Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Beitrag zur Kenntnis der Regeneration und Biologie der Protozoen.

Von

S. Prowazek (Rovigno).

(Hierzu 10 Textfiguren.)

In der letzten Zeit wurden bei den Metazoen, vor allem aber bei den Pflanzen gewisse Veränderungen der Kerne bei der Regeneration (Vergrößerung, Wanderung etc.) beobachtet, und es schien aus diesem Grunde wünschenswert, auch bei den Protozoen, an denen ja die grundlegenden Untersuchungen über die Regenerationserscheinungen zuerst angestellt worden sind, auf das Verhalten der Kerne zu achten. Als Untersuchungsobjekt diente Stentor coeruleus. — Bevor aber die eigentlichen Regenerationsvorgänge geschildert werden, sollen hier zunächst einige biologische Beobachtungen, die vielleicht von Interesse sein dürften, mitgeteilt werden.

Stentor coeruleus wurde nach einer von Prof. Hertwig angegebenen Methode in größeren Mengen in der Weise gezüchtet, daß halb angefaulte Salatblätter in ein Standglas hineingeworfen und einige Stentoren eingesetzt wurden; hielt man die Kulturen bei der entsprechenden Temperatur (15—17°), so entwickelten sich nach einiger Zeit die besagten Ciliaten in großer Menge. Nach Perioden lebhaftester Teilungsthätigkeit stellten sich sogenannte Depressionszustände, die schon Hertwig und Calkins für Paramaecium festgestellt hatten, ein; zu dieser Zeit wurde die Vermehrung sistiert und die Verdauungs- und Assimilationsthätigkeit auf ein Minimum reduziert. Die Kulturen waren dann gegen äußere Reize und Milieuänderungen sehr empfindlich und

Digitized by Google

gingen leicht ein. Manchmal bildeten sich ganz unverhältnismäßige Beziehungen zwischen Kern und Protoplasma aus, wobei der Kern bis auf ein Mindestmaß resorbiert wurde; die Tiere enthielten nur sehr geringe Mengen von flüssigkeitsreichem Entoplasma, so daß infolge des myophanführenden Ektoplasmas ihre Gestalt mannigfach gefaltet und tordiert war. Die Vakuole eines derart „eviscerierten" (Hertwig) Tieres pulsierte in 4 Min. 15 Sek. (normal 3—3.30 Min.), es war fast unbeweglich und enthielt nur zwei kleine Kernteile, am 16./3. um 4 Uhr isoliert, erholte es sich aber nach zwei Tagen und begann wiederum zu fressen (17./3. 11 Uhr 4 Kernteile, 18./3. 11 Uhr 7 Kernteile). Vor den eigentlichen Depressionsstadien nehmen die Teilungen einen unregelmäßigen Verlauf, und da die Teilungsebene oft schief inäqual einsetzt, kommt es zur Bildung von Zwergindividuen; ihr Auftreten ist nicht allein die Folge mangelhafter Ernährungsverhältnisse, da auch unter günstigen Nahrungsbedingungen eine Verkleinerung der Generationen beobachtet wurde. Dasselbe konnte auch bei Spirostomum festgestellt werden. Durch derartige bis ins Extrem geführte ungleichartige Teilungen kommen — wenn auch selten — kernlose Stentorindividuen zu stande, die für physiologische Experimente besonders geeignet sind, da sie keinen so tiefgreifenden Veränderungen, die bei künstlichen Entkernungen unvermeidlich sind, unterworfen waren. Kernlose farblose Stentor coeruleus beobachtete schon Bütschli (1874). Von der Theorie Loebs, der zufolge der Kern ein Oxydationscentrum der Zelle ist, ausgehend, wurde der Versuch gemacht, derartige Stentoren mit grünen Zoochlorellen, die einem grünen Stentor entstammten, zu füttern, ihnen auf diese Art oxydative Organismen statt ihres Oxydationsorgans einzuverleiben und ihr Leben gleichsam zu verlängern.

Gleichzeitig wurden auch die gewonnenen Zoochlorellen, um sich von ihrer Lebens- und Assimilationsfähigkeit zu überzeugen, im filtrierten Wasser in flachen, mit Vaselin verschlossenen Doppeluhrschälchen gezüchtet. Sie vermehrten sich sehr lebhaft und es gelang mit ihnen die Infektion der Stylonychia mytilus und einer kleineren Euplotesform. Die besagten Infusorien waren in kurzer Zeit durch reichliche Entwicklung des Parasiten grün gefärbt und behielten auch die Zoochlorellen, nachdem sie in ein anderes Kulturschälchen übertragen wurden. Die Zoochlorellen vermögen wohl auch eine mixotrophe Lebensweise zu führen, da sie sich auch einigemal besonders lebhaft in den faulenden, zerfallenen Protoplasmateilen eines zerdrückten Stentor vermehrten. Zur Kontrolle wurde ferner die Infektion kernhaltiger blauer Stentoren versucht. Diese nahmen

