

Der Conjugationsprocess bei *Paramecium Aurelia*.

Von

Dr. A. Gruber,

Professor der Zoologie in Freiburg i. B.

Schon seit längerer Zeit habe ich darnach gestrebt, Aufklärungen über das Wesen der Conjugation bei den Infusorien zu erhalten und zwar speciell durch die Lösung der Frage, ob nicht die Kerne der beiden conjugirten Individuen in nähere Beziehung zu einander träten und damit der Process in direktere Uebereinstimmung zur sexuellen Fortpflanzung der vielzelligen Organismen d. h. zur Befruchtung gebracht werden könnte. Bekanntlich waren darauf hin auch die Bemühungen anderer Forscher gerichtet, vor allen Dingen diejenigen BÜTSCHLI's¹⁾, dessen berühmte Studien über die Conjugation der Infusorien wir als Grundlage für alle dahin gehenden Untersuchungen betrachten müssen. Was BÜTSCHLI hauptsächlich aufzufinden hoffte, war ein Austausch der Nebenerkerne zwischen den beiden conjugirten Individuen, aber es war ihm nicht gelungen, einen direkten Beweis dafür zu erbringen. Auch ENGELMANN und BALBIANI glaubten einen solchen Austausch annehmen zu müssen und letzterer sprach sich noch neuerdings folgendermassen über diesen Punkt aus: „Je crois très fermement à l'échange de deux capsules striées entre les deux animaux dont chacun présente une capsule dans l'ouverture buccale. Je l'ai observé maintes fois, non seulement sur le *Paramecium Aurelia*, mais sur le

¹⁾ BÜTSCHLI, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle etc. Abhandlung der Senckenberg. naturf. Ges. Bd. X, 1876.

P. bursaria et *putrinum*. C'est la un fait fondamental¹⁾. Später war es JICKELI²⁾, der in einer kurzen Mittheilung erklärte, er könne einen solchen Austausch aus seinen Präparaten erschliessen und zwar besitze er die Stadien vom Vorwölben der Körperwand durch den andringenden Nebenkern bis zum Uebertritt desselben in das andere Thier. Wie aus dem Verlauf meiner Darstellung ersichtlich sein wird, sind diese Deutungen aber nicht richtig, sondern die genannten Forscher haben nur den Moment beobachtet, in welchem sich die Nebekerne aneinanderlagern, ohne gesehen zu haben, dass dieselben sich wieder trennen und nicht in den anderen Paarling hinüberwandern.

Die Beobachtung, dass die Nebekerne der beiden conjugirten Individuen aufeinander zurücken und sich dicht zusammenlegen, ist das wesentlich Neue an dieser Untersuchung, während die Prozesse, die dem vorangehen und nachfolgen, auch schon von früheren Forschern, namentlich von BÜTSCHLI³⁾ und neuerdings in sehr genauer und richtiger Weise von BALBIANI⁴⁾ beschrieben worden sind. Der Vollständigkeit halber werde ich aber auch diese Vorgänge wiedergeben, zu deren Deutung ich an der Hand meiner Präparate schon gelangt war, ehe ich BALBIANI'S übereinstimmende Betrachtungen durchgelesen hatte, und glaube dies um so mehr thun zu dürfen als eine zusammenhängende bildliche Darstellung des ganzen Processes nicht existirt.

Ueber den Kernpunkt der Conjugation, die Vereinigung der Nebekerne, habe ich bereits eine vorläufige Mittheilung publicirt⁵⁾ und kurz meine Ansicht über die Bedeutung des Vorganges darin ausgesprochen. Da erfuhr ich durch freundliche Mittheilung des Herrn Dr. LUDWIG PLATE in Bremen, dass dieser denselben Process an *Paramaecium Aurelia* ebenfalls beobachtet und darüber einen Vortrag in der „Morphologischen Gesellschaft“ in München gehalten habe. Meine Beobachtungen bekamen dadurch eine erwünschte Bestätigung, wenn sie auch von denen PLATE'S ein wenig abweichen und derselbe ihnen eine etwas verschiedene Deutung gibt. Ich

¹⁾ Les organismes unicellulaires. Leçons faites au Coll. de France par le professeur BALBIANI. Journ. de Micrographie. 6. Année. No. 3. Paris 1882. pag. 110.

²⁾ Zoolog. Anzeiger 1884.

³⁾ l. c.

⁴⁾ l. c. Nr. 1—5.

⁵⁾ Diese Berichte Bd. II, Heft 1.

werde dies nachher noch näher ausführen und zwar mit der gütigen Erlaubniss des Herrn Dr. PLATE auf Grund seiner brieflichen Mittheilungen, da ein Referat über den erwähnten Vortrag noch nicht erschienen zu sein scheint. Zunächst will ich meine Resultate im Zusammenhang wiedergeben.

Da durch BÜTSCHLI's Untersuchungen die feinsten Details der inneren Vorgänge in den Kernen schon bekannt sind, und es mir im Wesentlichen auf die schon erwähnte eine Frage ankam, so wählte ich zuerst die wenn man will rohere Methode, nicht das einzelne Paar zu beobachten, sondern vielmehr eine grosse Menge von Individuen zum Präparat zu verarbeiten. Es hatte sich in einem Glas mit trübem Wasser eine ausserordentlich individuenreiche Colonie von *Paramaecium Aurelia* entwickelt, und ich wartete nun auf den Moment, wo Conjugationserscheinungen in derselben auftreten würden. Von dem Tage an, wo dies der Fall war, entnahm ich täglich eine sehr bedeutende Anzahl Paramäcien dem Glase, tödtete sie mit absolutem Alkohol und färbte sie mit RANVIER'schem Pikrokarmen, alles im Uhrschälchen, und verarbeitete sie zum Dauerpräparat: auf diese Weise erhielt ich einen vollkommenen Ueberblick über den Gang des Conjugationsprocesses und durch die bedeutende Zahl von präparirten Individuen, welche wohl nach Zehntausenden zählt, auch eine fortlaufende Reihe von Stadien. Ueber die Deutung derselben bezüglich der Zeitfolge war kein Zweifel, indem ich ja das erste Auftreten der „Conjugationsepidemie“ festgestellt hatte; später controlirte ich Vieles auch am lebenden Thiere und wandte noch andere Färbungsmethoden an, von welchen sich das Methylgrün am besten bewährte, da es Kern und Nebenkerne sehr deutlich hervortreten lässt ¹⁾.

