Beiträge zur Kenntniss

dei

Physiologie und Biologie

der

Protozoën

von

Dr. August Gruber.

Einleitung.

Ich beabsichtige in Nachstehendem eine Reihe von Versuchen und Beobachtungen zu publiciren, welche einen Beitrag zur Kenntniss der Physiologie der Protozoen liefern sollen. Die Arbeit ist kein abgerundetes Ganze und vor allen Dingen keine erschöpfende Untersuchung, sie soll nur dazu beitragen Materialien für einen Bau zu liefern, der wohl noch viele Jahre auf seine Vollendung warten muss. Einen Theil der darin niedergelegten Thatsachen habe ich schon in vorläufigen Mittheilungen zur Publikation gebracht*) und wiederhole dieselben hier in etwas erweiterter Form, begleitet von erläuternden Abbildungen, andere Versuche dagegen sind bisher noch nicht veröffentlicht und vielleicht überhaupt noch nie angestellt worden. Mögen sich die einen wie die andern in wissenschaftlichen Kreisen einiges Interesse erwerben.

Ueber künstliche Theilbarkeit und Regeneration bei den Protozoen.

Schon in früheren Jahren sind bei niedersten Organismen Versuche über künstliche Theilbarkeit angestellt worden. z. B. im vorigen Jahrhundert an dem grossen Sonnenthierchen Actinosphärium Eichhornii durch den Entdecker desselben, Eichhorn selbst:

¹⁾ GRUBER, Ueber künstliche Theilung bei Infusorien I. und H. Biolog. Centralbl. IV. Bd. Nr. 23, pg. 717—722 und V. Bd. Nr. 5, pg. 137—141. Berichte. 1886. Heft 2.

später, nämlich im Jahre 1862, an demselben Objekte durch HÄCKEL; GREEFF hat die von ihm beschriebene *Pelomyxa palustris* im Jahr 1867 künstlich getheilt*) und HÄCKEL wiederum machte dieselben Versuche mit seinem *Myxastrum radians***). Sie alle waren im Stande durch die künstliche Zerlegung dieser Protozoen lebensfähige Theilstücke zu erzielen. Ebenso sind von Botanikern bei Pflanzenzellen und zwar, worauf wir später noch zurückkommen werden, bei vielkernigen Zellen Stücke abgetrennt und dadurch kleine, lebensfähige Individuen erzeugt worden.

Bei ciliaten Infusorien, also bei complicirt gebauten Einzelligen wurden diese Versuche zum ersten Male in allerneuester Zeit angestellt und zwar gleichzeitig von M. Nussbaum und von mir. Nussbaum, dessen Beobachtungen vor den meinigen publicirt worden sind ***), operirte mit Oxytricha und wies nach, dass wenn ein solches Infusor durch einen scharfen Schnitt der Länge oder der Quere nach in zwei Theile zerlegt wurde, letztere schon nach kurzer Zeit, meist am folgenden Tage, sich wieder zu vollkommenen Thieren zu regeneriren im Stande sind, indem jede Hälfte die fehlende andere, indem das Vorderende das verlorene Hinterende wieder ersetzt und umgekehrt; auch kleinere Stücke waren im Stande, sich wieder zu vervollkommenen.

Ich selbst habe mich bei meinen Versuchen eines anderen Objektes bedient, nämlich des grossen Stentor cöruleus, der zwar nicht so resistenzfähig ist, wie Oxytricha und sich auch nicht leicht so lange isolirt am Leben erhalten lässt, andererseits aber durch seinen bedeutenderen Umfang und die überaus charakteristische Art seiner Bewimperung den Gang der Regeneration leichter und deutlicher übersehen lässt†).

Was zunächst kleinere Verletzungen betrifft, so heilen dieselben sehr rasch, indem sich die Rindenschicht sofort über der Wunde wieder zusammenschliesst, bei weitergehenden Verstümmelungen dagegen nehmen die Stentoren oft eine verkrüppelte Gestalt an, die entweder gar nicht, oder, wie ich das mehrmals beobachtete, erst ganz allmälig sich wieder verliert. So brauchte ein Stentor, der

^{*)} Ueber Actin. Eichhornii etc. Arch. für mikr. Anat. Bd. III.

^{**)} Monogr. der Moneren. Jen. Zeitschr. für Naturwiss. Bd. IV. 1868.

^{***)} Sitzungsber, der niederrh, Gesellsch, für Natur- und Heilkunde zu Bonn. Sitzg. der med. Sect. 15. Dez. 1884.

^{†)} Wie gesagt, habe ich das Folgende zum grössten Theil schon in kürzeren Mittheilungen bekannt gegeben (s. o. Einleitung).

durch einen Schnitt auf einer Seite krüppelhaft ausgewachsen war und ganz in der Nähe des Peristoms sich zu einem abnormen Hinterende ausgezogen hatte, acht Tage, bis er wieder ganz normal geworden war.

Stentor cörnleus eignet sich nun wegen der breiten, blauen Körperstreifen der Rinde besonders gut dazu, um zu beobachten. in welcher Weise äusserliche Verletzungen des Thieres wieder verheilen. Führt man nämlich mit dem Skalpell einen kurzen, scharfen Schnitt in die Rinde aus, ohne dass der Körper zertheilt wird, so zuckt das Thier natürlich zusammen und die Wunde schliesst sich gleich wieder, dabei sind aber an der betreffenden Stelle die Körperstreifen und die Muskelfasern noch durch den Schnitt getrennt und können erst allmälig wieder zusammenwachsen. Nach einigen Stunden ist dies auch geschehen, aber meist in der Weise, dass eine Verrückung stattgefunden hat, dass die entsprechenden Enden sich nicht aufgefunden haben und nun Gabelungen und Knickungen in den Streifen entstanden sind, welche die Schnittstelle immer verrathen. Die Beweglichkeit des Infusoriums wird aber dadurch in keiner Weise alterirt, zumal ja auch am normalen Thiere nach dem Vorderende zu sehr häufig Gabelungen der Körperstreifen und der Muskelfasern vorkommen. Die Art und Weise, wie die Enden der durchschnittenen Muskelfasern einander aufzusuchen streben und schliesslich wieder miteinander verwachsen, entspricht wohl im Kleinen den Vorgängen, die wir uns bei den Wundheilungsprocessen der Muskeln höherer Thiere zu denken haben.

Was nun die völlige Zerlegung der Stentoren in zwei oder mehrere Theile betrifft, so habe ich schon bemerkt, dass dieselbe meist zur Entstehung eben so vieler vollkommenen Infusorien führt, als Theilstücke gemacht wurden, wenn auch mit einer Einschränkung, wie weiter unten noch gezeigt werden soll. Das Durchschneiden selbst gelingt bei einiger Uebung leicht, wenn man sich eines halbwegs scharfen, kleinen Scalpells bedient; schwierig ist nur manchmal die richtige Wassermenge herauszufinden, denn ist der Tropfen auf dem Objektträger zu gross, so schwimmt das Infusorium unter dem Messer weg, ist er dagegen zu klein, so plattet sich der Stentor zu stark ab und zerfliesst rasch, nachdem der Schnitt geführt worden ist. Ich erwähne hier gleich, dass man das Zerfliessen noch aufhalten kann, wenn man rasch Wasser zufügt, und dass Stentoren, welche schon bedeutenden Substanzverlust erlitten haben, sich wieder erholen und vollkommen regeneriren können.