Digitized by Google

die Zoochlorellen massenhaft auf, doch bildete sich stets um sie eine Nahrungsvakuole, die sich zwar verkleinerte, aber nie völlig schwand — nach einiger Zeit wurden die Algen etwas verdaut, ihr Chlorophyll verfärbte sich unter Umständen gelblich, meist wurden sie aber unverändert ausgestoßen. Isolierte man solche durch übermäßige Algenaufnahme fast ganz grüne Stentor coeruleus, so waren sie nach 12 Stunden wiederum algenfrei. Aus diesem Grunde scheint mir der Versuch Kessler's[1]), der Stentor coeruleus durch Zusammenbringen mit Spongilla-Zoochlorellen in einen Stentor viridis verwandelt haben will, nicht völlig exakt gewesen zu sein. Um die Zoochlorellen in den Stentoren zu einer lebhaften Teilungsthätigkeit anzuregen und so durch ihre Vitalität den passiven Widerstand des Stentor zu brechen, wurden durch kurzes Verweilen in einigen Wassertropfen, denen ein Tropfen ½ %ige Kochsalzlösung zugesetzt wurde, die Stentoren ihrer Pigmentlage beraubt und so gleichsam gehäutet, da vielleicht die blaue körnige Pigmentschichte die Assimilationsthätigkeit der Zoochlorellen beeinträchtigte.

Aber selbst unter diesen Bedingungen gelang die Infektion nicht. Die kernlosen Stentoren nahmen zwar die Zoochlorellen auf, die letzteren vermehrten sich in einem Falle auch etwas, doch war ihre Zahl zu gering, als daß man von einer wirklichen Infektion — zumal um die meist gehäuften Algen stets kleine Vakuolen ausgebildet waren — sprechen könnte. Da aber in diesem Falle der verdauende Einfluß des Großkernes eliminiert war, so muß man wohl annehmen, daß das Stentorcoeruleusplasma selbst einen ungünstigen Nährboden für die Zoochlorellen abgiebt.

Um die oben angeführte Ansicht zu prüfen, mußte demnach ein anderer Weg eingeschlagen werden. Zu diesem Zwecke wurden die wenigen kernlosen und kernlos gemachten Stentoren mit kernlosen Teilstücken des grünen Stentor auf ihre Lebensdauer verglichen und da stellte sich heraus, daß der grüne Stentor im allgemeinen nicht länger lebte als der entkernte Stentor coeruleus, z. B. lebten kernlose Stentor viridis maximal 72 Stunden, entkernte Stentor coeruleus gleichfalls 72 Stunden, infizierte entkernte Stentor coeruleus 48 Stunden, natürlich entkernte infizierte Stentor coeruleus 94 Stunden — der letztere Stentor besaß zu Beginn des Versuches 16 Zoochlorellen (13. 3. 12 Uhr in 2 Vakuolen 6 und 8 Zoochlorellen), am 16. 3. hatte er nur mehr 2 Zoochlorellen, die inzwischen aus-

[1]) Kessler, G., Zoochlorella. Ein Beitrag zur Lehre von der Symbiose. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1882. p. 490—2.

gestoßen wurden, am 17./3. 10 Uhr war er tot. Die Versuche fielen nicht zu Gunsten der besagten Theorie aus.

In der letzten Zeit hat JICKELI[1]) die These verfochten, daß hungernde Protozoen sich durch eine lebhaftere Teilungsthätigkeit als gut gefütterte Zellen auszeichnen. Wie schon HERTWIG[2]) dargethan hat, ist diese Behauptung nur zum Teil richtig; hungernde Stentoren haben sich wenigstens nicht vermehrt — es liefen nur die vor dem Beginn der Hungerkultur eingeleiteten Teilungen ab. Noch deutlicher waren aber die Resultate diesbezüglicher Versuche, die an Spirostomum angestellt wurden. — Längere Zeit wurden auch die Stentoren in einem LAUTENSCHLÄGER'schen Thermostaten bei 25° gezüchtet, um eventuell auf diese Weise das bestimmt geartete Korrelationsverhältnis der Zell- und Kerngröße, das zuerst R. HERTWIG präcise ausgesprochen hat, zu ändern und so irgend welche Anhaltspunkte für eine Beurteilung der größenerhaltenden Kräfte zu gewinnen.