Ich will zunächst den Gang des Processes fortlaufend darstellen und erst am Schlusse die Punkte hervorheben, welche etwa noch Zweifel zulassen mögen:

Diejenigen Paramäcien, welche zur Conjugation schreiten wollen, schwimmen anfangs um- und übereinander her, berühren sich, haften auch wohl einen Augenblick aneinander, um sich wieder loszulassen, bis schliesslich die Vereinigung erfolgt. Man sieht auch wohl drei Thiere sich zusammenthun oder eines ein bereits conjugirtes Paar

¹⁾ In den schon citirten „Leçons etc.“ von BALBIANI, welche mir durch die Güte des Herrn Verfassers zukamen, sehe ich, dass das Methylgrün ebenfalls sehr empfohlen wird.

umkreisen ¹⁾. Die Vereinigung geschieht zunächst vorne an der Spitze der beiden Infusorien und dann an den Mundöffnungen, also näher dem Hintergrunde. An diesen beiden Stellen bleiben die Thiere fest vereinigt, während der übrige Theil des Körpers nur lose oder auch gar nicht mit dem des anderen Individuums vereinigt ist. Ausserdem liegen die Thiere nicht in einer Ebene aneinander, sondern etwas gekreuzt, so dass die Kreuzungsstelle gerade an dem Vereinigungspunkt der Mundöffnungen liegt. Die eben conjugirten Paramäcien zeigen Kern und Nebenkern noch in charakteristischer Lage zu einander (Fig. 1), bald aber beginnt der letztere seinen Standort zu verlassen und wegzuwandern (Fig. 2); dann zieht er sich in die Länge und die Körnchen im Innern beginnen sich in parallele Längsreihen zu legen (Fig. 3). Es ist dies der Beginn der Theilung der Nebenkern, bei welcher sich dieselben fernerhin zu langen elliptischen Körpern ausziehen, an deren Ende dunklere Körnerhaufen sich befinden und die ausserdem deutliche Längsfasern aufweisen. Der Nebenkern hat also die charakteristische Spindelform erreicht, welche bekanntlich frühere Forscher veranlasst hat, in ihm eine männliche Geschlechtsdrüse mit eingeschlossenen Spermatozoen zu erblicken, und welche BÜTSCHLI mit dem Namen „Nucleoluskapsel“ belegt hat. Nun erfolgt die Theilung der Nebenkern und wir haben dann in jedem Individuum statt eines deren zwei (Fig. 5). Die Nebenkern behalten vor der Hand ihre streifige Structur und ihre spindelförmige Gestalt bei und zwei davon beginnen nun auf die hintere Vereinigungsstelle der Paramäcien hinzurücken. Hier hat sich nun mittlerweile an jedem Paarling eine kleine Ausbuchtung gebildet, welche sich in das andere Individuum hineindrängt, so dass sich in diesem eine entsprechende Delle findet (Fig. 6—8); diese beiden Ausstülpungen liegen nicht in einer Ebene, sondern bei der Lage, welche die Thiere unter dem Deckglase annehmen, übereinander ²⁾; hierherein rücken von links und rechts her die beiden Nebenkern und zwar mit den Spitzen voran (Fig. 6). Sie drängen sich immer mehr gegen die Wölbung (Fig. 7) als wollten sie dieselbe durchbrechen und in den anderen Paarling hinüberwandern, wobei sich zunächst die Spitze des Nebenkerns umbiegt (Fig. 7) und derselbe sich dann immer mehr abplattet (Fig. 8), während sie anfangs häufig faden-

¹⁾ Conjugation von drei Individuen hat auch JICKELI (l. c.) gesehen.

²⁾ Es ist dies auf der Zeichnung nicht wohl darzustellen.