Ist der Schnitt scharf geführt und die Wassermenge richtig abgemessen worden, so schliessen sich die beiden Wundflächen sofort wieder und die beiden Theilhälften schwimmen munter umher; man kann sie mit der Pipette herausfangen und isoliren, was am Besten in kleinen Uhrschälchen geschicht, und wird dann nach Verlauf von 12-24 Stunden an jedem der Stücke die verloren gegangenen Theile wieder vollkommen ersetzt finden. Wendet man eine Lupe oder schwache Mikroskop-Vergrösserung an, so lassen sich die Schmitte auch in jeder vorher bestimmten Richtung führen und es stellt sich heraus, dass die Regeneration am raschesten und vollkommensten eintritt, wenn der Schnitt quer gegangen ist. Fig. 1, während bei Spaltungen in der Längslinie die beiden Hälften, die natürlich lang und schmal sind, sich gewöhnlich zusammenrollen und die regenerirten Theilstücke Anfangs oft krüppelhaft erscheinen, was sich aber wie schon bemerkt, meistens wieder verliert. Man kann also auch bei Stentor, wie bei Oxytricha sagen, dass das Vorderende das verlorene Hinterende, die rechte Seite die verlorene linke wieder ersetzt und umgekehrt. Es frägt sich nun, in welcher Weise diese Regeneration vor sich geht und zur Beantwortung gerade dieser Frage eignet sich der Stentor wohl am Besten von allen Infusorien. Betrachten wir zunächst ein durch einen Querschnitt abgetrenntes Vorderende eines Stentors, so ist dasselbe Anfangs an der Schnittfläche breit abgestutzt (Fig. 1), allmälig aber zieht sich der Körper nach hinten in die Länge, die Körperstreifen verjüngen sich und es entwickelt sich auf diese Weise wieder das bekannte dünn zulaufende Hinterende, an welchem das Körperparenchym als Haftapparat hervortritt. Es hat bei dieser Art der Regeneration fast den Anschein, als träte keine Neubildung von Theilen ein, sondern als fände vielmehr nur eine Umlagerung der noch vorhandenen statt. Viel complicirter ist natürlich der Vorgang der Regeneration an solchen Stücken, von welchen das Vorderende quer weggeschnitten worden ist. Auch da haben wir zunächst eine gerade Linie oder Fläche an der Schnittstelle; mit der Zeit aber rundet sich der Körper des Theilstücks am Vorderende ab, bis er wieder eine kolbenförmige Gestalt erreicht hat; noch fehlen ihm aber jegliche grossen Wimpern, da ja das ganze Peristomfeld mit dem Mund und der Wimperspirale abgetragen worden ist. Die Neuanlage dieser verloren gegangenen Organula geht nun merkwürdiger Weise ganz in derselben Art vor sich, wie bei der spontanen Theilung. Bekanntlich beginnt letzterer

37]

Process damit, dass sich in der Mittellinie des sich vermehrenden Stentors vertikal verlaufend ein Streifen von grossen Peristomwimpern, Membranellen, anlegt: dann beginnt die Einschnürung am Körper bemerklich zu werden, und je weiter dieselbe geht, um so mehr wächst der Wimperstreifen, der allmälig sich bogenförmig zu biegen beginnt, bis er sich schliesslich zu einem Wimperkreis zusammenlegt, der das sogenannte Peristomfeld vom übrigen Körper abschnürt: zugleich senkt sich das eine, rechte, Ende des Streifen in spiraliger Windung in die Tiefe und bildet auf diese Weise den Mund und den Schlundtrichter. Beim "dekapitirten" Stentor nun, zeigten sich ebenfalls die neuentstehenden Peristomwimpern seitlich in einer verticalen Linie angeordnet, Fig. 2, die sich dann auch während des Wachsthums um das Vorderende herumlegt und das Peristomfeld sammt dem Munde entstehen lässt. Wir stehen somit vor der interessanten Thatsache, dass die Regeneration der Organula bei den Infusorien denselben Weg einschlägt, wie die Neubildung derselben bei der spontanen Vermehrung. Der uns unbekannte Impuls, welcher die Thiere zur Theilung veranlasst und der Reiz, welcher durch die gewaltsame Entfernung eines Körpertheils hervorgerufen wird, sind in ihrer Wirkung identisch. Bei der Regeneration verloren gegangener Gewebstheile und Organe höherer Thiere haben wir im wesentlichen dieselbe Erscheinung. nur mit dem Unterschied, dass hier die Zellen leisten, was bei den Infusorien die Elementartheilchen, Micellen, oder wie wir sie nennen Schreiben wir die Regeneration bei den Metazoen der Leistung embryonal gebauter Zellen zu, so dürfen wir hier primitiv angelegten Micellen die Rolle der Neubildner zuerkennen, welche, wie wir später sehen werden, unter dem richtenden Einfluss des Kerns stehen.

* Ich glaube, um dies noch einmal hervorzuheben, am Stentor zeigen zu können, dass der Gang der Regeneration ein gesetzmässiger und dem bekannten Process der Neubildung bei spontaner Theilung homologer ist. Man könnte sich nun vorstellen, dass in jedem Infusorium zu einer gewissen Zeit das Material zu den Organen eines neuen Thiers sich innerlich aulegt und aufspeichert und im gegebenen Moment sich zu gruppiren beginnt; bei der künstlichen Theilung eines in diesem Stadium befindlichen, also der spontanen Vermehrung nahen Infusionsthieres, würde uns ein Process als Regeneration erscheinen, der so wie so in diesem Zeitpunkte als der spontanen Vermehrung vorausgehende Neubildung eingetreten wäre. Dem ist

aber nicht so; denn erstens ist es sehr unwahrscheinlich, dass alle die zu den Versuchen verwandten Stentoren gerade in diesem Entwickelungsstadium gestanden haben und zweitens habe ich auch öfters solche geschnitten, welche soeben aus der spontanen Theilung hervorgegangen oder noch in derselben begriffen waren, und dieselben haben sich ebenfalls regenerirt, was bei der oben aufgestellten Hypothese nicht möglich gewesen, da ja das Reservematerial bei ihnen soeben aufgebraucht worden wäre. Die Regeneration kann also nur in einer auf äusseren Reiz rasch erfolgenden Umprägung vorhandener Elementartheile zu suchen sein.

Was nun den Grad der Regenerationsfähigkeit betrifft, so ist derselbe bei Stentor ein sehr hoher und es scheint keine bestimmte Partie des Körpers besonders dazu disponirt, sondern es reagiren alle Körpertheile in derselben Weise. Dies erhellt aus den folgenden Versuchen:

Schneidet man von einem Stentor das Ende weit hinter der Körpermitte ab, so hat dasselbe dieselbe Regenerationsfähigkeit, wie ein solches, dessen Schnittfläche nahe dem Vorderende gelegen hat; oder weiter theilt man einen Stentor zunächst durch einen Längsschnitt in eine linke und rechte Hälfte und diese beiden Stücke wieder je in ein vorderes und ein hinteres, oder, was noch besser gelingt, man führt zuerst einen Quer- und dann die Längsschnitte aus, Fig. 3, so sind alle vier Abschnitte, obgleich sie von ganz verschiedenen Körperstellen herrühren, gleichmässig begabt, sich wieder zu vollkommenen Thieren auszubilden. Ein Unterschied in der Art der Regeneration solcher verschiedener Stücke existirt übrigens doch und zwar desshalb, weil bei denjenigen Quadranten, wenn ich diesen Ausdruck gebrauchen darf, welche ein Stück des peristomalen Wimperkranzes mitbekommen haben, das Fehlende sich durch einfaches Auswachsen wieder ersetzen kann, während bei den Theilen, die gar keine Peristomwimpern mehr zeigen, sich dieselben in der oben beschriebenen Weise neu anlegen müssen. Es gelingt auch ohne grössere Schwierigkeiten einen Stentor derart in drei Stücke zu zerlegen, dass man das Vorder- und das Hinterende, sowie einen mittleren Abschnitt isolirt erhält, Fig. 4; auch dieser ist im Stande sich in derselben Zeit, wie andere Theilstücke, vollkommen zu regeneriren, obgleich er sowohl das vordere, wie das hintere Ende neubilden muss.

Wenn schon diese Versuche die hohe Regenerationsfähigkeit der Stentoren deutlich beweisen, so thut dies der folgende noch

mehr: Ein Stentor cöruleus, den ich mit dem Buchstaben A bezeichnen will, wurde quer in zwei Hälften zerlegt; am folgenden Tage waren diese wieder zu zwei vollkommenen Thieren. B und B' ausgewachsen: von B wurde nun das Vorderende abgetrennt und B' wieder quer getheilt, wobei sich wieder nach 24 Stunden berausstellte, dass B sich wieder regenerirt hatte und die beiden Hälften von B' zu zwei vollkommenen Infusorien C und C' sich ausgebildet hatten. B wurde wieder getheilt, aber ohne Erfolg, da es am anderen Tage zerfallen war, während von den zwei Theilpaaren in welche ich C und C' noch einmal zerlegt hatte, nur das eine von C abstammende zerfallen war, während die zwei Hälften von C' sich abermals zu zwei kleinen Stentoren D und D' regenerirt hatten und schliesslich gelang es mir auch noch aus D und D eine Generation E auf künstliche Weise zu erzielen; diese Individuen waren aber jetzt so klein geworden, dass sie ihre Lebensfähigkeit eingebüsst hatten und bald darauf zerfielen. Es war also gelungen, fünf Tage hintereinander künstliche Theilung an denselben Objekten auszuführen, wobei fünfmal Regeneration der verloren gegangenen Theile erfolgte.

Schon Nussbaum hat nachgewiesen, dass künstlich vermehrte Infusorien unter günstigen Bedingungen sich nachher auch weiter spontan zu theilen im Stande sind und dasselbe beobachtete ich bei meinen Versuchen. So hatte ich z. B. am 10. December 9 Stentoren quer getheilt und nur die hinteren Enden isolirt, am folgenden Tage hatten alle 9 neue, vollkommene Peristomfelder mit Wimperkranz und Mund entwickelt, am 13. December zeigte eines dieser regenerirten Thiere den Beginn spontaner Theilung und am 15. waren aus den 9 Stück deren 15 entstanden, welche ich bis Ende des Monats am Leben erhielt.