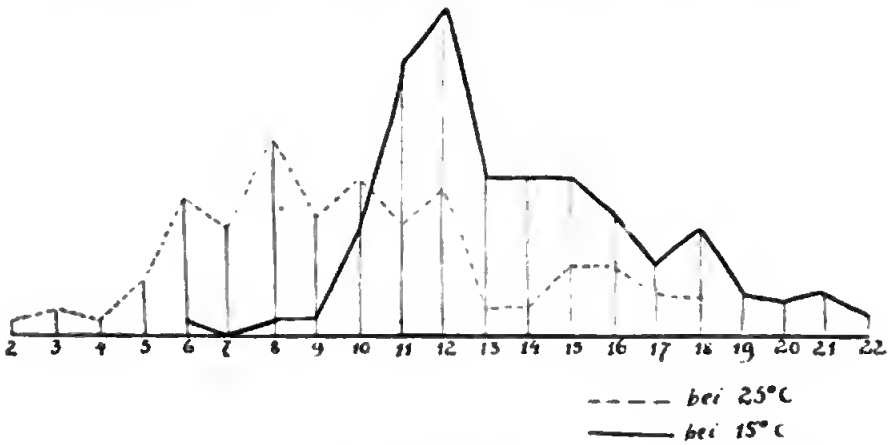

Fig. 1.

Da stellt sich nun merkwürdigerweise heraus, daß in der Wärme, wo die Lebensthätigkeit auch erhöht wird, das Plasma an Chromatinresorptionsfähigkeit gewinnt, so daß die Wärmetiere eine geringere Kerngliederzahl besitzen als Tiere, die bei ca. 15° gezüchtet wurden (vgl. die Kurve Fig. 1 für je 100 S.). Bei der Regeneration wurde

---

[1]) C. JICKELI. Die Unvollkommenheit des Stoffwechsels als Veranlassung zur Vermehrung, Wachstum, Differenzierung, Rückbildung und Tod der Lebewesen im Kampf ums Dasein. Berlin 1902.

[2]) R. HERTWIG, Über Korrelation von Zell- und Kerngröße etc. Biolog. Centralblatt XXIII. Bd. Nr. 2. 1903.

Digitized by Google

demgegenüber andererseits der Kern vergrößert, so daß das genannte Verhältnis zum Teil wiederum verwischt wurde — wenigstens konnten bei diesbezüglichen Versuchen keine auffallenden Resultate erzielt werden.

Stentorenpigment. Nach Ray-Lankester liefert das Stentorin ein charakteristisches Absorptionsspektrum mit zwei Streifen, und zwar in Rot vor C und in Grün zwischen D und E. In Osmiumsäure wird das Pigment zerstört, indem es zunächst einen schmutzigen mißfarbigen Ton annimmt, durch Kalilauge wird es in ein freudiges Meer- oder Grasgrün verwandelt — durch konzentrierte Schwefelsäure wird es rötlich. In manchen Wärmekulturen wurde das Pigment rötlich und die Tiere fluoreszierten in einem rötlichen Farbenton, im allgemeinen brachte die Wärme sattere Nuancen hervor. Den Verdauungssäften verschiedener Tiere gegenüber verhält es sich recht mannigfach. In den meisten Fällen scheint es nicht aufgelöst zu werden, nur eine bestimmte Art von Nuklearien, die große Verheerungen in den Stentorenkulturen hervorriefen, war oft ganz gefärbt von dem Farbstoff der verdauten Stentoren. In der Nahrungsvakuole der Dileptus, die fast ausschließlich von Stentoren leben, wird das Pigment mehr blaugrün, im Zellleib des Paramaecium bursaria dunkelt es nach, im Darm der Nais wird es zunächst dunkel blaugrün, dasselbe gilt vom Darm des Cyklops. In der Nahrungsvakuole des Stentor selbst ist es zunächst blaugrün, wird mit Neutralrot violettrot und beim Zerfließen des Tieres gelbbraun. Es scheint zunächst kein ganz totes Abscheidungsprodukt zu sein, da es sich bei einigen Tieren mit Neutralrot noch in einer violettroten Nuance färbt, ein Farbeneffekt, der wieder bei anderen ausbleibt; in der besagten Lösung löst es sich aber bald in ganzen Bändern vom Zellleibe ab. Es kann normal auch abgestoßen werden (immer bei Zusatz von $^1/_2$ %iger Kochsalzlösung), eine Erscheinung, auf die zuerst Schuberg [1]) aufmerksam gemacht hat. Einigemal fand ich auch abnorm aussehende Stentoren mit vielen Pigmentkörnchen im Entoplasma. Bütschli bringt die Pigmentgranula mit der Erzeugung einer Gallerte in Zusammenhang — thatsächlich verquellen die Körnchen an der Verwundungsstelle oft recht lebhaft. Nachdem die Tiere durch den Zusatz einer $^1/_2$ %igen Kochsalzlösung zur Abstreifung ihres Pigmentmantels gezwungen wurden, regenerieren sie denselben nach ungefähr 24 Stunden. —

[1]) Schuberg, Zur Kenntnis des Stentor coeruleus. Zool. Jahrbücher: Abt. f. Anat. 1891. 4 Bd.

Regeneration.