förmig erscheint. Zuerst sind nun diese Enden der Nebenkernkapseln durch dieses Andrängen verändert, während der übrige Theil noch die spindelförmige Gestalt beibehalten hat (Fig. 9); allmählig schwindet sie aber, und zwar je mehr das vordere Ende sich abplattet, so dass schliesslich zwei petschaftförmige Körper entstehen, die mit ihren breiten Enden fest gegen die Wölbung der Ausstülpung angepresst liegen (Fig. 10). In meiner vorläufigen Mittheilung (l. c.) habe ich die Ansicht ausgesprochen, dass die Petschafte mit ihren breiten Enden zusammenstossen und auf diese Weise eine Mischung der beiderlei Kernsubstanzen erfolgen könne; ich bin aber seither wieder zweifelhaft geworden, wenn auch verschiedene Präparate, wie das auf Fig. 10 dargestellte dafür sprechen. Wahrscheinlich liegen die abgeplatteten Enden übereinander, so wie das auch bei den Ausstülpungen der Fall ist (Fig. 8). Dies ändert aber nichts an der Thatsache, dass die Nebekerne äusserst nahe zusammenrücken, so nahe, dass man einen Substanztausch wohl annehmen kann¹⁾. Die beiden Nebekerne vereinigen sich aber nicht für immer, sondern sie trennen sich wieder und sind dann als kleine homogene Körperchen dicht neben- oder — bei der kreuzweisen Stellung der Paramäcien — übereinander gelagerte Körperchen zu sehen (Fig. 11). Dieselben erscheinen dann wie geschrumpft und haben sowohl ihre spindelförmige Gestalt als auch ihre streifige Structur vollkommen eingebüsst. Später ziehen sie sich wieder in die Länge und liegen nun parallel der Längslinie der Infusorien (Fig. 13), während sie beim Heranwandern mehr senkrecht zu dieser gestanden hatten (Fig. 6). Nachdem die so veränderten Nebekerne sich wieder voneinander entfernt haben, rücken wahrscheinlich die beiden anderen heran und machen denselben Process durch, copuliren sich und trennen sich wieder (Fig. 12). Mittlerweile ist das erste Paar etwas herangewachsen (Fig. 13) und das geschieht nun auch mit dem zweiten; alle vier Nebekerne werden zu homogenen blassen Kugeln, deren also jedes Infusorium zwei erhält (Fig. 14). Um diese Zeit ist die Conjugation beendet und man findet öfters Pärchen, welche im Begriffe sind, sich zu trennen und nur noch mit den Lippenwülsten zusammenhängen. Die Trennung kann auch etwas später erfolgen und dann finden wir die homogenen Kugeln

¹⁾ PLATE hat nur ein kreuzweises Uebereinanderlagern der Spindeln und keine Abplattung derselben beobachtet, worauf ich nachher noch zurückkommen werde.

zu langen streifigen Spindeln umgewandelt, d. h. mit anderen Worten die vier Nebenkerne im Begriffe sich zu theilen (Fig. 15).

Es gehen also aus der Conjugation Individuen hervor, welche vier Nebenkerne besitzen (Fig. 16); diese theilen sich aber gleich wieder, wie dies auf Fig. 17 dargestellt ist, und zwar zu der Zeit, wo auch am grossen Kern des Paramäciums die bekannten Veränderungen eintreten, welche dessen späterem Zerfall vorangehen, d. h. wo dieser in ein geschlungenes Band auszuwachsen beginnt. So erhalten wir also Infusorien mit acht Kugeln, welche durch Theilung der ursprünglichen beiden die Conjugation eingegangenen Nebenkerne entstanden sind (Fig. 18). Das Band zerreisst dann und zerfällt in Stücke (Fig. 20), aus welchen die bekannten kuglig abgerundeten Trümmernmassen entstehen, welche schliesslich durch das ganze Infusorium zerstreut liegen. Unter denselben erkennt man immer noch mit Sicherheit die acht Nebenkernderivate heraus und zwar fallen sie im Präparat durch grössere Helligkeit und deutliche, stark lichtbrechende Granulationen auf (Fig. 20. 21). Um diese Zeit beginnt bekanntlich eine Verschiedenheit in dem Verhalten der Nebenkerne aufzutreten, indem dieselben in zwei, bisher auch räumlich schon unterscheidbare Gruppen von vier Kugeln unterschieden werden können, nämlich eine solche, welche bestimmt ist, den neuen Grosskern (wie ich den Nucleus im Gegensatz zum Nebenkern nennen will) zu bilden (N auf den Figuren), und eine zweite, aus welcher der neue Nebenkern hervorgeht (n auf den Figuren). Es wurde bisher angenommen (BÜTSCHLI, BALBIANI), dass von der zweiten Gruppe nur eine Kugel zum späteren Nebenkern werde, während die übrigen zerfielen; ich muss aber gestehen, dass mir dies unwahrscheinlich erscheint, und ich glaube eher, dass alle vier Kugeln zu einer verschmelzen, so wie dies auf dem in Fig. 21 abgebildeten Präparat der Fall zu sein scheint. Manchmal erhalten sich auch längere Zeit hindurch noch zwei Kugeln, wenn schon die andere Gruppe bedeutend verändert ist (Fig. 23). Die Veränderung der zum Grosskern bestimmten Kugeln besteht in einem Anwachsen derselben (Fig. 20. 21 N), begleitet von einer Abnahme der starken Körnelung; sie erscheinen auf den Präparaten zunächst blasser als die Kerntrümmer, werden aber dann immer dunkler, um schliesslich den Farbstoff viel begieriger aufzunehmen als die immer mehr schwindenden und sich auflösenden Zerfallstücke des alten Grosskerns. In dem Zeitpunkt, wo sie sich gleich dunkel färben wie diese, sind sie auf dem Präparat am schwierigsten zu unterscheiden,

später aber treten sie immer deutlicher hervor (Fig. 20–24). Schliesslich sind die Kerntrümmer alle verschwunden und wir haben nur noch die vier grossen dunkeln Kugeln und neben ihnen die kleinere helle und stark gekörnelte, zum Nebenkern bestimmte (Fig. 25). Die vier Kugeln rücken immer mehr zusammen (Fig. 26), verschmelzen endlich miteinander und auf diese Weise ist der neue Grosskern entstanden, neben welchem der neue Nebenkern gelagert ist und das Infusorium hat damit seine normale Gestaltung wieder erlangt.