Ein anderer Versnch ist folgender: ein Stentor wurde am 28. April quer in zwei Hälften zerlegt, die sich beide am folgenden Tage regenerirt hatten; am 30. hatten sich die beiden künstlich erzeugten Tochterindividuen fast gleichzeitig spontan wieder getheilt. Auch bei zwei anderen künstlich abgetrennten Theilstücken, von denen das eine Anfangs krüppelhaft gewesen war, trat die natürliche Vermehrung gleichzeitig ein, ebenso bei einem dritten Experimente. Wir lernen also sicher aus dem Beobachteten die interessante Thatsache kennen, dass zwei künstlich erzeugte Theilhälften im Stande sind, sich ganz zu gleicher Zeit spontan zu vermehren, obgleich sie nach der Zerschneidung scheinbar ungleich-

werthig waren und das vordere Stück, welches den complicirtesten Theil des Körpers, das Peristomfeld mit Mund und Schlund noch besass, eigentlich nur einen Wundheilungsprocess durchzumachen hatte, während der hintere Abschnitt, alle jene Organe neu erzeugen musste. Trotzdem konnte es auf den zur Zweitheilung führenden Anstoss gerade so rasch reagiren, wie das andere. Auch dies ist ein Beweis dafür, dass das Material zu Neubildungen bei den Infusorien nicht als solches prädisponirt aufgespeichert liegt, sondern dass eben die oben als primitiv bezeichneten Elementartheile im Protoplasma jederzeit umprägbar sind. Dass der Anstoss zur Theilung, den wir, wie nachher auszuführen sein wird, im Kern suchen müssen, gleichzeitig in den beiden getrennten Stücken erfolgte, kann uns nicht wundern, wenn wir bedenken, dass die in denselben befindlichen Kernbestandtheile ja kurz vorher noch zusammenhiengen, also auch noch in ihrer Constitution und in ihrer Wirkung auf das Protoplasma übereinstimmen mussten.

Ich erwähne schliesslich noch, dass man auch Regeneration bei Theilen hervorrufen kann, die gar nicht vollständig von einander getrennt worden waren, so dass etwa Stentoren mit zwei Vorderoder zwei Hinterenden entstehen. So hatte ich z. B. einen Stentor durch einen Längsschnitt derart gespalten, dass die eine der beiden unten noch zusammenhängenden Hälften beinahe das ganze Peristom, die andere nur einen kleinen Theil davon miterhielt, Fig. 5: die erstere vervollkommnete sich sogleich wieder, bei der zweiten Hälfte dagegen giengen einige Tage darüber hin, bis auch bei ihr wieder ein vollkommenes Peristom mit Mund sich entwickelt hatte. Fig. 6. Es waren also zwei vollkommene, nur an der Basis zusammengewachsene Stentoren entstanden, die überdies eine zusammenhäugende Kette von Kerngliedern enthielten. Leider konnte ich den Zwilling nicht lange am Leben erhalten, da das Wasser, in dem ich ihm isolirt hatte, schlecht geworden war. Ebenso gelingt es durch unvollständige Längsschnitte Thiere zu erzeugen, die zwei Hinterende an einem gemeinsamen vorderen Theile aufweisen. Nicht immer bleiben übrigens derart getremte Hälften im Zusammenhange, sondern gewöhnlich reissen sie sich unter drehenden Bewegungen von einander los.

Ich habe seither ausschliesslich von der Regenerationsfähigkeit des *Stentor cöruleus* gesprochen und es fragt sich nun, wie weit dieselbe auch bei anderen Infusorien vorhanden ist: Ich erwähnte schon

oben die Versuche von Nussbaum, die beweisen, dass Oxytricha sich ebenso verhält: ich selbst operirte noch mit Stentor polymorphus und mit Clumacostomion vircus, bei welchen beiden sich die entfernten Theile auch schon nach 24 Stunden wieder ersetzten; ebenso gelang es mir bei Paramäcium das Vorderende zu entfernen, das Hinterende zu isoliren und dasselbe bis zum folgenden Tage regenerirt zu finden. Dagegen giebt es andere Infusorien, welche dem Experimente Schwierigkeiten in den Weg setzen, die manchmal unüberwindlich sind. So hat Xussbaum künstlich getheilte Opalinen nicht am Leben erhalten können, da keine Vernarbung der Wundflächen eintrat; ein bis zwei Stunden sei die Wimperung erhalten geblieben, dann seien aber die Theilstücke zu Grunde gegangen. Ebensowenig wollen künstliche Theilungsversuche mit Loxodes rostrum gelingen: gewöhnlich zerfliessen diese Infusorien unmittelbar, nachdem der Schnitt geführt worden ist, oder wenn es auch gelingt, Theilstücke zu erhalten und zu isoliren, so gehen sie doch zu Grunde, ehe eine Regeneration eingetreten ist.

Es ist merkwürdig, dass gerade Opalina und Loxodes sich so wenig regenerationsfähig zeigen, da sie doch beide vielkernig sind und wie ich Eingangs bemerkte, zuerst an vielkernigen Protozoen, Myxastrum*), Pelomyxa und Actinosphärium, künstliche Vermehrungsversuche mit Erfolg gemacht worden sind.

Auch das grosse holotriche Infusorium Cyrtostomum leacas habe ich zu Versuchen verwandt und dabei beobachtet, dass auch hier die Regeneration nicht so rasch verläuft, wie bei den obengenannten heterotrichen, Stentor und Clymacostomum: wenn sich auch ein Mund und Schlund neubildet, so behält der Körper doch lange Zeit eine Deformation bei. Ja auch die heterotrichen verhalten sich in diesem Punkte nicht alle gleich, denn es gelang mir z. B. nie, das Spirostomum künstlich zu vermehren, da es sich überhaupt in kleinen Wassermengen isolirt schlecht hält und auch ohne Beschädigung bald zu Grunde geht. Höchst wahrscheinlich beruhen diese Verschiedenheiten im Regenerationsvermögen der Infusorien nur auf der grösseren oder geringeren Fähigkeit, unter nicht ganz natürlichen Bedingungen zu

^{*)} My.costrum ist von Häckel als kernlos zu den Moneren gestellt worden, sehr wahrscheinlich sind ihm aber die Kerne nur entgangen, denn bei Auwendung unserer jetzigen Methoden lassen sie sich bei Myxastrum lignricum leicht darstellen (s. Grußer, Die Protozoen des Hafens von Genna. Nov. Acta Leop. Carol. etc. Bd. 46, 4, pg. 505.)

existiren, und die Kraft, verloren gegangene Theile wieder zu ersetzen, ist trotz der oben angeführten negativen Resultate, meiner Ansicht nach, allen Protozoen eigen.

Fragen wir uns aber, warum die Infusorien ein so hohes Regenerationsvermögen besitzen, wie wir es z. B. bei Stentor nachgewiesen haben, so ist dies nicht so leicht zu beantworten, denn im freien Leben werden sie wohl selten starke Verletzungen zu erleiden haben, jedenfalls keine solchen, wie wir sie ihnen künstlich mit dem Scalpell beibringen können. Bei vielzelligen Thieren ist dies ganz anders, da wissen wir, dass sie sehr oft Theile ihres Körpers durch gewaltsame Eingriffe einzubüssen haben, und da wundert es uns nicht, dass viele mit einem sehr ausgebildeten Regenerationsvermögen ausgerüstet sind, das eine wichtige Rolle bei der Erhaltung der Art zu spielen hat: aber wie bei den Protozoen? Ich habe schon in meiner vorläufigen Mittheilung die Ansicht ausgesprochen, dass vielleicht die Erwerbung der Regenerationsfähigkeit bei den Infusorien - und überhaupt bei den Protozoen darauf beruhen mag, dass dieselben häufig spontan in unregelmässige Stücke zerfallen, und dass dann viele dieser Stücke im Stande sind, wieder zu normalen Thieren auszuwachsen.

Dieser spontane Zerfall ist eine Erscheinung, die im Leben der Infusorien leicht zu beobachten ist und die ich schon bei einer Reihe von Arten gesehen habe; besonders auffallend war sie mir bei einer Oxytrichacolonie und dort fand ich auch unter den Trümmern, die im Wasser umherkreisten viele, die zwar viel kleiner als normale Thiere, aber doch mehr oder weniger regulär gebaut waren, so dass man annehmen kann, es habe hier eine Regeneration stattgefunden. Einen sicheren Schluss erlaube ich mir nicht zu ziehen, weil ich damals anderes im Auge hatte und nicht scharf genug auf diesen Punkt eingegangen bin. Bei anderen Infusorien ist übrigens der Zerfall des Körpers in kleine Stücke und das nachherige Heranwachsen derselben zu normalen Thieren eine regelmässige Erscheinung und die gewöhnliche Art der Vermehrung, nämlich bei den Opalinen. Sonderbarer Weise sind aber gerade dies diejenigen Infusorien, welche, wie schon erwähnt, nicht künstlich vermehrt werden konnten; es scheint mir dies jedoch nicht unerklärlich, da die Opalinen bekanntlich Entozoen sind und die natürlichen Existenzbedingungen ihnen beim Experiment nur schwer oder gar nicht geboten werden können.

