant que 3μ , enveloppé d'une couche corticale mesurante en diamètre 3μ , claire et ne se colorante pas.

Von Maupas (15; Taf. XXI Fig. 14) rührt auch die einzig genauere Abbildung, welche meines Wissens vom Bau des *Paramaeciencytostoms* existirt, her. Dieselbe wurde später von Schewiakoff bestätigt und von Bütschli auch in seine Bearbeitung der Infusorien aufgenommen.

II. Aeusserer Verlauf der Copulation.

Eine jede Copulation beginnt damit, dass 2, seltener 3 oder 4 *Paramaecien* sich an einander drängen und lebhaft schwimmend sich eine Zeit lang um einander herumtummeln. Später kommt es dann zu einer innigeren Vereinigung, an welcher aber stets nur 2 Thiere betheiligt sind. Obwohl mir bei meinen Untersuchungen mehrere Tausend von Paarlingen zu Gesicht gekommen sind, habe ich doch kein einziges Mal feststellen können, dass 3 oder gar 4 Thiere zu derselben Copula zusammengetreten wären; ich nehme daher an, dass in den Fällen, wo 3 oder mehr Infusorien zusammenschwimmen, die spätere Vereinigung paarweis erfolgt, dass die überzähligen Individuen leer ausgehen und sich anderweitig umthuen müssen.

Die Vereinigung erfolgt immer mit dem vorderen Ende. Dasselbe wird von jedem Thier ein wenig ventralwärts eingebogen und fest gegen die rechte Seite des anderen Paarlings gedrückt (Taf. I Fig. 2). Die Umbiegung ist so sehr ausgesprochen, dass sie sich auch an abgetödteten Thieren erhält.

Eine zweite Vereinigung vollzieht sich, indem die Mundöffnungen, welche zunächst ja auf der rechten Seite der Thiere liegen und etwas

ventralwärts gerichtet sind, fest gegen einander gepresst werden. Dadurch wird eine gekreuzte Stellung beider Thiere herbeigeführt, welche sich am besten beobachten lässt, wenn man ein Pärchen auf die Kante stellt, welche aber in späteren Stadien weniger auffällig ist, wenn die Vereinigung eine innigere wird und sich auf die zwischen Mundöffnung und Vorderende gelegene Strecke ausdehnt. Immerhin ist lange Zeit noch zu sehen, dass das vordere Ende eines jeden Thieres etwas auf die linke Seite des anderen übergreift.

Wenn auch die Mundöffnungen bei der Copulation geschlossen werden, und bis längere Zeit nach der Trennung jede Nahrungsaufnahme unterbleibt, so ist doch der Raum des Vestibulums zunächst noch auffallend weit geöffnet und bildet einen Sack, der sich am unteren Ende in den kurzen Oesophagus verzüngt. Erst spät, etwa 5—6 Stunden vor dem Ende der Copulation, ändert sich das Aussehen und zwar, wie die Untersuchung mittelst Reagentien lehrt, in Folge des Andringens einer der aus den Nebenkernen hervorgegangenen Spindeln. Das die Spindel begleitende Protoplasma ruft nämlich 2 Umgestaltungen an dem Infusor hervor; erstens treibt es dicht vor der Mundöffnung und auf der rechten Seite des Thieres einen kleinen Höcker hervor, welcher sich ein wenig in die angrenzende Körperwand des Nachbarthiers einbohrt; zweitens aber drängt es auch gegen das Vestibulum an; es presst die linke Seite und den Grund einwärts, so dass sie die rechte Seite berühren und dass das bis dahin vorhandene Lumen zum grössten Theil verschwindet; nur das untere Ende klafft dann noch als ein kleiner, unregelmässiger Spalt, welcher an einer Ecke in den Oesophagus sich verlängert. War bisher die Flimmerung im Cytostom sehr deutlich und lebhaft, so wird sie von jetzt ab kaum wahrnehmbar. Nur in dem engen Spalt sieht man noch langsam die Wimpern schlagen.

Copulirte Paramaecien halten im lebenden Zustand und auch nach der Abtödtung fest zusammen. Ich habe versucht, durch Quetschen mit dem Deckgläschen oder indem ich die Thiere in ein zugespitztes Röhrchen einsaugte und mit grosser Heftigkeit auf den Objectträger herausblies, lebende Copulae zu sprengen, habe aber immer nur in den ersten Stunden der Conjugation Erfolge erzielt und häufig auch dann nur, indem das eine Thier dabei zu Grunde ging. Gleichwohl muss auf das

Bestimmteste betont werden, dass bis zur Zeit, um welche das Vestibulum theilweise sich schliesst, noch keine Verschmelzung erfolgt ist; die Cuticulae beider Thiere sind im Gegensatz zu anderen Infusorien, wie den Stylonychien, bei welchen die Protoplasmakörper frühzeitig zusammenfliessen, vollkommen intact. Die Vereinigung der beiden Thiere kann nur durch ein klebriges Secret oder durch Ineinandergreifen der Wimpern bedingt sein.

In den letzten Stunden der Copulation bildet sich jedoch eine schmale Verwachungsbrücke dicht vor der Stelle, wo die Mundöffnung durch das Einpressen der convexen Vestibularwand geschlossen wurde. Die Brücke geht schräg von der rechten Seite des einen Thiers zur rechten des anderen und ist daher in der gewöhnlichen Seitenlage der Thiere nicht klar zu sehen. Man kann sie erkennen, wenn man die Thiere auf ihre Enden stellt; am schönsten aber bekommt man sie zu Gesicht, wenn man Copulae unter dem Deckgläschen stark abplattet und durch Zufließen von Picrinessigsäure abtödtet. Dann habe ich mehrfach gesehen, dass beide Thiere sich von einander zurückziehen und nur durch die Protoplasmabrücke vereint bleiben. Die Brücke ist, wie ich später noch genauer zeigen werde, von grosser Bedeutung; sie verbindet die beiden hügelartigen Vorwölbungen, welche durch die Einstellung einer Nebenkernspindel hervorgerufen werden, und dient einem Theilproduct dieser Spindel zur Ueberwanderung in das benachbarte Thier.

Die Verbindungsbrücke wird einige Zeit, bevor die Paramaecien auseinandergehen, wieder eingezogen; die Cuticula schliesst sich und auch das Vestibulum des Cytostoms wird wieder wegsam. An letzterem haben sich aber inzwischen wichtige Veränderungen vollzogen; durch das Andrängen des Protoplasma ist der Wimperstreifen desorganisiert und die er hauptsächlich die scharfe Contour des Vestibulums verursacht, ist letzteres nur undeutlich zu erkennen mit Ausnahme seines unteren Endes und des angrenzenden Oesophagus, welche während der ganzen Dauer der Copulation und auch einige Zeit nach Lösung derselben deutliche Abgrenzung zeigen. Da ich lebende Thiere nicht daraufhin untersucht habe, kann ich über das Fehlen oder Vorhandensein von Flimmerung nichts aussagen; feine Streifung und Körnelung im Cytostom abgetödteter Thiere deute ich jedoch als Reste von Wimpern, die vielleicht nicht mehr thätig

sind; sie sind auch in dem vorderen Theil des Cytostoms nachweisbar. (Taf. III Fig. 1 u. 2.)

Der hier in seinen ersten Anfängen geschilderte Rückbildungsprocess des Cytostoms macht nach Lösung der Copula rasche Fortschritte und dehnt sich auf die hinteren Partien des Vestibulums und den Oesophagus aus. Zur Zeit, wo sich die Anlagen der Haupt- und Nebenkerne aus Theilung gemeinsamer Spindeln hervorbilden, ist das Cytostom ganz geschwunden oder nur noch als ein kleiner Körnerhaufen zu erkennen, welcher am linken oberen Eck einer inzwischen neu entstandenen Mundöffnung liegt.

Die Anlage des neuen Cytostoms habe ich auf das genaueste verfolgt; sie beginnt ebenfalls schon vor dem Ende der Copulation und im Anschluss an den alten in Rückbildung begriffenen Apparat. Wo an demselben Oesophagus und Vestibulum in einander übergehen, bildet sich aus letzterem ein kleiner Blindsack; die Lage desselben ist constant auf der rechten Seite, was besondere Betonung verdient, da auch bei den gewöhnlichen Theilungen der Paramaecien das zweite Cytostom an gleicher Stelle und in vollkommen gleicher Weise vom ersten aus angelegt wird. Der Blindsack ist scharf begrenzt und besitzt an seinem Grund einen hakenartig gebogenen Wimperstreifen, von dem ich es für wahrscheinlich halte, dass er sich von den letzten Resten des früheren Wimperstreifens ableitet. (Taf. III Fig. 2.)

An Thieren, welche sich wieder getrennt haben, kann man die weitere Entwicklung der Cytostomanlage verfolgen (Taf. III Fig. 4—9, und 13—15). Dieselbe besteht nicht allein in einer Vergrößerung, sondern auch einer Streckung des hakenartig gekrümmten Wimperstreifs; ferner in einer allmählichen Ablösung des neuen Cytostoms von dem alten in beständiger Rückbildung begriffenen. Man kann die Sonderung am besten verfolgen, wenn man die Thiere durch Rollen so legt, dass man genau auf die Mundöffnung herabsieht. Stellt man dann etwas tiefer ein, so bekommt man schöne Querschnittsbilder, welche zeigen, dass vordringendes Protoplasma das anfangs einheitliche Lumen in zwei Hohlräume zerlegt, von denen der eine dem neuen, der andere dem alten Cytostom angehört. Fast einheitlich sind beide Räume noch in Figur 13; das alte Cytostom ist hier noch ansehnlicher als die neue Anlage, wenn auch weniger deutlich contourirt; an der Grenze beider entspringt der Oesophagus.

Figur 15 gibt die Ansicht der Mundöffnung eines in der Entwicklung schon weiter vorgeschrittenen Thiers und daneben das Querschnittsbild des Cytostoms in 2 Einstellungen. Die Mundöffnung ist ein an beiden Enden ausgeweiteter Schlitz, das Cytostom ist ein Längsspalt, dessen grösste Ausdehnung dem neuen Cytostom angehört, dessen erweitertes oberes Ende der Rest vom Lumen des stark rückgebildeten alten Cytostoms ist; bei noch tieferer Einstellung sieht man beiderlei Lumina von einander getrennt. Aehnlich liegen die Verhältnisse bei einem anderen Exemplar, auf welches sich Figur 14 bezieht. In einigen weiteren Abbildungen sieht man die Anlage des neuen Cytostoms in sich abgeschlossen, das alte entweder noch als kleinen sackförmigen Anhang am linken oberen Ende oder an gleicher Stelle nur noch eine undeutliche körnige Masse. Schliesslich geht auch diese verloren, das allein zurückbleibende neue Cytostom verlängert sich an seinem hinteren Ende in den Oesophagus und damit schwinden die letzten Anzeichen, dass das Cytostom des aus der Copulation hervorgegangenen Thiers nicht dasselbe Organ ist, welches beim Anfang der Conjugation vorhanden war.

Die geschilderten merkwürdigen Vorgänge, welche zur Neubildung der Mundöffnung führen, fallen in die Zeit nach dem Spindelaustausch oder der Befruchtung; sie beginnen selten um die Zeit, in welcher die erste Theilspindel sich zu strecken beginnt (Taf. III Fig. 6), gewöhnlich erst dann, wenn diese sich getheilt hat und die aus ihr hervorgegangenen secundären Theilspindeln von Neuem Vorbereitungen zur Theilung treffen. Der Neubildungsprocess ist abgelaufen, wenn die Anlagen der Haupt- und Nebenkerne sich aus den Enden der secundären Theilspindeln zu entwickeln beginnen. Im Grossen und Ganzen verläuft somit die Bildung des neuen Cytostoms parallel dem Theilungsprocess, welcher die Anlagen der Neben- und Hauptkerne liefert, und verhält sich zu ihm, wie die Anlage des hinteren Cytostoms zur Theilung der Nebenkerne bei der später zu beschreibenden gewöhnlichen Vermehrung der Paramaecien.

Suchen wir die Vorgänge zu deuten, so müssen wir sagen, dass das neue Cytostom vom alten her als eine Knospe, welche sich allmählig abschnürt, gebildet wird. Hierin ergeben sich weitere Vergleichspunkte zu den Vorgängen bei der Vermehrung der Paramaecien durch Theilung. Bei letzterer entsteht das Cytostom des hinteren Theilsprosslings an voll-

kommen gleicher Stelle als eine Knospe vom alten Cytostom, welches selbst in den vorderen Theilsprössling übergeht. Während aber bei der Theilung beide Cytostome erhalten bleiben, geht bei der Conjugation das ursprünglich vorhandene, nach vorn und links gelegene zu Grunde.

Literatur. In seiner Bearbeitung der Infusorien hat Bütschli (p. 1609) die Fälle zusammengestellt, in denen eine Conjugation von mehr als 2 Individuen beobachtet wurde. Von diesen scheinen mir nur die Angaben über die totale Conjugation der Vorticellinen beweiskräftig zu sein. Diese multiplen Conjugationen der Microgonidien sind wahrscheinlich nach Analogie der Polyspermie bei Eiern als pathologische Erscheinungen zu beurtheilen. Bei der partiellen Conjugation, in welcher beide Individuen einander gleichwerthig sind, sind die Bedingungen etwas andere und scheint es mir von vornherein zweifelhaft, ob es hier zu einer Vereinigung von mehreren Thieren kommen kann. Die Literaturangaben hierüber sind nach meiner Ansicht nicht beweiskräftig genug, da aus einigen derselben nicht ersichtlich ist, ob sie sich auf die Zeit des losen Herumschwimmens oder auf die Zeit der innigeren Vereinigung beziehen, andere wiederum eine abweichende Deutung gestatten. Wenn z. B. Plate (28; p. 191) Copulae beschreibt, bei welchen 2 Thiere in normaler Weise verbunden waren, das dritte sich dem hinteren Körperende eines derselben angefügt hatte, so werde ich dadurch an Bilder erinnert, welche ich ebenfalls gesehen habe und in einem späteren Aufsatz noch behandeln werde. Hier begnüge ich mich mit folgenden Bemerkungen.

Jeder Copulationsperiode gehen lebhaftere Theilungen voraus; letztere sind bei Paramecium gar nicht selten unvollständig, so dass beide Theilsprösslinge in Verbindung bleiben. Ich habe nun beobachtet, dass solche monströse Individuen mit normalen copuliren können und dann Bilder erzeugen, wie sie Plate beschrieben hat.

Ein strittiger Punkt bei der Conjugation der Infusorien ist die Art ihrer Vereinigung; da in dieser Hinsicht die einzelnen Arten sich ganz verschieden verhalten, die Paramecien, um nur selbstbeobachtete Thiere aufzuführen, ganz anders wie die Stylonychien, Stentoren oder gar die Vorticellinen, so beschränke ich mich auf eine Besprechung der Angaben, welche die Paramecien behandeln. Hier stehen sich am schroffsten

Balbiani und Bütschli gegenüber. Ersterer läugnet eine Protoplasmaverschmelzung für alle Infusorien mit Ausnahme der Vorticellinen (3; 1882 p. 265) und lässt den Zusammenhalt durch die Ausscheidung einer klebrigen Substanz unterstützt werden (1; 1861 p. 435). Bütschli (6; 1605) nimmt dagegen auch für die Paramaecien eine ausgedehnte Verwachsung an, welche die ganze Mundnaht, d. h. die Strecke zwischen Mund und Vorderende ergreift. Gruber (p. 51) scheint sich mehr auf die Seite Balbiani's zu stellen; denn um einen Stoffaustausch zwischen den copulirten Paramaecien als möglich hinzustellen, macht er die Annahme: es könne sich die Cuticula zum Zweck des Substanz austausches öffnen und sofort wieder schliessen, wozu sie bekanntlich bei Infusorien befähigt sei, oder es könne auch durch die Mundöffnungen ein Austausch erfolgen.

Plate hat in seinen ersten Publicationen (27; p. 36) jede Verschmelzung in Abrede gestellt; später hat er sich von der Existenz einer Verwachsungsstelle dicht vor der Mundöffnung überzeugt (29; p. 183); hier sollen beide Individuen durch einen kleinen Canal in offener Communication stehen. Seine Angaben sind richtig, nur lässt Plate unerwähnt, dass die Verbindungsbrücke erst in späten Stadien der Conjugation auftritt.

Die Umgestaltungen der Mundöffnung scheinen bei Paramaecium allen Beobachtern entgangen zu sein. Nur Maupas erwähnt die Rückbildung des Schlundes während der Conjugation. Bei Stylonychien und anderen Infusorien dagegen sind Umformungen des Cytostoms und der Bewimperung, die sogenannten „Mauserungen“, wiederholt beschrieben worden.

III. Ueber die Veränderungen der Haupt- und Nebenkerne während der Copulation.

a. Erste Periode. Umwandlung der Nebenkerne in Spindeln.

Am Anfang der Copulation ist der Hauptkern noch von unregelmässiger Gestalt, häufig hie und da eingekerbt oder in eine feine Spitze verlängert; bald aber rundet er sich wurstförmig ab oder er wird gedrängener und nähert sich der Gestalt eines Eies oder einer Kugel. Allmählig gewinnt er dann eine sehr charakteristische Form, welche nur während der Copulation auftritt und offenbar sehr lange anhält, da

sie bei wohl $\frac{2}{3}$ aller Copulae angetroffen wird. Der ovale Kern ist in einer Richtung abgeplattet, so dass er von der Kante gesehen etwa $\frac{1}{3}$ so breit erscheint wie bei der Flächenansicht. Bei der gewöhnlichen Lage der Copulae bekommt man die Kantenansicht, da die Abplattung des Kerns parallel zur Conjugationsebene erfolgt ist.

Die Ränder der Scheibe sind verdickt, besonders in den Seitentheilen, wo sie bei längerer Dauer der Copulation zu ansehnlichen Lappen auswachsen, welche zwischen sich eine tiefe Längsrinne fassen. Letztere ist dem andern Paarling zugewandt und beherbergt häufig in sich einen oder beide Nebenkerne während ihrer Umwandlung zur Spindel. Oefters habe ich schon während dieses Stadiums beobachten können, dass der Rinnengrund sich zu einer niedrigen Leiste erhebt, womit der Anfang zum Auswachsen des Kerns in lappige Fortsätze gegeben ist.

Die Nebenkerne sind gleich von Anfang der Copulation von ansehnlicher Grösse, wie ein Blick auf die Tabelle IV lehrt. Der Nucleolus ist selten noch ein homogener Körper, gewöhnlich ist er in einige wenige grössere oder zahlreiche kleinere Körner zerfallen; er liegt auf einer Seite des Kerns und überlässt der achromatischen Substanz das andere Ende. Der Uebergang zur Spindel beginnt mit einer Streckung des bis dahin kugeligen Kerns in eine ausgesprochene Eiform, deren stumpfes Ende den Nucleolus beherbergt; weiterhin gewinnt die achromatische Substanz eine undeutlich streifige Anordnung, welche nach der Spitze des Ovals orientirt ist.

Die scharfe Grenze beider Kernsubstanzen verwischt sich, indem die Chromatinkörnchen auseinanderweichen und auf die Bahnen der achromatischen Substanz übertreten. (Taf. I Fig. 3, Taf. IV Fig. 14.)

Eine weitere bedeutende Grössenzunahme des Kerns führt zu einem sehr auffälligen Stadium, welches wir das Sichelstadium nennen wollen, weil der Kern in einer bestimmten Lage grosse Aehnlichkeit mit einer Mondsichel hat. (Taf. I Fig. 3). Die Entfernung der beiden Sichelenden ist mehr als 3mal so gross als der Durchmesser des Kerns am Anfang der Copulation; auch die Entfernung der concaven und convexen Seite ist bedeutender, als dieser Durchmesser war, dagegen ist in der dritten Richtung eine Abplattung eingetreten. So gewinnt der Kern ein ganz verschiedenes Ansehen, je nachdem man ihn in Flächenansicht oder in

Kantenstellung betrachtet, eine Verschiedenartigkeit, welche noch dadurch gesteigert wird, dass bei ersterer die Contourirung des Kerns ausserordentlich zart ist, während er bei der zweiten von einer scharf gezogenen, doppelt contourirten, etwas faltigen Membran eingefasst ist. (Taf. IV Fig. 15 u. 16). Der Inhalt des Kerns ist von Fasern gebildet, welche von einer Spitze zur andern ziehen und so zart sind, dass sie bei Aufhellung in Nelkenöl vollkommen unscheinbar werden. Auch die färbbaren Bestandtheile des Kerns können auf dem vorliegenden Stadium leicht übersehen werden und treten nur bei gutgeglückter Carminfärbung im Farnebild klarer hervor. Sie bilden einen Haufen feinsten Stäubchen, welcher entweder ganz auf das eine Ende des Kerns beschränkt ist oder sich in einen Körnchenstrang längs der concaven Seite der Sichel verlängert.

Wenn man dann den Kern von einem der Sichelenden aus betrachtet, so bekommt man ein charakteristisches Querschnittsbild; auf der convexen Seite der Sichel ist der Querschnitt abgerundet, auf der concaven zu einer Spitze usgezogen. Hier liegt ferner ein nucleolusartiger Fleck, der optische Querschnitt des Chromatinfadens.

Zwischen Sichelkern und Kernspindel schieben sich noch einige weitere Zwischenformen ein, welche in der Figur 17 Taf. IV abgebildet sind. Der Kern hat schon eine typische Spindelfigur angenommen; seine Faserung ist aber noch undeutlich wie bisher; die äusserst feinen Chromatinkörnchen liegen diffus im Kern verbreitet oder bilden einen rundlichen Haufen im Centrum des Kerns. Die Spindel (Fig. 18) vervollkommnet sich, indem die Faserung so deutlich wird, dass man auf dem Querschnittsbild jede Faser als besonderes Körnchen wahrnimmt, dass man ferner die Zahl der Spindelfasern in der grössten Breite des Kerns auf 8—9 bestimmen kann. Auch die Aequatorialplatte kommt zur Ausbildung, indem die Körnchen sich erst zu einer diffus ausgebreiteten bandartigen Zone anhäufen, später sich den Spindelfasern anschliessen. Ein Studium der vollkommen fertiggestellten Aequatorialplatte ist bei der Feinheit der Elemente sehr schwierig. Ich habe mich nicht davon überzeugen können, dass jeder Spindelfaser ein einziges stäbchenförmiges chromatisches Körperchen entsprochen habe. Vielmehr schien mir die Aequatorialplatte dadurch gebildet zu sein, dass in der Mitte jeder Spindelfaser d. h. nahezu gleich weit von beiden Enden entfernt mehrere Körnchen

in der Längsrichtung der Spindel hinter einander lagerten. Da die Körnchen sehr fein, schwach gefärbt und nicht sehr zahlreich sind, bilden sie in ihrer Gesamtheit eine verwaschen rothe Stelle im Verlauf der Spindelfasern.

Dem Gesagten zu Folge können wir uns von der Umbildung der Nebenkerne zu Spindeln in Kürze folgendes Bild machen. Der Process beginnt mit einer Streckung des Kerns zunächst zu einem Oval, dann zu einer Sichel, endlich zu einer typischen Spindel. Die achromatischen Theile des Kerns beginnen frühzeitig sich faserig anzuordnen, bilden auf dem Sichelstadium äusserst zarte und feine Fäden, später werden die Fäden wieder weniger, in gleichem Maasse aber deutlicher, wahrscheinlich indem mehrere der ursprünglichen Fäden sich zu einer derberen Faser vereinigen.

Das Chromatin bewahrt lange eine endständige Lage, erst am stumpfen Ende des Ovals später in einer Spitze der Kernsichel. Die Verlängerung in einen Faden leitet eine Umlagerung des Chromatins in einen Körnerhaufen ein, welcher von beiden Enden des nunmehr spindelig gewordenen Kerns gleich weit entfernt ist, dessen feinste Theilchen sich auf die Spindelfasern vertheilen und so die Aequatorialplatte erzeugen.

Literatur. Zahlreiche der Entwicklungsformen, welche die Umbildung des Nebenkerns zur Spindel charakterisiren, wurden schon von Balbiani (1; 1861 p. 502—505) bei *Paramaecium caudatum* (vom französischen Forscher P. Aurelia genannt) beschrieben und auf Tafel III abgebildet; sie wurden aber in irrthümlicher Weise combinirt, was weiter zur Folge hatte, dass Balbiani eine doppelte Bildungsweise der Spindeln (seiner Samenkapseln) annahm; in seltenen Fällen wandle sich das „männliche Ei“ direct in eine „Samenkapsel“ um; gewöhnlich soll zuvor eine Theilung eintreten. Als vorbereitende Stadien werden die Kernsicheln dargestellt und an diese unmittelbar und ohne Dazwischentreten einer Spindel die später zu beschreibenden Theilungsfiguren angeschlossen.

Mit seinen früheren Beobachtungen steht in einem merkwürdigen Contrast die Darstellung, welche Balbiani in seinen neueren Veröffentlichungen gegeben hat (1882 p. 111). Hier lässt er die so auffallenden und von ihm selbst früher beobachteten Sichelkerne ganz unberücksichtigt und behauptet eine vollständige Uebereinstimmung in der Theilung der

Nebenkerne und der Zellkerne: formation des deux pôles, des filaments bipolaires, de la couche des bâtonnets représentant la plaque équatoriale se divisant en deux démiplaques etc.