Nachdem ich so den ganzen Gang des Processes fortlaufend dargestellt, muss ich einige Punkte noch genauer besprechen und zunächst hervorheben, dass auch Abweichungen von dem gewöhnlichen Verlauf vorkommen können¹⁾. So fand ich bei einer Conjugationsepidemie zu öfteren Malen conjugirte Paramäcien, die zur Zeit, wo die Nebekerne sich zusammenlegen, deren nicht nur zwei in jedem Paarling, sondern drei oder vier enthielten (Fig. 28 u. 29), und in seltenen Fällen wohl auch solche, bei welchen zwei lange, halbmondförmig gekrümmte, überaus umfangreiche Spindeln übereinander gelagert lagen und sonst in keinem der Thiere ein Nebenkern sichtbar war (Fig. 30). In diesen Fällen lagen die Nebekerne deutlich kreuzweise übereinander, und, soviel ich sehen konnte, war dann die Annäherung durchaus keine innige; ich konnte eine Abplattung nicht wahrnehmen, und die Spindeln trennten sich offenbar wieder, ohne sich verändert zu haben.

PLATE hat ebenfalls derartige abweichende Nebenkernspindeln gesehen, auch halbmondförmige, wie sie seinerzeit von BÜTSCHLI beschrieben wurden. Jedenfalls sind diese Gestaltungen abnorme, denn in dem überaus zahlreichen von mir beobachteten Material fanden sie sich nur ganz vereinzelt.

Was nun den wichtigsten Vorgang im Conjugationsprocesse betrifft, so muss ich da meiner oben mitgetheilten Ausführung die Auffassung entgegenhalten, welche PLATE davon gewonnen hat²⁾: „Nach meinen Beobachtungen kommt es nicht zu einer ‚innigen Berührung‘ der beiden Paramäcien angehörigen Nebenkernspindeln.

¹⁾ Herr Dr. PLATE spricht in seinem Briefe auch die Ueberzeugung aus, dass die Conjugation nicht bei allen Paarlingen immer in derselben Weise verläuft.

²⁾ Herr Dr. PLATE war, wie oben bemerkt, so freundlich, mir die Publikation seiner mir brieflich gemachten Mittheilungen zu gestatten.

sondern dieselben lagern sich nur in halber Länge dicht übereinander, beeinflussen sich in dieser Stellung durch Vermittlung des umgebenden Protoplasmas und weichen alsdann auseinander. Bei Besichtigung meiner gefärbten Dauerpräparate glaubte ich anfangs, dass entweder nach dem Stadium der theilweisen Uebereinanderlagerung eine Verschmelzung oder ein wechselseitiger Austausch der Nebenkernspindeln eintreten würde. Die Beobachtung lebender Thiere, die die Spindeln manchmal sehr schön erkennen lassen, zeigte jedoch, dass beides nicht der Fall ist. Die Cuticula eines jeden Thieres bleibt sogar ganz intact, so dass der Protoplasma-austausch zwischen beiden Individuen nur die Folge eines Diffusionsvorganges sein kann. Dort, wo die beiden Mundöffnungen aneinander gepresst werden, stülpt sich die Cuticula eines jeden Thieres etwas vor und kommt in eine entsprechende Nische des anderen Paarlings zu liegen. Jede Spindel rückt in die Ausstülpung, welche einer Person angehört, und da die eine Ausstülpung bei Betrachtung der Breitseiten der Thiere über der anderen sich befindet, so kamen auch die Spindeln übereinander zu liegen. In dieser Stellung verharren sie ungefähr vier Stunden, dann rücken sie wieder auseinander und die Conjugation nimmt anderweitig ihren Fortgang.“

Da offenbar in den von mir beobachteten Fällen die Berührung der Spindeln eine viel innigere war, so meinte PLATE dies dadurch erklären zu können, „dass die Conjugation möglicherweise nicht bei allen Paarlingen ganz in derselben Weise verläuft“. Zu dieser Ansicht neige ich auch, zumal der Verlauf des Processes nach der Trennung der Paarlinge zweifellos in zweierlei Weise vor sich gehen kann, wie ich das nachher noch besprechen werde. Den Substanz Austausch zwischen den beiden Nebenkernspindeln habe auch ich bis jetzt weder am Präparat, noch am lebenden Thier direkt beobachten können, aber nichtsdestoweniger zweifle ich nicht daran, dass ein solcher stattfinden muss. Wenn wir sehen, dass die Nebkerne aufeinander zurücken, ja dass sich sogar besondere Ausstülpungen von einem Thiere zum anderen bilden, in welche sie hineintreten, so besteht zunächst kein Zweifel darüber, dass die Conjugation den Zweck hat, diese Annäherung herbeizuführen. Da wir uns aber über eine Beeinflussung aus der Ferne kein Bild zu machen verstehen, auch keinerlei Analogon dafür besitzen, so dürfen wir wohl mit Sicherheit annehmen, dass in irgend einem Moment ein Substanz Austausch irgendwelcher Art stattfindet; die Cuticula kann