Methode: Stentorteilstücke[1]) wurden folgendermaßen gewonnen:

Durch

1. Zerschneiden mit einem Lanzettmesser oder einer Nadel;
2. Anstechen mit einer Uhrmacherahle;
3. Schütteln (selten).

Die Elimination des Entoplasmas wurde teilweise durch das Auflegen des Stentor auf das Oberflächenhäutchen eines flachen Tropfens erreicht. Das Entoplasma zerstiebt, periodisch (pulsativ) auf der Oberfläche sich ausbreitend, wobei auch die Ingesta mit fortgerissen werden. Sorgt man dafür, daß solche Tiere rechtzeitig zum Untersinken gebracht werden, so kann man künstlich evisceriert aussehende Tiere erhalten. Den peristomalen Membranellenkranz kann man durch Zusatz eines Tropfens einer $^1/_2$ %igen Kochsalzlösung zur vollständigen Ablösung bringen (Fig. 2).

Fig. 2.

Die Regeneration des Stentor coeruleus wurde zuerst von Worcester 1884, dann Gruber 1885, Balbiani 1892, Lillie 1897 und Morgan 1901 untersucht; der Inhalt der diesbezüglichen wichtigsten Arbeiten wurde so oft referiert[2]), daß man ihn als bekannt voraussetzen darf — auf einzelne Punkte soll später eingegangen werden.

I. Die durch das Instrument hervorgerufene Wunde schließt sich im eigentlichen Sinne des Wortes nicht sofort, vielmehr klafft die ektoplasmatische Schichte etwas und läßt das Entoplasma frei zu Tage treten — von einzelnen Vorsprüngen der nie regelmäßigen Verwundungsfläche gehen in der Folgezeit eigenartige Wirbel und Fontänenströme aus, durch deren Wirksamkeit die Schließung der Wunde bewerkstelligt wird (Fig. 3). Unregelmäßig vorragende

---

[1]) Lühe wendet sich gegen die Bezeichnung der durch Vivisektion erhaltenen Bruchstücke — als Merozoiten, da dieser Ausdruck schon in der Coccidienforschung angewendet wird. Auf Grund der mir zur Verfügung stehenden Litteratur wurde aber dieser Ausdruck schon früher im gleichen Sinne von Balbiani zuerst 1888 und Bütschli (Bronn's Ord. p. 1781 u. 8782, J. 1887—89) verwendet.

[2]) Eine ausgezeichnete Zusammenstellung aller Arbeiten über Regeneration findet man in „Ergebnisse der Physiologie" I, 1902 von H. Przibram (Wien), „Regeneration".

Fetzen und Teile bemüht sich das Tier durch beständige Rotation und Schwimmbewegung abzustreifen oder sich ihrer auf irgend eine andere Weise zu entledigen. Dieses eigenartige, die Wirksamkeit intelligenter Kräfte fast supponierende Phänomen ist aber wohl nur auf die Wirksamkeit der übriggebliebenen unregelmäßig funktionierenden Cilien und auf die Kraftwirkung des der Tropfenform zustrebenden Protoplasmas zurückzuführen.

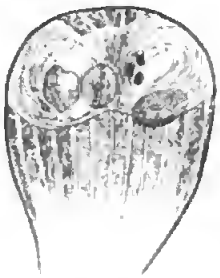

Fig. 3.

II. Querdurchschnittene Tiere regenerieren nicht sofort proportional ihrer Größe — vielmehr sind die neu entstandenen Hinterenden etwas zu spitz und haben die Eigenart des ursprünglichen Stückes, eine Erscheinung, auf die auch Morgan aufmerksam gemacht hat. Selten ist dies bezüglich der hinteren Teile der Fall.

III. Für eine erfolgreiche Regeneration ist ein gewisser Gleichgewichtszustand zwischen der Protoplasma- und Kernmasse Voraussetzung. Teilstücke mit viel Kernmasse aber wenig Plasma regenerierten zwar zum Teil, erlangten aber nie ihre normale Gestalt und gingen bald unter Vakuolenbildung zu Grunde; es ist für alle diejenigen Fälle, wo der Kern nicht normal funktioniert oder fehlt, das Auftreten von Vakuolen sehr charakteristisch und vom Standpunkt der osmotischen Theorie vielleicht von irgend einer Bedeutung. Bei Heteromita, wo normal keine kontraktile Vakuole vorhanden ist, tritt nach der Teilung, da der Kern gleichsam unterreguliert ist, auch eine kontraktile Vakuole auf, die im teleologischen Sinne für die Erweiterung der Cyste und für die Schaffung eines größeren Raumes zur Entfaltung der Geißeln wichtig ist. — Teilstücke, denen nach der oben angegebenen Methode viel Entoplasma entfernt wurde, regenerierten gleichfalls nicht. Demgegenüber ist zu betonen, daß nur ein kleines Kernglied genügt, um die Regeneration erfolgreich zu Ende zu führen.