Die Erkenntniss, dass der Sichelkern eine Vorbereitung der Spindel ist, verdanken wir Bütschli, welcher schon in seiner grundlegenden Arbeit über die Copulation der Infusorien für die Entwicklung der auffallend grossen Spindeln von *Paramaecium putrinum* eine wenn auch nicht vollständige, so doch in der Combination der Stadien richtige Darstellung gegeben hat; er hat dieselbe später in Bronn: Classen und Ordnungen des Thierreichs reproducirt. Ihm schliessen sich Maupas und Jickeli an. Maupas, dessen ausführliche Mittheilungen noch ausstehen, begnügt sich mit der Bemerkung, dass die Micronuclei zunächst die Gestalt von Hörnern und Halbmonden annehmen, was eine besondere Art des Wachsthums des Nucleolus sei, welche durch einfache Zweitheilung ersetzt werden könne (16; p. 1571). Jickeli (13; p. 491) lässt ebenfalls die Nebenkerne erst die Gestalt halbmondförmiger Körper annehmen, bevor sie zu Spindeln werden, fügt dem aber die schon von Bütschli mit Recht bekämpfte Angabe hinzu, dass am Aufbau der Spindel Protoplasma, welches von aussen eindringt, betheiligt sei.

Da die Sichelkerne schon von mehreren Forschern richtig beurtheilt worden waren, ist es nicht recht verständlich, dass Gruber (10; p. 13) sie für abnorme Gestaltungen erklären konnte, welche sich nur einzelt vorfinden.

b. Zweite Periode. Theilungen der Nebenkernspindeln.

In die zweite Copulationsperiode fallen die complicirtesten Vorgänge, so dass der Beobachter einer grossen Menge von Bildern sich gegenüber gestellt findet. Ich hätte daher gern den Zeitabschnitt weiter abgetheilt und eine Periode der ersten und eine solche der zweiten Theilungen unterschieden, allein es erwies sich praktisch undurchführbar, weil die Veränderungen des Haupt- und Nebenkerns nicht mehr so eng in einander greifen, dass ein bestimmter Zustand des ersteren auch einem bestimmten Zustand des letzteren entspräche. Ebenso lehrt ein Blick auf die Tafeln, dass zwischen den beiden Individuen einer Copula erhebliche Unterschiede vorhanden sein können. Indem beide Erscheinungen sich combiniren,

kann es vorkommen, dass in dem einen Thier die Veränderungen des Hauptkerns, im anderen die Veränderungen der Nebenkerne weiter gediehen sind.

Ich beginne auch hier wieder mit den Metamorphosen des Hauptkerns. Die schon früher erwähnte Dreitheilung desselben in einen mittleren und zwei seitliche Theile prägt sich zunächst noch deutlicher aus. Die Seitentheile wachsen wie zwei Klappen hervor und umschliessen einen mittleren im Rinnengrund gelegenen Theil, dessen Aussehen wechselt. In Fig. 4 Taf. I besteht er aus zwei hervorsprossenden Höckern oder er ist ein mittlerer Lappen, welcher nach dem vorderen oder nach dem hinteren Ende des Thieres gewandt ist. Der Lappen ist häufig hakenartig eingebogen und an seinem Ende einfach oder doppelt eingekerbt. Endlich variiren auch das Grössenverhältniss und die Lagebeziehungen der drei Kernabschnitte (Taf. I Fig. 5).

Jeder der letzteren fängt im weiteren Verlauf abermals an, sich unterzuthellen, wie das am Mittellappen meist schon früh ausgesprochen ist. Sie wachsen in Fortsätze aus, welche sich auf Kosten des Hauptkerns vergrössern und einen vielfach gewundenen Verlauf einhalten. So lehrt z. B. Figur 1 Taf. II, wie derselbe Fortsatz erst aufwärts steigt, dann umkehrt, im Bogen wieder nach vorwärts sich bewegt, dabei einige Ausbuchtungen bildet, am vorderen Ende zum dritten Mal umwendet, um mit einem nach rückwärts gebogenen Haken abzuschliessen. Anfänglich sind die Kernausläufer mit Ausnahme einer kolbigen Endanschwellung überall ungefähr von gleicher Dicke, später aber werden manche Stellen fadenartig ausgezogen, so dass ein Ausläufer mehrfach sein Caliber wechseln kann. Damit wird eine Auflösung in einzelne Stücke vorbereitet, indem die verdünnten Stellen schliesslich durchschneiden. Indessen erfolgt die Durchschneidung nicht so bald, als man bei oberflächlicher Betrachtung wohl annehmen möchte. Häufig gelingt es noch bei einem Kern, welcher aus zahlreichen Stücken zu bestehen scheint, den Zusammenhang derselben nachzuweisen. So habe ich es zum Beispiel noch bei einem Thiere gefunden, welches am Ende der zweiten Copulationsperiode stand. Fünf künstlich verschlungene Ausläufer gingen hier sämmtlich von einer gemeinsamen dreieckigen Hauptplatte aus (Taf. IV Fig. 24). Freilich waren die Verbindungen zumeist auf sehr dünne Brücken reducirt. Die drei-

eckige Gestalt der Mittelplatte, welche ich wiederholt beobachtet habe, erklärt sich aus der ursprünglichen Dreitheilung des Kerns. Auch in der Figur 6 Taf. I ist die Dreitheilung noch deutlich zu erkennen, insofern von einem kleinen nach vorn gewandten Stück drei geschlängelte Kernfäden ausgehen, welche stellenweise namentlich am unteren Ende der Kernmasse so verdünnt sind, dass die vollkommene Abschnürung der angeschwollenen Kernenden offenbar unmittelbar bevorsteht. Beim Paarling der anderen Seite ist der Zerfall denn auch schon eingetreten.

Wenn die Theilung der Nebenkernspindeln ihrem Ende sich nähert, ist meist ein einheitlicher Hauptkern nicht mehr vorhanden. Am frühesten lösen sich einige Stücke an dem nach rückwärts gewandten Ende ab. Dann schreitet der Ablösungsprocess von aussen nach den inneren Partien vor. Die Kernbruchstücke haben meist kolbige Formen und sind am einen Ende in Fäden ausgezogen; oder es sind spindelige Stücke oder die dünnen Verbindungsfäden sind bei dem Abschnürungsprocess isolirt worden und haben sich zu kleinen runden Bruchstücken zusammengeballt.

Im Allgemeinen bekommt man den Eindruck, dass mit dem Auswachsen und Zerklüften eine Massenzunahme des Kerns eintritt. Denn während ursprünglich der Hauptkern auf das mittlere Drittel beschränkt ist und dies nur zum kleinsten Theil erfüllt, durchsetzen seine Bruchstücke später den grössten Theil des Paramaecium. Diese weite Ausdehnung kann wohl nur aus einer Volumzunahme erklärt werden, auch wenn man in Anrechnung zieht, dass jetzt zwischen die Kerntheile Protoplasma eingedrungen ist. Ich will hier gleich erwähnen, dass auch in der nächsten Periode der Copulation, in welcher sich eine weitere Parcellirung vollzieht, die Substanz des Hauptkerns mir nach wie vor zu zunehmen scheint.

Wichtiger als die Umwandlungen des Hauptkerns sind diejenigen der Nebenkernkerne. Diese theilen sich zwei- zum Theil sogar dreimal. Da der Theilungsprocess stets nach demselben Princip verläuft, schicke ich einige allgemeine Bemerkungen über ihn voraus. (Taf. IV Fig. 22 u. 23. Taf. I Fig. 4. 5. Taf. II Fig. 1—3.)

Das erste bei der Spindeltheilung ist eine Verbreiterung der Aequatorialplatte, die zu einer Theilung in die Seitenplatten führt. Die

Theilung selbst habe ich nicht beobachtet, nur das Resultat derselben: zwei Seitenplatten mehr oder minder den Spindelpolen genähert. Die Schwierigkeit, den Theilungsvorgang selbst zu beobachten, führe ich darauf zurück, dass um diese Zeit die regelmässige Anordnung der Spindelfasern getrübt wird, indem sie sich schlängeln und dabei sich kreuzen. Die Elemente der chromatischen Figur der Spindel werden dabei in unregelmässige Lagerung gebracht und in Folge dessen undeutlich; man sieht hie und da auf den Spindelfasern bei Anwendung des Farbenbildes undeutliche matt rothe Stellen; die ganze Spindel sieht wie gefleckt aus. (Taf. II Fig. 2, Taf. IV Fig. 22. 23.)

Ich habe die Möglichkeit erwogen, dass vielleicht eine Theilung der Aequatorialplatte überhaupt unterbleibt und dass ein Theil der Elemente nach dem einen, ein Theil nach dem andern Kernpole wandert; ich bin aber von dieser Vermuthung zurückgekommen, da auch auf dem Stadium der Seitenplatten die Spindelfasern von einem Pol zum anderen ziehen und eine jede von ihnen Chromatinkörnchen trägt. Wenn man den optischen Längsschnitt prüft, so sind ebensoviel Elemente in der Seitenplatte vorhanden, wie früher in der Aequatorialplatte, während die oben gemachte Annahme die Hälfte voraussetzen würde.

Nach dem in Fig. 23 Taf. IV gegebenen Bild zu schliessen, scheinen nun die zur Theilung führenden Bewegungen der Kernmasse nicht nur in Schlängelungen der Spindelfasern, sondern auch in Biegungen des Gesamtkerns zum Ausdruck zu kommen. Letztere führen zu einer äquatorialen Einschnürung der Spindel, welche mit einer Verlängerung derselben sich combinirt. Indem nun die eingeschnürte Kernpartie immer mehr verdünnt wird und sich fadenförmig auszieht, entsteht eine typische Hantelform, zwei ovale Endanschwellungen durch ein Mittelstück verbunden. Die Hantelköpfe bewahren die faserige Spindelstructur und haben auch anfangs eine deutliche Chromatinplatte, welche später in einen Haufen feinsten Körnchen sich auflöst. Das Mittelstück dagegen verändert seine Structur in gleichem Maasse, als es zum Zweck der Theilung sich in die Länge streckt und dünner wird. So lange es noch kurz und gedrungen ist, setzt es die Faserung der Hantelköpfe fort; bei mittlerer Streckung sieht man nur zwei seitliche Contouren und einen feinen axialen Faden, welcher die Faserung der Hantelköpfe in sich vereint. Kurz vor der Durchschnürung kann man auch diesen

Unterschied nicht mehr machen und das Verbindungsstück ist ein einziger structurloser feiner Faden.

In der geschilderten Weise bilden sich die zwei aus den Nebenkernen hervorgegangenen Spindeln zunächst in 4, und diese wieder in 8 Spindeln um. (Taf. I Fig. 4, 5 und 6.)

Von diesen 8 Spindeln nimmt eine, welche wir die Hauptspindel nennen wollen, eine besondere Stellung an und unterscheidet sich dadurch von den übrigen, den Nebenspindeln, welche beliebig im Protoplasma des Paramaecium vertheilt sind. (Taf. I Fig. 6.) Sie kommt auf die rechte Seite des Thieres dicht vor die Mundöffnung zu liegen, richtet ihre Axe senkrecht zur Körperoberfläche und befestigt sich mit einer Spitze an der Cuticula. Da mit dem Vordringen der Spindel zugleich auch reichliches Protoplasma nach der Umgebung der Mundöffnung hinströmt, buchtet sich die Oberfläche hervor in Form eines flachen Höckers, welcher den Körper des Nachbarthiers etwas eindrückt; ausserdem aber wird auch das Vestibulum des Cytostoms durch die Protoplasmaanhäufung beengt und es beginnt jetzt der oben schon beschriebene Verschluss der Mundöffnung.

Kurze Zeit nach beendigter Theilung haben alle 8 Spindeln dieselbe Structur. In der Axe liegt ein ovaler mattröthlich färbender Körper oder Strang, in welchem alle unter einander verschmolzenen chromatischen Theile enthalten sind; er ist umhüllt von einem Mantel von Spindelfasern, die durch grössere Dicke und körnige Beschaffenheit darauf hinweisen, dass sie aus Verklebung mehrerer primitiver Fasern entstanden sind. (Taf. I Fig. 6, Taf. IV Fig. 24.) Auf dem optischen Querschnitt giebt die Spindel um diese Zeit ein äusserst charakteristisches Bild; im Centrum ein mattsrosa gefärbter Körper und um denselben herum ein Kranz dicht gefügter Körnchen, die Querschnitte der Spindelfasern.

Von diesem Stadium aus entwickeln sich Haupt- und Nebenspindeln nach verschiedener Richtung. Die Hauptspindel nimmt an Grösse zu und gewinnt wieder die Gestalt einer normalen Theilspindel, indem die Fasern reichlicher werden, sich durch das ganze Kerninnere vertheilen, indem ferner die Chromatinkörnchen zur Bildung einer Aequatorialplatte zusammentreten. (Taf. I Fig. 7.) Bei den Nebenspindeln beginnt dagegen ein Rückbildungsprocess (Fig. 6. 7. Taf. IV Fig. 24); sie werden kleiner und zugleich homogener, eine Zeit lang kann man noch zwei Bestand-

theile auseinanderhalten, einen chromatischen Körper und eine achromatische Rinde, welche an beiden Enden zugespitzt ist oder auch nur an einer Seite in einen spitzen schnabelartigen Fortsatz ausläuft. Später sieht man nur einen chromatischen Körper, der durch seine Gestalt noch seine Beziehungen zu den Nebenkernspindeln erkennen lässt. Als letzte Stadien der Rückbildung endlich sind feine rothe Körnchen zu betrachten, die abseits vom Bruchstückhaufen des Hauptkerns lagern. Endlich kann man auch nicht die geringsten Spuren von Nebenkernspindeln auffinden und ist so zur Annahme gezwungen, dass sie sich aufgelöst haben.

Ich beobachtete sie noch bei Thieren, welche am Anfang der nächsten Periode sich befanden, einige noch von messbarer Grösse, andere so fein, dass man sie nur mit Rücksicht auf die beobachteten Mittelformen mit einiger Wahrscheinlichkeit als Derivate von Nebenkernen deuten konnte.

Die Rückbildung erfolgt nicht für alle Nebenspindeln in gleicher Geschwindigkeit; so kann es kommen, dass in einem und demselben Präparat verschiedene Stadien neben einander vorkommen wie Figur 24 Taf. IV lehrt.

Während die Nebenspindeln sich rückbilden, hat die allein zurückgebliebene Hauptspindel eine wichtige Weiterentwicklung erfahren. Die Aequatorialplatte hat sich in die Seitenplatten getheilt, (Taf. 1 Fig. 8) zwischen beiden schnürt sich die Spindel ein zu einer Brücke, welche als ein dünner Faden ausserordentlich in die Länge wächst und sich unter einem Winkel bald nach dem oberen bald nach dem unteren Ende knickt (Fig. 9). Die kolbig verdickten Enden verlieren bald jegliche faserige Structur und liegen nach Durchschnürung des Verbindungsfadens als 2 homogene Kerne weit aus einander (Taf. II Fig. 4). Da beide äusserst spärliche Chromatinkörnchen enthalten und auch bei sehr starker Imbibition sich fast gar nicht färben, sind sie vom angrenzenden Protoplasma weniger unterschieden, als alle bisher betrachteten Kernstadien. Dies gilt besonders von dem einen der beiden Kerne; wie sich aus der Lage der Hauptspindel mit Nothwendigkeit ergibt, ist ein Theilproduct dicht unter der Cuticula in dem hervorgetriebenen Höcker der rechten Seite gelegen, das andere dagegen rückt tief in das Innere und kann sogar in den Haufen von Kernbruchstücken, welche aus dem Hauptkern hervorgegangen sind, hineingerathen. Das letztere ist dann schwieriger aufzufinden.

Da die Theilstücke der Hauptspindel sich nicht nur durch ihre verschiedene Lagerung unterscheiden, sondern auch durch ihr weiteres Schicksal, so wollen wir hier gleich besondere Namen einführen und den tief gelegenen Kern den stationären, den oberflächlichen den Wander- oder Befruchtungskern nennen.

In zahlreichen Fällen kommen einige Abweichungen von dem hier geschilderten Verlaufe vor (Taf. II Fig. 1—3). Sehr häufig habe ich auf dem Viertheilungsstadium beobachtet, dass eine Spindel sich auf der rechten Seite des Thiers unter die Cuticula nahe der Mundöffnung eingestellt hatte.

Dann fanden sich auch die Veränderungen schon vor, welche sonst erst später einzutreten pflegen, Verschluss der Mundöffnung und Hervorwölbung des angrenzenden Körperbezirks. Letztere schien mir in einigen Fällen besonders auffällig; ja ich gewann sogar den Eindruck, dass die Spitze der Spindel in den Körper des Nachbarthiers mit einem spitzen Fortsatz eingedrungen sei. Wenn es nun zur Theilung kommt, eilen die übrigen Spindel der eingestellten häufig voraus, sie sind schon sämmtlich oder zum Theil zweigetheilt oder in das Hantelstadium getreten oder ihre Theilproducte sogar schon in Rückbildung begriffen, wenn die eingestellte Spindel erst die Einleitung zur Theilung trifft.

Die Beobachtung derartiger Präparate hat mich früher zu der Ansicht geführt, dass die Differenzirung in Haupt- und Nebenspindeln sich schon auf dem Vierspindelstadium vollzieht; ich habe auch diese Ansicht in einer kurzen Mittheilung, welche in den Sitzungsberichten der Münchener Gesellschaft für Morphologie und Physiologie erschienen ist, vertreten. Danach würden nur die Theilproducte von 3 Spindeln zu Grunde gehen, die Theilproducte der vierten Spindel dagegen beide erhalten bleiben und direct sich in stationären und Wanderkern umwandeln. Die Fälle, wo nur eine Spindel vorhanden ist, welche bestimmt ist, sich später in die bleibenden Kerne zu theilen, während die Nebenspindeln schon geschwunden sind, suchte ich mir durch die Annahme zu erklären, dass die Theilung der vierten eingestellten Spindel, für welche ich wiederholt eine Verzögerung habe feststellen können, aussergewöhnlich spät eingetreten sei.

Meine jetzige Ansicht, welche sich auf genaue Untersuchung eines sehr umfangreichen Materials stützt, geht nun dahin, dass bei Paramaecien

sicherlich erst von den 8 durch zweimalige Theilung entstandenen Spindeln eine sich zur Hauptspindel entwickelt und die 2 Befruchtungskerne liefert und dass demgemäss nicht 6, sondern 7 Spindeln zu Grunde gehen. Denn ich habe 8 Spindeln öfters aufgefunden, bevor die Veränderung in der Gegend der Mundöffnung zu sehen war, und habe ausserdem Thiere beobachtet, bei welchen neben einer unzweifelhaften Hauptspindel, welche sich noch nicht in die Geschlechtskerne getheilt hatte, 7 in Rückbildung begriffene Nebenspindeln existirten.

Ich halte sogar den hier beschriebenen Modus für das normale Verhalten, namentlich auf Grund von Beobachtungen an *Paramaecium caudatum*. Dieses Thier, welches nur einen Nebenkern hat, besitzt naturgemäss auf allen entsprechenden Theilungsstadien nur die Hälfte der Spindeln von *Paramaecium Aurelia*. Den 8 Spindeln von *Paramaecium Aurelia* entsprechen somit 4 bei *Paramaecium caudatum*. Von den 4 durch zweimalige Theilung entstandenen Spindeln gehen 3 zu Grunde, die vierte erhält sich und liefert die beiden Geschlechtskerne.

Es fragt sich nun, ob die Entwicklung bei allen Exemplaren einer *Paramaecienart* in ganz derselben Weise verläuft, oder ob nicht vielmehr Variationen möglich sind, ob nicht speciell bei *Paramaecium Aurelia* die Variation vorkommen kann, dass auf dem Stadium der 4 Spindeln in der oben erläuterten Weise die eine als Hauptspindel die beiden Geschlechtskerne, die andern 3 die 6 zur Rückbildung begriffenen Nebenspindeln liefern. Sollte diese Variation vorkommen, so könnte sie vielleicht mit einer anderen Abänderung im Zusammenhang stehen, welche sich auf die Anlage der ersten Spindel bezieht, deren Besprechung ich bis an diese Stelle verschoben habe. Obwohl ich niemals ein *Paramaecium Aurelia* mit verschmolzenen Nebenkernen gesehen habe, so kömmt es doch vor, dass die 2 Kernsicheln dicht bei einander lagern und dass diese später eine einzige Kernspindel liefern. Die Kernspindel ist von ganz aussergewöhnlicher Grösse und enthält auf dem optischen Längsschnitt sehr viel mehr Spindelfasern, als man sonst zu Gesichte bekommt. (Taf. IV Fig. 20. 22.) Damit sind Verhältnisse geschaffen, wie sie für *P. caudatum* charakteristisch sind; es wäre daher nicht zu verwundern, wenn die Differenzirung in Haupt- und Nebenkern dort schon auf dem Vier-spindelstadium zu Stande käme.

c. Dritte Periode der Conjugation. Austausch der Wanderkerne
(Befruchtungsprocess).

Das Paramaecium, wie wir es am Ende der letzten Periode verlassen haben, besitzt einen in zahlreiche Stücke aufgelösten Hauptkern. Die meisten Stücke sind ziemlich gross, kugelig, oval oder wurstförmig; viele haben noch angeschwollene Enden oder sind sogar hantelförmig eingeschnürt; ab und zu hängen auch grössere Stücke mittelst eines feinen Verbindungsfadens zusammen. Reste von Nebenkernspindeln sind zuweilen als kleine Körner noch sichtbar. Die aus der Theilung der Hauptspindel hervorgegangenen letzten Abkömmlinge der Nebekerne, die Geschlechtskerne sind homogene oder schwach körnige Körper mit einem centralen Haufen chromatischer Körnchen; der tiefer gelegene stationäre Kern ist vollkommen kugelig, der subcuticulare Wanderkern etwas eckig.

Die Veränderungen des Hauptkerns während der 3. Periode sind unbedeutend und beschränken sich auf eine langsam fortschreitende Zerlegung seiner Theile in kleinere Stücke.

Dagegen fangen die Geschlechtskerne an sich zu vergrössern, wahrscheinlich nur durch Imbibition mit Kernsaft; dabei wird das Chromatin wieder deutlicher als ein ovaler Körper, der umgeben ist von achromatischen Fäden, eine Kernform, wie wir sie früher schon kennen gelernt haben, endlich werden die Kerne wieder zu Spindeln mit deutlicher Aequatorialplatte. Zählt man jetzt die Fasern auf dem optischen Längsschnitt, so findet man nur 4—6 und entsprechend so viel Chromatin-elemente; im Vergleich zu früher hat somit eine Reduction der Spindel-fasern etwa auf die Hälfte stattgefunden.

Während der Erneuerung der Spindelstructur erfahren beide Kerne Lageveränderungen. Dieselben sind beim stationären Kern unbedeutend und beschränken sich darauf, dass er wieder oberflächlicher auf die rechte Seite des Thieres in einige Entfernung vom geschlossenen Cytostom zu liegen kommt.

Die Lageveränderungen der Wanderkerne sind nicht nur viel erheblicher, sondern zugleich auch von viel grösserer Bedeutung. Sie lassen sich kurz dahin zusammenfassen, dass die Kerne, die inzwischen ent-

standene Protoplasmabrücke zwischen beiden Paarlingen benutzen, um in das Nachbarthier hinüber zu wandern und dort mit dem zurückgebliebenen stationären Kern zu verschmelzen. Da der Austausch meist nahezu gleichzeitig erfolgt, müssen sich beide Spindeln auf der Protoplasmabrücke begegnen und sich an einander vorbeischieben.

Den Austausch der Wanderkerne kann man nicht am lebenden Thier beobachten, sondern nur aus einem sorgfältigen Studium zahlreicher abgetödteter Entwicklungsstadien erschliessen; man kann aber hiebei eine grosse Sicherheit und Genauigkeit der Untersuchung erreichen, wenn man das ausserordentlich gesetzmässige gegenseitige Lageverhältniss der Kerne gut im Auge behält.

Aus der Theilung der Hauptspindel hervorgegangen, liegen die Wanderkerne bei seitlicher Ansicht der Copula genau über einander, aber durch einen weiten Zwischenraum getrennt; ein weiteres Stadium zeigt sie genähert, indem sie sich in der Copulationsebene, man möchte fast sagen auf der Grenze beider Thiere, aus der rein seitlichen Lagerung rechts mehr in eine mediane Lagerung begeben haben. Sie haben inzwischen wieder Spindelstructur gewonnen und die Spindelaxe in die Längsaxe der Copulationsebene eingestellt. (Taf. II Fig. 6, Taf. IV Fig. 27.)

Auf weiteren Präparaten sieht man das hintere Spindelende in eine Spitze ausgezogen und dem Nachbarthiere zugekehrt. Die Spindel befindet sich dann in einer schrägen Stellung; mit dem vorderen Ende liegt sie noch in der Nähe ihres Ausgangspunktes, d. h. in der rechten Seite des zugehörigen Thieres, mit ihrem hinteren Ende ist sie in die Tiefe — also nach der linken Seite zu — vorgedrungen. Dieses hintere Ende bohrt sich in das Nachbarthier ein und zwar in die rechte Seite desselben. In wie weit jedesmal der Uebertritt schon bewerkstelligt ist, lässt sich schwer ermessen, da die Grenzen beider Thiere verwischt, wenn nicht ganz geschwunden sind.

Sehr häufig habe ich gesehen, dass dem eingedrungenen Ende des Wanderkerns ein Ende des stationären Kerns bis zu gegenseitiger Berührung entgegengewachsen ist; es ist mir wahrscheinlich, dass eine derartige Berührung sich frühzeitig und constant vollzieht. (Fig. 6 u. 9, Taf. IV Fig. 26.)

Aus den Bildern 7 und 8 schliesse ich nun, dass unter dem Andrängen des Wanderkerns der stationäre Kern eine Drehung erfährt, so

dass sein der Copulationsebene zugewandtes Ende, welches die Verbindung mit dem Wanderkerne vermittelt, nunmehr abgekehrt ist. Vom gemeinsamen Pol aus divergiren beide Spindeln mit ihren nicht vereinigten Enden, die Wanderspindel in der Weise, dass ihr Ende noch in der rechten Seite des Mutterthiers nahe dem Ausgangspunkt der Wanderung festgeheftet ist. Die Figuren 7, 8, 9 zeigen verschiedene Grade dieser Divergenz; wenn dieselbe ganz aufgehört hat, dann haben sich auch die zweiten Spindelpole unter einander vereinigt; die Spindelfasern haben sich im wesentlichen parallel zu einander gestellt; aus Vereinigung zweier Elemente hat sich eine einzige grössere Spindel mit einheitlicher Aequatorialplatte entwickelt. Die ursprünglich vorhandene Verbindung mit dem Nachbarthier, welche sich aus der Entwicklungsweise mit Nothwendigkeit ergibt, wird allmählig jetzt aufgehoben.