sich ja dabei öffnen und sofort wieder schliessen, wozu sie bekanntlich bei den Infusorien befähigt ist, oder es kann auch durch die Mundöffnungen ein Austausch erfolgen; darüber werden wir sicher mit der Zeit ins Klare kommen! Ich nehme daher keinen Anstand, den Conjugationsprocess des Paramäcium mit dem Befruchtungsvorgang bei den vielzelligen Organismen direkt in Zusammenhang zu bringen und nicht mit PLATE „sie als eine Art Vorstufe anzusehen, welche eventuell zur Sexualität geführt haben kann“. Wenn die Nebenkerne nicht miteinander verschmelzen, nicht ineinander aufgehen, so liegt darin kein Gegensatz zum Befruchtungsvorgang, denn VAN BENEDEN ¹⁾ hat ja bei *Ascaris megalocephala* gezeigt, dass auch beim Metazoon Ei- und Spermakern nicht innig verschmelzen, wie man das vorher angenommen hatte. Wie ich es schon in meiner vorläufigen Mittheilung ausgesprochen habe, sehe ich, wie WEISMANN in der Befruchtung, so auch in der Conjugation der Infusorien einen Process, welcher bestimmt ist, zweierlei Idioplasmen zu mischen, worauf die Variabilität des Individuums und damit auch die Möglichkeit der Artbildung begründet ist. Bei den Protozoen sowohl wie bei den Metazoen ist dieser Process aber kein fundamentaler, d. h. kein solcher, ohne den das Leben unmöglich wäre, kein Mittel, um der erschöpften Lebenskraft wieder einen frischen Anstoss zu geben; denn hier wie dort sehen wir, dass er auch fehlen kann. Wie es bei den Metazoen parthenogenetisch sich fortpflanzende Arten gibt, so finden wir auch bei den Protozoen oft Generationen auf Generationen aufeinander folgen, ohne dass je eine Conjugationsperiode eingetreten wäre. Es mag sein, dass auch bei manchen Protozoen, wie bei den meisten Metazoen, die Entwicklung ohne Befruchtung nicht mehr möglich ist, aber darin müssen wir eine secundäre Einrichtung erblicken, sonst müsste dies überall und immer der Fall sein.

In der Conjugation eine Verjüngung, d. h. eine Wiederbelebung erschöpfter Lebenskraft sehen zu müssen, dazu wurde man hauptsächlich durch die Beobachtung geführt, dass meist kleinere, durch rasch aufeinander folgende Theilungen entstandene Individuen sich conjugiren, und dass diese nach beendigter Conjugation heranwachsen und neue Theilungen eingehen. Nun sind es aber durchaus nicht immer die kleinsten Individuen, welche con-

¹⁾ VAN BENEDEN, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation etc. Gand 1883.

jugiren (u. a. bei Stentor), sondern es hat z. B. PLATE ¹⁾ bei Spirochona direkt nachgewiesen, dass die Conjugation nur bei jugendlichen Individuen eintritt, welche sich bei dieser Form durch äusserliche Merkmale von älteren deutlich unterscheiden lassen, und bei solchen ist die Lebenskraft doch gewiss noch nicht der Erschöpfung nahe. Wenn wir die Conjugationsperiode oft nach einer sehr reichlichen Vermehrung der Colonie durch Theilung eintreten sehen, so ist dies ähnlich der Thatsache, dass bei Daphniden nach der überaus ergiebigen parthenogenetischen Fortpflanzung die zweigeschlechtliche eintritt.

PLATE hat kürzlich in der eben genannten, sehr interessanten Arbeit eine neue Theorie zur Erklärung der Conjugation aufgestellt, welche ich mit seinen eigenen Worten wiedergeben will: „Ich gehe von der Ansicht aus, dass zeitweise ein Missverhältniss zwischen der Quantität des Cyto- und Nucleoidioplasmas eines Infusors zum Nachtheil der letzteren Substanz eintritt und sehe in der Beseitigung desselben den Zweck der Conjugation. Derselbe wird dadurch erreicht, dass unter dem wechselseitigen Einflusse zweier Individuen eine theilweise Umwandlung des Cytoidioplasmas in das Nucleoidioplasma stattfindet, wodurch das quantitative Verhältniss zwischen beiden wieder hergestellt wird. Das thatsächliche Vorkommen jener Disharmonie wurde aus Knospungserscheinungen bei der Spirochona gemmipara und daraus erschlossen, dass bei vielen Ciliaten nur solche Individuen conjugiren, die nicht die normale Grösse besitzen, bei denen also augenscheinlich die Tendenz zur Theilung im Cytoidioplasma so sehr überwog, dass die Assimilation nicht zu ihrem Rechte kommen konnte. Hier sei die Bemerkung eingeschaltet, dass es unrichtig wäre, von allen in Conjugation befindlichen Infusorien eine unter dem Durchschnitt stehende Körpergrösse zu erwarten. Es ist wohl denkbar, dass die durch fortgesetzte Theilung nöthige Ergänzung des nutritiven Idioplasmas immer annähernd vollständig erfolgt, diejenige des Nucleoidioplasmas dagegen nur in ungenügender Weise stattfindet. Dann wird das betreffende Infusor äusserlich kaum vom völlig normalen zu unterscheiden sein, obwohl das Bedürfniss nach einer Conjugation in ihm ebenso gross ist, wie bei denjenigen Paramäcien, deren Körpergrösse schon durch mehrere Generationen hindurch abgenommen hat. Die zweite Annahme,

¹⁾ PLATE, Ueber einige an den Kiemenblättern von Gammarus pulex lebende Ektoparasiten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 43.

nach der das Idioplasma der Zelle in das des Kerns überzugehen vermag, stützt sich auf die Beobachtung, dass derjenige Bestandtheil der Zelle (Nebenkern oder Hauptkern), welcher zum neuen Kern wird, in fast allen Fällen eine schon äusserlich sichtbare Vergrösserung erfährt, die nur auf Kosten des Cytoplasmas gedacht werden kann. Zwei Erscheinungen, die allen Conjugationserscheinungen gemeinsam und für dieselben von fundamentaler Bedeutung sind, werden vornehmlich durch die geschilderte Theorie dem Verständniss näher gebracht; sie erklärt erstens, warum die Conjugation periodisch mit der Theilung abwechselt und nicht in jeder Generation auftritt, und zweitens, weshalb gerade der Kern so tiefgreifende Veränderungen durchzumachen hat. Besitzt in der Zelle das Cytoidioplasma das Uebergewicht und findet in Folge dessen die Bildung von Tochterthieren in zu rascher Aufeinanderfolge statt, so wird mit der wachsenden Zahl der Theilprodukte das Missverhältniss zwischen dem Cyto- und Nucleoidioplasma derselben immer grösser und es muss daher nach einer gewissen Zahl von Generationen die Conjugation nothwendig werden. Hat diese jene Uebelstände beseitigt, so vermag der Kern wieder seinen normalen Einfluss auf das Zellplasma auszuüben und dieses selbst zu umfassenden Neubildungen, zur Anlage von Borsten, wie bei den Stylonychien, von einer Mundöffnung und dergleichen anzuregen. Die Assimilationsfähigkeit wird erhöht und in Folge dessen wächst das Thier, was in der That bei *Paramecium putrinum* sich als Folge der Conjugation hat beobachten lassen.“