DEC 15 1904 LIBRARY

IV. Im ersteren Fall (Übermaß an Kernsubstanz) sucht sich unter Umständen das Tier auch insofern zu helfen, daß es die überschüssige Substanz teilweise resorbiert. So wurde ein Fragment mit vier Kernteilen aber sehr wenig Protoplasma beobachtet, das nach 23 Stunden ein neues Hinterende regenerierte, dabei aber teilweise ein Kernglied gleichsam eingeschmolzen hatte — denn auf dem hernach fertiggestellten Präparat wurden nur drei deutliche Kernglieder wahrgenommen. In der Wärme scheinen solche Resorptionen rascher vor

sich zu gehen. — Bei der Regeneration finden also beständig feinere Regulationen und Resorptionen statt.

V. Der Kern erfährt zunächst in allen Fällen eine Vergrößerung.

Auf Grund der Untersuchungen von Kasanzeff[1]) — denen zufolge während des Hungers der Großkern der Paramaecien über die Grenze, welche seine Dimensionen unter normalen Bedingungen erreichen, an Größe zunimmt — wäre man geneigt, diese Kernvergrößerung bei der Regeneration auch auf den Hunger zurückzuführen, da die Tiere zunächst nicht energisch assimilieren und ihnen auch vielfach das Cytostom fehlt. In Bezug auf den letzteren Punkt ist aber zu bemerken, daß auch Stentoren mit intaktem Cytostom die Zahl der Kernglieder vergrößerten (z. B. schiefe Körperverletzung, ursprünglich 9 Kernglieder nach 24 Stunden 12 K.). Die Vermehrung der Kernglieder erfolgt auch, sobald man das Tier ohne Substanzverlust verletzt oder ihm Plasma eliminiert. Um ein Bild von dieser Kernvergrößerung zu erhalten, möge man einige Zahlen der beiliegenden Tabelle mit einander vergleichen:

Ursprüngliche Kernzahl	Kernzahl nach erfolgter Regeneration	Zeit
a)[2]) 4	a) 4 vergrößert	23h 40'
b) 7	b) 10 m. Zwischengliedern	"
8	9	31h
10	11	31h
a) 4	a) 4 vergrößert	22h 30'
b) 2	b) 3	
a) 7	a) 11	47h 45'
b) 3	b) 3	52h 45'
a) 3	a) 5	44h 45'
b) 3	b) 6	"
5	7	22h 30'
5	7	21h
a) 5	a) 5 groß, locker	17h 45'
b) 6	b) 11	
a) 6	a) 7	23h
b) 2	b) 4	
8	10 K + 6 K geteilt	17h 40'
6 Plasmaelimination	9	19h
a) 6 in der Wärme 25°	a) 8	18h
b) 7 Zimmertemp. 15°	b) 8	"
6	10	52h
a) 2	a) 3	23h
b) 4	b) 3 (1 Glied resorbiert)	"
c) 1	c) 1	"

[1]) W. Kasanzeff, Experimentelle Untersuchungen über Paramaecium caudatum. Zürich 1901.

[2]) a) und b) deutet an, daß die beiden Teilstücke demselben Tier entstammen.

Ursprüngliche Kernzahl	Kernzahl nach erfolgter Rgeneration	Zeit
a) 6 warm 25°	a) 9	21h
b) 6 Zimmertemp. 15°	b) 9	21h
a) 3 warm 25°	a) 10	20h 45′
b) 8 kalt	b) 8	"
17	18	24h
a) 5	a) 9	24h
b) 2	b) 4	"
c) 6	c) 10	"
a) 4	a) 5	"
b) 2	b) 4	"
c) 6	c) 10	"
a) 3	a) 2 (1 Glied resorbiert)	"
b) 12	b) 12	"
a) 11	a) 13	"
b) 6	b) 7	"
8	9	22h
a) 6 (15°)	a) 7	21h 50′
b) 8 (25°)	b) 11	"
a) 5 (25°)	a) 9	41h 50′
b) 7 (15°)	b) 12	41h 50′
9 Verwundung	12	29h
6	7	5h
4	5	17h
4	6	24h
13 Plasmaelimination	17	"
8	8	23h
a) 6 (25°)	a) 17	22h
b) 6 (15°)	b) 7	22h
a) 2	a) 3	23h
b) 7	b) 12	23h
3	6	24h
a) 13 (25°)	a) 15	22h
b) 8 (15°)	b) 12	"
a) 8 (15°)	a) 9	23h
b) 7 (25°)	b) 9	23h etc.

VI. Nicht in allen Fällen bleibt aber diese erhöhte Kernglieder-zahl erhalten, vielmehr werden nach einiger Zeit die Kernglieder wiederum resorbiert, d. h. sie verschmelzen mit den benachbarten Teilen und ihr Volumen verkleinert sich (vgl. folgende Tabelle):

Datum	Kernzahl
11./12. Plasma am Peristom eliminiert	13
12./2.	17
13./2.	15
14./2.	15
15./2.	11
16./2.	11
17./2.	7

Digitized by Google

Datum	Kernzahl
12./2.	3
13./2.	6
16./2.	5
12./2.	a) 13 b) 8
13./2.	a) 15 b) 12
14./2.	a) 14 b) 12
15./2.	a) 13 b) 10
13./2.	a) 8 b) 7
14./2.	a) 9 b) 7
15./2.	a) 9 vergr. b) 9
16./2.	a) 10 b) geteilt 7 + 5
17./2.	a) 8
15./3.	8
17./3.	9
18./3.	8 etc.