Nehmen wir die Fähigkeit der Infusorien, spontan zu zerfallen und aus den Trümmern wieder neu zu erstehen als möglich an. so ergeben sich für dieselben ganz analoge Verhältnisse wie bei den Metazoen, wie ein schon a. a. O. von mir erwähntes Beispiel lehren mag: Ein Wurm (z. B. eine Nais) kann sich spontan in zwei gleichwerthige Individuen theilen, ebenso ein Infusorium: ein Wurm (z. B. Ctenodrilus monostylos)*) kann spontan in unregelmässige Stücke zerfallen, die sich dann allmälig wieder zu vollkommenen Thieren regeneriren: dasselbe finden wir bei Infusorien (Opalina); endlich kann ein Wurm (z. B. Nais) künstlich in Stücke zerschnitten werden, welche die verlorenen Theile zu ersetzen im Stande sind und dieselbe Fähigkeit besitzen, wie bisher gezeigt wurde, die Infusorien. Der Unterschied ist eben nur der, dass bei der Regeneration der Metazoen für uns wahrnehmbar die Zellen leisten, was bei den Protozoen die Aufgabe der Elementartheile ist.

Die Bedeutung des Kerns bei der Regeneration.

Nachdem einmal die allgemeine Thatsache der Regenerationsfähigkeit festgestellt war, musste es sich darum handeln, das Verhalten des Kerns bei der Regeneration und seinen etwaigen Eintluss auf dieselbe festzustellen. Bei den oben erwähnten Versuchen der Botaniker an den vielkernigen Vaucheria-Zellen war schon ziemlich sicher nachgewiesen worden, dass bei künstlicher Theilung grössere kernhaltige Stücke lebensfähig bleiben, während kleine, kernlose zerfallen: doch könnte man da immer noch einwenden, dass auch der geringe Umfang des Theilstücks die Lebensunfähigkeit bedingen möchte. Beweisender für die Unentbehrlichkeit des Kerns bei der Regeneration ist folgender Versuch Nussbaum's: "In einem Falle war eine Oxytrichine der Länge nach zerlegt worden. Bei der mikroskopischen Untersuchung fand sich, dass alle vier Kerne aus den Schnittflächen ausgetreten waren. Die Stücke waren kernlos. Das kleinere derselben bewegte sich, wie alle ähnlichen, bei Erhaltung der Wimperthätigkeit noch drei Stunden lang. Das grössere Stück lebte noch bis zum folgenden Tag; hatte aber die Oxytrichinenform nicht wieder erlangt, wie es in allen anderen zahlreichen Versuchen bei kernhaltigen Stücken sich ereignet hatte. Es tummelte sich in Form einer kurz geschwänzten Kugel in der Flüssigkeit.

^{*)} s. M. Graf Zeppelin, Ueber Bau und die Theilungsvorgänge des Ctenodrilus monostylos, Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. 39, Heft 4, 1883.

Am zweiten Tage nach der künstlichen Theilung war auch dieses Stück zu Grunde gegangen". "Es scheint somit", sagt Nussbaum, "als ob zur Erhaltung der formgestaltenden Energie einer Zelle der Kern mentbehrlich sei". Wenn Nussbaum diesen Satz nicht mit voller Sicherheit aussprechen wollte, so war es wohl dem Umstand zuzuschreiben, dass er sich erst auf einen einzigen Versuch stützen konnte, bei dem ja vielleicht auch unberechenbare Zufälligkeiten mit in's Spiel hätten kommen können, und so versuchte ich denn, ob sich vielleicht mit Stentor weitere Stützen der genannten Ansicht würden erreichen lassen. Ich war selbst nicht von vornherein überzeugt davon, denn ich hatte selbst öfters Gelegenheit gehabt, das scheinbar unalterirte Weiterleben bei Protozoen zu beobachten, die ihren Kern eingebüsst haben; meine eigenen und einige fremde Beobachtungen über diesen Punkt habe ich seinerzeit unter dem Titel: "Ueber die Einflusslosigkeit des Kerns auf die Bewegung, die Ernährung und das Wachsthum einzelliger Thiere im biologischen Centralblatt (Bd. III. Nr. 19 pg. 580) beschrieben und am Schlusse des Artikels den Satz aufgestellt: "dass der Kern keine Bedeutung für diejenigen Funktionen des Zellkörpers hat, welche nicht direkt in Beziehung zur Fortpflanzung stehen".

Ich sagte ausdrücklich, alle Funktionen, welche nicht mit der Fortpflanzung in Beziehung stehen und wie sich nachher zeigen wird, hatte ich darin ganz richtig geschlossen; ein Weitervegetiren und sogar eine Zunahme an Umfang ist auch ohne Kern unter Umständen möglich, aber eine Fortpflanzung oder Regeneration d. h. ein Neuschaffen von Körpertheilen kann ohne Vermittlung des Kerns nicht eintreten.

Den Versuchen mit Stentor lagen zunächst ziemliche Schwierigkeiten im Wege, da ja der roseukranzförmige Kern den ganzen Körper durchzieht und es desshalb schwer ist, ein Stück so abzutragen, dass es keinen Antheil des Kernes mitbekam. Ich versuchte es zuerst, kleine Theile von der vorderen Körperpartie abzuschneiden und da gelang es mir denn auch manchmal, eine Mitverletzung des Kerns zu vermeiden, Fig. 8. Solche kleinere Stücke fand ich nun, nachdem ich sie isolirt hatte, am folgenden Tage in ziemlich vollkommener Gestalt wieder; ich färbte sie mit Pieroearmin, wobei sich herausstellte, dass wirklich kein Kernbestandtheil in ihnen enthalten war und glaubte jetzt daraus schliessen zu können, dass eine Regeneration auch ohne das Vorhandensein eines Kerns einzutreten vermöge. Zu demselben Schlusse veranlasste mich

45

Anfangs auch noch ein anderer Versuch: Von der Thatsache ausgehend, dass der rosenkranzförmige Kern der Stentoren bei der Theilung zu einer bohnenförmigen Masse verschmilzt, wählte ich mir Individuen aus, die eben den Beginn der Theilung verriethen, d. h. bei welchen in der Mitte des Körners sich eben das neue Peristom anzulegen anfieng, Fig. 9: bei einem solchen gelang es mir denn auch einen Querschnitt gerade vor der Peristomanlage vorbei so zu führen, dass dabei der grösste Theil der Kernmasse zum Austritt gebracht wurde. Die beiden Stücke wurden isolirt und waren beide am folgenden Tage wieder zu ganz vollkommenen Thieren geworden. Bei der Färbung auf dem Objektträger*) stellte sich nun heraus, dass der eine der beiden Stentoren in der That keine Spur eines Kernes und der andere nur noch ein kleines Restchen eines solchen enthielt. Also auch hier war scheinbar Regeneration ohne Einfluss des Kerns eingetreten. Bei genauerer Untersuchung und Ueberlegung waren aber sowohl der vorige, als dieser Versuch doch anders zu deuten: Bei den kleinen vom Vorderende abgetrennten Stücken beruhte das vollkommene Aussehen am folgenden Tage nicht auf Regeneration, sondern auf einfacher Wundheilung, wobei sich das mitabgetrennte Stück des Peristomkranzes kreisförmig zusammengeschlossen hatte und so das Bild eines vollkommenen Infusoriums vorgetäuscht wurde, ein neuer Mund, wo der ursprüngliche durch den Schnitt nicht mit abgelöst worden war, hatte sich aber nicht gebildet, kurz was verloren gegangen, war nicht durch Neues ersetzt worden, Fig. 8 b. Im zweiten Fall handelt es sich ebenfalls nicht um eine Regeneration, denn es war ja an der mittleren Körperpartie des betreffenden Stentor ein neues Peristomfeld mit adoraler Wimperzone schön in Bildung begriffen und der Schnitt, welcher hart vor dieser Anlage durchgegangen war, hatte ja den Stentor nur in zwei Hälften zerlegt, die sich kurze Zeit darauf auch spontan von einander gelöst hätten. Bei dem Stücke, welches das ursprüngliche Vorderende mitbekommen hatte, brauchte sich die Wunde nur zu schliessen und der Körper sich wieder zum Hinterende zu verjüngen, bei dem andern dagegen schloss sich die Wunde ebenfalls und die mitabgetrennte Neuanlage gieng einfach ihren Ent-

^{*)} Stentoren lassen sich sehr leicht auf dem Objektfräger färben, da sie mit absolutem Alcohol übergossen, gewöhnlich am Glase fest kleben bleiben. Der Kern nimmt gerade bei diesen Infusorien ausserordentlich begierig das Pikrokarmin auf und ist immer schon dunkelroth, ehe noch das Cytoplasma sich zu färben beginnt.