Sucht man sich von der Menge der Spindelfasern eine Vorstellung zu verschaffen, indem man ihre Zahl auf dem optischen Längsschnitt bestimmt, so bekommt man ungefähr ebenso viel Elemente, als sie den aus den Sichelkernen hervorgegangenen Spindeln zukommen, etwa 10. Wir sehen somit, dass durch Vereinigung von zwei Spindeln, bei welchen eine Reduction der Spindelfasern stattgefunden hatte, die für *Paramaecium Aurelia normale* Zahl der letzteren wieder hergestellt ist.

Die Figuren 7 und 8 lehren, dass die beiden Paarlinge sich rücksichtlich der Geschwindigkeit, mit welcher die Kernvereinigung zu Stande kommt, nicht gleich verhalten; in beiden Fällen ist das rechte Thier gegenüber dem linken im Vorsprung. Wird dieser Unterschied ein sehr erheblicher, so entsteht ein interessantes Bild, welches ich zweimal erhalten und in Figur 9 Tafel II abgebildet habe. In beiden Fällen war im rechten Thier die Vereinigung beider Spindeln schon vollzogen, in dem einen Fall so vollständig, dass man zwischen den Fasern beider nicht mehr unterscheiden konnte, während im andern Fall dieser Unterschied noch gemacht werden konnte. Im linken Thier befand sich eine sehr viel kleinere Spindel, die stationäre Spindel, welche durch Conjugation noch keinen Zuwachs erhalten hatte. Endlich sehen wir in der Abbildung noch eine 3. Spindel von der Grösse der zuletzt beschriebenen; sie liegt beidesmal unzweifelhaft noch im rechten Thier; es ist die von letzterem gebildete Wanderspindel, welche bestimmt ist, nach links hin-

überzutreten — Figur 9 zeigt den Beginn dieses Uebertritts — und sich dort mit der stationären Spindel zu vereinigen. Solche Fälle, in denen auf der einen Seite die „Befruchtung“ verlangsamt ist, sind besonders geeignet um zu beweisen, dass ein Austausch der Spindeln eintritt.

Zum Schluss sei hier noch die theoretisch wichtige Beobachtung nachgetragen, dass sich schon vor der Vereinigung oder selbst vor dem Austausch der Spindeln die Theilung der Aequatorialplatte vollzogen haben kann (Taf. IV Fig. 26).

d. Vierte Periode der Conjugation. Bildung der Haupt- und Neben-Kernanlagen.

Durch dichte Aneinanderfügung von 2 Spindeln ist eine ansehnliche Spindel entstanden, welche wir mit Rücksicht auf ihr weiteres Schicksal die primäre Theilspindel nennen wollen. Sie liegt entsprechend ihrer Entstehung auf der rechten Seite des Thieres dicht neben dem Cytostom, welches sich in ganzer Ausdehnung wieder geöffnet hat. Die Theilspindel theilt sich in der oben schon für die Nebenkerne im Allgemeinen geschilderten Weise; sie wächst in die Länge und in die Breite; die Spindel-fasern schlängeln und krümmen sich, während die chromatischen Körnchen der Aequatorialplatte sich spalten und die Seitenplatten erzeugen. Unter fortgesetzter Streckung des Kerns weichen die Seitenplatten aus einander (Tafel III Fig. 1) und bildet sich zwischen denselben eine Einschnürung aus, welche zur Hantelform des Kerns führt. Die Hantelköpfe behalten (Tafel III Fig. 3) sehr lange die faserige Structur, oder büßen sie vielleicht überhaupt nicht vollständig ein; das Verbindungsstück dagegen verliert die Faserung immer mehr, je mehr es in die Länge wächst, und wird schliesslich ein feiner Faden, welcher zumeist einen ansehnlichen Bogen zwischen beiden Hantelköpfen beschreibt (Tafel III Fig. 2). Mit dem Durchschneiden des Verbindungsfadens erhalten wir zwei undeutliche faserige Körper, welche aber bald wieder zu zwei normalen Spindeln werden, den secundären Theilspindeln.

Die secundären Theilspindeln verbleiben in dem Thiere, in welchem sie entstanden sind, obwohl zumeist das Fortbestehen der Protoplasmabrücke einen Austausch der Spindeln noch ermöglicht. Ein Befund, den ich nur

einmal gemacht und in Figur 2 dargestellt habe, muss als ein abnormes Vorkommen gedeutet werden. Wenn hier die Theilungsfigur der ersten Theilspindel in der Verbindungsbrücke der 2 Paarlinge liegt, so dass die eine Spindel im linken, die andere im rechten untergebracht ist, so erklärt sich das wohl aus einer verlangsamten Ueberwanderung des einen Wanderkerns. Wahrscheinlich wurde dadurch die Vereinigungsstelle der Geschlechtskerne auf die Verbindungsbrücke verschoben.

Die Lösung der Copulation erfolgt nach meinen Erfahrungen meist nach Trennung der Theilspindeln, seltener noch vor derselben. Ein längeres Andauern der Vereinigung habe ich dagegen nie beobachtet, so dass die nun zu beschreibenden Vorgänge, welche sich an den secundären Theilspindeln vollziehen, immer nur an Einzelthieren beobachtet werden können.

Zunächst nähern sich die Theilspindeln, so dass man von einem bestimmten Stadium an sie stets dicht bei einander findet, die Pole der der einen Seite fest vereinigt, die der andern Seite schwach divergirend (Fig. 5 u. 7); zugleich nehmen sie an Grösse zu und es lockern sich die Spindelfasern, welche zwischen beiden Polen in schwach spiraliger Anordnung verlaufen (Fig. 4). Auch hier führt die Schlängelung der Spindelfasern zur Theilung der Aequatorialplatte; denn wenig vergrösserte Kerne zeigen dieselbe vollzogen (Fig. 5). Nach der Spaltung der Aequatorialplatte wachsen die Spindeln zum Unterschied von früher betrachteten Theilungen ohne eingeschnürt zu werden erheblich in die Länge; zugleich rücken die Seitenplatten fast bis zu den äussersten Enden der Kerne.

Im weiteren Verlauf mehren sich die Unterschiede zur gewöhnlichen Theilung der Nebenkernspindeln. Eine äquatoriale Einschnürung unterbleibt, dagegen bilden sich zwei Einschnürungen beiderseits dicht hinter den Seitenplatten aus, so dass man am Kern nunmehr 3 Abschnitte unterscheiden kann, eine mittlere ansehnliche Anschwellung und 2 die Seitenplatten enthaltende Endknöpfe; alle 3 Abschnitte sind noch faserig gestreift. (Taf. III Fig. 16.)

Die secundären Theilspindeln sind anfänglich schräg oder gar senkrecht zur Längsaxe des Thieres gestellt. Dies ändert sich nun, indem die Spindeln sich parallel zu einander und zur Längsaxe des Thieres lagern. Da ihnen hierdurch die Möglichkeit zu bedeutender Streckung gegeben ist, verlängern sie sich so sehr, dass ihre Enden bis in die

beiderseitigen Spitzen des Paramaecium hineingerathen und sogar ein Stück weit wieder umbiegen können (Taf. III Fig. 9).

Die Streckung geschieht, indem die 3 Kernabschnitte sich in lange Verbindungsfäden ausziehen; namentlich wird das mittlere Kernstück hierbei zum grossen Theil aufgebraucht bis auf eine kleine Anschwellung, welche noch lange genau in der Mitte zwischen beiden Kernenden liegt. Man kann jetzt an jedem Kern 5 Abschnitte unterscheiden, in der Mitte eine spindelige Verbreiterung, dann auf beiden Seiten lange Fäden, endlich an den Enden 2 kleine Köpfchen (Fig. 8).

Die Verbindungsfäden sind zur Zeit ihres Auftretens doppelt contourirt, durch Auseinanderweichen der Contouren entstehen sowohl die spindelige Verbreiterung als auch die Endköpfchen. In ersterer sieht man nur noch 2 leicht gewellte Kernfasern, letztere sind anfangs noch faserig, später werden sie feinkörnig, indem wahrscheinlich die achromatische Substanz zu einem Reticulum zusammenfliesst. Die chromatischen Körnchen sind zu einer undeutlichen Seitenplatte gruppirt, später legen sie sich an einander und bilden einen nucleolusartigen Körper.

Die Art, in welcher die Theilung zu Ende geführt wird, habe ich nicht näher verfolgt. Ich kann daher nicht entscheiden, ob die beiden Enden sich von einander trennen, indem die intermediäre Strecke gleichsam von ihnen aufgesogen wird, oder indem sie eine Auflösung durch das umgebende Protoplasma erfährt; am wahrscheinlichsten ist, dass die Substanz der spindeligen Anschwellung und der Verbindungsfäden sich auflöst. Denn ich habe Fälle beobachtet, in denen die Endkörperchen und Verbindungsstücke noch deutlich zu erkennen waren, ein Zusammenhang aber nicht mehr wahrgenommen werden konnte. Ich vermuthe daher, dass die Endkörperchen sich ablösen und allein erhalten bleiben.

So lange beide Kernenden noch fest unter einander verbunden sind, lässt sich kein Unterschied zwischen ihnen wahrnehmen. Einige Zeit nach vollzogener Theilung ist dagegen auf's deutlichste erkennbar, dass aus den secundären Theilspindeln 2 verschiedene Kernpaare entstanden sind, kleinere und grössere; die kleineren sind die Anlagen der bleibenden Nebenkerne, die grösseren die Anlagen zu dem neu entstehenden Hauptkern, die sogenannten Placenten. Beide gemeinsam sind von den rundlichen Stücken, welche aus Zerfall des Hauptkerns entstanden sind, leicht

zu unterscheiden, indem sie den Charakter von Kernbläschen haben, eine deutliche Membran besitzen und sich sehr wenig färben. Die Unterschiede zwischen Nebenkernanlagen und Placenten beruhen nun vor Allem auf der Art, wie die spärlichen Chromatinbestandtheile auf das achromatische Gerüst vertheilt sind. Bei den Nebenkernen besteht der Zustand wie er sich aus der Theilung ergibt, fort; das Bläschen ist vom achromatischen Gerüst gleichmässig durchsetzt, so dass sogar der Unterschied zwischen ihm und der Kernmembran verwischt ist, und in dem Gerüst liegt ein chromatischer Nucleolus entweder in Form eines rundlichen Körpers oder in Form eines gewundenen Stabes oder endlich als ein Complex weniger Körnchen. Bei den Hauptkernanlagen sind dagegen beide Kernsubstanzen innig vermengt. Im Innern der Kernblase liegt ein rundlicher Körnerhaufen, der sich schwach färbt, wahrscheinlich ein beide Kernbestandtheile in sich vereinigendes Reticulum. (Taf. III Fig. 9 u. 10.)

Die Folge ist, dass bei Betrachtung gefärbter Canadabalsampräparate und Benützung des Farbenbildes die Nebekerne mit ihren intensiv rothen Nucleoli hervorleuchten, dass dagegen die Hauptkernanlagen fast gar nicht oder nur als matt rosa Flecke auffallen.

Begreiflicherweise war es mir nun von grossem Interesse zu entscheiden, in welcher Weise aus den Theilspindeln die zweierlei Kernanlagen hervorgehen. Von vornherein waren 2 Möglichkeiten gegeben, entweder die eine Theilspindel liefert nur Nebenkernanlagen, die andere nur Placenten, oder jede Spindel liefert auf der einen Seite einen Nebenkern, auf der andern die Anlage zu einem Hauptkern.

Mit Aufwendung vieler Mühe bin ich zu dem Resultat gelangt, dass das letztere zutrifft. Der Unterschied zwischen beiderlei Kernen tritt sehr bald nach vollzogener Theilung auf; dann kann noch die Lagerung bestehen, wie sie aus der Theilung unmittelbar sich ergibt: in jedem Ende des Thieres 1 Paar von Kernen. In mehreren Fällen habe ich deutlich gesehen, dass das eine Kernpaar schon zweifellos die Charaktere von Placenten trug, das andere das Aussehen von Nebenkernen bewahrt hatte.

Wir können somit den Satz aufstellen, dass jede primäre Theilspindel sich in zwei gleichwerthige Stücke, die secundären Theilspindeln, theilt, dass jede secundäre Theilspindel dagegen bei der Theilung ungleichwerthige Elemente liefert, auf der einen Seite die Anlage zu einer

Placenta, auf der andern die Anlage zu einem Nebenkern. Wir haben ferner gesehen, dass auch im Theilungsprocess zwischen beiden Fällen erhebliche Unterschiede bestehen. Die primäre Theilspindel zeigt denselben Theilmodus wie die Nebenkernkerne in der Copulationsperiode vor der Befruchtung; die secundären Theilspindeln bilden dagegen dieselben Figuren, wie sie bei der gewöhnlichen Theilung der Paramaecien aus den Nebenkernen hervorgehen.

Für meine Auffassung, dass jede Theilspindel eine „Placenta“ und einen Nebenkern erzeugt, kann ich als weiteren Beweis den Umstand anführen, dass stets gleichviel Nebenkernkerne wie Placenten vorhanden sind. Es kann nämlich vorkommen, dass Thiere, welche aus der Copulation hervorgegangen sind, 4 anstatt 2 Nebenkernkerne besitzen; dann haben sie auch die gleiche Anzahl von Placenten. Ich erkläre mir dieses mehrfach beobachtete Vorkommniss durch die Annahme, dass die Theilungsspindel, welche aus der Vereinigung der Geschlechtskerne entstanden ist, sich zweimal hintereinander theilt und so vier Spindeln liefert, welche sich nun erst in Haupt- und Nebenkernanlagen theilen. (Taf. III Fig. 11.)

Auf die Copulation folgt eine jedenfalls Tage lang dauernde Periode, in welcher allmählig die normale Structur des Paramaecium wieder hergestellt wird, indem die Theilproducte des Hauptkerns schwinden und die sogenannten Placenten den neuen Hauptkern liefern. Die bis dahin kleinen Paramaecien wachsen lebhaft und können sogar eine Grösse erreichen, wie ich sie sonst nie beobachtet habe. In dieser Zeit bleiben die Nebenkernkerne im wesentlichen so wie sie aus der Theilung der secundären Theilspindeln hervorgegangen sind, mit einziger Ausnahme vielleicht, dass die Chromatinkörner einen rundlichen Nucleolus erzeugen. Die Anlagen der Hauptkerne erfahren dagegen ein langsam fortschreitendes Wachstum und eine Aenderung ihrer Structur, wobei von dem bisherigen Charakter der Kerne nur die scharfe Umgrenzung durch eine weit abstehende Kernmembran lange Zeit erhalten bleibt. Der Körnerhaufen im Innern der Kernblase wird zu einem homogenen Nucleolus, welcher sich so gut wie gar nicht färbt. Nur undeutlich verwaschene rothe Flecke deuten an, dass im Kern noch Chromatin enthalten ist. Dieselben nehmen allmählig an Menge und Intensität der Färbung zu, so dass die anfangs fast farblose Hauptkernanlage bei Färbungen ein immer tieferes Colorit gewinnt; von den Bruchstücken des Hauptkerns ist sie aber auch dann noch zu unter-

scheiden, einmal weil sie nach wie vor homogen und später äusserst fein gekörnelt erscheint, zweitens aber auch weil sie von einer weit abstehenden Kernmembran umgeben ist, welche den Kernbruchstücken fehlt (Fig. 12 u. 17).

In gleichem Maasse als die beiden Hauptkernanlagen an Grösse zunehmen, in gleichem Maasse schwinden die Reste des alten Hauptkerns. Dieselben haben während des in Rede stehenden Zeitabschnitts eine fortgesetzte Verkleinerung erfahren und sind zu rundlichen oder polyedrischen Körpern geworden, zwischen denen nur geringfügige Grössenunterschiede bestehen. Während sie früher dicht zu einem Haufen zusammengedrängt waren, verbreiten sie sich jetzt gleichmässig durch das in lebhaftem Wachstum begriffene Thier. Dabei geben sie Erscheinungen zu erkennen, welche eine allmähliche Degeneration wahrscheinlich machen (Taf. IV Fig. 25). Sie werden lichter, die Körnelung ihrer Substanz wird gröber und lockerer, nicht selten bildet sich im Centrum eine helle Stelle aus. Häufig liegen sie den Hauptkernanlagen dicht angefügt; da sie dann aber immer durch die Kernmembran getrennt bleiben, halte ich eine directe Verschmelzung mit denselben für ausgeschlossen; dagegen scheint es mir sehr wahrscheinlich, dass ihre Substanzen gelöst und von den Kernanlagen zum eigenen Wachstum verbraucht werden.

Noch sind aber 2 Kernanlagen vorhanden, während ein normales Paramecium nur 1 Hauptkern besitzt. Von vornherein sind 2 Möglichkeiten gegeben, in welchen sich diese letzte Umbildung vollziehen könnte. Einmal könnten die beiden Kernanlagen verschmelzen, zweitens könnten sie durch einen Theilungsact auf 2 Thiere vertheilt werden. Bilder, welche einen Verschmelzungsvorgang ausser Zweifel stellen würden, habe ich nicht gefunden, wohl aber habe ich häufig gesehen, dass die Hauptkernanlagen an der Grenze des hinteren und mittleren Drittels sich fest an einander pressen. Wenn wir berücksichtigen, dass Verschmelzungen ruhender Kerne wohl schnell ablaufen, so sprechen diese Beobachtungen zu Gunsten der ersten der beiden oben aufgestellten Möglichkeiten. (Taf. III Fig. 12 u. 17.)

Andererseits habe ich keine Anzeichen aufgefunden, dass, so lange als die Hauptkernanlagen getrennt bestehen, eine Theilung des Paramecium zu Stande kömmt. Ich habe zu dem Zweck die Vorgänge der Theilung bei Paramecien, welche noch vor der Copulationsperiode standen, geprüft und die bisher noch ungenügend oder gar nicht bekannten com-

plicirten und jedenfalls langdauernden Umwandlungen der Nebenkerne und der Cytostome genauer verfolgt.

Ich werde darüber in einem besonderen Abschnitt berichten und beschränke mich hier auf die Bemerkung, dass selbst bei abnorm grossen Paramaecien mit doppelter Kernanlage keine Vorbereitungen zur Theilung aufzufinden waren. Dieser negative Befund macht die Annahme unwahrscheinlich, dass ein Theilungsprocess zur einfachen Beschaffenheit des Hauptkerns führt.

Literatur: Da in den meisten früheren Arbeiten die einzelnen Phasen der Copulation nicht auseinander gehalten worden sind, ist es mir zweckmässiger erschienen, die Angaben über die Schicksale der Nebenkernspindeln im Zusammenhang zu besprechen.

Der Theilungsprocess der Spindeln wurde zuerst von Bütschli (5; Taf. VII, VIII u. XII) bei *Paramaecium Bursaria*, *P. putrinum* und *Stylonychia Mytilus* beschrieben, mit Abbildungen erläutert und als eine Form der Kernvermehrung richtig gedeutet. In Bronn Classen und Ordnungen des Thierreichs hat er zum Theil seine früheren Abbildungen wieder abgedruckt und auch seine frühere Schilderung im Wesentlichen beibehalten und nur in so fern ergänzt, als er die inzwischen in die Histologie eingeführte Unterscheidung von Chromatin und Achromatin anwandte (6; p. 1535). Ich hebe aus Bütschli's Darstellung die wichtigsten Sätze heraus. „Unter fortgesetzter Streckung des Kerns wird die Kernplatte getheilt und ihre Hälften wandern nach den Polen, welche sie schon erreichen, bevor eine Einschnürung in der mittleren Region eintritt. Stets bleiben die achromatischen Verbindungsfasern zwischen den auseinander gerückten Kernplattenhälften sehr deutlich und klar. Sie sind die früheren Spindelfasern, an welchen sich die Kernplattenelemente verschieben, was nicht ausschliesst, dass sie gleichzeitig von ihnen bewegt werden. Indem der Kern fortgesetzt in die Länge wächst, runden sich seine beiden Enden allmählich kugelig bis ellipsoidisch ab, so dass sie sich durch eine Einschnürung von dem strangartigen Mitteltheil deutlich absetzen. Den Inhalt der abgerundeten Enden bilden wesentlich die Kernplattenhälften, den Verbindungsstrang dagegen die achromatischen Verbindungsfasern, welche jedoch jederseits noch eine kleine Strecke in die Enden eindringen. Der Verbindungsstrang wächst nun sehr stark

aus, wobei er zunächst lang spindelförmig wird, da er in der Mitte am dicksten bleibt. Diese Anschwellung erhält sich lang, wird jedoch natürlich immer unmerklicher, je mehr der Strang auswächst; schliesslich schwindet sie.“

Der Verbindungsstrang „erscheint im Maximum seiner Streckung als ein ganz feiner in der Mitte nicht mehr angeschwollener Faden.“ „Dass dieser Faden schliesslich mitten durchreisst und seine Reste eingezogen werden, scheint zweifellos.“

In der beschriebenen Weise sollen sich die Nucleoli sowohl bei der Conjugation als auch bei der Vermehrung der Infusorien durch Quertheilung in Tochterkerne verwandeln; nur die Tochterkerne sollen sich in beiden Fällen verschieden verhalten. Bei der Quertheilung soll „bald meist schon vor der vollen Ausbildung des Verbindungsstranges die Rückbildung der Kernplattenhälften in jedem Tochterkern eintreten,“ d. h. ihre Umwandlung in den Zustand des ruhenden Nebenkerns. „Bei der Vermehrung während der Conjugation kehren die Tochterkerne nicht in den Ruhezustand zurück,“ weil sie sofort von Neuem zur Theilung schreiten. Dabei sollen die am Pol einseitig gelagerten Kernplatten zunächst zur Bildung der Kernplatte wieder in die Mitte rücken.

Zu diesen Angaben habe ich zu bemerken, dass Bütschli die nicht unwichtigen Unterschiede zwischen den Nebenkerntheilungen, welche vor der Befruchtung stattfinden, und denen, welche nach der Befruchtung zur Bildung der Neben- und Hauptkernanlagen führen, übersehen hat. Seine Darstellung combinirt Bilder, welche verschiedenen Reihen angehören; so gehören die terminale Lagerung der Seitenplatten und die spindelige Anschwellung des Verbindungsstrangs in den zweiten Theilungsmodus hinein; die meisten übrigen Angaben beziehen sich dagegen auf die erste Theilweise. Ferner lässt Bütschli die eigenthümliche Schlängelung der Spindelfasern unerwähnt, welche in die Zeit der Theilung der Aequatorialplatte fällt und die bei der Erklärung des Mechanismus der Kerntheilung Berücksichtigung verdient, obwohl er die betreffende Spindelform einmal selbst abgebildet hat. (5; Taf. VIII Fig. 7.)

In einer Reihe principiell wichtiger Fragen bin ich dagegen mit Bütschli in voller Uebereinstimmung: „dass das Material zum Aufbau der achromatischen Spindelfasern schon im ruhenden Kern enthalten ist

und nicht von eindringendem Protoplasma der Umgebung geliefert wird“, dass die Kernmembran erhalten bleibt, dass die Nebenkernspindeln stets Chromatin enthalten und dass sie dieses Chromatin im Nebenkern vorfinden und nicht erst vom Hauptkern entleihen müssen. Hiermit ist schon gesagt, dass ich die kurze Darstellung, welche Jickeli von den Theilstadien der Nebekerne gegeben hat, nicht für richtig halte (13; p. 491).

Mit den Untersuchungen, welche Bütschli über die Spindeltheilung von *Paramaecium bursaria* veröffentlicht hat (5), erklärt sich Balbiani (3; 1882 p. 110) vollkommen einverstanden; damit ist nun schwer vereinbar, wenn er auf der folgenden Seite eine vollständige Uebereinstimmung der Theilung der „Nucleoli“ bei Conjugation und Theilung der Infusorien mit der Theilung der Zellkerne behauptet und diese Uebereinstimmung bis in die Einzelheiten durchzuführen sucht. Denn wie aus meinen und Bütschli's Beschreibungen ersichtlich ist, bestehen zwischen der Theilung der Nebekerne der Infusorien und derjenigen der Gewebskerne bei grosser Aehnlichkeit doch immer noch sehr erhebliche Unterschiede; so trifft es z. B. gar nicht zu, dass „les bâtonnets fusiformes (der Seitenplatten) se transforment graduellement en petits noyaux vésiculeux, qui fusionnent pour former les deux jeunes noyaux.“

Da Gruber und Plate auf die Structur der Kernspindeln und ihrer Theilungsphasen nicht näher eingegangen sind, so bleiben uns hier nur noch die Arbeiten Maupas' (15—22) zu erwähnen übrig; bei ihrem Charakter als vorläufiger Mittheilungen kann man von ihnen keine ausführlicheren Angaben erwarten. Immerhin ist wichtig, dass Maupas ebenfalls eine vollkommene Uebereinstimmung in der Theilung der Nebekerne bei Conjugation und Theilung behauptet; ferner giebt er eine genauere Beschreibung des aus der Theilung hervorgegangenen ruhenden Kerns. (16; p. 1571) „L'état le plus important à connaître est celui de forme sphérique granuleuse, mais qu'il est plus exacte d'appeler peletonné. La substance fondamentale du nucléole y est, en effet, organisé en un mince filament finement enchevêtré et peletonné sur lui même. Cette forme représente l'état primitif par lequel le nucléole et ses produits reviennent constamment au début de chaque nouvelle division“.