Aus diesen Zahlen erhellt, daß der Kern der Protozoen bei der Regeneration zunächst an Masse zunimmt, nach der Wiederherstellung der ursprünglichen Form aber wiederum meistens seine Masse reduziert und sich in eine konstantere, gerade passende Gleichgewichtsrelation zum Protoplasma setzt. Dabei muß man aber nicht an ein Auswandern irgend welcher repräsentativer, individualisierter Gebilde, die die meisten hypermaterialistischen sog. Lebenstheorien annehmen, denken — denn jedes Kernglied besitzt die Fähigkeit, das ganze Kernband und die Körperform zu regenerieren, da müßte nun bei einer größeren Kerngliederzahl die Regeneration rascher und früher vor sich gehen, was unter günstigen Bedingungen durchaus nicht der Fall ist. Auch müßten, da eine geringe Zahl von Kerngliedern sich meist rascher regenerierte, jene korpuskulären Repräsentanten wiederholt sich sehr rasch teilen.

VII. Wir müssen hier noch die Frage erörtern, wie die neuen Kernglieder entstehen. In vielen Fällen wuchs das alte Kernglied nur an und zerteilte sich durch eine einfache Einschnürung, oft aber — und dies war besonders in den Wärmekulturen der Fall — wanderte etwas chromatische Substanz in das helle Verbindungsglied hinein, trieb es etwas auf und bald entstand hier ein kleines Knötchen — eben die erste Anlage eines neuen Kerngliedes (Fig. 4).

Fig. 4.

VIII. Zerschnittene Kernbänder regenerieren selbständig, so daß schließlich Individuen mit zwei Kernkränzen entstehen.

IX. Kernglieder, die eine Zeitlang vom Protoplasma entblößt waren, regenerieren, sofern sie durch die Spannungsgesetze des Protoplasmas in dieses wiederum importiert wurden, gleichmäßig weiter — der Kern scheint also mit dem Protoplasma durch keine feinere Intimstruktur verbunden zu sein und die oben angedeutete Wechselwirkung zwischen Plasma und Kern kann sich sehr wohl bloß auf chemischem Wege abspielen.

X. Doppelmonstra (Fig. 5 u. 6) kann man erhalten, indem man Tiere entweder nur im oberen Teil des Peristoms oder am Hinterende anschneidet. Auch Tiere, die vor der Teilung standen, bei denen es aber noch nicht zur Ausbildung der Trennungsfurche kam, kann man durch passende Manipulationen, z. B. durch einen schief zur Längsachse verlaufenden Schnitt in Tiere mit zwei Hinterenden verwandeln.

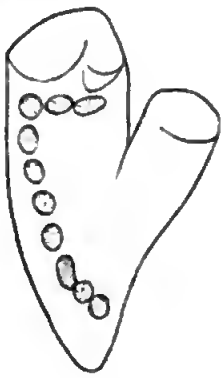

Fig. 5.

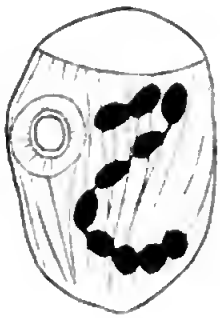

Fig. 6.

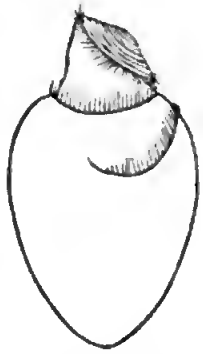

Fig. 7.

Mehrfachbildungen bei Stentor hat Gruber 1885 und Balbiani 1888 beobachtet.

XI. Wurde das Peristom schief angeschnitten und dann das Tier mit Nadeln so bewegt, daß ein Teil gleichsam über die ursprüngliche Ebene hinaufgezerrt wurde, so erhielt man unter Umständen eine Art von Hyperregeneration des Peristoms, das viel länger und schneckenförmig eingedreht war (Fig. 7). An Stelle des verloren gegangenen Teiles trat eine andere Bildung „etwas Ungleichartiges“ auf und wir könnten in einem gewissen Sinne von einer Heteromorphose reden. Bei den Protozoen hat bloß Balbiani (Ann. d. Microgr. IV, 1892) gleichfalls bei Stentor Heteromorphosen durch eine Durchschneidung während der Teilung experimentell erzeugt, — in diesem Falle trat auch am aboralen Pole ein Peristom auf.