PLATE'S Theorie, deren ausführliche Begründung im Original ich zum Studium empfehlen möchte, zumal ihr sehr interessante und sorgfältige Untersuchungen vorangehen, hat mit der älteren Theorie eine Voraussetzung gemeinsam, die sie meiner Ansicht nach unhaltbar macht. Hier wie dort stehen wir vor der undenkbaren Annahme, dass die Natur pathologische Zustände, „Uebelstände“ wie PLATE sich ausgedrückt hat, im Entwicklungsgang von Organismen eingeführt habe, zu deren Beseitigung sehr complicirte Vorgänge nöthig geworden sind. Der Conjugationsprocess wäre dann nichts weiter als ein Remedium, ohne welches die Infusorien in krankhafte Verhältnisse gerathen und zu Grunde gehen. Demgegenüber scheint mir die Annahme doch gewiss befriedigender, dass wir in der Conjugation wie im Befruchtungsvorgang der höheren Organismen eine Vermischung des in den Kernen gelagerten Keimplasmas zweier Individuen zu suchen haben. Direkt erfolgt diese

Mischung bei denjenigen Conjugationsprocessen, wo die Kerne beider Paarlinge sammt diesen selbst ineinander aufgehen, so bei den Mikrogonidien von Flagellaten, wie dies BLOCHMANN ¹⁾ kürzlich bei Haematococcus Buetschlii beschrieben hat, ferner bei der eigenthümlichen Verschmelzung von Spirochona, mit der uns PLATE bekannt gemacht hat, dem Conjugationsprocesse von manchen Hypotrichen (ENGELMANN, BALBIANI) u. a. m.

Bei den Vorticellinen findet ebenfalls eine direkte Fusion von Zelle und Kernplasma statt; da vereinigen sich aber die Grosskerne nicht, sondern gehen zu Grunde, wie bei den anderen Ciliaten, und nur die Nebenerne bleiben erhalten.

Die Conjugationsvorgänge bei den Suktorien sind noch nicht genauer beschrieben, nur von Dendrocometes paradoxus besitzen wir eine ausführlichere Beschreibung derselben, ebenfalls aus der Feder PLATE'S ²⁾. Hier soll nur ein Austausch von Zellsubstanz stattfinden, welcher durch ein Strömen des Plasmas von einem Thier zum anderen direkt wahrzunehmen ist, wie dies JICKELI ³⁾ auch bei Ophrydium beobachtet hat. Es fragt sich aber, ob nicht doch kleinste Bestandtheile von Kernsubstanz mit ausgetauscht werden könnten.

Die ursprünglichste Form der Conjugation war jedenfalls die des Verschmelzens der Kerne beider Individuen, und zwar bei der grossen Reihe von niederen Protozoen, welche überhaupt nur einen einfachen Kern, also keinen Nebenkern besitzen. Die Infusorien, zumal die Ciliaten, sind so hoch differencirte Protozoen, dass wir mit Recht annehmen dürfen, es seien die bei ihnen beobachteten Vorgänge schon ausserordentlich modificirt, und den verschiedenartigsten physiologischen und morphologischen Verhältnissen dieser complicirt gebauten Zelle angepasst.

Was speciell die Vorgänge nach aufgehobener Conjugation betrifft, so lässt sich aus den bisher bekannt gewordenen Untersuchungen entnehmen, dass alle darauf hinauslaufen, aus den Derivaten des ursprünglichen Nebenkerns neue Gross- und neue Nebenerne zu bilden, sei es, dass der ursprüngliche Grosskern erhalten bleibt, sei es, dass er, was häufiger der Fall ist, zerfällt und aufgelöst wird. Dass diesem Vorgang eine gegenseitige Berührung der Nebenerne beider Paarlinge vorausgeht, ist zunächst nur bei

¹⁾ BLOCHMANN, Ueber eine neue Hämatococcusart. Morphol. Jahrb. 1885.

²⁾ AIMÉ SCHNEIDER hat kürzlich auch die Conjugation von Dendrocometes auf Präparaten studirt, wenn auch nicht so genau wie PLATE.

³⁾ l. c. Zool. Anz.

Paramaecium Aurelia bestimmt nachgewiesen, es lässt sich aber an der Hand der Darstellung früherer Beobachter (BÜTSCHLI, BALBIANI) auch für die anderen Paramäcium-Arten annehmen und wird sicher auch für die übrigen Formen nachgewiesen werden.

Warum bei Paramaecium der Nebenkern sich zunächst in zwei theilt, lässt sich mit Bestimmtheit nicht angeben, wahrscheinlich aber ist dabei eine Oberflächenvergrößerung beabsichtigt. Ich habe auch nicht direkt beobachtet, ob beide Nebenkern eines Paarlings mit den entsprechenden des anderen zusammentreten, sondern dies nur aus Präparaten wie das in Figur 12 wiedergegebene erschlossen.