Ob in der That die chromatische Substanz im Ruhezustand der Kerne

die Form eines verknäuelten Bandes besitzt oder, wie ich es dargestellt habe, aus gröberen und feineren Körnchen besteht, lässt sich bei *Paramaecium Aurelia* wegen der Kleinheit der Kerne mit voller Sicherheit kaum entscheiden; ich lege auf diesen Punkt keinen Werth.

Wir kommen jetzt zu einer Frage, welche bei allen Untersuchungen über Copulation der Infusorien im Brennpunkt gestanden hat: Vollzieht sich ein der Befruchtung analoger Vorgang, ein Austausch von Nebenkernen oder von Theilproducten von Nebenkernen? Bütschli (5; p. 443) äusserte sich in seiner Hauptarbeit darüber folgendermaassen. „Eine wirkliche Gleichstellung des Nucleolus und eines Spermakerns wäre meiner Ansicht nach nur dann festzuhalten, wenn sich nachweisen liesse, dass die Nucleoli der in gewöhnlicher Weise conjugirten Infusorien während der Conjugation ausgetauscht würden, denn das wesentliche Kriterium, das wir bis jetzt für einen Spermakern haben, ist doch das, dass er in einer anderen Zelle (der Eizelle) zur Weiterbildung gelangt. Ich habe es daher auch nicht versäumt, genauer auf die wenigen Fälle bei *P. Bursaria* und *putrinum* hinzuweisen, wo ich einen derartigen Austausch der Nucleoli mit Sicherheit glaube annehmen zu dürfen; dennoch haben sich diese Fälle bis jetzt so selten gezeigt, dass ich sie nicht für regelmässig halten darf.“

Die hier angezogenen, auf Seite 295 beschriebenen Fälle sind sehr problematisch; die Copula von *Paramaecium Bursaria* (ein Thier mit 1 Spindel, das andere mit 3) könnte man allenfalls so deuten, dass wie ich es in Figur 9 Taf. I für *Paramaecium Aurelia* abgebildet habe, der eine Wanderkern beim Uebertritt eine Verzögerung erfahren habe; doch ist eine solche Deutung nicht gerade wahrscheinlich, da Bütschli nichts davon erwähnt, dass in dem Thier mit 3 Spindeln 2 mit einander vereinigt gewesen seien. Das zweite Beispiel (eine Copula von *Paramaecium putrinum*), bei welcher das eine Thier gar keine, das andere Thier 4 Spindeln enthält (4; Taf. XXV Fig. 2) kann dagegen mit keinem der oben von mir dargestellten Befruchtungsstadien in Beziehung gebracht werden.

Bütschli (6; p. 1622) hat sich daher später auch rücksichtlich des Austausches von Samenkapseln zweifelnd ausgesprochen; indem er über die sogleich zu referirenden Beobachtungen Maupas' äusserte: „Leider gestatten Maupas' vorläufige Berichte über den Austausch und

die Copulation der Micronuclei bis jetzt noch keine genügende Kritik.“ Immerhin glaubt er dem Verfasser als gutem Beobachter Vertrauen schenken zu dürfen, zumal als seine Angaben unsern allgemeinen Erfahrungen über Copulations- und Befruchtungserscheinungen am besten entsprechen würden.

Mit grosser Bestimmtheit sind für die Lehre vom Austausch der Nebenkernspindeln Engelmann und Balbiani eingetreten. Engelmann (7; p. 609) stellt den Satz auf, dass „vor oder nach der ersten oder zweiten Theilung des Nucleolus die Nucleoli ausgetauscht werden“, und spricht ferner die Vermuthung aus, „dass die Reconstruction des Nucleus die Folge einer von der Substanz der Nucleoli auf die Kernfragmente ausgeübten Wirkung sei,“ ohne aber für das eine oder andere triftige Gründe in das Feld zu führen; ihm genügt schon zum Beweis die Beobachtung „gekreuzter Spindeln an der Grenze beider Thiere, etwas nach vorn von den Mundöffnungen, halb im einen halb im anderen Individuum“ (p. 611). Balbiani, welcher in seinen ersten Arbeiten lehrte, dass die Samenkapseln des einen Thiers zur Befruchtung der Eier des zweiten Thiers dienen und zu dem Zweck durch eine besondere Geschlechtsöffnung übertragen würden, deutete später seine Beobachtungen um und behauptete nun, dass von den Nebenkernspindeln eine in das Nachbarthier hinüberwandere. Er habe häufig sowohl bei *Paramaecium Aurelia* (-caudatum), *P. bursaria* und *P. putrinum* die betreffende Spindel in der Mundöffnung beobachtet. (3; 1882 p. 110, p. 116.) Indessen kann man sowohl aus den Angaben wie aus den Abbildungen Balbiani's mit Sicherheit entnehmen, dass er den Befruchtungsprocess selbst nicht beobachtet hat. Was er gesehen hat, ist nach meiner Ansicht die zur Theilung eingestellte Hauptspindel, vielleicht auch der aus der Theilung hervorgegangene Wanderkern, bevor er in das Nachbarthier hinübergetreten ist.

Dass Balbiani's und Engelmann's Beobachtungen einen Uebertritt von Nebenkernspindeln nicht beweisen, ist auch die Ansicht Gruber's und Plate's (10 u. 26—28). Beide bestreiten übereinstimmend diesen Vorgang; in der Gegend der Mundöffnung sollen die Spindeln zweier Thiere auf einander zu rücken, eine gekreuzte Stellung einnehmen und in einen Substanztausch treten (Gruber) oder vielleicht auch nur „einen

energischen Plasmaaustausch zwischen beiden Conjugirenden befördern.“ (Plate.) Dieses allerdings wichtige Stadium der Spindelkreuzung habe Balbiani fälschlich auf einen Uebertritt der Spindeln bezogen; indessen sollen die Spindeln wieder in das zugehörige Thier zurückgleiten und anderen heranrückenden Spindeln Platz machen, welche vielleicht ebenfalls derartige Austauschprocesse unterhalten. Das Stadium der Spindelkreuzung nach Plate soll gleich häufig bei Anwesenheit von 1, 2 oder 4 normal gebauten Spindeln auftreten und wurde von Gruber am häufigsten bei 2 Spindeln, seltener bei 1, 3 und 4 Spindeln jederseits angetroffen. Ich kenne nun alle die verschiedenen Bilder, welche Gruber und Plate beschrieben und gezeichnet haben, von *Paramaecium caudatum*, welches unter dem Namen *Paramaecium Aurelia* beiden Forschern gedient hatte, und kann sie daher auf Grund genauer Untersuchung einer lückenlosen Entwicklungsreihe in richtiger Weise deuten. Es wurden beobachtet:

1. Copulae mit eingestellter Hauptspindel, bei welchen die 3 Nebenspindeln vollkommen intact waren (Stadium mit 4 Spindeln), bei welchen eine Spindel, in Rückbildung begriffen, einen homogenen Körper gebildet hatte und daher nicht mehr als Spindel gerechnet wurde (Stadium mit 3 Spindeln), bei welchen 2 und 3 Nebenspindeln rückgebildet waren (Stadium mit 2 und 1 Spindel).

2. Copulae mit getheilter Hauptspindel, bei welchen die Theilproducte schon wieder Spindelstructur angenommen hatten (das gewöhnliche Stadium (mit 2 Spindeln) und ferner solche bei denen sie den Charakter von fast homogenen Kernen besaßen. (Gruber Taf. I Fig. 11. 12. 13., welche etwa in folgende Reihenfolge zu bringen sind 12. 13. 11. und denen Fig. 8. 9. 10 nicht voran, sondern nachzustellen sind.)

In eine neue Phase trat die Lehre vom Austausch der Spindeln durch die bisher leider nur in vorläufigen Mittheilungen niedergelegten ausgezeichneten Untersuchungen Maupas'. Maupas fand bei dem auch von mir zur Beobachtung benutzten Infusor *Paramaecium Aurelia* im Wesentlichen dasselbe, was ich oben geschildert habe, dass die beiden „Micronuclei“ eines Thiers sich zweimal theilen, dass von den 8 Spindeln 7 zu Grunde gehen, die achte sich in einen „männlichen und einen weiblichen Vorkern“ theilt. „Darauf hin tauschen die conjugirten Thiere

ihren männlichen Vorkern aus, welcher sich mit dem weiblichen Vorkern seines neuen Wirths vereinigt und verschmilzt, indem er so einen neuen Kern von gemischtem Ursprung erzeugt. Damit endigt der wesentlichste Theil der geschlechtlichen Befruchtung.“ (20; p. 356.) Der Austausch der Kerne wurde in principiell übereinstimmender Weise bei *Paramaecium caudatum*, *Stylonychia pustulata*, *Onychodromus grandis*, *Spirostomum teres*, *Leucophrys patula* und später auch bei Vorticellen beobachtet. Eine genauere Schilderung des Vorganges wurde für *Paramaecium caudatum* mit folgenden Worten gegeben. „Pendant le stade D un seul des corpuscules nucléolaires, issu des divisions antérieures, continue à évoluer et se divise de nouveau en deux. De ces deux l'un demeure en place près de la bouche; le second corpuscule au contraire va se placer parallèlement au grand axe de l'Infusoire dans la large ouverture du vestibule prébuccal. A ce moment cet ouverture est libre, le tube pharyngien ayant disparu. Arrivés à ce point les corpuscules d'échange ont la forme de fuseaux striés.“

„Ainsi disposés ces fuseaux nucléolaires s'enfoncent peu à peu dans le corps du conjoint opposé, en glissant obliquement l'extrémité postérieure dévancant un peu l'antérieure. A peine engagés dans le corps de leur nouvel hôte, ils se trouvent immédiatement attirés vers le corpuscule conservé par chacun conjoint. Comme ce dernier a également une forme oblongue, son extrémité postérieure entre d'abord en contact avec l'extrémité postérieure du nouveau venu, puis ils s'accolent longitudinalement et finalement se fusionnent.“

Aehnliches wie Maupas hat vielleicht noch früher Jickeli beobachtet. Doch lässt sich aus den kurzen Sätzen, in welchen er seine Beobachtungen zusammenfasst, und die ich hier folgen lasse, nicht entnehmen, in wie weit seine Untersuchungen beweiskräftig sind. „Den schon oft behaupteten, aber immer noch zweifelhaften Austausch von Theilsprösslingen der Nebenkerne während der Conjugation kann ich für *Paramaecium* mit voller Sicherheit bestätigen. Es liegen mir in Dauerpräparaten alle Stadien vom Vorstülpen der Bauchwandungen durch den andringenden Nebenkern bis zum fast vollzogenen Uebertritt vor.“ „Der gleiche Rhythmus in den beiden Individuen eines Conjugationspärchens ist auch hier zu erkennen, indem der Uebertritt in beiden Individuen gleichzeitig erfolgt. Dadurch erhält man nicht selten Zustände dieses

Processes, wo die wechselnden Nebenkerne kreuzweise über einander gelegt erscheinen.“ (13; p. 495.)

Auch nach dem Erscheinen der Arbeiten Maupas' haben Plate und Gruber (11; p. 6) an der Ansicht festgehalten, dass bei der Copulation kein Ueberwandern von Spindeln in das Nachbarthier Statt hat.

Schliesslich mögen hier noch einige Bemerkungen Platz finden, welche sich auf alle früheren Autoren mit Ausnahme von Maupas beziehen.

Während der Conjugationszustände kommen bei *Par. aurelia* zweimal Zustände mit 1 und 2 Spindeln (bei *Par. caudatum* sogar mit 1, 2 und 4 Spindeln) sammt den zugehörigen Theilungsstadien vor; das eine Mal vor, das andere Mal nach der Befruchtung. Bei *Paramaecium Aurelia* haben wir vor der Befruchtung die direct aus dem Nebenkern entstandene Spindel und später ihre beiden Theilproducte, nach der Befruchtung die primäre Theilspindel und die secundären Theilspindeln. Diese Zustände von ganz verschiedener morphologischer Bedeutung sind nur von Maupas richtig unterschieden worden, von allen übrigen Forschern wurden sie mit einander verwechselt oder richtiger gesagt für gleichwerthig gehalten. Das kommt nun hauptsächlich daher, dass bei den meisten Infusorien der „Zerfall“ des Hauptkerns entweder gar nicht (*P. bursaria*) oder erst nach aufgehobener Copulation eintritt. (*P. caudatum*; *P. putrinum*). In Folge dessen fehlen vor Lösung der Copula die sicheren Kriterien der Zeitbestimmung, wie sie uns bei *P. aurelia* durch die gesetzmässig fortschreitende Umbildung des Hauptkerns an die Hand gegeben werden. Ein Thier mit Ausgangsspindel (Taf. I Fig. 3) hat bei *P. Aurelia* einen einheitlichen scheibenförmigen Kern, ein Thier mit primärer Theilspindel einen Haufen von Kernstücken. Bei *Paramaecium caudatum* finde ich dagegen auf den correspondirenden Stadien stets einen einheitlichen Kern, welcher nur in seinem Oberflächen-Relief geringe Unterschiede aufweist, die leicht übersehen werden können. *Par. Aurelia* ist daher ein zum Studium der Copulation vorzüglich geeignetes Object, obwohl es durch die ausserordentliche Kleinheit und die schwach chromatische Beschaffenheit seiner Spindeln, sowie durch den Haufen der Kernbruchstücke der Beobachtung viel grössere Schwierigkeiten bereitet als *P. caudatum* mit seinen auffallend grossen Kernfiguren. Das späte Auftreten des Kernzerfalls bei ihren Unter-

suchungsobjecten ist wahrscheinlich auch der Grund gewesen, weshalb die früheren Autoren von demselben keine so genaue Darstellung gegeben haben, wie es hier geschehen ist.

Von der Art, in welcher nach aufgehobener Conjugation die Kerne des Infusors sich reconstruiren, hat schon Bütschli in seinem Hauptwerk eine im Wesentlichen richtige Darstellung gegeben, welche die noch von Engelmann (7; p. 604) angenommene Lehre von der Genese der Placenten aus dem alten Hauptkern beseitigte. Aus den Spindeln des Nebenkerns sollen nach ihm sowohl die bleibenden Nebenkernkerne als auch die Anlagen der Hauptkerne, die Placenten Stein's, hervorgehen; der alte Hauptkern soll entweder zum Aufbau des neuen mit verwandt werden, oder ausgestossen oder aufgelöst werden. Dieser Auffassung sind fast sämmtliche spätere Forscher beigetreten, nur dass sie zumeist in Abrede stellten, dass Theile des alten Hauptkerns ausgestossen werden. Balbiani suchte Bütschli's Darstellung zu ergänzen mit der auf keinerlei Beobachtung sich stützenden Angabe, der Hauptkern entstehe aus den vom Thier selbst entwickelten Spindeln, der Nebenkern aus einer bei der Befruchtung eingedrungenen Spindel des Nebenpaarlings; die Aneinanderlagerung von Hauptkern und Nebenkern entspreche der Verschmelzung von Ei- und Spermakern bei den Metazoen (3; 1882 p. 269, p. 320—321). Meine und Maupas' Beobachtungen sind ein sicherer Beweis, dass diese Angaben ganz haltlos sind, ebenso wie die Vermuthung Plate's (28; p. 185—188), dass nur die Hauptkerne aus den Nebenkernspindeln entstehen, die Nebenkernkerne dagegen aus Bruchstücken des alten Hauptkerns.

Der Umstand, dass beim Abschluss der Nebenkerntheilungen (richtiger gesagt der Theilungen der befruchteten Nebenkernspindeln) mehrere Placenten und mehrere Nebenkernanlagen vorhanden sind, hat zu einer Controverse geführt, welche ich auch jetzt noch nicht für völlig entschieden halte. Bütschli nimmt als Regel an, dass die Nebenkernanlagen sich bis auf die für das Thier typische Zahl rückbilden, dass die Placenten je einen Hauptkern liefern und daher durch Theilung auf ebenso viel Theilsprösslinge vertheilt werden, als ihre Zahl beträgt. Im Wesentlichen schliessen sich ihm Balbiani und Maupas an. Balbiani räumt aber die Möglichkeit ein, dass mehrere Placenten zu einem Haupt-

kern verschmelzen; doch solle das nur unter schlechten Ernährungsbedingungen eintreten, wenn man die Copulae ohne neue Nahrungszufuhr in ihrem alten Behälter belasse. Gruber und Plate halten das Verschmelzen der Placenten für die Norm, ebenso wie ich es gethan habe. Bei meinen Untersuchungen traf allerdings zu, was Balbiani für ein ungünstiges, die normale Entwicklung störendes Moment hält; die entpulten Thiere wurden nicht mit neuem Nährmaterial versehen.

IV. Ueber die Theilung der Paramaecien.

Eines der ersten Stadien der Theilung, welches zur Beobachtung kam, wurde mir von einem 0,147 mm langen und 0,056 mm breiten Thier geliefert, bei welchem das Cytostom nahezu in die Mitte des Körpers gerückt war. Dasselbe (Taf. IV Fig. 4) war fast ganz geschlossen, so dass man in der Cuticula der Körperoberfläche nur einen schrägen Spalt erkennen konnte, welcher in einen engen, schlitzförmigen Schlund führte. Erhebliche Veränderungen waren an ihm keinesfalls vorhanden; nur schien es mir, als ob das Wimperband mehr, als es sonst der Fall ist, in die Symmetrieebene des Cytostoms gerückt und somit aus seiner gewöhnlichen Stellung mehr nach rechts verschoben wäre. Auch der Kern hatte noch das Aussehen, wie man es sonst bei Paramaecien findet, und war im Grossen und Ganzen von ovaler Gestalt, unregelmässig ausgezackt und in riffartige Vorsprünge erhoben. Einen sicheren Beweis, dass die Verlagerung und die geringfügigen Veränderungen des Cytostoms Vorbereitungen zur Theilung waren, lieferte die Untersuchung der Nebenkern. (Taf. IV Fig. 4.) Beide lagen dicht neben dem Hauptkern, waren oval und nach einem Ende birnförmig ausgezogen und in Umwandlung zur Kernspindel begriffen. Der in der Metamorphose weiter vorgerückte Kern enthielt im Innern einer vollkommen intacten Kernmembran deutliche Spindelfasern, welche den chromatischen Nucleolus allseitig umgaben. Letzterer war schon in einen Körnerhaufen aufgelöst und lag dem stumpfen Kernende wesentlich genähert. Beim zweiten Nebenkern bildete das Chromatin noch einen einheitlichen ovalen Körper; das Achromatin war zum Theil schon in Spindelfasern verwandelt, welche aber noch nicht regelmässig angeordnet waren.

Die Orientirung nach den Kernpolen war am spitzen Ende des Kerns deutlicher als am entgegengesetzten stumpfen. Das Präparat deutet somit darauf hin, dass die Umbildung zur Spindel an einem Pole beginnt und nach dem andern fortschreitet.

Bei 2 weiteren Exemplaren (Fig. 1 u. 5) waren die Veränderungen der Nebenkerne kaum weiter gediehen; die Spindelfasern waren ein wenig deutlicher, die chromatische Substanz war als ein länglicher Körper in die Mitte der Spindel getreten und noch mehr in feine Körnchen vertheilt. Wichtigere Resultate ergab die Untersuchung des Cytostoms. Die Mundspalte war geöffnet und klaffte bei dem einen Thier an beiden Enden weiter als in der dazwischen liegenden Partie; sie bestand somit aus einer grösseren vorderen und hinteren kleinen Oeffnung, welche beide durch einen schmalen Spalt zusammenhingen.

Das Vestibulum besass dicht unter der Körperoberfläche eine kleine Aussackung, wie etwa der Oesophagus eines Vogels oder eines Insects mit einem Kropf ausgerüstet ist. Die Aussackung, bei dem einen Thier etwas ansehnlicher als bei dem anderen, besass ihren eigenen Wimperstreifen und ist die Anlage eines neuen Vestibulums; das erweiterte hintere Ende der Mundspalte deutet vielleicht jetzt schon die Sonderung einer neuen Mundöffnung an.

Die Untersuchung der 3 soeben geschilderten Stadien lässt uns nur über einen Punkt im Unklaren: Wie entsteht der Wimperstreifen der neuen Cytostomknospe? Ich vermuthe, dass er sich vom Wimperstreifen des alten Cytostoms abspaltet und dass die mediane Einstellung des letzteren nur den Zweck hat, diese Abspaltung vorzubereiten. Durch genaues Prüfen zahlreicher Paramaecien, deren Körpergrösse das Bestehen einer Theilung wahrscheinlich machte, habe ich auch einige Bilder gewonnen, welche zu Gunsten meiner Vermuthung sprachen; ich habe Cytostome beobachtet, bei denen der Wimperstreifen auf der rechten Seite schwache Einkerbungen nahe dem hinteren und dem vorderen Ende zeigte; indessen halte ich selbst die Bilder nicht für beweisend. Wir nähern uns hier den Grenzen dessen, was beobachtet werden kann; wir müssen ferner an die Möglichkeit denken, dass solche Einkerbungen zufällige Bildungen sind; zu Vorsicht im Urtheilen werde ich ferner durch

den Umstand bestimmt, dass ich an den Nebenkernen keine auf Theilung hindeutenden Veränderungen habe wahrnehmen können.

Für die vorgerückteren Stadien habe ich dagegen ein durchaus zuverlässiges und umfangreiches Beobachtungsmaterial.

Zunächst die Veränderungen des Cytostoms! Die Mundöffnung selbst ergiebt wechselnde Bilder, bald ein einheitliches Oval bald mehr eine Achterfigur; letztere bereitet eine Sonderung vor, wie sie in Figur 8 dargestellt ist, in welcher die kleinere Oeffnung, welche für das neue Cytostom bestimmt ist, eben noch mit der alten Mundöffnung in Verbindung steht, eine Verbindung, welche später, z. B. in Figur 2 gelöst ist.

Der Wimperstreifen (Fig. 6—8) der Vestibularknospe wächst, indem er aus seiner gekrümmten Gestalt heraus sich mehr und mehr streckt. Sein Aussehen wechselt daher, wobei aber zu beachten ist, dass auch die verschiedene Lagerung des Thiers, ob es dem Beobachter mehr seine ventrale oder laterale Seite zuwendet, dazu beiträgt, das Bild der Cytostomanlage zu verändern.

Je grösser der neue Wimperstreif wird, um so mehr entfernt er sich vom Wimperstreifen des Muttercytostoms; zunächst weichen die oberen Enden aus einander, später auch die unteren. Das Auseinanderweichen erfolgt dabei in der Weise, dass die neue Cytostomanlage nicht nur nach rechts, sondern gleichzeitig auch nach rückwärts von ihrem Ausgangspunkt wandert; so dass sehr bald ihr vorderes Ende auf gleiche Höhe mit der Mitte des Muttercytostoms zu liegen kommt, ihr hinteres Ende dagegen das hintere Ende des letzteren überragt.

Bis zu diesem Zeitpunkt haben beide Cytostome noch einen gemeinsamen Hohlraum. Derselbe ist anfänglich weit und wird begrenzt von den beiden Wimperstreifen und den dünnwandigen Partien des Vestibulums, welche zwischen den Enden der Wimperstreifen ausgespannt sind. Indem die verbindenden Wände einander entgegen wachsen und den zwischen ihnen gelegenen Hohlraum sanduhrförmig einschnüren, wird dieser in 2 Räume zerlegt, von denen der eine dem Vestibulum des alten, der andere dem Vestibulum des neuen Cytostoms angehört. Die Art, wie die dünnwandigen Partien zur Begrenzung herangezogen werden, bringt es ferner mit sich, dass die schmale Verbindung zwischen den Cytostomen

nahe dem vorderen Ende des neuen Cytostoms beginnt und hinter der Mitte des alten endigt.

Während der Zeit, in welche die beschriebenen Neubildungen fallen, erfährt der Hauptkern keine Veränderungen, welche man mit der Theilung des Paramaecium in directen Zusammenhang bringen könnte. In Fig. 1 Taf. IV z. B. ist er noch dreilappig, wie er auch zu Anfang der Conjugation (Fig. 1 Taf. I) sein kann. Gleichwohl glaube ich nicht, dass er gänzlich unbetheiligt den die Theilung einleitenden Vorgängen gegenüber steht. Dass er im allgemeinen eine mehr concentrirte, rundliche Gestalt angenommen hat und seine Oberfläche mannichfaltiger als sonst — auch mannichfaltiger als es die Figuren 6 und 8 zeigen — in Spitzen und Riffe erhoben ist, deutet auf Verlagerungen im Innern hin, welche die Theilung vorbereiten.

Dagegen haben wir für die Nebenkerne erhebliche Umwandlungen nachzutragen, deren zeitliches Zusammenfallen mit den Cytostomveränderungen aus der Tafel erhellt, indem in die Figuren 6 und 8 zu den Cytostomen die zugehörigen Nebenkerne eingezeichnet sind.

Bei der Theilung sind lange Zeit über die Spindeln ganz auffallend klein; die neugebildete Spindel hat eine Länge von 0.007 und eine Breite von 0.003^{mm}, während bei der Conjugation die Maasse auf dem entsprechenden Stadium 0.016 und 0.005^{mm} betragen. Dies sowie der Umstand, dass sehr wenig Chromatin vorhanden ist, erschwert die Untersuchung. So habe ich auf frühen Spindelstadien das Chromatin gar nicht wahrgenommen, wahrscheinlich weil es in feinen Körnchen zu diffus zwischen den vollkommen entwickelten Spindelfasern vertheilt ist. Auf späteren Stadien ist eine deutliche Aequatorialplatte vorhanden. Bei der Spaltung derselben treten dieselben Unregelmässigkeiten sowie die Schängelungen der Spindelfasern ein, auf welche ich schon bei den Copulationsspindeln hingewiesen habe; sie sind in Figur 8 zu sehen; die eine der betreffenden Spindeln zeigt auch, wie die Seitenplatten fast bis an die Enden der Spindeln auseinanderrücken.