46

wickelungsgang weiter bis zur Bildung des vollkommenen Peristomfelds und der Mundspirale. Es geht also aus diesen Beobachtungen nur hervor, dass ein Wundheilungsprocess bei Infusorien auch ohne Gegenwart des Kernes eintreten kann und dass ein Neubildungsprocess, wenn er einmal in Gang gesetzt ist, ebenfalls ohne Zuthun des Kerns ungestört weitergehen kann; der Anstoss dazu ist, wie wir nachher sehen werden, zwar vom Kerne ausgegangen, ist dieser aber einmal gegeben, so kann man das anstossgebende Moment entfernen, ohne die Bewegung damit aufzuheben. Ich glaube wenigstens, dass man den zweiten Versuch, den ich nachher öfter in ähnlicher Weise wiederholt, nicht anders deuten kann, als dass wir in der Neuanlage von Körpertheilen bei Infusorien eine Bewegung sehen müssen, die unaufhaltsam ihrem Ziele zustrebt, wenn sie einmal in Fluss gebracht worden ist. Auftreten kann aber eine solche Bewegung nicht, d. h. neuentstehen können "Organulla" nicht, wenn der Kern verloren gegangen ist; dies lehren die Versuche, die ich jetzt beschreiben will, mit voller Sicherheit: Ich schnitt von einem Stentor ein kleines Stück so ab, dass kein Antheil des Peristomkranzes mit abgetrennt wurde, weil dies nachher zu Täuschungen hätte führen können und isolirte dasselbe, Fig. 10; es regenerirte sich nicht und bei der nachherigen Präparation stellte sich heraus, dass kein Kernbestandtheil darin enthalten war. Ich wiederholte den Versuch und trennte von einem anderen Individuum abermals einen kleinen Schnitt ab, an welchem ebenfalls keine Spur von Peristomwimpern mehr waren, Fig. 11; dieses Stück aber hatte sich am folgenden Tage regenerirt und erwies sich bei Anwendung von Reagentien als kernhaltig. Ferner schnitt ich einen Stentor in der oben angeführten Weise in vier Stücke, Fig. 3; Tags darauf hatten sich drei dieser Stücke (A, B, C) vollkommen regenerirt, eines dagegen (D) gar nicht und dieses letztere erwies sich beim Färben als kernlos, während die drei anderen Antheile des Kernes mitbekommen hatten. Das kernlose, nicht regenerationsfähige Stück war nicht etwa kleiner als die andern und wegen geringeren Umfangs nicht so lebensfähig, sondern alle vier Theile hatten etwa dieselbe Grösse und das kernlose war sogar viel umfangreicher, als manche bei anderen Versuchen abgetrennte Theile, die sich ganz gut regenerirt hatten*).

^{*)} leh erwähne, dass ich diesen und den folgenden Versuch mehrmals wiederholt habe, um vor etwaigen Zufälligkeiten sicher zu sein.

Noch beweisender für die Bedentung des Kerns bei der Regeneration ist folgendes Experiment: Schneidet man bei einer grösseren Anzahl von Stentoren das hintere Ende ab und isolirt diese abgetrennten Theile, welche also keine Bestandtheile des Peristoms miterhalten haben, so findet man dieselben am folgenden Tage in verschiedenen Zuständen vor: Ein Theil davon ist zu vollkommenen Stentoren mit neuem Peristom, Mund und Schlund regenerirt, bei einem anderen ist die Regeneration im Gange, aber noch nicht vollkommen abgeschlossen und bei einem dritten Theile endlich hat sich nur die Schnittwunde geschlossen, die Thiere schwimmen umher wie die übrigen, es zeigt sich aber keine Spur von Regeneration. Bei der Färbung auf dem Objektträger stellt sich mun heraus, dass die ganz regenerirten Theilstücke einen normalen, rosenkranzförmigen Kern enthalten, die in ihrer Wiederherstellung verspäteten nur ein kleines Bruchstück eines solchen mitbekommen haben und die, welche sich als regenerationsunfähig erweisen, vollkommen kernlos sind. Ich habe derartige kernlose Stücke oft mehrere Tage am Leben erhalten, sie zerfielen aber immer, ohne dass irgendwelche Neubildungen aufgetreten wären.

Achmliche Versuche habe ich auch bei einigen anderen Infusorien vorgenommen, aber ohne weiteren Erfolg, da sie alle weniger geeignet dazu waren, wie Stentor. Dagegen gelang es mir bei Amoba proteus ganz gute Resultate zu erzielen: Bekanntlich hat Amöba proteus nur einen, ziemlich grossen Kern*) und lässt sich aus diesem Grunde nicht sehwer in eine kernhaltige und eine kernlose Hälfte zerlegen, Fig. 12. Gelingt der Schnitt und isolirt man die beiden Stücke, so sieht man, dass das eine davon ungestört fortfährt seine Pseudopodien zu treiben und einzuziehen (A), kurz dass es in seinem Habitus keine Veränderung erfahren hat, bei dem anderen Stücke (B) dagegen verschwinden die Pseudopodien, wenn auch eine schwache Protoplasmaströmung Anfangs noch sichtbar ist, und mit der Zeit stirbt das Stück ganz ab. 1ch hatte z. B. eine solche Amöbe am 14. April künstlich halbirt; am 16. war die eine Hälfte noch so beweglich wie Anfangs, die andere aber war kuglig geworden und im Absterben begriffen; bei der Färbung erwies sich erstere als die kernhaltige, letztere als die kernlose Hälfte und dasselbe Resultat ergaben alle anderen Versuche anch**). Hier führt

^{*)} s. Gruber, Studien über Amöben. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. 41. Heft 2.

^{**)} Wallich hat zweimal bei seiner Amöba villosa eine spontane Theilung

A. GRUBER:

also die Entfernung des Kerns sofort auch eine Alterirung der Bewegungsfähigkeit herbei, was bei den Infusorien und überhaupt wohl bei den meisten Protozoen nicht der Fall sein wird, wenigstens habe ich auch bei Heliozoen kernlose Theilstücke sich ebenso lebhaft bewegen sehen, wie kernhaltige. Was aber bei allen Protisten und bei jeder Zelle überhaupt durch den Mangel des Kerns herbeigeführt wird, das ist die Unfähigkeit, verloren gegangene Theile zu ersetzen, Neubildungen zu erzeugen. Zur "Erhaltung der formgestaltenden Energie einer Zelle", wie Nussbaum sich ausdrückt, ist also in der That der Kern unentbehrlich und mit Weismann*) können wir sagen, dass "nur unter dem Einfluss des Kerns die umzubildende Zellsubstanz wieder den vollen Arttypus annimmt". Auf rein empirischem Wege werden wir hier vor die unumstössliche Thatsache gestellt, dass der Kern der wichtigste, dass er der arterhaltende Bestandtheil der Zelle ist und dass man ihm mit Recht die höchste Bedeutung bei den Vorgängen der Befruchtung und der Vererbung zuschreibt, wie dies von zahlreichen Forschern in neuester Zeit gethan worden ist.

Da der richtende Einfluss bei der Vermehrung der Zelle vom Kerne ausgeht, so erscheint es wundersam, dass oft die Kernsubstanz in mehr oder weniger zahlreichen Stücken im Protoplasma vertheilt liegt, also gewissermassen statt eines Alleinherrschers eine Vielherrschaft in der Zelle vorhanden ist, von welcher man annehmen möchte, dass sie leicht eine Verwirrung in die Entwickelung bringen könnte. Vielleicht um dem vorzubengen und auch, um eine gleichmässige Vertheilung der Kernsubstanz auf die Tochterindividuen zu ermöglichen, sehen wir bei den meisten mehrkernigen Infusorien eine vorherige Vereinigung der zahlreichen Kerne zu einem vor sich gehen. Wo diese Verschmelzung bei der Vermehrung etwa nicht stattfindet **), muss man sich eben alle Kerne eines Zellindividuums

ohne Betheiligung des Kerns beobachtet, wobei sich die beiden Tochterindividuen gerade so verhielten, wie die künstlich erzeugten; ob das kernlose Stück später zu Grunde ging, ist nicht erwähnt (s. Wallieh. Amöba villosa etc. Annals and Magaz. of nat. Hist. Vol. Xl. 3 sér. 1863 pg. 444).