Was die Veränderungen nach aufgehobener Conjugation speciell bei Paramaecium Aurelia betrifft, so können dieselben in zweierlei Weise verlaufen, nämlich einmal so, wie ich es oben beschrieben und auf den beigegebenen Tafeln abgebildet habe, oder so, wie es zuerst von BÜTSCHLI beschrieben wurde, wonach nämlich schon eine Theilung eintritt, ehe der neue Kern wieder reconstruirt und die Trümmer des alten verschwunden sind. Es gelangen dann auf jedes Theilstück zwei der zu grösseren Kugeln herangewachsenen Nebenkernerivate; erfolgt eine weitere Theilung, so entstehen schliesslich Paramäcien mit je einer Kugel, welche den definitiven Kern darstellt.

Auch BALBIANI¹⁾ hat neuerdings diesen Vorgang sowie den oben beschriebenen sehr genau mitgetheilt. Noch nicht klar ist dabei, in welcher Weise jedes der vier Enkelindividuen auch zu einem Nebenkern gelangt, da die erste Theilung des ursprünglichen aus der Conjugation hervorgegangenen Infusors zu einer Zeit erfolgen soll, wo dieses nicht mehr vier sondern nur noch eine der zum Nebenkern bestimmten Kugeln enthält.

Auch ich bin, wie schon oben bemerkt, über das Schicksal der letzteren nicht ganz ins Klare gekommen, glaube aber, dass wenn die frühzeitige Theilung erfolgt, doch noch vier vorhanden waren und in derselben Weise auf die Töchter und Enkel vertheilt werden, wie die grossen Kernkugeln; erfolgt aber die Theilung nicht, so schmelzen sie zu einem Nebenkern zusammen, wie die letzteren zu einem Grosskern. Es scheint mir überhaupt die Bildung von vier und vier Kugeln an den rasch nach der Conjugation eintretenden Theilungen in Beziehung zu stehen.

BALBIANI, der den von mir dargestellten Gang ebenfalls genau beobachtet, glaubt, derselbe sei nicht der gewöhnliche, sondern nur

¹⁾ l. c.

pathologisch und es erfolge darauf das Aussterben der Colonie, während bei lebensfrischen Paramäcien die frühzeitige Theilung eintrete. Wenn ich das Letztere auch zugebe, zumal ich es selbst constatiren konnte, so darf man die Reconstruirung des Grosskerns und Nebenkerns, ehe eine Theilung eintritt, doch gewiss nicht als krankhaft ansehen, besonders, da sie auch bei anderen Infusorien beobachtet wurde.

Was das Schicksal des alten Kerns betrifft, nachdem er die von PFITZNER bei Gewebezellen als morphologische Decomposition beschriebene Zertrümmerung erlitten, so bin ich der Ansicht BALBIANI'S, dass die einzelnen Stücke nicht ausgestossen, sondern vom Plasma resorbirt werden, und ich bin sicher, dass die rasch heranwachsenden neuen Kernbestandtheile die Trümmer nicht mechanisch in sich aufnehmen sondern die im Plasma aufgelösten Chromatinelemente wieder absorbiren. Man sieht wohl ab und zu Kugeln, an deren Peripherie kleine Brocken wie eingedrückt erscheinen, was auch BÜTSCHLI schon beschrieben hat, aber diese Erscheinung ist zu selten, um fundamental zu sein. Ich muss noch erwähnen, dass bei der Behandlung mit Alkohol und Pikrokarmine auch gewöhnlich die Nucleuskugeln ganz homogen oder nur feinkörnig erscheinen und nicht ein grosses deutliches Korn im Centrum hervortreten lassen, wie dies bei Essigsäurebehandlung der Fall ist.

Was das Verhältniss des Grosskerns zum Nebenkern betrifft, so möchte ich folgende Ansicht aussprechen, welche auf der WEISMANN'SCHEN Anschauung von der Constitution des Eies und Bedeutung der Befruchtung beruht: Der Grosskern des Infusoriums ist vorwiegend Träger des histogenen Plasmas, während der Nebenkern nur Keimplasma enthält. Bei der Conjugation, wie wir sie von Paramaecium beschrieben, vermischen sich die Keimplasmen beider Individuen durch die Vereinigung der Nebekerne; wenn die letzteren sich nach aufgehobener Conjugation getheilt haben, trennen sie sich in zwei Gruppen von vier Kugeln, die einen werden ohne zu wachsen, also ohne Substanz aufzunehmen zum neuen Nebenkern, der somit wieder blos Keimplasma enthält, die anderen dagegen wachsen stark heran, nehmen das im Zellplasma aufgelöste histogene Plasma des alten Kerns in sich auf und werden zum neuen Grosskern, der wieder zum grossen Theil aus histogenem und zum kleinsten aus Keimplasma und zwar aus dem bei der Conjugation vermischten Keimplasma besteht. Der Grosskern ist dasjenige Element, welches die Lebenserscheinungen der Zelle beherrscht, wie ich dies früher

schon nachgewiesen habe, während der Nebenkern erst bei der Conjugation eine Rolle zu spielen hat. Ich kenne bis jetzt keine Thatsache, welche dieser Theorie direkt im Wege stünde und bin der festen Ueberzeugung, dass sich im Laufe der Zeit noch Viele finden werden, welche ihr als Stütze dienen können.

N a c h t r a g.

Durch die Güte des Verfassers erhielt ich nach Abschluss dieser Arbeit einen interessanten Aufsatz von MAUPAS über die Conjugation der ciliaten Infusorien, auf den ich leider nicht mehr eingehen kann. Ich erwähne nur, dass auch MAUPAS an einen Austausch der Nucleoluskapseln glaubt. Ich verweise auf das werthvolle Original in den „Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences“ 1886. (Band und Heft kann ich nicht angeben.)