XII. Tiere, die seitlich angeschnitten und dann derart verlötet wurden, daß das Hinterende in gleicher Ebene mit dem Peristom

lag (Knickung der Achse), regenerierten doch normal und behielten ihre Polarität bei, indem durch Bewegungen und Kontraktionen der Myophanen das Hinterende gleichsam in seine normale Lage herabgeglitten war.

XIII. Das Peristom wird bei der Regeneration, wie schon Gruber beobachtet hat und was nach ihm mehrfach bestätigt wurde, wie bei der Teilung seitlich angelegt und rückt erst nachträglich hinauf. Durch Zusetzen eines Tropfens $^1/_2$ %iger Kochsalzlösung kann man die Stentoren zu einer eigenartigen vollständigen Abstoßung ihrer Peristomlamellen bringen (Fig. 2), die dann nach 24 Stunden an derselben Stelle regeneriert werden.

XIV. Bei Stentoren, die vor der Teilung stehen, wurde bei den oberen Zellleibstücken die neue Peristomanlage, sofern sie schon weiter ausgebildet war, in Verwendung gebracht oder, sobald sie nur in den ersten Spuren angelegt war, in einigen beobachteten Fällen wiederum resorbiert. Individuen, die zwar noch ein gegliedertes Kernband besaßen, aber gleichwohl schon vor der Teilung sich befanden, bildeten zunächst durch Verschmelzung ihrer Kernglieder den sog. Kernstab aus, der sich später gliederte. Einmal ins Werk gesetzte Vorgänge laufen demnach einfach weiter ab.

XV. In einem Falle gelang es, zwei seitlich angeschnittene, verschiedene Teilstücke zur Verschmelzung zu bringen; nach einer kurzen Excitationsphase, während welcher auch die überragenden Teile zum Teil eingezogen, zum Teil abgeschnürt wurden, nahmen die Tiere die annähernde Gestalt eines Stentor, dem nur das Hinterende fehlte, an; in der Folge gingen sie aber zu Grunde (Fig. 8a, b).

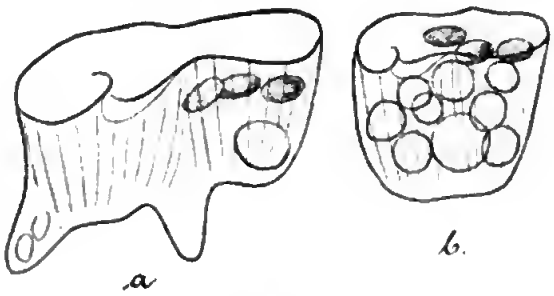

Fig. 8.

Später gelang mir dieses Experiment, das aber in einem gewissen Sinne doch die Möglichkeit einer Entstehung eines Formindividuums aus zwei Individuen auf Grund von sekundären Regulationen wahrscheinlich macht, nicht mehr.

XVI. Wie schon Gruber (Bericht der naturf. Gesellschaft zu

Freiburg 1886) festgestellt hat, kann man die Stentoren mehrfach hinter einander zur Regeneration bringen, wobei der Kern durch beständige Abgabe von Stoffen schließlich so weit verkleinert wird, daß Zwergindividuen entstehen, da auch der Zellleib durch andauernde Plasmaeliminationen eine Verkleinerung erleidet. Diese Verhältnisse beleuchtet am besten der folgende Fall:

Datum	
10./2.	Normaler Stentor mit 12 Kernteilen.
11./2.	In zwei Teile mit je 6 Kernteilen zerschnitten.
12./2.	17 Kernteile (a).
13./2.	Verwundet mit Kernelimination.
14./2.	Reg. 12 Kernteile, verwundet ohne Kernelimination.
15./2.	5 Kernteile geballt, stark angeschwollen, verwundet ohne Kernelimination.
16./2.	9 Kernteile verwundet ohne Kernelimination.
17./2.	11 " " " "
18./2.	9 " " " "
19./2.	3 " " " "
20./2.	3 " " " "
21./2.	2 " " " "
22./2.	Tot.

Der Kern schwoll zwar, wie dies auch bei der Plasmaelimination der Fall ist, immer etwas an, gab aber gleichzeitig Substanzen ab und wurde zur Verkleinerung gezwungen. — Durch diese Betrachtungen und Thatsachen scheint mir das eigenartige Wechselverhältnis zwischen Protoplasma und Kern, das bei den Protozoen eine ganz besondere Rolle spielt, hinreichend geklärt zu sein und uns wird mit Hilfe dieser Beobachtungen auch die folgende Erscheinung erst verständlich gemacht. In einer Reihe von Fällen gelang nämlich die Regeneration von kernlosen Teilstücken. Die Fälle kann man in drei Gruppen einteilen:

I. Wurden die sich teilenden Stentoren schief zur Längsachse so angeschnitten, daß das Kernband, wie aus der Textabbildung (Fig. 9) ersichtlich ist, eliminiert wurde, so gelangte trotzdem von dem unteren Teile ein minutiöser Stentor zur Abschnürung der sogar eine kontraktile Vakuole besaß, die im selben Rhythmus wie die Vakuole des oberen größeren Tieres (3 Minuten) pulsierte. Die Pulsationsfrequenz war also in beiden physiologisch gleichartigen Teilen zunächst gleich und nicht abhängig von der äußeren wasseraufnehmenden Oberfläche.