^{*)} Weismann, Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena 1885. S. 29.

^{**)} Bekanntlich sollen nach Bütschli bei Loxodes rostrum die Kerne bei der Theilung nicht verschmelzen. Auch ich habe bei diesem Infusorium Indi-

49]

als unter sich vollkommen congruent in Bau und Leistung vorstellen. In der Struktur erscheinen übrigens bei den meisten mehrkernigen Protozoen die Kerne dem Beobachter ohne Weiteres congruent; denn es bieten sich meist keine Anhaltspunkte, um etwaige Abweichungen zu constatiren. Desshalb war es mir interessant, an den beiden Kernen der Amöba binucleata ein Objekt zu finden, welches man auf diesen Punkt hin untersuchen kann. Wie ich in der Beschreibung dieser merkwürdigen Amöbe hervorhob*) sind die in der Zweizahl vorhandenen Kerne sehr gross und zeichnen sich durch eine sehr wechselnde Gestaltung und Anordnung der chromatischen Substanz aus und es zeigt sich nun, dass die beiden Kerne einer und derselben Amöbe darin immer harmoniren Fig. 13. Ist z. B. das Chromatin in grösseren und kleineren Brocken im Kernsaft vertheilt, so ist das bei beiden Kernen der Fall (a), ist es in eine feinkörnige Masse aufgelöst (b), findet sich ein centraler muleolusartiger Klumpen im Kern (c) oder ist die chromatische Substanz einseitig abgelagert (d), immer harmoniren die beiden Kerne mit einander. Wir können also hier die Congruenz der Kerne bestimmt nachweisen und ich glaube, es liegt darin zugleich ein Beweis dafür, dass das Chromatin im Kern in der That ein wichtiger Faktor ist, dass auf die Art seiner Substanz etwas ankommt, und wir es nicht mit einer blossen

Es bliebe mir nun noch übrig etwas über die Rolle zu sagen, welche der Nebenkern bei den Regenerationsvorgängen zu spielen hat, aber ich bin leider nicht im Stande, etwas Positives darüber anzugeben.

Anhäufung von Nährmaterial zu thun haben.

Bei Stentor ist bis vor Kurzem von Nebenkernen nichts bekannt gewesen und erst Maupas**) hat darüber Angaben gemacht, worin er die Nebenkerne als einzige Körnchen beschreibt, die unregelmässig vertheilt zu einem oder mehreren in der Nähe jedes Kerngliedes liegen. Balbiani ist es nicht gelungen, Maupas' Beobachtung zu

viduen, die eben in Theilung begriffen waren, immer vielkernig gefunden. Immerhin könnte die Verschmelzung und nachherige Wiederauflösung in zahlreiche Kerne schon stattgefunden haben, ehe die beginnende Theilung am Körper des Infusoriums deutlich sichtbar wird, wie ich dies bei Oxytricha scutellum beschrieben habe. (Gruber, Ueber Kern und Kerntheilung bei den Protozoen, Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. 40).

^{*)} Studien über Amöben etc.

^{**)} Das Nähere dariiber s. Maupas. Contribut, à l'étude morphol, et anat, des Infusories ciliès, Arch. de Zool, exp. et génér, 2. Sèrie, Vol. l. pg. 652 u. f. Berichte, 1886. Heft 2.

[50

18

bestätigen, dagegen habe ich mich selbst zu öfteren Malen von der Richtigkeit derselben überzeugen können. Nicht jedesmal aber doch sehr häufig zeigten sich auf meinen Präparaten die mit Carmin sich roth färbenden Körperchen, welche den von Maupas beschriebenen entsprachen, wie ich aus den Skizzen ersehen konnte, welche dieser Forscher so freundlich war, mir zu übersenden. Trotz des geringen Umfangs und der oft sehr unregelmässigen Vertheilung dieser Gebilde scheint es mir auch sehr wahrscheinlich, dass man sie als Nebenkerne ansprechen muss. Mit voller Sicherheit lässt sich dies aber erst sagen, wenn es einmal gelingt, ihr Verhalten bei der Theilung und der Conjugation der Stentoren zu verfolgen. Was nun die Regeneration betrifft, so habe ich keinerlei Einfluss entdecken können, den sie etwa auf diese Vorgänge auszuüben im Stande wären.

Beobachtungen über die spontane Theilung der Infusorien.

Es sind meines Wissens bisher noch keine Versuche angestellt worden, um zu ermitteln, ob bei der Vermehrung der Protozoen durch Theilung bezüglich der Zeit, in welcher die Theilungen auf einander folgen, eine Gesetzmässigkeit bestehe, ob etwa eine bestimmte Anzahl von Theilungen zwischen zwei Conjugationsperioden liege, ob der Eintritt der Theilung bedingt werde durch starke Ernährung und damit verbundenem Wachsthum, oder im Gegentheil durch ungünstige äussere Lage, oder ob sie überhaupt nicht auf äusseren Anstoss erfolge, sondern von inneren Ursachen beherrscht und hervorgerufen werde. Diese und noch manche andere Fragen harren noch der Beantwortung und auch die Versuche, die ich zu ihrer Lösung unternommen, haben vor der Hand erst einen schwachen Anfang darin gemacht, können also gar keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben, bis sich nicht die Gelegenheit geboten haben wird, sie durch vollkommenere zu ergänzen. Als Hauptversuchsobjekt diente mir wieder Stentor cöruleus, der mir in Menge zur Verfügung stand und der sich wegen seines bedeutenden Umfangs leicht isoliren und controliren liess.

Eine Reihe von Versuchen bestand darin, Stentoren und zwar womöglich solche, welche eben im Begriffe waren sich zu theilen, zu isoliren; war die Theilung erfolgt, so wurden die Tochterindividuen getrennt und für sich beobachtet, um zu sehen wie und wann die Theilung derselben in Enkel erfolge. Dabei stellte sich heraus, dass dies in den meisten Fällen bei den Tochterindividuen

51]

gleichzeitig geschieht, obgleich sie in verschiedenen Gläsern getrennt gehalten wurden. Unter gleichzeitig verstehe ich aber nicht, dass die Zweitheilung bei beiden Infusorien in demselben Moment erfolge, sondern etwa in derselben Stunde oder im Verlauf von mehreren Stunden jedenfalls an demselben Beobachtungstage, den ich von Vormittags 9 bis Nachmittags 4 Uhr rechnen will. Sehr häufig theilten sich die isolirten Individuen auch während der Nacht und ich fand Morgens beide Töchter in je zwei Enkel zerfallen. Die kleinen Zeitdifferenzen, welche bei der Theilung der Tochterindividuen bestehen, steigern sich selbstverständlich bei den folgenden Generationen, so dass man bei Enkeln und Urenkeln eines gemeinsamen Stammindividuums nicht mehr von gleichzeitiger Theilung sprechen kann; es treten da Unterschiede von vielen Stunden und auch Tagen ein. Da auf die zwei congruenten Hälften, in welche das Infusorium bei der Vermehrung zerfällt, derselbe Antheil an Kernsubstanz entfällt und zwar wie wir annehmen je eine der morphologisch und physiologisch gleichwerthigen Hälften des ursprünglichen Kerns, so sollten wir annehmen, dass bei gleichen äusseren Bedingungen also z. B. dem gemeinsamen Aufenthalt in einem sehr geringen Wasserquantum die Tochterkerne in der Aeusserung ihrer Herrschaft über das Plasma also ihrer Beeinflussung der Theilung absolut gleich sein müssten, die Vermehrung also bei den Tochterindividuen in demselben Momente erfolgen werde. Warum doch kleine Differenzen bestehen, kann ich vorderhand nicht mit Bestimmtheit aussprechen, ich glaube aber, dass darin eine Andeutung zu sehen ist, dass die morphologische und physiologische Congruenz der durch Zweitheilung entstandenen Tochterindividuen doch keine ganz absolute ist.

Ich bemerke noch, dass ich auch bei anderen Infusorien, wie z.B. bei Clymacostomum, bei Stylonychia und Paramäcium die — beinahe — gleichzeitige Vermehrung der Töchter eines Stamminfusoriums constatiren konnte.