Jetzt erfolgt die Dreitheilung der Spindel in ein mittleres bauchiges Stück und 2 köpfchenartige Anschwellungen; bei einem Thier habe ich gesehen, dass die Faserung durch alle 3 Abschnitte reichte und dass in den Köpfchen deutliche Seitenplatten lagen; da dies aber wahrscheinlich

ein rasch vorübergehendes Stadium ist, trifft man viel häufiger auf Kerne, deren Enden halb körnige, halb streifige Körper mit undeutlicher Chromatinvertheilung sind, während das Mittelstück von wenigen achromatischen Fäden oder nur einem einzigen solchen durchsetzt ist.

Wir haben jetzt einen Zeitpunkt der Entwicklung erreicht, von dem ab die Theilung nicht nur am Cytostom und den Nebenkernen, sondern auch an der Körperoberfläche und an dem Hauptkern zum Ausdruck kommt.

In Figur 2 ist der Hauptkern zum ersten Male etwas nach dem vorderen Ende des Thieres in die Länge gestreckt und hat eine glatte Oberflächencontour angenommen. Bei anderen Thieren gleichen Stadiums ist die Streckung noch bedeutender, während die lappige Beschaffenheit der Oberfläche des Kerns noch nicht so vollkommen ausgeglichen ist. Stets liegt der Kern von beiden Enden ungefähr gleichweit entfernt und in dem dorsalen, von der Cytostomgegend abgewandten Abschnitt des Thieres. Die Cytostome haben sich von einander abgeschnürt und sind auseinander gerückt; das neugebildete hintere liegt von der Medianebene des Thieres noch etwas nach rechts, eine nothwendige Folge seiner Entstehung; bis auf den mangelnden Oesophagus gleicht es dem vorderen alten. Die Nebekerne sind gestreckt und verschmächtigt und bestehen aus 5 Theilen, indem das Mittelstück sich spindelig ausgezogen und in feine an die Endköpfchen herantretende Verbindungsfäden verlängert hat. Die Nebekerne können noch eine gekreuzte Stellung einnehmen wie in Figur 2, sind aber häufig schon zu der Hauptaxe des Paramaecium mehr oder minder vollständig parallel angeordnet. Endlich sieht man den Anfang der Theilfurche als eine kleine Kerbe auf der ventralen, vom Hauptkern abgewandten Seite.

Ueber den weiteren Verlauf der Theilung kann ich mich kurz fassen. Die Cytostome rücken auseinander und stellen sich beide in die ventrale Mittellinie des Paramaecium ein, wobei das hintere durch Ausbildung des Oesophagus sich vervollständigt. Zwischen beiden schneidet die Theilfurche, die sich ringsum ausgebreitet hat, von allen Seiten gleichmässig vordringend durch. Der Hauptkern nimmt Stabform an; anfänglich ist er in der Gegend der Theilfurche am dicksten, später schwellen die Enden keulenförmig an und verjüngt sich die mittlere

Partie allmählig zu einem dünnen Fädchen, welches durchreisst, einige Zeit bevor die Theilfurche den Thierkörper durchschnitten hat.

Während der Theilung ist der Hauptkern sehr feinkörnig, niemals aber längs gefasert, wie er bei anderen Infusorien sein kann. Nur einmal habe ich auf einem frühen Stadium der Kernstreckung wahrgenommen, dass die Körnchen der chromatischen Substanz eine regelmässige Anordnung in Längs- und Querreihen angenommen hatten und so den Eindruck von undeutlicher Längsstreifung hervorriefen. (Taf. IV Fig. 11.)

Noch früher als am Hauptkern, vollzieht sich an den Nebenkernen die Theilung. Dieselben erfahren aber zuvor ein bedeutendes Wachstum. Zunächst schwillt das spindelige Mittelstück an, indem es von Neuem eine feinstreifige Beschaffenheit annimmt. In der Streifung fallen am meisten die Randcontouren und ein in der Mitte verlaufender Strang auf, welche beide scheinbar an den Spindelspitzen zusammenfliessen und den Verbindungsfaden herstellen, der sich in die Endköpfchen der Kernfigur verbreitert. Wie das geschieht, lehrt besser als jede Beschreibung die Figur 9a.

Durch starke Vergrösserung der Verbindungsfäden wachsen die Theilfiguren der Nebekerne zu bedeutender Länge heran; die Endköpfchen werden durch Sonderung ihrer chromatischen und achromatischen Bestandtheile zu homogenen farblosen Körpern, in welchen ein chromatischer Nucleolus lagert.

Die damit fertiggestellten Nebekerne rücken in die Enden der beiden Theilsprösslinge und werden durch Verschwinden der Verbindungsstücke vollkommen selbständig. Ob hierbei die Substanz der Verbindungsstücke vom Protoplasma resorbirt oder auf die beiden Nebekerne vertheilt wird, habe ich nicht durch Beobachtung entscheiden können. Ersteres hat mehr Wahrscheinlichkeit für sich, da die Nebekerne nach der Trennung nicht grösser sind als die Endköpfchen der Kerntheilungsfigur vor der Trennung.

In Figur 3 liegen die Kerntheilungsfiguren dicht nebeneinander; ebenso häufig kommt es aber vor, dass sie getrennt sind und die eine mehr dem vorderen, die andere mehr dem hinteren Thiere angehört. Aber auch dann lässt sich stets feststellen, dass die Enden eines Kernes in verschiedenen Thieren enthalten sind.

Aus der Darstellung, welche ich von der Theilung der Paramaecien

gegeben habe, ist ersichtlich, dass dieselbe mit Veränderungen der Nebenkerne und des Cytostoms beginnt, zu denen erst spät Einschnürung der Körperoberfläche und Streckung und Theilung des Hauptkerns hinzutreten. Erstere Erscheinungen kommen daher auch früher zum Abschluss als letztere. Ob die Veränderungen sich zuerst an den Nebenkernen oder am Cytostom äussern, habe ich zwar nicht mit aller Bestimmtheit feststellen können, indessen spricht die grössere Wahrscheinlichkeit zunächst zu Gunsten der Nebenkerne und so halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass diese den Anstoss zur Theilung geben, welcher sich zunächst auf das Protoplasma und die von demselben abhängigen Theile überträgt, dass der Hauptkern erst später in Mitleidenschaft gezogen wird und somit eine mehr passive Rolle spielt.

Die Theilung der Nebenkerne ist wesentlich von der Spindeltheilung bei der Conjugation verschieden, gleicht aber in der Entwicklung der dort fehlenden mittleren Spindelanschwellung der Theilung der Nebenkernelemente nach aufgehobener Conjugation.

Das Cytostom des Mutterthiers bleibt erhalten und geht in das Cytostom des vorderen Sprösslings über; das hintere Cytostom ist keine Neubildung, sondern ein Abkömmling des Muttercytostoms; indem es sich von diesem wie eine Knospe abschnürt, erhält die Theilung des Paramaecium einige Aehnlichkeit mit Knospungsprocessen.

Literatur. Seit den classischen Untersuchungen Trembley's ist der Theilungsprocess der Infusorien so häufig beschrieben worden, dass ich unmöglich hier auf alle einschlägigen Literaturangaben eingehen kann. Dies ist auch nicht nöthig, da rücksichtlich der meisten Fragen zwischen den Forschern grosse Uebereinstimmung herrscht.

Sämmtliche Beobachter lehren, dass das Cytostom des vorderen Thieres vom Mutterthier übernommen, das Cytostom für das hintere Thier dagegen neu gebildet werde. Specieell wurde eine solche Neubildung für die Paramaecien behauptet, so noch von Bütschli in seinen neuesten Publicationen (6; p. 1566). Nur Balbiani, welcher anfänglich auch diese Lehre vertreten hatte (1; p. 81), sprach später (3; 1881 p. 322) ohne sich auf Beobachtungen zu stützen die Vermuthung aus, dass das hintere Cytostom sich vielleicht im Anschluss an das vordere präexistirende entwickle.

Für eine derartige Vermuthung war schon ein fester Anhaltspunkt gegeben durch meine Untersuchungen über die Knospung von *Spirochona gemmipara* (12; p. 162), welche später von Plate (26; p. 200) bestätigt worden sind. Ich zeigte, dass die Peristomanlage der Knospe als Ausstülpung vom Peristom der Mutter angelegt, aber ziemlich früh abgeschnürt werde. Wenn ich die damals gegebenen Abbildungen überblicke, so ergibt sich mir eine principielle Uebereinstimmung in den Vorgängen zwischen *Paramaecium* und *Spirochona*, die so weit geht, dass auch der Ort der Ausstülpung an der Grenze von Oesophagus und Peristommulde liegt und zwar, wie die Abbildungen späterer Stadien äusserst wahrscheinlich machen, nach rechts von der Uebergangsstelle.

Für mich unterliegt es überhaupt keinem Zweifel, dass bei allen Infusorien das hintere Cytostom während der Theilung als eine Ausstülpung des vorderen entsteht. In den Arbeiten, welche über die Fortpflanzung namentlich von heterotrichen Infusorien handeln, findet man vielfach Abbildungen, welche zeigen, dass das hintere Cytostom zunächst kleiner ist als das vordere und wie bei *Paramaecium* an dessen hinterem Ende und auf seiner rechten Seite liegt, um erst später sich nach rückwärts in die Medianebene einzustellen. Solche Abbildungen haben ferner Sterki (30; Taf. IV Fig. 9) für *Stylonychia Mytilus*, Nussbaum (24; Taf. XXI, Fig. 1, 2) für *St. histrio* gegeben. Sie erklären sich aus meinen Beobachtungen bei *Paramaecium*, wo ja die gleichen Verlagerungen vorkommen. Ferner erklärt sich aus ihnen die Angabe Schuberg's (29; p. 409), dass das neue Peristom bei *Entodinium bursa* sich innerlich anlege; wahrscheinlich verliert hier die Peristomknospe ähnlich wie bei *Spirochona* während der Abschnürung die Beziehung zur Körperoberfläche.

Die faserige Differenzirung der Nebenkerne bei der Theilung wurde zuerst von Balbiani (1; p. 81) beobachtet und später vielfach von anderen Forschern bestätigt. Eine ausführliche Darstellung des Processes wurde aber bisher noch nicht geliefert; denn die Schilderung, welche Bütschli von Theilungen der Nebenkerne giebt, bezieht sich, wie er selbst mittheilt, auf die Vorgänge bei der Conjugation. Was Balbiani (3; 1881 p. 327) darüber sagt, ist unvollständig und stark schematisirt, wie der Leser aus der hier abgedruckten Schilderung entnehmen kann. „Les quatre nucléoles (von *Stylonychia mytilus*) augmentent de volume et

prennent un aspect strié; ils deviennent pâles et se dérobent à l'observation sur le vivant. Il faut pour les voir employer des réactifs et particulièrement l'acide acétique. Bientôt chacun s'allonge, se divise en deux moitiés, qui restent réunies par leur membrane d'enveloppe; il en résulte huit corps réunis d'abord par paires par l'intermédiaire de la membrane. Puis la membrane qui rélie chaque paire, continue à s'allonger et entraîne les articles postérieures au delà de la constriction médiane du corps de l'Infusoire, les plaçant ainsi dans la moitié postérieure etc. Quand ces nouveaux corps se sont distribués, ils restent encore unis pendant un certain temps par la membrane d'enveloppe étirée en une sorte de filament. Mais bientôt celle-ci se résorbe et les nucléoles deviennent complètement indépendants."

Was von anderen Beobachtern gesehen worden ist, bezieht sich fast ausschliesslich auf vorgerückte Theilstadien, nur Nussbaum (24; p. 506 und 507) hat bei *Stylonychia histrio* und *Gastrostyla vorax* frühe Zustände beobachtet.

Für die Theilung des Hauptkerns wurde nach Vorgang Bütschli's eine gleichmässige faserige Differenzirung der Kernsubstanz von vielen Seiten beschrieben. Bei *Paramaecium aurelia* wurde dieselbe anfänglich von Bütschli (5; p. 282) vermisst, später aber (6; p. 1529) auf Grund neuerer Untersuchungen angenommen.

Vielfach ist die Frage erörtert worden, von welcher Seite der Anstoss zur Theilung ausgeht, ob vom Protoplasma oder den Kernen. Bütschli (6; p. 1564) fasst die herrschende Auffassungsweise dahin zusammen, „dass die Anzeichen der Theilung zuerst am plasmatischen Leib hervortreten“, „dass in vielen Fällen unzweifelhafte Neubildungen am Plasma (Anlage neuer Wimpergebilde, eines Mundes und contractiler Vacuolen) auftreten bevor am Macronucleus und den Micronuclei Veränderungen bemerkt werden.“

Ich selbst habe mich bei Gelegenheit meiner Untersuchungen über *Spirochona gemmipara* (12; p. 183) unentschieden ausgesprochen, zugleich aber darauf aufmerksam gemacht, dass bei der Streitfrage nicht nur der Zustand des Hauptkerns — wie man es bis dahin gethan hatte — sondern auch die sehr früh beginnenden Umwandlungen der Nebenkerne in Berücksichtigung gezogen werden müssten. Ich hatte die Nebenkerne

in Spindelform schon bei Thieren gefunden, bei welchen eben erst die Ausstülpung zur Peristomanlage erfolgt war. Noch bevor die Anlage sich abgeschnürt hatte, waren schon die Spindelenden zu Köpfchen angeschwollen; die Theilung der Nebenkerne endlich muss erfolgen, kurz bevor oder zur Zeit wo die Peristomanlage selbständig wird.

Etwas später als ich ist auch Nussbaum (p. 506) darauf aufmerksam geworden, wie frühzeitig die Nebenkerne Anstalten zur Theilung treffen. Er erwägt die Möglichkeit, „dass vielleicht in den Nebenkerne die ersten sichtbaren Zeichen der beginnenden Theilung gefunden werden,“ freilich nachdem er einige Seiten vorher sich mit Entschiedenheit dafür erklärt hat, dass dem Zellplasma die active Rolle bei der Zelltheilung zuzusprechen sei.

Die Beobachtungen Nussbaum's und meine eigenen Erfahrungen an Spirochona und Paramaecium beweisen, dass der oben citirte Satz Bütschli's, wonach die Veränderungen des Nebenkerne später als die Veränderungen des Plasmaleibs eintreten sollen, unrichtig ist; er konnte nur aufgestellt werden, so lange als man die frühesten Stadien der Theilung gar nicht kannte.

V. Bemerkungen zur Conjugation der Infusorien.

Die vorstehenden Untersuchungen haben zu dem Resultat geführt, dass die Conjugation der Infusorien ein geschlechtlicher Vorgang ist, welcher zu einer wechselseitigen Befruchtung beider Paarlinge führt. Wir haben gesehen, dass die Nebenkerne sich wiederholt theilen, dass von den Theilproducten die meisten zu Grunde gehen, eine Spindel dagegen, die Hauptspindel, erhalten bleibt, welche durch weitere Theilung 2 Kerne liefert. Der eine dieser Kerne bleibt in dem Thier, in welchem er entstanden war, zurück, der andere Kern wandert in den anliegenden Paarling über; er wird, da gleiche Processe auch in dem zweiten Thier ablaufen, gegen einen gleichwerthigen Kern ausgetauscht. So haben wir nach ihrem Schicksal die Theilproducte der Hauptspindel zu unterscheiden und haben sie in Hinsicht hierauf auch im speciellen Theil schon mit besonderen Namen als stationären Kern und Wanderkern bezeichnet. In

ihrem weiteren Schicksal erinnern beide an die Geschlechtskerne der Metazoen. Wie der Eikern sich mit einem von aussen eingedrungenen, einer andern Zelle entstammenden Spermakern vereinigt, so vereinigt sich der stationäre Kern mit dem von einem anderen Thiere gelieferten Wanderkern. Ei- und Spermakern erzeugen einen in einheitlichem Rhythmus sich weiter theilenden Kern, den Furchungskern; in analoger Weise treten die beiden Infusorienkerne zum Theilkern zusammen. An letzterem kann man eine Erscheinung, welche auch für den Furchungskern vieler Metazoen festgestellt worden ist, wahrnehmen, sogar noch schöner als wie bei diesem, dass nämlich die Substanzen beider Kerne und zwar nicht nur das Chromatin, sondern auch die achromatischen Spindelfasern eine Zeit lang unabhängig neben einander fortgeführt werden.

Es fragt sich, ob man diesen Uebereinstimmungen nicht bei der Nomenclatur Rechnung tragen sollte. — Die Namen „Eikern“ und „Spermakern“ sind von vornherein ausgeschlossen, da sie die Begriffe Ei und Spermatozoon voraussetzen, welche bei kritischer Anwendung nur für vielzellige Organismen passen. Aber man könnte an die Bezeichnungen „weiblicher Kern“ und „männlicher Kern“ oder an die von v. Beneden eingeführte und von zahlreichen Forschern angenommene Bezeichnungsweise „Pronucléus mâle“ und „Pronucléus femel“, „männlicher und weiblicher Vorkern“ denken.

Diese Ausdrücke basiren auf einer Auffassungsweise der Befruchtung, welche durch v. Beneden eine bestimmte Fassung erhalten hat. Ein Vorkern, oder wie er auch genannt wird, ein Halbkern ist ein Gebilde, welches nicht alle Eigenschaften eines gewöhnlichen Zellkerns in sich vereinigt, welches in Folge bestimmter Entwicklungsvorgänge einen Defect erlitten hat und somit unvollständig geworden ist; so würde der weibliche Vorkern nur die besonderen Eigenschaften, welche man die weiblichen nennen könnte, besitzen, der männliche Vorkern umgekehrt nur die specifisch männlichen Qualitäten; erst die Vereinigung beider liefert einen completen, d. h. einen männlich-weiblichen oder hermaphroditen Kern. Consequente Verfolgung dieses Ideengangs führt zu dem Resultat, dass die Kerne der Geschlechtsproducte Träger der geschlechtlichen Differenzirung sind.

Wie ich schon in der Einleitung zu dieser Untersuchung hervorgehoben habe, theile ich die hier kurz skizzirte Auffassungsweise nicht; für die Metazoen habe ich dieselbe bei einer früheren Gelegenheit schon bekämpft und ihr gegenüber die Ansicht ausgesprochen, welche auch von Weismann, Nussbaum, Kölliker, Hatschek, meinem Bruder u. A. vertreten wird, dass Ursachen von minder fundamentaler Bedeutung zur geschlechtlichen Differenzirung geführt haben. Zwischen den gesammten Geschlechtszellen, dagegen nicht zwischen ihren Kernen, ist eine Arbeitstheilung eingetreten der Art, dass die einen, die Spermatozoen, bedeutende Beweglichkeit bei geringer Körpergrösse entwickelten, die anderen, die Eier, sich mit reichem Nährmaterial versahen und unbeweglich wurden.

Wir haben nun an der Hand der Beobachtung zu prüfen, in welcher Weise sich bei den Infusorien die geschlechtliche Entwicklung vollzogen hat, und ob man überhaupt ein Recht hat, von einer geschlechtlichen Differenzirung zu sprechen. Maupas, welchem das Verdienst zukommt die Lehre von der Befruchtung der Infusorien zuerst auf eine sichere Beobachtungsbasis gestellt zu haben, hat den Satz vertheidigt, dass der Nebenkern oder der Micronucleus das wesentliche Organ der Geschlechtsthätigkeit der Infusorien sei; er sei ein hermaphroditer sexueller Apparat, welcher durch Theilung einen männlichen und einen weiblichen Vorkern liefere (20; p. 356); dagegen soll er keine Rolle bei den vegetativen Erscheinungen, bei Theilung und Ernährung, spielen (21; p. 259 u. f.).

Von diesen Sätzen ist nach meiner Ansicht nur der erste unanfechtbar; dagegen bestreite ich, 1. dass der Nebenkern ausschliesslich Fortpflanzungskern ist und auf die Theilung keinen Einfluss habe; 2. dass die Begriffe „männlich“ und „weiblich“ und der damit zusammenhängende Begriff „Hermaphroditismus“ auf die Mehrzahl der Infusorien schon anwendbar sind.

Wie ich gezeigt habe, treten die ersten Veränderungen, welche die beginnende Theilung ankündigen, am Nebenkern und an dem Cytostom auf, am ersteren wahrscheinlich früher als am letzteren. Ich habe daher die Vermuthung geäussert, dass der Anstoss zur Theilung geradezu vom Nebenkern ausgehe, dass das Protoplasma erst von ihm angeregt werde. Ich will diesen Punkt hier nicht zu sehr betonen und auch nicht die Frage

erörtern, ob im Allgemeinen bei der Zelltheilung dem Kern oder dem Protoplasma der Vorrang zukomme. Jedenfalls steht aber fest, dass bei allen Theilungsprocessen in thierischen und pflanzlichen Geweben frühzeitig Veränderungen des Kerns und des übrigen Zellkörpers in einander greifen und dass bei den Vermehrungen der Infusorien ein ähnliches Wechselverhältniss zwischen Körper und Nebenkern besteht.

In die Zeit, in welcher das ursprünglich vorhandene Cytostom durch Ausstülpung die Anlage zu einem zweiten liefert, fällt die Umwandlung des Nebenkerns zur Spindel (Taf. IV Fig. 1 u. 4—6) und die Ausbildung der Aequatorialplatte. Während die Aequatorialplatte sich in die Seitenplatten spaltet (Fig. 6—8), schnürt sich die Cytostomanlage ab; während die Kernenden auseinander weichen, entfernen sich auch die beiden Cytostome von einander und beginnt die Theilfurche, den Körper des Thiers einzuschnüren; wie bei der Zelltheilung endlich geht dem Durchschneiden der Theilfurche die Theilung der Kerne wesentlich voraus (Fig. 2, 3, 9—11).

Einen gleichen Parallelismus kann man für die Veränderungen des Hauptkerns nicht erweisen. Dieser beginnt sich erst zu strecken, wenn die Cytostome seit langem getrennt sind und auch die Theilfurche schon gebildet ist. Seine Theilung erfolgt so spät, dass man fast annehmen möchte, sie werde durch die vordringende Einschnürung der Körperoberfläche herbeigeführt, wie etwa auch irgend ein anderes Organ durchschnürt werden würde; mit anderen Worten, der Hauptkern zeigt einen Modus der Theilung, den man für den Nebenkern erwarten müsste, wenn dieser thatsächlich nur ein Geschlechtsapparat sein sollte. Wenn man daher bei den Infusorien nach einem Theil sucht, welcher die Rolle des Zellkerns bei der Theilung spielt, so kann das nur der Nebenkern sein.

Schwierigkeiten erheben sich bei dieser Auffassung nur aus der Angabe Maupas', dass degenerirte Stylonychien sich auch nach Verlust der Nebenkerntheile theilen; ich möchte aber hier zur Vorsicht in der Benutzung derartiger Beobachtungen rathen. So sehr ich auch Maupas als einen ausgezeichneten Beobachter schätze, so halte ich es doch für möglich, dass er Nebenkerntheile, welche in Folge der Degeneration des Gesamthiers hochgradig verändert waren und vielleicht ihr Chromatin eingebüsst hatten, übersehen habe. (21; p. 208.) Ich habe bei degenerirten Paramecien oft Stunden lang nach den Nebenkernen suchen müssen und

auch dann manchmal nur einen gefunden, ohne desshalb an der Existenz des zweiten Nebenkerns zu zweifeln.

Wir kommen zur zweiten Frage: Kann man bei *Paramaecium* und überhaupt bei allen Infusorien mit partieller Conjugation die Ausdrücke Hermaphroditismus, männlich und weiblich schon anwenden?

Zwischen den copulierenden Thieren sind keine Unterschiede vorhanden, welche die Bezeichnungweise rechtfertigen würden; ihre Gleichwerthigkeit drückt sich schon darin aus, dass eine gekreuzte Befruchtung stattfindet. Unterschiede, welche als sexuelle Differenzirung gedeutet werden können, beginnen erst bei den Peritrichen und hier fast ausnahmslos bei den zumeist Colonie bildenden, festsitzenden oder doch wenig beweglichen Formen (*Vorticellinen* und *Trichodinen*). Analog den Metazoen kommt es hier zur Unterscheidung von plasmareichen, schwer oder wenigstens minder beweglichen *Macrogonidien* und plasmaarmen ausserordentlich lebendigen *Microgonidien*; gleichzeitig tritt an die Stelle der partiellen Conjugation, welche eine ausschliessliche Kernbefruchtung ist, die totale Conjugation, die vollkommene Verschmelzung der Thiere. So entwickelt sich bei den Infusorien aus einer geschlechtlichen Entwicklung ohne Differenzirung der Geschlechter eine geschlechtliche Entwicklung mit Unterscheidung männlicher und weiblicher Befruchtungskörper. Der Fortschritt erfolgt unter sehr ähnlichen äusseren Bedingungen, wie wir sie bei den Metazoen ganz allgemein finden, unter Bedingungen, welche die Vereinigung der Befruchtungskörper erschweren. Die Bedeutung dieser Wahrnehmung wird erhöht durch den Umstand, dass die Befruchtungskörper in beiden Fällen völlig verschiedene morphologische Bedeutung haben, bei den Infusorien ganze Thiere sind, bei den Metazoen Theile von Thieren, dass in beiden Gruppen daher die geschlechtliche Fortpflanzung selbständig erworben sein muss. Wir haben hier gleichsam ein von der Natur angestelltes Experiment vor uns, welches lehrt, dass unter gewissen äusseren Einflüssen die geschlechtliche Fortpflanzung zum Dimorphismus der Geschlechter führt.

Wir haben daher Veranlassung, diese äusseren Verhältnisse für die geschlechtliche Differenzirung ausschliesslich verantwortlich zu machen, wenn nicht der Nachweis gelingt, dass ausserdem noch Momente von tiefgreifender Bedeutung wirksam gewesen sind.