Tafelerklärung

zu

Tafel I. II.

GRUBER, Conjugationsprocess bei *Paramaecium Aurelia*.

Sämmtliche Figuren beziehen sich auf *Paramaecium Aurelia* und sind nach Präparaten, und zwar die meisten nach Dauerpräparaten, welche mit Pikrokarmine gefärbt sind, einige auch nach Methylgrünpräparaten mittelst der Camera lucida gezeichnet. Die Vergrößerung ist überall dieselbe (Zeiss. Oc. 3 Obj. E).

- Fig. 1. Ein Paar, das eben in Conjugation getreten, s Schlund.
" 2. Die Nebenkernkerne beginnen vom Grosskern wegzurücken.
" 3. Die Nebenkernkerne werden oval und schliesslich
" 4. lang spindelförmig, die Einleitung zur Theilung, welche in
" 5 erfolgt ist.
" 6. An der hinteren Vereinigungsstelle haben sich die Ausstülpungen gebildet, auf welche von links und rechts je eine Nebenkernspindel zurück.
" 7. Die Spindeln treten in die Ausstülpung hinein und
" 8. platten sich an der Wölbung derselben ab.
" 9. Die Abplattung wird stärker, bis schliesslich
" 10. zwei petschaftförmige Körper aus den Spindeln entstanden sind.
" 11. Die Nebenkernkerne sind klein und homogen geworden und trennen sich wieder.
" 12. Sie rücken nach vorne, während das andere Paar mittlerweile dieselbe Procedur durchgemacht (aus dem Präparat erschlossen).
" 13. Das zweite Paar ist in die Länge gezogen und liegt parallel der Vereinigungslinie der Paramäcien, das erste Paar erscheint grösser.
" 14. Die beiden Nebenkernpaare sind zu homogenen Kugeln geworden.
" 15. Dieselben machen eine Theilung durch, wobei sie lang spindelförmig werden.
" 16. Ein Paramäcium nach aufgehobener Conjugation mit vier Nebenkernkugeln.
" 17. Die vier Kugeln sind im Begriff sich abermals zu theilen, der Grosskern ist bandförmig geworden.

- Fig. 18. Es sind acht Nebenkernkugeln in zwei Gruppen zu vieren vorhanden.
 „ 19. Der bandförmige Grosskern beginnt zu zerbröckeln.
 „ 20. Der Grosskern ist in Trümmer zerfallen. Vier von den Nebenkernkugeln beginnen zu wachsen (N), die vier anderen bleiben klein (n). (Auf diesem Präparat waren nur drei deutlich zu sehen.)
 „ 21. Die vier grösseren Kugeln noch mehr gewachsen (N), die vier kleineren scheinen zu einer Kugel zusammengeschmolzen (n).
 „ 22. Vier grössere (N) und ein kleineres (n) Nebenkernerivat zwischen den Trümmern des Grosskerns gelegen.
 „ 23. Zwei kleine (n) Nebenkernkugeln vorhanden.
 „ 24. Die Kerntrümmer fast ganz geschwunden, während die vier grossen Kugeln bedeutend herangewachsen sind und der neue Nebenkern deutlich hervortritt.
 „ 25. Nur noch die vier grossen Kugeln und der Nebenkern vorhanden.
 „ 26. Die Kugeln verschmelzen miteinander.
 „ 27. Das Paramaecium ist wieder normal mit neuem Gross- und neuem Nebenkern.
 „ 28—30. Wahrscheinlich abnorme Conjugationszustände, wo ein Paarling drei (Fig. 28), vier (Fig. 29) oder zwei (Fig. 30) Nebenspindeln enthält.

Berichtigung.

Seite 18 Note 1 lies: Verh. d. naturhistor. med. Ver. zu Heidelberg
 3. Bd. 5. Heft. 1886
 statt: Morphol. Jahrb. 1885.

Fig 1



Fig 2



Fig 3



Fig 4



Fig 5



Fig 6



Fig 7

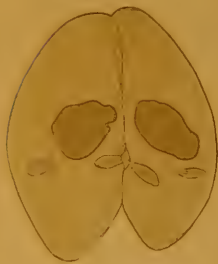


Fig 8



Fig 9



Fig 10



Fig 11



Fig 12



Fig 13



Fig 14



Fig 15

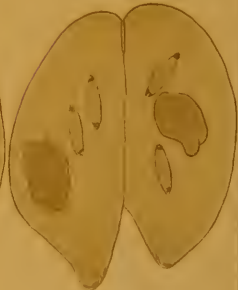


Fig. 16



Fig. 17



Fig. 18



Fig. 19



Fig. 20



Fig. 21



Fig. 22



Fig. 23



Fig. 24



Fig. 25



Fig. 27



Fig. 28

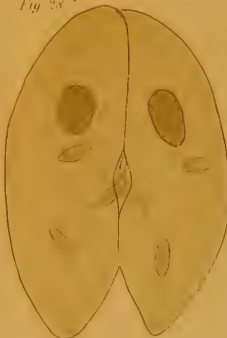
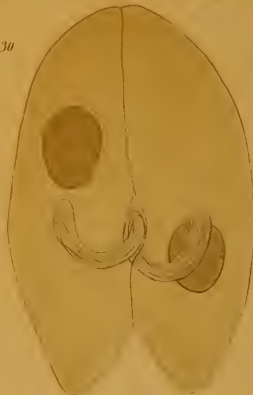


Fig. 29



Fig. 30



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau](#)

Jahr/Year: 1887

Band/Volume: [2](#)

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

Artikel/Article: [Der Conjugationsprocess bei Paramecium Aurelia 43-60](#)