Was die Zeit betrifft, welche zwischen den einzelnen Thei lungen liegt, so kann ich darüber nur in Bezug auf Stentor etwas Bestimmteres sagen, weil dies bis jetzt das einzige Infusorium ist, bei welchem mir eine grössere Anzahl von Beobachtungen auf diesen Punkt hin gelungen sind. Merkwürdiger Weise stellte sich heraus, dass die Theilung in den allermeisten Fällen von zwei zu zwei Tagen erfolgte, d. h. dass Tochterindividuen am zweiten Tage nach ihrer Abtrennung sich zu Enkel, dass Enkel sich am über-

A. GRUBER:

nächsten Tage zu Urenkeln vermehren etc. Unter 56 Fällen fand bei 42 eine Theilung immer am zweiten Tag nach der vorausgegangenen statt, 6 theilten sich schon am folgenden. 5 erst am dritten und 3 nach 4, 5 oder mehr Tagen. Man kann es also bei Stentor coruleus beinahe als die Regel bezeichnen, dass der genannte Zeitintervall zwischen zwei Theilungen eingehalten wird. Es frägt sich nun aber, ob diese Erscheinung auch eine normale ist, oder ob sie durch unnatürliche Existenzbedingungen hervorgerufen wurde. Es ist dies schwer zu entscheiden, da eben diese Untersuchungen nur an isolirten und daher in kleineren Wassermengen lebenden Thieren gemacht werden können. Nimmt man aber auch an, das geringe Wasserquantum habe die Neigung zur raschen Theilung hervorgerufen, so würde dies nur vermuthen lassen, dass diese Neigung wohl auch in der Natur eintritt, wenn durch irgend welche Umstände der betreffende Teich, Bach oder dergl. dem Austrocknen nahe wäre; die Regelmässigkeit, mit welcher die Theilungen sich zeitlich folgen ist damit noch nicht erklärt und diese kann doch wohl nur die Aeusserung eines constant wirkenden inneren Gesetzes sein.

Das Fehlen oder Vorhandensein von Nährmaterial für die Stentoren, war bei all' diesen Versuchen ohne Einfluss auf das Tempo der Theilung. Ich hatte Thiere in Uhrgläschen isolirt, in welchen fast reines Wasser war und andere, in denen es von Paramäcien, einer Hauptnahrung der Stentoren, und von anderen Infusorien wimmelte, aber bei beiden gieng die Vermehrung in gleicher Weise vor sich und zwar immer so, dass die Thiere zwischen zwei Theilungen nicht mehr wuchsen, also von Theilung zu Theilung an Volumen verloren. Ich habe zu öfteren Malen Messungen vorgenommen in der Weise, dass ich die betreffenden Individuen vor der Isolirung mass und zwar während des Umherschwimmens, wobei sie einen mittleren Ausdehnungszustand aufweisen; dann wurden die Töchter, die Enkel etc. auch gemessen und es stellte sich heraus, dass das Volumen ungefähr auf die Hälfte, dann auf ein Viertel u. s. w. herab gieng. Ich sage ungefähr, denn etwas grösser schienen die durch Theilung entstandenen Thiere doch zu sein, als die entsprechenden Bruchtheile, was wohl auf erfolgter Wasseraufnahme beruhen mag. Die Stentoren, die ich isolirte, hatten meist so ziemlich dieselbe Grösse und theilten sich immer nur bis zum Urenkel, so dass auch die letzte Generation bei diesen Versuchen immer annähernd gleichen Umfang hatte.

53]

Isolirte ich kleinere Thiere, so theilten sie sich nur bis zu Enkeln, die auch wieder das kleinste Mass zeigten.

Ich glaube, es ist kein Zweifel, dass in diesen Erscheinungen sich eine Gesetzmässigkeit ausspricht, dass wir es nicht mit Produkten des Zufalls zu thun haben. Auch in den Aquarien, in welchen die Stentorcolonien unter natürlichen Existenzbedingungen leben, findet man öfter die Infusorien von durchschnittlich sehr geringem Umfang und es kann sehr wohl sein, dass dieselben eben einer raschen Folge von Theilungen unterworfen gewesen waren. Ich glaube, dass man zwei Arten von spontaner Theilung bei den Infusorien unterscheiden kann, eine solche, welche eintritt, wenn das Individuum durch Wachsthum eine gewisse nicht überschreitbare Grösse erreicht hat; das ist die Vermehrung, die man als das Wachsthum des Individuums über das vorgeschriebene Mass hinaus bezeichnet hat. Eine zweite Art der Vermehrung ist die durch rasch und in bestimmten Zeitintervallen auf einander folgende Theilungen, ohne dazwischenliegendes Wachsthum, also verbunden mit stetiger Abnahme des Körperumfangs bis zu einem bestimmten kleinsten Mass. Diese letztere Vermehrungsart, für deren Existenz ich oben den Beweis gegeben, würde eintreten, wenn die Infusorien unter ungünstigen Bedingungen sich befinden und es für die Erhaltung der Art wünschenswerth erscheint, rasch eine grosse Anzahl von Individuen hervorzubringen. Am Ende dieser beschleunigten Theilungen würde dann eine Periode der Conjugation eintreten, die ja bekanntlich immer bei sehr kleinen Individuen beobachtet wurde. Würde die letztgenannte Vermehrungsweise die einzige sein, so müsste man auch bei jeder Infusoriencolonie immerwährend eine mit der Vermehrung der Individuenzahl verbundene Verkleinerung derselben und ein ebenso regelmässig cyklisch erscheinendes Auftreten der Conjugationsperiode eintreten sehen. Aber dass dies nicht der Fall ist, weiss jeder, der sich länger mit Infusorien beschäftigt hat, und besonders wissen es diejenigen, die in individuenreichen sich stets vermehrenden Colonien grosse Zeiträume hindurch vergeblich nach Conjugationszuständen gesucht haben, die andere Male in grosser Zahl vorhanden gewesen waren.

Ich möchte aber diese Gedanken nicht weiter ausspinnen, denn, wie schon bemerkt, stehen die empirischen Thatsachen, aus welchen sie hervorgegangen, doch noch auf zu schwachen Füssen und ich will lieber abwarten, dass mir Zeit und Zufall geeignetes Material an die Hand geben, um daran weiter zu arbeiten.

Ueber das Nervensystem der Infusorien.

Bei meinen Versuchen mit Stentoren bin ich auf eine Frage aufmerksam geworden, die ich hier noch kurz berühren möchte. nämlich, wie es sich mit den nervösen Elementen im Zellenleib der Infusorieu verhalte. Aufschluss darüber giebt uns das Verhalten der Infusorien während der Conjugation und der spontanen Theilung, wie ich dies schon früher in meiner oben genannten vorlänfigen Mittheilung ausgeführt habe. Betrachtet man nämlich ein Pärchen in Copula oder aber ein in Vermehrung begriffenes Infusorium, bei welchem sich die beiden Hälften noch nicht vollständig getrennt haben, so fällt einem auf, dass sich diese Thiere gerade wie ein Individuum bewegen, dass sie beide vollkommen übereinstimmende Bewegungen machen, so lange sie noch durch eine Protoplasmabrücke miteinander verbunden sind. Ich habe dies bei verschiedenen Arten von Infusorien zu öfteren Malen verfolgt, ganz besonders geeignet aber sind auch hier wieder die Stentoren; da an den grossen Peristomwimpern die Bewegungen so deutlich unter dem Mikroskope wahrzunehmen sind. So lange die zwei Tochterindividuen auch nur durch den dünnsten Faden von Protoplasma verbunden sind, Fig. 14, verhalten sie sich ganz und gar wie ein Individuum; schlagen die Peristomwimpern der vorderen Hälfte nach vorne, so thun es auch die der hinteren, im selben Moment, wo die ersteren auf irgend eine Veranlassung hin ihre Bewegungsrichtung ändern, thun es auch die letzteren. Das Schwimmen ist also ein vollkommen gleichmässiges und die beiden Thiere gleiten ruhig durch Sandkörnchen, Algenfäden etc. hindurch hintereinander her. Stösst das vordere aber auf ein Hinderniss, hält an, oder schwimmt rückwärts, so thut dies zu gleicher Zeit auch das hintere Infusorium Es ist also nicht so, als ob das zweite Individuum dem ersten einfach folge und wenn das erste nicht mehr weiterkann, jenes noch eine Zeit lang versuchen würde voranzuschwimmen, bis es zurückgehalten wird. Zuckt die eine der Hälften in Folge einer unliebsamen Berührung zusammen, so thut es in demselben Augenblick auch die andere, kurz alle Bewegungen sind vollständig synchronische, bis das letzte verbindende Fädchen zwischen den beiden Individuen durchreisst, welche dam, jedes nach einer anderen Richtung davonschwimmen. Dasselbe Resultat erhält man, wenn es gelingt, bei einem Stentor einen Querschnitt so zu führen, dass zwei Hälften entstehen, welche wie bei der spontanen Theilung noch durch eine

schmale Protoplasmabrücke miteinander verbunden sind, Fig. 15. Auch dann bewegen sich diese beiden lose zusammenhängenden Stücke ganz gleichmässig und es macht nicht etwa das eine den Versuch rückwärts zu schwimmen, während das andere vorwärts steuert. Da in diesem Falle die hintere Hälfte des Peristoms entbehrt, werden die gleichzeitigen Bewegungen durch die Körpercilien ausgeführt werden. Wenn nun, wie diese Beobachtungen lehren, eine beliebig schmale, ja sogar fadendünne Brücke von Protoplasma genügt, damit die lose zusammenhängenden Stücke sich wie ein physioliges Individuum verhalten, so beweist dies, dass die nervösen Leistungen im Infusorienkörper nicht an bestimmte Bahnen gebunden sind, dass die Willensäusserung jedes Protoplasmaelement gleichmässig beherrscht. Es kann somit kein umschriebenes Centralorgan vorhanden sein, sondern jedes Plasmatheilchen ist Centralorgan und Leitungsbahn in einer Person, d. h. die nervöse Potenz der Zelle ist eine diffuse. Es hindert dies nicht. dass nebenbei auch Fasern nervöser Natur sich finden können. wenn es sich z.B. um Innervirung von Wimpern handelt, welche in ungleichem Tempo zu schlagen haben, wie dies Engelmann bei Stylonychia gesehen zu haben glaubt*).