Ich halte es nun bei den Infusorien noch weniger als bei den Metazoen für möglich, die Ursachen des Geschlechts in den Kernen zu finden, weil diese bei der Beobachtung keinerlei Unterschiede erkennen lassen. Stationärer Kern und Wanderkern sind Theilproducte eines und desselben Mutterkerns; während aller Entwicklungsphasen haben sie dieselbe Structur; aus der Theilung hervorgegangen sind sie zunächst schwach körnige, fast homogene farblose Körper mit eingestreuten Chromatinkörnchen, ungefähr gleichzeitig werden sie zu Spindeln mit Aequatorialplatte, ja sie können schon die Spaltung der Aequatorialplatte in die Seitenplatten erfahren haben (Taf. IV. Fig. 27), ehe ein Austausch der Wanderkerne und damit der einer Befruchtung vergleichbare Act sich vollzieht. Keinem der Kerne wird bei diesem etwas zugefügt, was er nicht schon vorher hatte; selbst die Fähigkeit zur Theilung hat ein jeder unabhängig für sich, wie die Bildung der Seitenplatten lehrt. (Taf. IV Fig. 26.) Bei den meisten Infusorien copuliren weder sexuell differenzirte Kerne, noch auch Kerne sexuell differenzirter Thiere, sondern gleichwerthige Kerne, welche in gleichwerthigen, aber getrennt und unabhängig von einander entwickelten Thieren entstanden sind. Damit fehlt aber die Basis für die Begriffe männlich und weiblich, vollends aber für den Begriff Hermaphroditismus.

Wir haben bei unseren Erörterungen den Hauptkern bisher ganz unberücksichtigt gelassen. In Folge der Copulation wird derselbe rückgebildet und ohne irgend ein morphologisches Element zu hinterlassen, aufgelöst. Die Rückbildung kann nicht, wie es vielfach geschehen ist, ohne Weiteres als Zerfall aufgefasst werden, denn sie erfolgt in einer den Degenerationserscheinungen nicht zukommenden gesetzmässigen Weise. Der Hauptkern wächst in 3 Fortsätze aus, welche sich an den Enden verästeln; ferner scheint er an Masse zuzunehmen, ehe er in kleine, der Resorption anheimfallende Stücke zerlegt wird. Der Zweck dieser complicirten Vorgänge kann unmöglich allein die Entfernung des alten Hauptkerns sein, sondern es müssen sich damit noch weitere Aufgaben verbinden, die sich zwar noch nicht genauer fassen lassen, die man aber im Allgemeinen dahin bestimmen kann, dass eine Umwandlung des Protoplasma herbeigeführt werden soll.

Wie dem auch sei, jedenfalls kann als feststehend angesehen werden, dass der Hauptkern an den Befruchtungsvorgängen selbst keinen unmittelbaren Antheil hat, zumal da seine Veränderungen bei den meisten Infusorien, z. B. bei *Paramecium caudatum* erst nach Beendigung der Befruchtung beginnen. An seiner Natur als Zellkern kann aber bei seiner gesammten Structur nicht gezweifelt werden; zur Sicherstellung dieser Auffassung hätte es nicht einmal des zuerst von Bütschli erbrachten und stark betonten Nachweises bedurft, dass er durch Theilung von einem unzweifelhaften Zellkern, dem Nebenkern, abstammt. Auch kann der Hauptkern nicht als ein rudimentärer Zellkern angesehen werden, da er bei jeder Copulation aus kleinen Anfängen zu einer Grösse, wie sie rudimentären Organen nicht zukommt, heranwächst. Er muss somit wichtige Functionen des Kerns erfüllen, welche der Nebenkern dem Infusor nicht leistet.

Von den Functionen des Kerns im Allgemeinen kennen wir nun sicher die Rolle, welche er bei Befruchtung und Theilung spielt; ausserdem ist es durch zahlreiche Untersuchungen fast zur Gewissheit erhoben, dass der Kern auch die übrigen Lebensäusserungen der Zelle beherrscht, dass Bewegung, Assimilation, Wachsthum, histoplastische und secretorische Thätigkeit, mit kurzen Worten die gesammten Stoffwechselprocesse der Zelle unter seinem Einfluss erfolgen. Da nun der Nebenkern zweifellos ein Geschlechtskern ist und höchst wahrscheinlich auch bei der Theilung von Wichtigkeit ist, so können nur die Stoffwechselprocesse dem Einfluss des Hauptkerns unterliegen. Demnach wäre der Dualismus der Kerne bei den Infusorien, wie schon Bütschli und Gruber vermutheten, aus einer Arbeitstheilung zu erklären, welche zur Bildung eines Geschlechtskerns (Nebenkern) und eines Stoffwechselkerns (Hauptkern) geführt hat. Eine solche Erklärungsweise findet auch schon ihre Stütze in den Maassen, welche beide Kerne während der verschiedenen Lebensperioden eines Infusors ergeben. Zur Zeit der gewöhnlichen Lebensprocesse tritt der Hauptkern durch seine bedeutende Grösse in den Vordergrund, während der Nebenkern ausserordentlich klein ist; zur Zeit der Conjugation erfährt umgekehrt letzterer eine bedeutende Zunahme, und beginnt der Hauptkern sich rückzubilden.

Das Auftreten von zwei functionell verschiedenen Kernen in einer

einzigsten Zelle kann auf zweierlei Weise erklärt werden, entweder durch Loslösung bestimmter Kerntheile vom vorhandenen Kern oder durch einen Theilungsprocess, welcher unvollständig geworden ist und zu einer Trennung der Kerne, aber nicht der Zelleiber geführt hat. Für letztere Annahme hat sich Bütschli ausgesprochen und zwar mit vollem Recht. Denn thatsächlich bilden sich im Laufe der Conjugation je eine Nebenkernanlage und eine Hauptkernanlage aus der Theilung einer gemeinsamen Spindel. Ausserdem ist es mir geglückt noch weitere Hinweise zu finden, dass der Infusorienkörper gleichsam zweien Thieren entspricht, die anstatt sich zu trennen einheitlich geblieben sind. Solche Hinweise erblicke ich in der überraschenden Aehnlichkeit, welche die Reorganisationsvorgänge der Paramaecien und wahrscheinlich aller Infusorien nach Ablauf der Conjugation mit Theilungsprocessen besitzen. Da ich früher schon darauf aufmerksam gemacht habe, kann ich mich kurz fassen. Erstens verlaufen die Theilungen der Spindeln, welche die bleibenden Nebenkern- und Hauptkerne liefern, genau so wie die Theilungen der Nebenkern- während der Vermehrung der Paramaecien, sie unterscheiden sich aber von den in die Zeit der Paarung fallenden Theilungen der Nebenkern- Zweite entsteht das bleibende Cytostom durch Knospung von dem ursprünglich vorhandenen Cytostom, und liefert dabei Bilder, welche mit den Bildern bei der Theilung vollständig übereinstimmen würden, wenn nicht eines der beiden Cytostome, das vordere, rückgebildet würde. Die Reorganisation eines aus der Conjugation hervorgegangenen Paramaecium lässt sich somit als eine Theilung betrachten, bei welcher sich keinerlei Theilfurche entwickelt, bei welcher nur das Cytostom des hintern Thiers erhalten bleibt und die Theilproducte der Nebenkern- in zweierlei Kernformen sich differenzieren.

Es ist möglich, dass sich für diese Auffassungsweise weitere Beweise finden lassen; wichtig würde es sein, wenn sich eine bestimmte Lagerung der Nebenkernenden ergeben sollte, wenn bei allen Infusorien die vorderen Enden — die Kerne des Theilproducts, dessen Cytostom verloren geht — die Hauptkernanlagen (oder eventuell die bleibenden Nebenkern-) liefern würden. Bei Paramaecium Aurelia lässt sich ein derartiger Entschaid schwer durch Beobachtung erzielen, vielleicht sind aber andere Infusorien hierzu geeigneter.

Wir haben das Auftreten von zweierlei Kernen bei den Infusorien durch die Deutung derselben als Geschlechts- und Stoffwechselkerne zu erklären versucht und damit innerhalb einer einzigen Zelle eine analoge Differenzirung angenommen, wie sie bei den Metazoen zwischen vielen Zellen besteht. Nussbaum und Weismann haben zuerst in genauerer Weise durchgeführt, dass man im Körper jedes vielzelligen Thieres zwischen somatischen und Fortpflanzungszellen unterscheiden muss. Erstere unterhalten die für das Leben der Einzelthiere nothwendigen Stoffwechselforgänge, letzteren ist die Erhaltung der Art zugefallen. Die somatischen Zellen haben eine beschränkte Lebensdauer; ihre Existenz beginnt, indem sie sich später oder früher durch morphologische und histologische Differenzirung von dem zunächst indifferenten Zellmaterial des in Furchung begriffenen Eies absondern, und hört mit dem Tode des Individuums auf. Der normale aus eigenen inneren Ursachen erfolgende Tod des Einzelthiers beruht auf dem Tod seiner functionirenden Zellen. Umgekehrt sind die Geschlechtszellen unsterblich; sie haben die Energie zu unbegrenztem Leben, wenn ihnen nicht durch die Ungunst äusserer Existenzbedingungen ein Ziel gesetzt wird. Wenn wir uns die Organismenwelt unabhängig von ihrer Anordnung in Individuen als eine Summe durch Theilung sich vermehrender Zellen vorstellen, so bilden die Geschlechtszellen Ketten von Elementarorganismen, welche in ununterbrochener Reihenfolge vom Anfang des Lebens an sich durch Theilung vermehrt haben und noch vermehren; die somatischen Zellen bilden dagegen Verbände, welche nach einer begrenzten Zahl von Theilungen stets zu Grunde gehen.

So ist es nun auch mit den beiden Kernen eines Infusors. Die Nebenkerne vermehren sich bei jeder Theilung und jeder Conjugationsperiode, ohne Anzeichen einer herabgesetzten Lebensenergie zu geben, sie sind unsterblich im Sinne Weismann's; die Hauptkerne dagegen haben eine beschränkte Dauer, indem sie sich nur von einer Conjugationsperiode zur anderen erhalten.

Die Parallele, welche wir zwischen den zwei Kernarten eines Infusors und den zwei Zellenarten eines vielzelligen Thieres gezogen haben, ermöglicht uns weitere Uebereinstimmungen in den Befruchtungserscheinungen aufzufinden.

In dem Leben der Eikeime — wahrscheinlich wird man später einmal sagen können aller Geschlechtszellen — kann man 3 Perioden unterscheiden, 1. die Periode der Vermehrung der Eizellen im Ovar, 2. die Periode der Eireife, 3. die zumeist durch eine Befruchtung eingeleitete Periode der embryonalen und postembryonalen Entwicklung. Der ersten und zweiten Periode gemeinsam ist die Bildung von Zellkörpern, welche zu weiterem Leben und aufsteigender Entwicklung bestimmt sind. Dagegen sind beide Perioden von einander durch den Charakter der Theilproducte unterschieden. In der ersten Periode sind die Theilproducte gleichwerthig, aus Theilung von Geschlechtszellen entstehen stets auf's Neue Geschlechtszellen; in der dritten Periode dagegen sind die Theilproducte ungleichwerthig, indem das befruchtete Ei die Fähigkeit besitzt, bei der Furchung sowohl wiederum Geschlechtszellen als auch somatische Zellen zu liefern. Da auch parthenogenetische Eier mit dieser Fähigkeit ausgerüstet sind, so ist der veränderte Charakter des Eies nicht aus der Befruchtung zu erklären, sondern aus den inzwischen eingetretenen Reifungsprocessen, unter denen vor Allem die Bildung der Richtungskörper obenan steht.

Mutatis mutandis kann man das Gesagte auch auf die Nebenkern der Infusorien anwenden. Dieselben haben wie die Geschlechtszellen der Metazoen eine Zeit der Vervielfältigung, in welcher ein Nebenkern durch fortgesetzte Theilung immer nur Gebilde seines Gleichen liefert. Das ist die Zeit der sogenannten vegetativen Vermehrung des Infusors. Durch die Conjugation gewinnen sie vorübergehend die Fähigkeit, somatische Kerne oder Hauptkerne und Geschlechtskerne oder Nebenkern zu erzeugen, ähnlich einem in Embryonalentwicklung begriffenen Ei. In allen bekannten und ebenso in allen von mir beschriebenen Fällen war dieser heteroplastischen Entwicklung stets eine Befruchtung vorausgegangen; ich werde aber in einem späteren Aufsatz zeigen, dass die Befruchtung nicht nothwendig ist und dass auch bei den Infusorien eine Art Parthenogenesis vorkommen kann, bei welcher gleiche Entwicklungserscheinungen ohne Befruchtung ermöglicht werden. Die Veränderung in der Beschaffenheit der Nebenkern kann daher nur durch die der Befruchtung vorausgehenden Vorgänge herbeigeführt worden sein, Vorgänge, welche wir unter dem Namen „geschlechtliche Reifung der Infusorien“ zusammenfassen

wollen. Wie der Kern der Eizelle zum Keimbläschen heranwächst, so vergrößert sich, obwohl nicht so bedeutend, der Nebenkern der Infusorien vor der Conjugation. Beide wandeln sich dann in Spindeln um, welche sich wiederholt theilen. Die aus dem Keimbläschen entwickelte Richtungsspindel liefert durch zweimalige Theilung 4 Kerne, meist unter gleichzeitiger Theilung des Zellkörpers in das bleibende Ei und die Richtungskörper. Von den 4 Abkömmlingen gehen 3, die Kerne der Richtungskörper, früher oder später zu Grunde und nur der vierte, der Eikern, bleibt erhalten.

Bei den Infusorien theilt sich die Nebenkernspindel ebenfalls zweimal, so dass 4 Spindeln entstehen, von denen 3, die Nebenspindeln, degeneriren, eine nur, die Hauptspindel, sich weiter entwickelt, um sich in die 2 Geschlechtskerne zu theilen. Die Aehnlichkeit mit der Richtungskörperbildung wurde schon von Maupas, welcher die eigenthümlichen regressiven Metamorphosen der Nebenspindeln entdeckte, richtig gewürdigt; sie liegt so sehr auf der Hand, dass man unzweifelhaft eine physiologische Gleichwerthigkeit annehmen muss; dieselbe besteht darin, dass Geschlechtskerne um aus dem Zustand der vegetativen Vermehrung in die geschlechtliche Thätigkeit übertreten zu können, Veränderungen erleiden müssen, welche durch Theilungsprocesse vermittelt werden. Welcher Natur nun diese Veränderungen sind, bedarf noch der weiteren Prüfung; denn die von Weismann versuchte Erklärung, dass die ersten Reifeprocesses die Entfernung des histogenen Keimplasma's bezweckten, halte ich auf Grund der Befunde bei Infusorien für vollkommen ausgeschlossen.

Eine andere Frage ist es nun, ob es möglich ist, auch eine morphologische Gleichwerthigkeit durchzuführen und die Spindelgenerationen der Infusorien und die Richtungskörperbildung der Metazoen auf einen gemeinsamen ursprünglichen Vorgang zurückzuführen. Hier ergeben sich sofort Schwierigkeiten in den Zahlenverhältnissen. Dass bei *Paramecium Aurelia* 2 Nebensterne von Anfang an vorhanden sind, kommt dabei nicht in Betracht, indem diese Verdoppelung eine nicht vielen Infusorien zukommende Eigenthümlichkeit ist. Aber auch wenn wir den gar nicht zur Verwendung kommenden Nebensterne und seine Descendenz unberücksichtigt lassen, bleibt immer noch die Schwierigkeit bestehen, dass beim Ei von 4 Kernen einer zum Eikern wird, bei den Infusorien

dagegen der 4. Kern sich noch einmal theilen muss, ehe der dem Eikern physiologisch vergleichbare stationäre Kern entsteht. Unter diesen Verhältnissen will es mir wahrscheinlicher erscheinen, dass die Reifungsprocesse der Infusorien und diejenigen der Eier der Metazoen unabhängig von einander entstanden sind und ihre Aehnlichkeit nur gleichartigen physiologischen Bedingungen verdanken. Wir gelangen so zu demselben Resultat, zu dem uns schon die Vergleichung der Befruchtungsprocesse geführt hat. Die Fähigkeit, die geschlechtliche Fortpflanzungsweise auszubilden, ist wohl allen Organismen gemeinsam. Dass aber diese Fähigkeit zur Geltung gelangt, hängt von Ursachen ab, welche weit verbreitet sind und daher unabhängig bei sehr vielen Organismen die Sexualität hervorgerufen haben. — —

Je mehr Fälle bekannt werden, in denen die Befruchtung einen besonderen Charakter besitzt, um so mehr wachsen die Aussichten, über das Wesen der geschlechtlichen Fortpflanzung, ihre Bedeutung für die Organismen und die Ursachen ihrer Entstehung genaueren Aufschluss zu erhalten. Mir scheinen nun die Infusorien bestimmt, für die Lösung der genannten Fragen eine hervorragende Rolle zu spielen, da sie sich auf der einen Seite an die einfachsten Fälle geschlechtlicher Fortpflanzung bei einzelligen Thieren und Pflanzen anschliessen, auf der anderen Seite schon an die complicirten Vorgänge höherer Organismen erinnern. Bei einzelligen Thieren und Pflanzen vereinigen sich ganze Organismen, so wie sie sind, ohne besondere Einrichtungen; die Zellkörper und die Kerne, welche die Lebensprocesse erfüllen, dienen auch den Zwecken der geschlechtlichen Fortpflanzung; ein Ruhezustand der Organisation ist zwar auch hier vorhanden, er geht aber nicht der Befruchtung voraus, sondern ist eine Folge derselben. Conjugirende Noctilucen schliessen ihr Cytostom; befruchtete Oosporen der Volvocinen fallen zu Boden, verfärben sich und bilden Dauersporen, welche erst nach langer Ruhe zu neuem Leben erwachen.

Die Infusorien zeigen nun den niederen Zuständen gegenüber den bedeutenden Fortschritt, welcher auch allen vielzelligen Thieren und den meisten vielzelligen Pflanzen zukommt, dass ein bestimmter Theil des Körpers von den gewöhnlichen Functionen ausgeschlossen wird und der Geschlechtsthätigkeit vorbehalten bleibt.

Aus dieser Thatsache kann man entnehmen, dass die Einrichtung besonderer Organe der Sexualität keine Folge der Vielzelligkeit ist, sondern mit den Aufgaben der geschlechtlichen Fortpflanzung unmittelbar zusammenhängt. Da nun Eizellen und Geschlechtskerne im Gegensatz zu anderen Theilen des thierischen Körpers vornehmlich ruhende, auf ein Minimum der Function beschränkte Körper sind, da Ruhepausen des Lebens auch schon bei den niedersten Formen der geschlechtlichen Fortpflanzung vorkommen, so erblicke ich in der Beschränkung der Lebens-thätigkeit ein Moment, welches die Aufgaben der geschlechtlichen Fortpflanzung unterstützt oder vielleicht das Gleiche wie diese zu leisten befähigt ist.

In meiner Auffassungsweise werde ich durch das Vorkommen der Parthenogenesis bestärkt. Dieselbe lehrt, dass die Befruchtung ausbleiben kann und trotzdem ein gleiches Resultat wie bei der typischen geschlechtlichen Entwicklung erreicht wird. Bei der Parthenogenesis bleibt aber von der geschlechtlichen Entwicklung nur das Eine übrig, dass ihr Ausgangspunkt von Zellen gebildet wird, welche eine lange Zeit über in einem Zustand der Ruhe verharren haben.

Somit komme ich zu dem Resultat, dass das Problem der geschlechtlichen Fortpflanzung ein doppeltes ist: 1. warum ist es nothwendig, dass von Zeit zu Zeit die Idioplasmen, d. h. die Substanzen, welche für die Beschaffenheit der Organismen maassgebend sind, eine Vermischung mit Idioplasmen anderer Abstammung erfahren? 2. warum dienen hierbei Theile, welche dauernd oder vorübergehend vom Antheil an den Functionen des Körpers ausgeschlossen waren? In spezieller Anwendung auf die Infusorien lautet diese Frage: warum sind für die Conjugation der Infusorien besondere Nebenkerne nöthig und warum werden bei der Conjugation Theile derselben ausgetauscht?

Bütschli hat den Zweck der Conjugation in eine Verjüngung des Organismus verlegt und damit einen ganz richtigen Ausdruck für die Erscheinungen während der Conjugation eingeführt. Denn thatsächlich sehen wir ja einen wichtigen Theil der alten Organisation zu Grunde gehen und an seine Stelle neu gebildete junge Theile treten. Bütschli hat nun selbst herausgeföhlt, dass das Wort Verjüngung nur eine Um-

schreibung der Thatsachen liefert, und daher das Bedürfniss empfunden sich darüber auszusprechen, warum es zu einer Verjüngung kommen müsse. Nach seiner Ansicht sollen nun die Infusorien copuliren, wenn bei ihnen die Fähigkeit zur Theilung erloschen oder im Niedergang begriffen ist; aus der Copulation sollen sie dagegen mit einer gesteigerten Theilfähigkeit hervorgehen. „Von dem Gedanken ausgehend, dass in dem Kern der Zelle ein Stoff angenommen, resp. vorausgesetzt werden dürfe, an dessen Vorhandensein die Lebenserscheinungen gebunden seien, knüpft er hieran die weitere Vermuthung, dass dieser Stoff im Laufe des Lebens und der Fortpflanzung der Gewebszellen der Heteroplastiden allmählig verbraucht werde, wogegen die Einzelligen das Vermögen besäßen, den Stoff zu regeneriren. Bei den Ciliaten sammelte sich der neugebildete Stoff im Micronucleus. Nur die Geschlechtszellen der Metazoen und besonders die Kerne der Spermatozoen hätten das Vermögen bewahrt, ihn zu erzeugen. Bei der Befruchtung werde er daher dem Eikern zugeführt, bei der Conjugation trete dagegen der Micronucleus theilweise oder ganz an die Stelle des Macronucleus, welcher das Regenerationsvermögen für den fraglichen Stoff nicht besitze.“

Die Voraussetzungen dieser Lehre hat schon Maupas bekämpft und durch ausgedehnte Culturversuche den Beweis geführt, dass die Theilfähigkeit eines Infusors weder vor der Copulation herabgesetzt, noch nach derselben erhöht sei. Trotz der Entgegnungen Bütschli's und trotzdem ein so erfahrener Forscher wie Balbiani auf Bütschli's Seite getreten ist, muss ich Maupas vollkommen Recht geben. Mir ist ungekehrt aufgefallen, dass kurz vor der Conjugation die Theilungen ganz besonders energisch sind. Um Theilungsmaterial für meine Untersuchungen zu erhalten, habe ich dasselbe immer Culturen entnommen, bei welchen das Auftreten der ersten Copulae eine herannahende Conjugationsperiode verkündete. Mir scheint es eher wahrscheinlich, dass gesteigerte Vermehrung der Infusorien zu einer Copulationsperiode führt.

Um hierüber volle Sicherheit zu erhalten, müsste man genaue Zahlenangaben gewinnen, wozu ich bis jetzt noch keine Zeit gehabt habe; dafür habe ich aber ein sehr einfaches Experiment angestellt, welches sicher beweist, dass die conjugationslustigen Infusorien eine völlig intakte, wie

ich glaube sogar gesteigerte Theilfähigkeit besitzen, dass somit das Gegentheil von dem, was Bütschli und Balbiani annehmen, zutrifft. Ich habe Paramaecien, welche zu zweien herumschwammen, isolirt und einzeln für sich cultivirt; um noch grössere Sicherheit zu erreichen, habe ich Copulae in den ersten Stunden der Vereinigung gesprengt und die Paarlinge ebenfalls einzeln unter günstigen Ernährungsbedingungen in hohlen Objectträgern gezüchtet. Einige der Zuchten habe ich verwandt, um etwaige Veränderungen während der ersten 24 Stunden feststellen zu können, habe aber nichts Bemerkenswerthes an ihnen beobachtet, andere wiederum habe ich Wochen und Monate lang erhalten. Eine nicht einmal mit besonderer Sorgfalt geführte Cultur dauerte über 3 Monate, vom Ende des März bis über den Anfang Juli hinaus. Zum Vergleich züchtete ich mehrere gleichzeitig entstandene Copulae unter vollkommen übereinstimmenden Existenzbedingungen.

Als erstes Resultat ergab sich mir eine auffallende Fruchtbarkeit der an der Conjugation verhinderten Thiere; obwohl ich meine Versuche noch nicht abgeschlossen habe, so möchte ich doch jetzt schon hervorheben, dass die künstlich getrennten Thiere lange Zeit über sich energischer theilten als Paramaecien, welche die Conjugation durchgemacht hatten. Erstere ergaben in den ersten 5 Tagen nahezu doppelt soviel Individuen als letztere, selbst wenn man für die Conjugationspäpchen den Zeitraum, welcher für Reconstruction der Kerne nöthig war, in Abzug bringt und mit der Zeit der ersten Theilungen in beiden Versuchsreihen die Rechnung beginnt.

Ein zweites Resultat war das Ausbleiben erneuter Conjugationsperioden unter den reichlich vermehrten Abkömmlingen eines und desselben Mutterthiers; auch kam es zu keinen Conjugationen, als ich Thiere von verschiedenerlei Zuchten mischte, sogar von Zuchten, deren Mutterthiere früher in Copula gestanden hatten. Nur einmal beobachtete ich eine Ausnahme von dieser Regel, indem 4 Copulae in einer Cultur auftraten. Ich trennte auch diese von Neuem und fand bei den isolirt gezogenen Paarlingen nach wie vor unveränderte Theilfähigkeit.

Diese Wahrnehmung steht in merkwürdigem Widerspruch mit den Ergebnissen Maupas'. Derselbe theilt mit, dass wenn er eine Copula isolirte und ihre Descendenten lange Zeit weiter in Inzucht cultivirte,

eine „sexuelle Hyperästhesie“ eintrat, welche zu lebhaften aber unfruchtbaren Conjugationen führte. In der vorliegenden Kürze erlauben diese Mittheilungen keine Beurtheilung; immerhin muss man in Erwägung ziehen, dass die Bedingungen, unter denen Maupas experimentirte, andere waren, als bei meinen Versuchen, dass auch vielleicht die verschiedenen Infusorienarten, unter abnorme Verhältnisse gebracht, sich nicht gleich verhalten.

Am meisten aber wurde ich überrascht durch ein drittes Resultat meiner Experimente. Um dem übermässigen Anwachsen der Zahl der Paramaecien entgegenzuwirken, tödtete ich von Zeit zu Zeit grössere Quantitäten ab und benutzte sie zugleich zur Untersuchung. Da manche der Thiere Veränderungen im Bau, wie sie im Laufe der Conjugation auftreten, Placenta, Nebenkernanlagen, Bruchstücke des alten Hauptkerns zeigten, kam ich auf die Vermuthung, es möchten hier die Veränderungen des Nebenkerns ohne Befruchtung auf parthenogenetischem Weg entstanden sein und prüfte von nun an sowohl die alten, wie zahlreiche neu angelegte Culturen täglich am Morgen und am Abend, also in Zwischenräumen, welche wesentlich geringer waren als die normale Dauer der Conjugation. Obwohl mit Ausnahme der wenigen oben angeführten Fälle keine Copulae zu finden waren, konnte ich auf's Neue intensive Veränderungen an den Kernen wahrnehmen, und zwar Veränderungen von zweierlei Art, von denen die einen mehrere Wochen nach Anfang des Versuchs begannen und einige Tage den anderen vorausgehen schienen. Die zuerst eintretenden Veränderungen besitzen kein Analogon in den Vorgängen einer normalen Entwicklung. Wahrscheinlich zerfällt der Hauptkern erst in grössere, dann in kleinere Stücke, ohne das regelmässige Auswachsen in Fortsätze, welches im Lauf der geschlechtlichen Entwicklung der Paramaecien eintritt. Ich fand bald 2, bald 4 Nebenkernkerne entweder in Form der ruhenden Kerne oder häufiger in Form von Spindeln, wie ich sie ebenfalls sonst nicht beobachtet habe. Gleichzeitig stiess ich auf Thiere in unvollkommener Theilung. Eines derselben war schon tief eingeschnürt, hatte aber noch zwei zusammenhängende Cytostome; die eine Hälfte des Theilstadium enthielt allein den unveränderten Hauptkern und 4 Nebenkernspindeln, die andere Hälfte war rein protoplasmatisch. Ich vermuthe daher, dass Störungen im Theilungsmechanismus

nicht nur derartige monströse Formen, sondern auch jene Thiere mit eigenthümlich abgeändertem Kernapparat erzeugen.

Ich glaube ferner, dass eine Restitutio in integrum die besprochenen Kernmetamorphosen abschliesst, dass dann aber die Reihe der zweiten Veränderungen beginnt, welche mit Sicherheit als Parthenogenesis gedeutet werden können. In einer Cultur, in welcher weder beim Abtöden der zur Untersuchung entnommenen Probe, noch vorher, noch nachher Copulae beobachtet wurden, war fast die Hälfte der Paramaecien umgewandelt: Thiere mit vergrösserten Nebenkernen, mit Sichelkernen, mit 2, 4 und 8 Spindeln, Thiere, bei denen die Theilung in die Haupt- und Nebenkernanlagen vollzogen war. Den Veränderungen der Nebkerne waren stets die Veränderungen des Hauptkerns conform.

Aehnliches hatte ich schon früher bei Paramaecien, welche in einem meiner grösseren Zuchtgläser sich zu erheblicher Menge vermehrt hatten, gesehen. Das betreffende Material enthielt aber ausserdem normale Copulae und kam erst zur Untersuchung, nachdem die Thiere abgetödtet, gefärbt und in Nelkenöl übertragen waren. Ich hatte dem merkwürdigen Vorkommniss keine Bedeutung beigemessen, weil ich annahm, es sei bei dem vielfachen Wechsel der Reagentien ein Theil der Copulae gesprengt worden. Wenn ich nun aber in Erwägung ziehe, wie schwer es fällt, conjugirte Thiere während des Lebens und nach der Conservirung zu trennen, so will es mir wahrscheinlicher dünken, dass auch in der Natur unter gewissen Bedingungen die Paramaecien ohne Conjugation Veränderungen, welche der Conjugation eigenthümlich sind, durchlaufen und somit sich parthenogenetisch entwickeln. Solche Bedingungen könnten z. B. dadurch geliefert werden, dass Paramaecien, welche von wenigen Anfangsformen aus sich rasch vermehrt haben, durch häufige Wiederholung der Conjugation einander zu ähnlich geworden sind. In der That hatte mir das betreffende Paramaecienmaterial wiederholt schon zur Beobachtung der Conjugation gedient.

Was ich hier mitgetheilt habe, ist ein kurzer Abriss von den Resultaten einer Untersuchungsreihe, welche ich leider noch nicht habe zum Abschluss bringen können, da die Materialbeschaffung mit aussergewöhnlichen Schwierigkeiten zu kämpfen hat. So habe ich noch nicht entscheiden können, in welcher Weise die primäre Theilspindel entsteht, ob

zuvor eine Theilung in die beiden Geschlechtskerne stattgefunden hat oder nicht; ferner würde es von Wichtigkeit sein zu erfahren, ob die Weiterentwicklung der Paramaecien verschieden ausfällt, je nachdem die Copulae auf früheren oder späteren Stadien getrennt werden; endlich habe ich noch keine genügende Sicherheit darüber, ob die Veränderungen, welche ich mit gestörter Theilung in Zusammenhang gebracht habe, den parthenogenetischen Veränderungen stets vorausgehen müssen. Ich hoffe diese Fragen noch im Lauf des Winters zur Entscheidung zu bringen.

Für das, was ich beweisen möchte, genügen die Resultate in ihrer jetzigen aphoristischen Form; sie zeigen, dass fortgesetzte Theilungen im Infusor eine Neigung zur Conjugation veranlassen, dass aber bei künstlicher Verhinderung der Vereinigung die Theilungen in lebhaftester Weise fortgesetzt werden, bis ein Moment eintritt, in welchem ohne Conjugation ein Ersatz des Hauptkerns durch Abkömmlinge des Nebenkerns eintritt. Eine derartige Selbsthilfe des Organismus scheint sich mehrfach wiederholen zu können, ehe die Lebensfähigkeit der Paramaecien eine so intensive Schädigung erfährt, dass die Culturen aussterben.

Wer die Conjugation der Infusorien erklären will, muss dem Gesagten zufolge mit 2 Erscheinungen rechnen: 1. fortgesetzte Theilungen ohne Conjugation führen zum Untergang; 2. trotzdem besitzt das Infusor zur Zeit der Conjugation unverminderte oder sogar erhöhte Theilfähigkeit. Wenn wir Bütschli's Theorie zu Grunde legen, stehen beide Sätze mit einander im Widerspruche; sie sind aber sofort in Einklang zu bringen, wenn wir annehmen, dass zur Zeit, wo die Conjugation eintritt, nicht eine herabgesetzte, sondern eine übermässig erhöhte Lebensenergie besteht. Dann hat die Conjugation nicht den Zweck, die Lebensenergie noch weiter zu steigern, sondern die gesteigerte Lebensthätigkeit so zu reguliren, dass sie nicht zur Zerstörung des Organismus führt; sie heilt nicht die durch physiologische Usur entstandenen Defecte, sondern verhindert, dass derartige Defecte durch Uebermass der Function entstehen. Hiermit stimmt auch der Charakter der Geschlechtskerne überein. Die Annahme, dass sie ganz besonders die Fähigkeit haben, die Lebenssubstanz zu regeneriren, ist schwer vereinbar mit der Thatsache, dass sie diese Substanz weder verbrauchen, noch im Ueberschuss besitzen. Dagegen ist es nur ein Ausdruck für allbekannte Erscheinungen, wenn man sagt,

dass die Kräfte des Lebens in den Geschlechtszellen sich im gebundenen Zustand befinden.

Das von mir aufgestellte Erklärungsprincip macht aber nicht nur verständlich, warum es bei den Infusorien zur Bildung der Geschlechtskerne kommt, sondern auch weshalb eine Befruchtung d. h. eine Vereinigung von Geschlechtskernen verschiedenen Ursprungs stattfindet. Denn es ist klar, dass ein dem Organismus eingefügtes fremdartiges, von einem anderen Organismus stammendes Element einen hemmenden und damit auch wieder regulirenden Einfluss auf die Lebensthätigkeiten ausüben muss und dass dieser Einfluss am günstigsten wirken wird, wenn der Unterschied zwischen den bei der Befruchtung beteiligten Thieren weder zu gross noch zu gering ist. Letzteres ist der Fall bei Abkömmlingen eines und desselben Mutterorganismus, weshalb diese auf die Conjugation, welche nicht wirksamer ist als Parthenogenese, verzichten.

Wenn man Bildung der Geschlechtskerne und Conjugation derselben auf ein gemeinsames ursächliches Princip zurückführt, so erklärt sich, weshalb beide Erscheinungen für einander vicariiren können, weshalb es geschlechtliche Fortpflanzungen ohne Geschlechtszellen und andererseits Fortpflanzungen mit Geschlechtszellen, aber ohne Befruchtung giebt.

Da ich voraussichtlich bald Veranlassung haben werde, auf die angeregten Fragen noch einmal zurückzukommen, begnüge ich mich mit den vorstehenden kurzen Erörterungen; ebenso verschiebe ich bis dahin die Besprechung der interessanten Resultate, welche Maupas über Degenerationserscheinungen von Infusorien veröffentlicht hat. Ich hoffe, dass fortgesetzte experimentelle Arbeiten über die Bedingungen der Conjugation, wie sie von dem französischen Forscher und mir begonnen worden sind, bald ebenso zu einer Uebereinstimmung in der theoretischen Auffassung des Vorgangs führen werden, wie sie in der Feststellung des Thatbestandes schon erzielt worden ist.

I. Tabelle.

Maasse gewöhnlicher Paramaecien.

1. Körper	2. Hauptkern	3. Nebenkern mit Nucleolus
0,0875 : 0,044	0,025 : 0,015	0,006/0,002
0,10 : 0,037	0,037 : 0,012	0,004/0,002
0,10 : 0,042	0,032 : 0,012	0,006/0,002
0,10 : 0,044	0,025 : 0,020	0,005
0,106 : 0,031	0,027 : 0,020	0,006/0,002
0,106 : 0,040	0,037 : 0,016	0,006/0,0037
0,106 : 0,041	0,031 : 0,018	0,007/0,002
0,106 : 0,042	0,031 : 0,017	0,006/0,0037
0,11 : 0,027	0,035 : 0,016	0,0056/0,0018
0,11 : 0,040	0,035 : 0,017	0,0075/0,0018
0,112 : 0,037	0,031 : 0,016	0,006/0,0037
0,112 : 0,037	0,036 : 0,016	0,005/0,002
0,112 : 0,040	0,025 : 0,018	0,006/0,002
0,112 : 0,041	0,031 : 0,016	0,0044/0,002
0,112 : 0,042	0,026 : 0,017	0,0056
0,112 : 0,044	0,027 : 0,016	0,0056/0,002
0,119 : 0,045	0,031 : 0,019	0,005/0,002
0,119 : 0,050	0,037 : 0,018	0,005/0,002
0,125 : 0,037	0,037 : 0,017	0,005/0,0018
0,125 : 0,047	0,037 : 0,016	0,006
0,125 : 0,05	0,044 : 0,019	0,0036/0,002
0,131 : 0,05	0,040 : 0,018	0,0036/0,0018
0,137 : 0,05	0,044 : 0,016	0,005/0,0018
0,144 : 0,047	0,037 : 0,016	0,005/0,0018
0,156 : 0,047	0,050 : 0,012	0,005/0,002

II. Tabelle.

Paramaecien aus Theilung hervorgegangen.

Körper	Hauptkern	Nebenkern mit Nucleolus
f 0,067 : 0,043	noch nicht getheilt	0,003/0,0015
f 0,070 : 0,045		0,003/0,0015
f 0,067 : 0,045	0,030 : 0,012	0,003/0,0015
f 0,072 : 0,042	0,034 : 0,01	0,003/0,0015
f 0,070 : 0,049	0,037 : 0,013	0,002/0,0015
f 0,072 : 0,046	0,037 : 0,013	0,002/0,0015
f 0,075 : 0,044	0,041 : 0,012	0,0036/0,0018
f 0,075 : 0,045	0,037 : 0,009	0,002/0,0015
f 0,075 : 0,045	0,037 : 0,012	0,002/0,0015
f 0,082 : 0,045	0,037 : 0,012	0,003/0,0015
f 0,09 : 0,045	0,037 : 0,013	0,003/0,0015

V. Tabelle.

Copulae auf dem Sichelkernstadium;
Maasse der Thiere.

f 0,104 : 0,035	f 0,100 : 0,031	f 0,110 : 0,035
f 0,112 : 0,040	f 0,112 : 0,037	f 0,131 : 0,044
f 0,106 : 0,032	f 0,112 : 0,037	
f 0,112 : 0,040	f 0,112 : 0,037	
f 0,106 : 0,040	f 0,112 : 0,040	
f 0,119 : 0,044	f 0,112 : 0,044	

Aus den Tabellen I, II und IV ist ersichtlich, dass im Grossen und Ganzen eine Proportionalität zwischen Grösse des Thiers und Grösse seines Hauptkerns nachgewiesen werden kann (cf. p. 160).

III. Tabelle.

Paramaecien nach Ablauf der Conjugation.

Körper	Placenten	Nebenkern mit Nucleolus
0,094 : 0,044	0,007	0,005
0,100 : 0,044	0,0056	0,0044
0,102 : 0,035	0,006	0,0044
0,106 : 0,035	0,0075	0,0044/0,0018
0,106 : 0,047	0,006	0,0044/0,0018
0,112 : 0,044	0,0056	0,0044/0,0018
0,119 : 0,044	0,006	0,0044
0,122 : 0,050	0,010	0,0044/0,0018
0,125 : 0,044	0,006	0,005/0,0018
0,125 : 0,044	0,010	0,005
0,125 : 0,047	0,0087	0,005/0,0018
0,131 : 0,044	0,012	0,005
0,131 : 0,050	0,011	0,0044
0,134 : 0,050	0,0075	0,005
0,137 : 0,050	0,0087	0,0044/0,0018
0,144 : 0,050	0,018	0,005/0,0018
0,144 : 0,050	0,018	0,0036
0,144 : 0,056	0,010	0,006
0,144 : 0,050	0,011	0,0044
0,150 : 0,044	0,016	0,005/0,0018
0,150 : 0,050	0,011	0,005/0,001
0,156 : 0,056	0,019	0,005
0,162 : 0,062	0,027	0,005
0,169 : 0,062	4 à 0,0015	4 à 0,0036

IV. Tabelle.

Paramaecien, welche zur Conjugation schreiten.

Körper	Hauptkern	Nebenkern mit Nucleolus
f 0,094 : 0,035	0,027 : 0,012	0,009
f 0,106 : 0,035	0,027 : 0,019	0,009
f 0,095 : 0,037	0,035 : 0,012	0,009
f 0,100 : 0,035	0,025 : 0,017	0,006
f 0,100 : 0,025	0,031 : 0,015	0,006/0,002
f 0,112 : 0,035	0,025 : 0,018	0,006/0,002
f 0,106 : 0,037	0,025 : 0,017	0,006/0,0018
f 0,118 : 0,037	0,031 : 0,015	0,006/0,0018
f 0,119 : 0,044	0,031 : 0,015	0,006
f 0,131 : 0,050	0,047 : 0,018	0,005

Literaturverzeichniss.

1. Balbiani. Du rôle des organes générateurs dans la division spontanée des infusoires ciliés. Journal de la physiologie. T. III. 1860. p. 71—87.
2. — Recherches sur les phénomènes sexuelles des infusoires. Journal de la physiologie. T. IV. p. 102—130, 194—220, 431—448 und 465—520. 1861.
3. — Les protozoaires. Leçons faites au collège de France. Journal de Micrographie. 1881 und 1882.
4. Bütschli. Einiges über Infusorien. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. IX. p. 657 bis 678.
5. — Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. Abhandl. der Senckenberg. naturf. Gesellsch. Bd. X. p. 213—432.
6. — Protozoa in Bronn, Classen und Ordnungen des Thierreichs. II. Aufl. Bd. I.
7. Engelmann Th. W. Ueber Entwicklung und Fortpflanzung der Infusorien. Morpholog. Jahrbuch Bd. I. p. 573—635.
8. Fabre Domergue. Recherches anatomiques et physiologiques sur les Infusoires ciliés. Annales des sciences natur. Zool. Ser. VII. T. V. p. 5.
9. Gruber A. Beobachtungen an Chilodon curvidentis nov. sp. Festschrift der 56. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte. Freiburg 1883.
10. — Der Conjugationsprocess bei Paramecium Aurelia. Berichte der naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg. Bd. II. 1886. p. 7—24.
11. — Sexuelle Fortpflanzung und Conjugation. Humboldt. Bd. VII. p. 3.
12. Hertwig R. Ueber den Bau und die Entwicklung von Spirochona gemmipara. Jenaische Zeitschrift f. Naturw. Bd. XI. p. 149—187.
13. Jickeli C. F. Ueber die Kernverhältnisse der Infusorien. Zoolog. Anzeiger. VII. Jahrg. p. 468—473 u. p. 491—497.
14. Korschelt E. Ueber die geschlechtliche Fortpflanzung der Einzelligen und besonders der Infusorien. Kosmos. Jahrg. 1886. II. p. 438—452.
15. Maupas E. Contributions à l'étude morphologique et anatomique des infusoires ciliés. Archives de zool. expérim. et génér. II. Ser. T. I. p. 427—664.

16. Maupas E. Sur la conjugaison des Infusoires ciliés. Comptes rendus. T. 102. 1886. p. 1569—1572.
17. — Sur la conjugaison des Paramécies. Ebenda. T. 103. 1886. p. 482—484.
18. — Sur la puissance de multiplication des Infusoires ciliés. Comptes rendus. T. 104. 1887. p. 1006—1008.
19. — Sur la conjugaison des Ciliés. Comptes rendus. T. 105. 1887. p. 175.
20. — Théorie de la sexualité des infusoires ciliés. Ebenda. T. 105. 1887. p. 356.
21. — Recherches expérimentales sur la multiplication des infusoires ciliés. Archives de zool. expér. et génér. II. Sér. Vol. VI. p. 165—277.
22. — Sur la conjugaison du Paramaecium bursaria. Ebenda. T. 105. p. 955—957.
23. — Sur la conjugaison des Vorticellides. Comptes rendus. T. 106. 1888. p. 1607 bis 1610.
24. Nussbaum. Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie. I. Mittheilung. Die spontane und künstliche Theilung der Infusorien. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XXVI. p. 485—539.
25. Pfitzner Wilh. Zur Kenntniss der Kerntheilung bei den Protozoen. Morpholog. Jahrb. Bd. XI. p. 454—467.
26. Plate L. Untersuchungen einiger an den Kiemenblättern des Gammarus pulex lebender Ectoparasiten. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. Bd. 43. 1886. p. 175—214.
27. — Ueber die Conjugation der Infusorien. Sitzungsberichte der Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. zu München 1886. p. 35—38.
28. — Studien über Protozoen. Zoologische Jahrbücher. Bd. III. p. 135—200.
29. Schuberg. Die Protozoen des Wiederkäuermagens. Zoologische Jahrbücher Abth. f. Syst. Bd. III. p. 365—418.
30. Sterki. Beiträge zur Morphologie der Oxytrichinen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXXI p. 29—59.

Tafelerklärung.

Die Figuren auf Tafel I, II und III sowie Tafel IV Figur 1—3 wurden bei Zeiss $\frac{1}{18}$ Oc. I oder II gezeichnet und auf eine gemeinsame Grösse reducirt; ich habe daher den meisten Figuren noch die absoluten Maasse in mm in der Figurenerklärung beigelegt; dabei bedeutet a den Thierkörper, b den Hauptkern, c den Nebenkern oder dessen Spindeln. Die Figuren 4—27 Tafel IV wurden bei Zeiss $\frac{1}{18}$ Comp. ocul. 4 gezeichnet.

Tafel I.

- Figur 1. Ein neu vereinigtcs Pärchen; Mundöffnungen gegen einander gepresst; Nebenkernc in Umwandlung begriffen. a^1 0,095 : 0,037; a^2 0,1 : 0,035; b^1 0,035 : 0,012; b^2 0,025 : 0,017; c^1 0,009, c^2 0,006.
- Figur 2. Zwei mit einander schwimmende Paramaecien kurz vor der Vereinigung; Mundöffnung noch nach rechts gewandt; Nebenkernc noch bläschenförmig.
- Figur 3. Die Vereinigung ist in ganzer Länge erfolgt; Nebenkernc in Sichelform; Hauptkern eine schwach gekrümmte ovale Platte. a^1 0,11 : 0,04; a^2 0,107 : 0,037; b^1 0,034 : 0,015; b^2 0,035 : 0,020.
- Figur 4. Der Hauptkern beginnt in zwei seitliche und einen medianen Lappen auszuwachsen; Nebenkernc auf der einen Seite Spindeln (0,016 : 0,0075) auf der anderen Seite hantelförmig (Hantel 0,027 lang, Köpfchen 0,009 : 0,005) a^1 0,112 : 0,04; a^2 0,112 : 0,044; b^1 0,044 : 0,018; b^2 0,038 : 0,011.
- Figur 5. Die 3 Hauptlappen des Kerns beginnen sich zu verästeln; auf der rechten Seite sind 4 Spindeln (0,009 : 0,006); auf der linken Seite Theilung derselben in 8 (0,058; 0,008 : 0,005), a^1 0,125 : 0,037; a^2 0,11 : 0,35.
- Figur 6. Die Hauptkernc in 3 verästelte Stränge ausgewachsen; von den Nebenkernspindeln sind 7 in Rückbildung begriffen, eine als Hauptspindel (0,009 : 0,0035) auf der rechten Seite des Thieres eingestellt. a^1 0,093 : 0,035; a^2 0,097 : 0,035.
- Figur 7—9. Die Stränge des Hauptkerns in Stücke zerlegt; verschiedene Theilungsstadien der Hauptspindel; in Figur 7 noch Reste der Nebenspindeln. Maasse für Figur 7: a^1 0,112 : 0,037; a^2 0,1 : 0,04; c^1 0,015 : 0,006.

Tafel II.

- Figur 1—3. Copulae, bei denen schon auf dem Vierspindelstadium die Hauptspindel eingestellt ist; Figur 1. Thiere mit 4 Spindeln (a 0,1 : 0,037; Spindel 0,0087 : 0,0056), Figur 2. Nebenspindeln in Theilung (a^1 0,094 : 0,04, a^2 0,1 : 0,044), Figur 3. Hauptspindel in Theilung.
- Figur 4. Hauptspindel in stationären und Wanderkern getheilt.

- Figur 5. Die Geschlechtskerne fangen an, wieder Spindelstructur anzunehmen; beginnender Austausch der Wanderkerne.
- Figur 6. Der Wanderkern des linken Thiers auf der Grenze beider Thiere, der des rechten Thiers beginnt mit seiner hinteren Spitze überzutreten und sich mit der Spitze des linken stationären Kerns zu vereinigen.
- Figur 7 und 9. Auf der einen Seite die Vereinigung der Geschlechtskerne vollzogen, auf der anderen Seite noch nicht; die eine Wanderspindel verweilt daher noch ganz (Figur 9) oder theilweise (Figur 7) im Thier, aus dem sie stammt, so dass dieses 3 Spindeln, davon 2 in Copula, enthält. (Figur 7 a¹ 0,106 : 0,037, a² 0,093 : 0,035.)
- Figur 8. Beide Wanderspindeln in Vereinigung mit der stationären Spindel begriffen.

Tafel III.

- Figur 1. Die aus Verschmelzung der Geschlechtsspindeln entstandene Theilspindel in Theilung begriffen; altes Cytostom geöffnet.
- Figur 2 und 3. Die primäre Theilspindel theilt sich in die secundären Theilspindeln: vom alten Cytostom beginnt sich die Anlage eines neuen auszustülpfen.
- Figur 4—12. Entwicklung der Einzelthiere nach Lösung der Conjugation.
- Figur 4. Thier mit 2 secundären Theilspindeln und neugebildetem Cytostom.
- Figur 5. Die secundären Theilspindeln an einer Spitze vereinigt; Aequatorialplatte in die Seitenplatten getheilt.
- Figur 6. Primäre Theilspindel in Theilung; Bildung des neuen Cytostoms.
- Figur 7—10. Theilung der secundären Theilspindeln in die Haupt- und Nebenkernanlagen.
- Figur 11. 12. 17. Umwandlung der Hauptkernanlagen (Placenten) und Rückbildung des alten Hauptkerns. Figur 11. Thier mit 4 Placenten und 4 Nebenkernen. Maasse für Figur 12: a 0,162 : 0,062, jede Placenta 0,027 : 0,02; c 0,005. Maasse für Figur 17: a 0,162 : 0,062, jede Placenta 0,035 : 0,020; c 0,005.
- Figur 13 und 14. 2 Stadien der Cytostomneubildung mit zugehörigen secundären Theilspindeln.
- Figur 15. Abschnürung des rechts gelegenen neuen Cytostoms von dem alten links gelegenen und in Rückbildung begriffenen; dasselbe Präparat in gleicher Lage bei 3 verschiedenen Tiefeneinstellungen.
- Figur 16. Die secundäre Theilspindel in Theilung zur Haupt- und Nebenkernanlage. (Stadium zwischen Figur 7 und 8).

Tafel IV.