Diese Annahme erklärt uns auch, wie es möglich ist, dass schwimmende Colonien von Protozoen zweckentsprechende Bewegungen auszuführen im Stande sind. Betrachtet man z. B. eine Volvoxkugel, die aus vielen hunderten von Individuen bestehen kann. so sehen wir dieselbe sich in ihrer Bewegung nicht anders verhalten. als ein holotriches Infusorium, die Kugel schwimmt vor- und rückwärts, dreht sich im Kreise, hält still je nach Bedürfniss, je nachdem ihr ein Hinderniss im Wege steht, oder die Bahn frei ist. Da nun die Individuen an der Oberfläche einer Kugel stehen, können nicht alle mit ihren Geisseln in derselben Richtung schlagen, sondern deren Bewegungen müssen sich compensiren und bei einer in gerader Richtung schwimmenden Colonie sieht man die auf der linken Seite befindlichen nach links, die andern nach rechts schlagen, so dass eine Strömung links, eine rechts an der Kugel entlang gleitet (Fig. 16) wie dies schon Ehrenberg auf einer seiner Abbildungen durch Pfeile angedeutet hat **). Es werden also alle Individuen der Colonie von einem gemeinsamen Willen beherrscht, der diffus an

^{*)} Engelmann, Zur Anatomie und Physiologie der Flimmerzellen. Pflüger's Arch. für Physiol. XXII. 1880. S. 505.

^{**)} Die Infusionsth. als vollk. Org. Leipzig 1838. Atlas.

das Protoplasma gebunden ist und der nur desshalb in dieser Weise alle Glieder der Colonie umfassen kann, weil dieselben durch Protoplasmastränge unter sich verbunden sind. Ich bin überzeugt, dass diese Brücken zur Herstellung einer nervösen Einheit viel mehr dienen, als etwa zur wechselseitigen Ernährung der Einzelthiere.

Bei den höheren Protozoen, also bei den Infusorien scheint es mir wahrscheinlich, dass der Sitz der diffus vertheilten nervösen Potenz hauptsächlich in der Rinde zu suchen ist. Einer feinen Empfindung z. B. ist gewiss nur diese und nicht das Parenchym fähig, sonst müsste das oft zu beobachtende Aufnehmen übermässig grosser Nahrungskörper doch mit schmerzhaften Empfindungen verbunden sein. Eben dieses Schlucken von Körpern, welche den Leib der Infusorien ausdehnen und verzerren, lehrt uns zugleich, dass wir im Parenchym keinerlei Differenzirung zu besonderen Organula, Faserzügen etc. zu erwarten haben. Eine sehr lehrreiche Beobachtung in dieser Richtung machte ich einst an einem Clymacostomum virens. Dieses Infusorium hatte ein einziges Räderthier verschluckt, das nun wie toll im Parenchym umherfuhr, alles durcheinanderrührend und die Rindenzone bald vordrängend, bald vermittelst seines Strudelorgans einziehend. Das Clymacostomum schien aber durch diesen unruhigen Gast in seinem Inneren gar nicht weiter berührt zu werden, denn es schwamm ganz ruhig und gleichmässig im Wasser umher. Während nun andere Beutethiere, wie kleine holotriche Infusorien, die von demselben Individuum häufig verschluckt wurden, schon nach kurzer Zeit — etwa einer Viertelstunde — verdaut waren, war das Rotatorium nach vierundzwanzig Stunden noch am Leben, es lag zwar still, aber das Räderorgan war noch in Bewegung. Es müsste natürlich in dieser langen Zeit arge Verwüstungen im Körper des Infusoriums angerichtet haben; wenn irgendwelche complicirte Strukturen dort vorhanden wären. Das einzige was man aber an dem sehr lebensfrischen Clymacostomum bemerkte, war dass am Hinterende, wo das Räderthier lag, der Körper etwas eingebuchtet war, was sich aber am folgenden Tage wieder verwischt hatte, als das Rotator abgestorben und verdaut war.

Möge Niemand, der sich mit Protozoen beschäftigt, versäumen. derartige zufällige Beobachtungen festzuhalten, da wir durch sie am ehesten zum Verständniss darüber gelangen können, wo und wie die Lebensäusserungen in dem so einfachen und doch noch so räthselhaften Protoplasmaleib der "Einzelligen" sich abspielen.

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

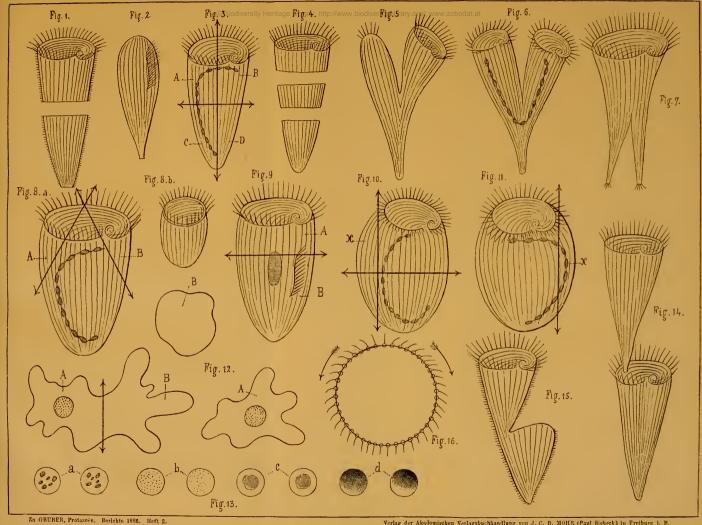
Tafel-Erklärung.

Tafel I.

GRUBER, Protozoën.

Sämmtliche Figuren sind halbschematisch gezeichnet. Fig. 1—11 beziehen sich auf künstliche Theilungen bei Stentor cöruleus.

- Fig. 1. Ein quer durchschnittenes Exemplar.
- Fig. 2. In Regeneration begriffener hinterer Abschnitt.
- Fig. 3. Viertheilung, zuerst in der Quere, dann in der Länge.
- Fig. 4. Isolirung eines mittleren Abschnitts.
- Fig. 5. Ein unvollständiger Längsschmitt, der linke Theil hat nur wenig vom Peristom miterhalten.
 - Fig. 6. Dasselbe Individuum; der linke Theil hat sich regenerirt.
- Fig. 7. Stentor mit zwei Hinterenden, durch unvollkommenen Längsselmitt entstanden.
- Fig. 8. Abtrennung kleiner Stücke am Vorderende. 8^b Ein solches nach der Ablösung, ohne Kernantheil.
- Fig. 9. Querschnitt durch einen Stentor mit beginnender spontaner Theilung.
 - Fig. 10. Abtrennung eines kleinen Stückes, x, ohne Kernantheil.
 - Fig. 11. Dasselbe, mit Kernantheil.
 - Fig. 12. Halbirung einer Amöba proteus; A kernhaltige, B kernlose Hälfte.
- Fig. 13. Verschiedene Kernformen von *Amöba binueleata*; je zwei und zwei aus demselben Individuum; a. mit verschiedenartigen Chromatinbrocken; b. mit feiner Granulation; c. mit centralem nucleolus; d. mit einseitig abgelagertem Chromatin.
- Fig. 14. Stentor cöruleus in Theilung; die Tochterindividuen hängen nur noch durch einen dünnen Faden zusammen.
- Fig. 15. Unvollständiger Querschnitt durch Stentor; der vordere und hintere Abschnitt nur noch durch eine schmale Brücke verbunden.
- Fig. 16. Idealer Querschnitt durch eine Volvoxcolonie; die Pfeile deuten die Richtung an, in welcher die Cilien sehlagen.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: <u>Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg</u> im Breisgau

Jahr/Year: 1886

Band/Volume: 1

Autor(en)/Author(s): Gruber August

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntiss der Physiologie und Biologie der

Protozoen 33-56