- Figur 1—3. Ein Anfang-, Mittel- und Endstadium der Theilung.
- Figur 4 und 5. Cytostome und Nebekerne zweier in Theilung begriffener Thiere.
- Figur 7. Cytostome von 3 in Theilung begriffenen Thieren; ein Cytostom auf dem optischen Durchschnitt.
- Figuren 6 und 8 und 10. Hauptkerne, Nebekerne und Cytostome in Theilung begriffener Thiere; in Figur 8 die Nebekerne eines zweiten Thiers, welches gleiche Form des Hauptkerns und des Cytostoms besass, dazu gezeichnet.
- Figur 9. Nebekern in Theilung, Figur 9a das Endköpfchen stärker vergrössert.
- Figur 11. Hauptkern eines Theilstadium, Andeutung von faseriger Differenzirung.

Maasse von	a	b	c
Figur 1.	0,112 : 0,044	0,019 : 0,019	
Figur 2.	0,112 : 0,050	0,062 : 0,035	0,025 : 0,003
Figur 4.	0,147 : 0,060	0,040 : 0,044	0,008
Figur 5.	0,144 : 0,060	0,016 : 0,019	0,008
Nebenkernspindeln Figur 8. 0,015 : 0,0005; Figur 9. 0,052.			

- Figur 12. Hauptkern eines Paramaecium im Farbenbild.
- Figur 13. Verschiedene Zustände des Nebenkerns. Grösse 0,003—0,006. Nucleolus 0,002.
- Figuren 14—21. Umwandlung der Nebekerne zu Spindeln.
- Figur 14. Beginnende faserige Differenzirung des Nebenkerns. Grösse 0,008—0,01.
- Figur 15. 2 Kernsichel eines Thieres, die eine in zweifacher Ansicht. Maasse: 0,019 : 0,01.
- Figur 16. Eine Kernsichel (späteres Stadium) in 3 Ansichten. Maasse: 0,02 : 0,007 : 0,002.
- Figur 17. Zwei Anfangsstadien der Spindel aus demselben Thier. Maasse: 0,02 : 0,007 und 0,03 : 0,003.
- Figur 19. Die linke Spindel ist eine Doppelspindel (0,017 : 0,01) wahrscheinlich durch Verschmelzung von 2 Sichelkernen entstanden, die rechte Spindel eine einfache, da in demselben Thier noch eine zweite gleiche vorhanden war (0,016 : 0,005).
- Figur 20 und 21. Spindel fertiggestellt. (Maasse: 0,020 : 0,006.)
- Figur 22. Doppelspindel eines Thieres in Theilung (0,022 : 0,008); die 2 Spindeln des anderen Thieres in Hantelform, davon nur 1 dargestellt; Maasse: 0,028 Länge der ganzen Spindel, 0,006 Breite des Köpfchens.
- Figur 23. Spindeln des Vierspindelstadiums, die eine zeigt beginnende Theilung.
- Figur 24. Hauptkern und Nebenkernspindeln eines Paarlings mit eingestellter Hauptspindel; Nebenkernspindeln auf verschiedenen Stufen der Rückbildung.
- Figur 25. Theilstücke des Hauptkerns nach aufgehobener Copulation in Rückbildung. (Farbenbild.)
- Figur 26 und 27. Stadien der Befruchtung; Figur 27 früher als 26, auf letzterem waren die chromatischen Theile nur bei den Spindeln des linken Thieres zu erkennen, sie zeigten Theilung der Aequatorialplatte vor der Befruchtung.

Figure 1. The first part of the text, which is very faint and mostly illegible. It appears to be a list of items or a table with several columns and rows of text.

Figure 2. The second part of the text, continuing the list or table from Figure 1. The text is still very faint and difficult to read.

Figure 3. The third part of the text, which seems to be a continuation of the previous sections. The content is mostly illegible due to fading.

Figure 4. The final part of the text on this page, which is also very faint and mostly illegible.

Fig. 1.

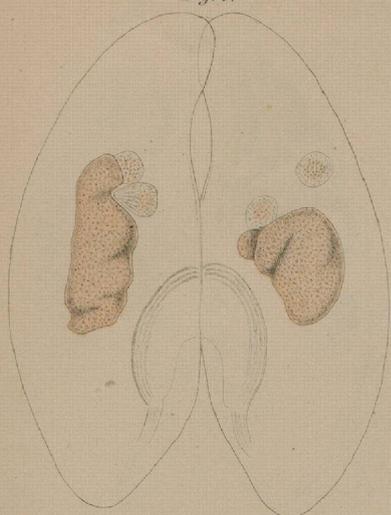


Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.

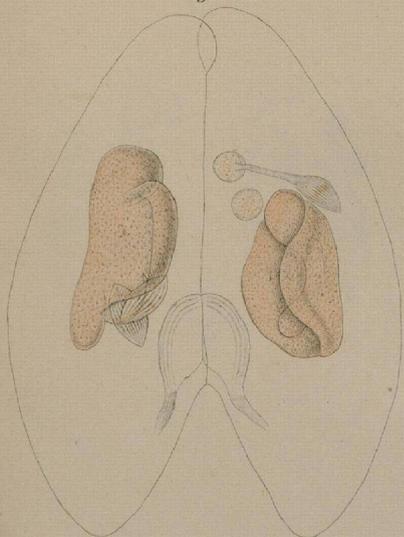


Fig. 5.

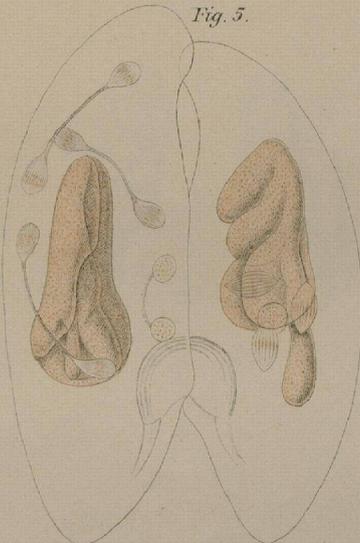


Fig. 6.

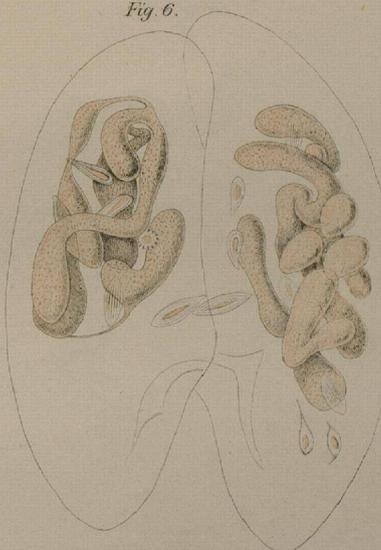


Fig. 7.

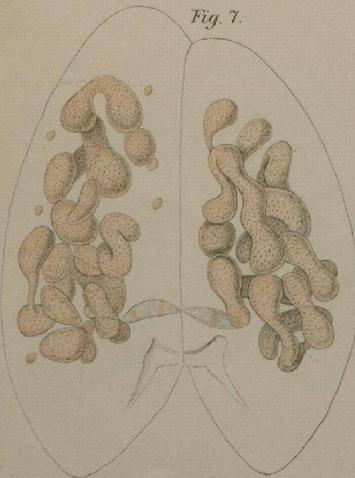
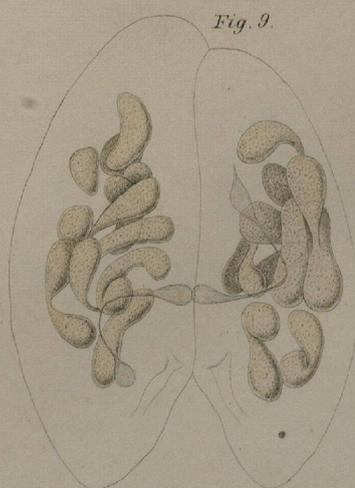


Fig. 8.



Fig. 9.



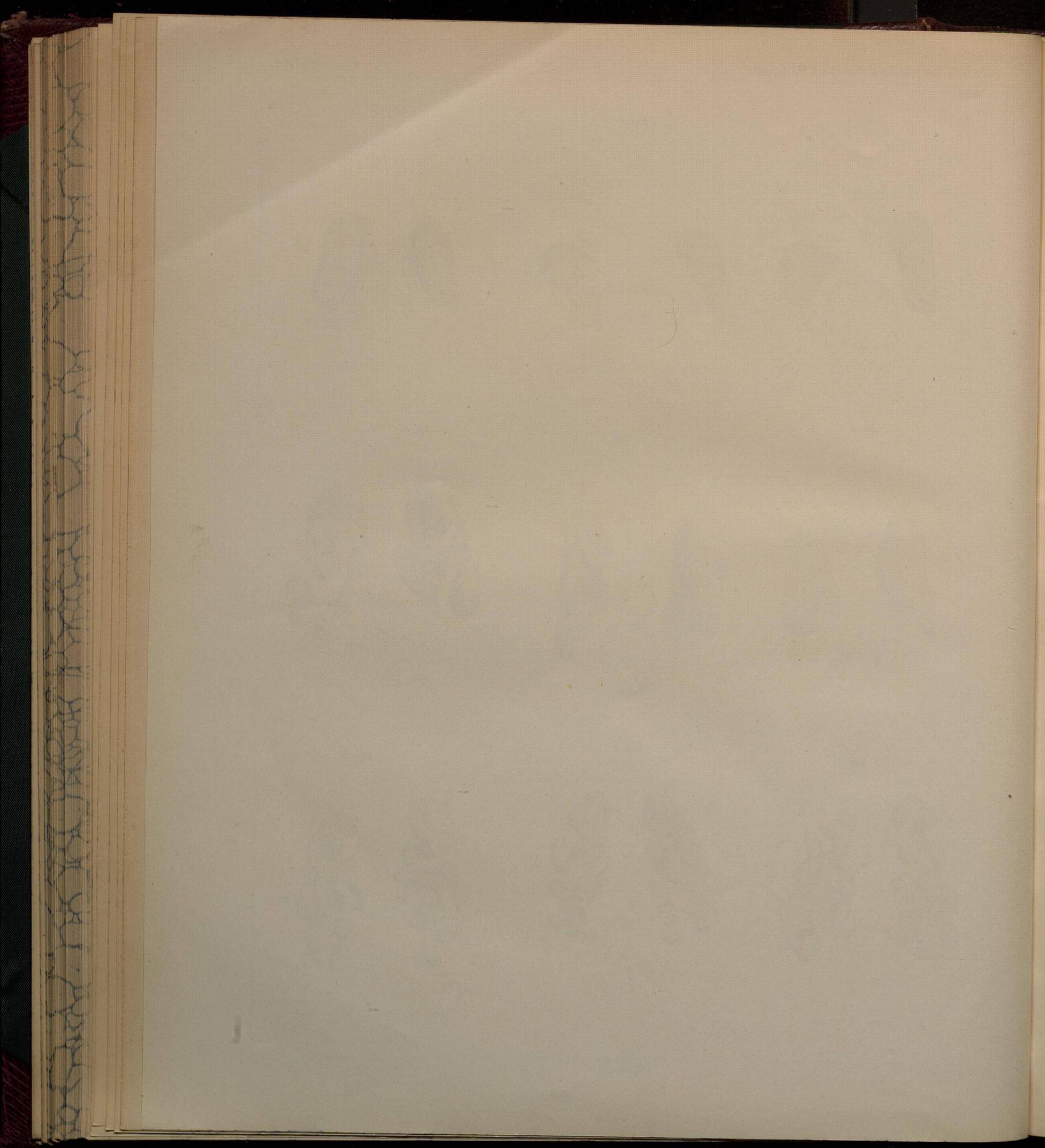


Fig. 1.

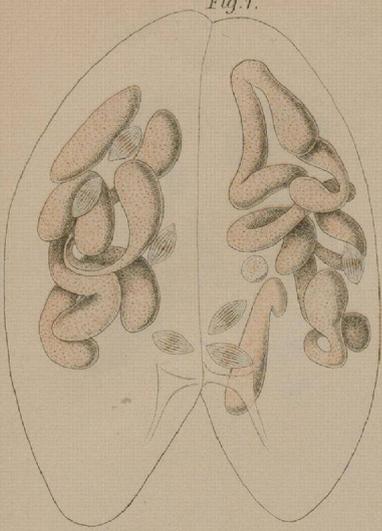


Fig. 2.

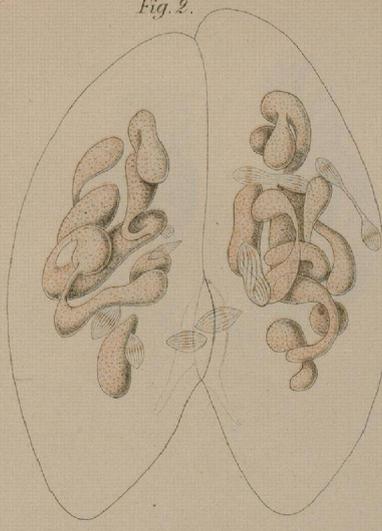


Fig. 3.

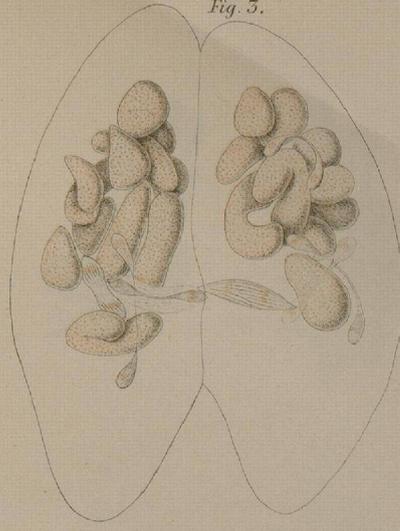


Fig. 4.

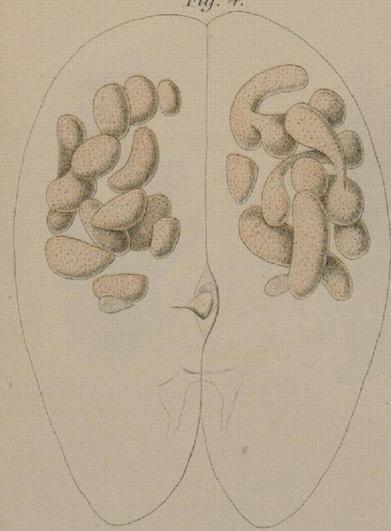


Fig. 5.

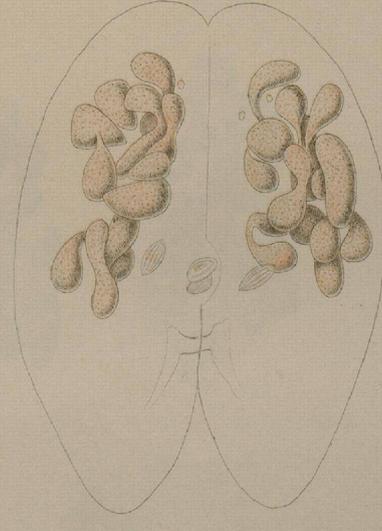


Fig. 6.

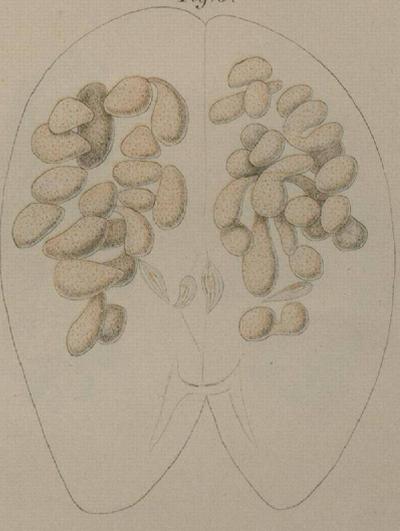


Fig. 7.

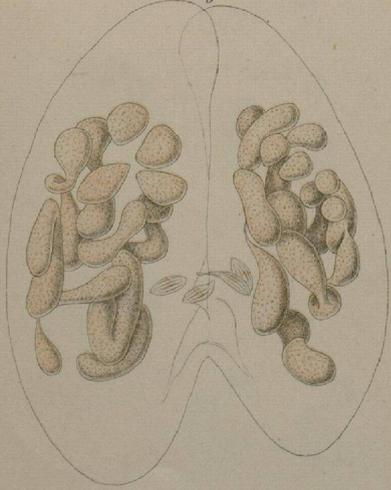


Fig. 8.

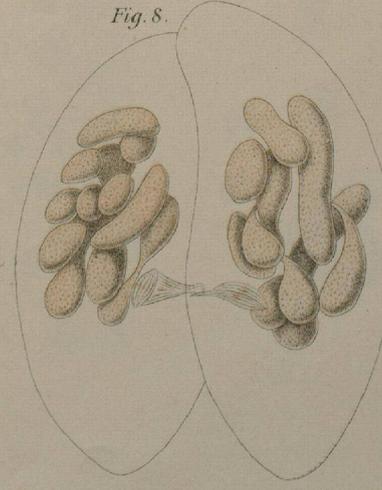
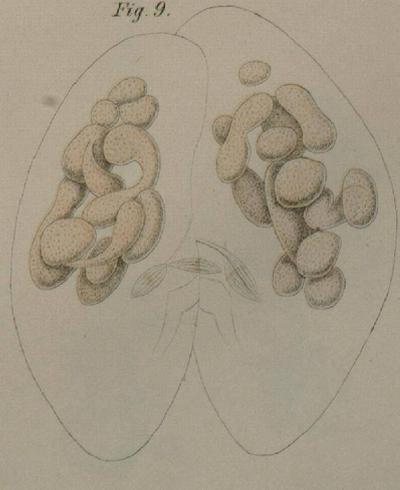


Fig. 9.



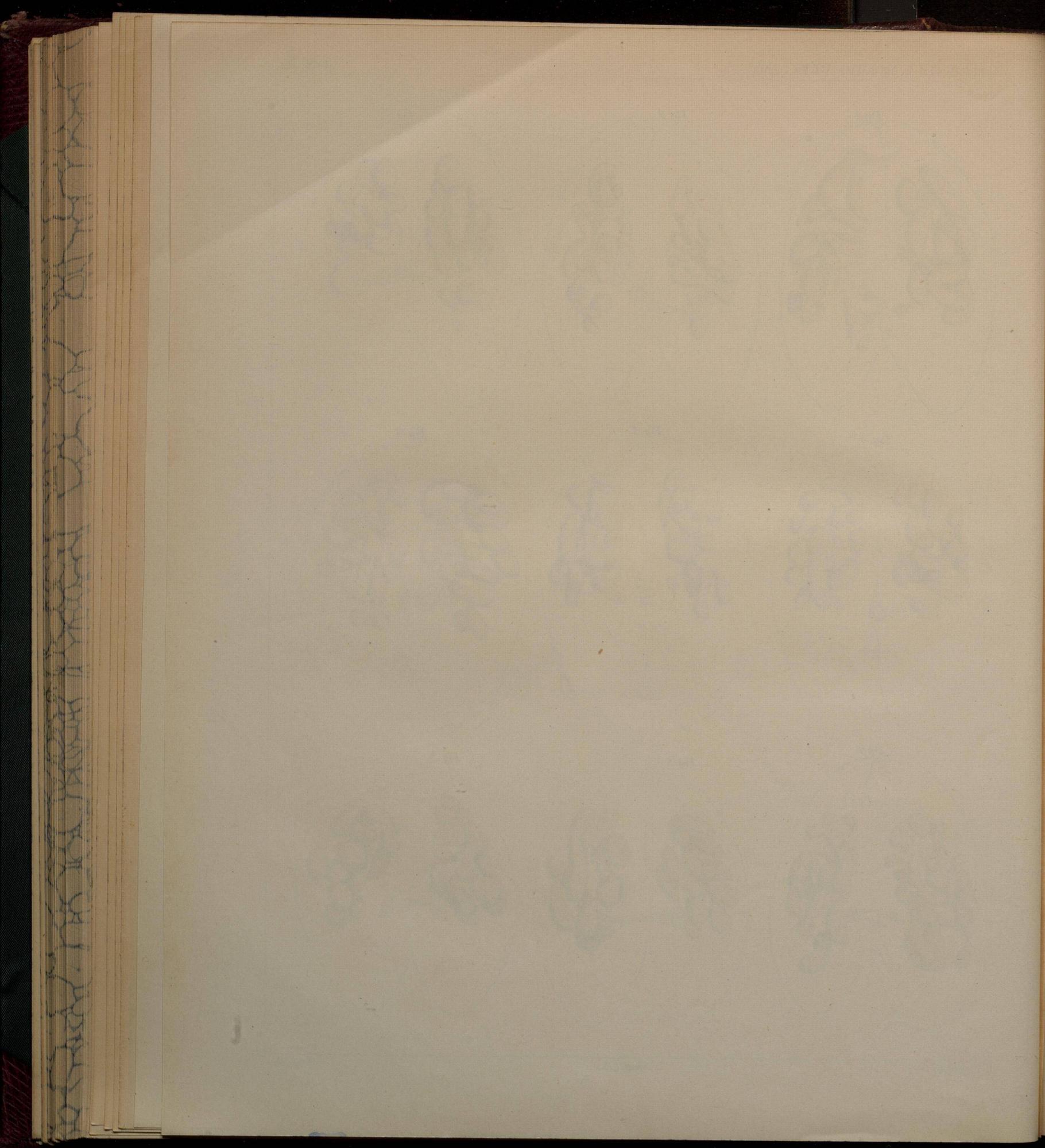


Fig. 1.

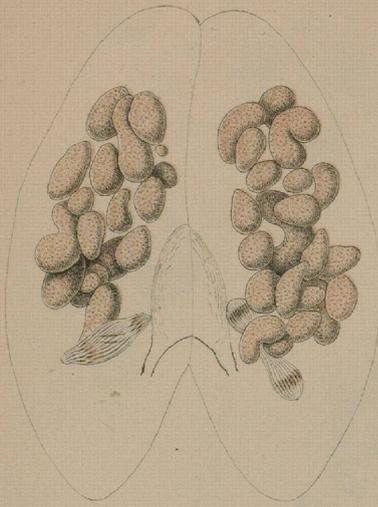


Fig. 2.

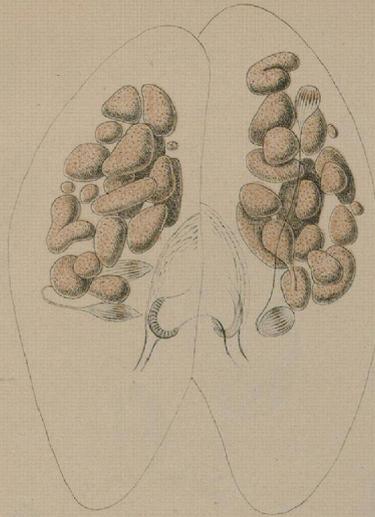


Fig. 3.

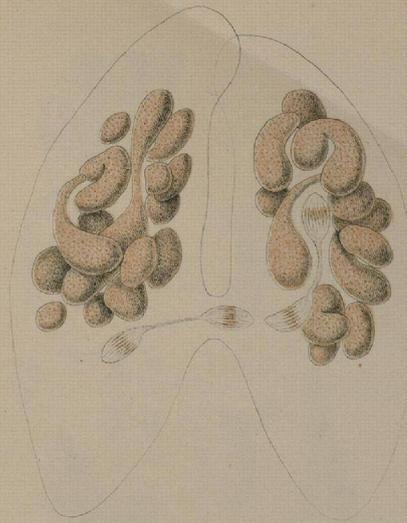


Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.

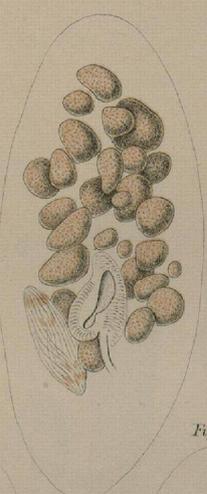


Fig. 7.

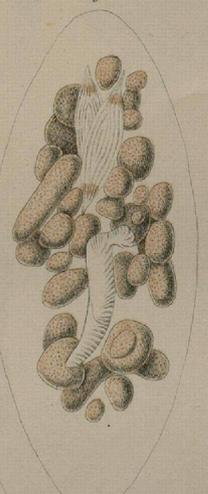


Fig. 8.

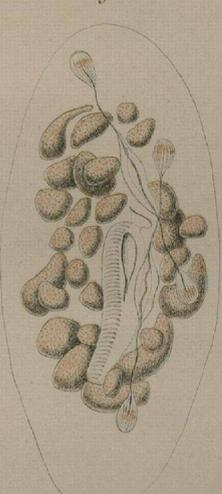


Fig. 11.

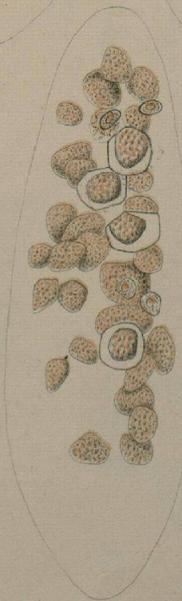


Fig. 12.

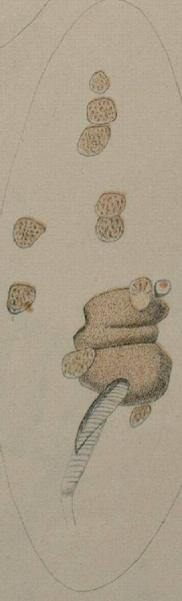


Fig. 13.



Fig. 9.



Fig. 14.



Fig. 15.



Fig. 16.



Fig. 10.

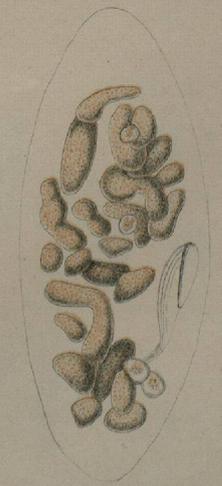


Fig. 17.