Dieses Verhältnis dauerte längere Zeit an; denn um 12^h 50′ trennten sich die beiden Teile und um 2^h 30′ war die Pulsationsfrequenz noch gleichartig. Das obere kernlose Teilstück hatte in

einer Vakuole eine anverdaute Vorticelle, deren Kern ohne Einfluß des Stentorkernes um 3 Uhr verklumpt und deren Plasma fast aufgelöst war; später fand ohne Einfluß des Kernes auch die Defäkation statt. Dieser Vorgang wird durch die schon oben auseinandergesetzte Annahme — daß einmal ins Spiel gesetzte Prozesse weiter fortgeführt werden — klar gelegt.

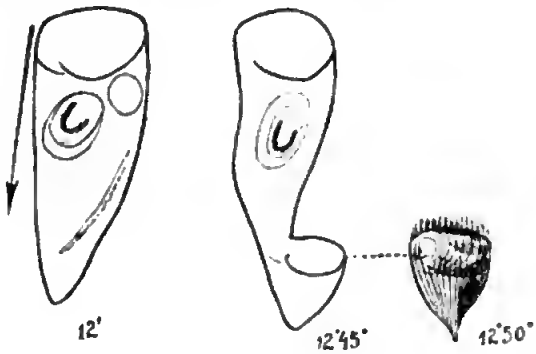

Fig. 9.

II. Wurden die Tiere mehrfach verwundet und zur Regeneration gezwungen, so regenerierten in besonders günstigen Fällen (3) auch die kernlosen Teilstücke, z. B. wurde ein Stentor am 28./1., 29./1., 30./1., 4./1., 5./1. verwundet, am 7./1. erhielt ich ein kernloses Regenerat mit Cytostom, das sechs Zoochlorellen aufnahm und eine kontraktile Vakuole besaß. Ein morphologisch differenzierter Kern war nicht vorhanden, doch wissen wir auf Grund der früher mitgeteilten Beobachtungen, daß bei wiederholter Regeneration Chromatin an das Plasma abgegeben wird und daß der Zellleib mit dieser Substanz gleichsam induziert ist, so daß auf diesem Wege doch eine Regeneration stattfinden kann.

III. In einem Falle regenerierte ein kernloses Teilstück, das einem Stentor aus der Wärmekultur entstammte, sogar zwei nicht vollständige Peristome (Fig. 10); auch hier war kein Kern im morphologischen Sinne entwickelt, doch färbte sich das Plasma mit Boraxkarmin dunkel. Auf Grund der gleich zu Beginn unserer Auseinandersetzungen mitgeteilten Thatsachen besitzt gerade in der Wärme das Plasma eine gewisse Aufnahmefähigkeit für die chromatische Substanz — ein Umstand, der die Entstehung des Doppelmonstrums gleichfalls verständlich macht.

Fig. 10.

Digitized by Google

Leider fehlt uns bis jetzt für eine entsprechende Beurteilung dieser Verhältnisse und eine volle physiologische Auswertung der Thatsachen die richtige Nachweismethode des Kernes bezw. seiner chromatischen Substanzen. Mit Recht betonte Fischer und neuerdings Schaudinn, daß das einzige sichere Kriterium des Zellkernes das morphologische sei. Das Wesen der Färbung ist noch viel zu unklar, um sich darauf verlassen zu können, daß auf chemischen Wege die Chromatine jetzt mit Bestimmtheit nachgewiesen werden. — Die Kernfrage ist in der letzten Zeit gerade auf Grund der neueren Protozoenforschungen in ein neues Stadium getreten. Das Problem der Richtungskörperbildung und Befruchtung erhält von dieser Seite aus eine ganz andere Fassung — im letzteren Sinne ist es nicht einmal notwendig, daß zwei verschiedenen Tieren und so verschiedenen Lebensmilieus entstammende Kerne die geschlechtliche Korrektur besorgen, da bei den Protozoen eine Verschmelzung der Kerne desselben Tieres nach vorhergegangenen Reduktionen beobachtet wurde (Bakterien, Plasmodiophora, Entamoeba coli, Flagellaten: Trichomastix, Trichomonas, Hexamitus, Heteromita, Actinosphaerium, Pyxinia etc.), woraus folgt, daß es bei der „Befruchtung" zunächst nur auf eine Umregulierung des Kernes und eine Erneuerung der Wechselbeziehung zum Protoplasma ankommt. Noch wichtiger vom Standpunkt der oben angeführten Betrachtungen scheint der Nachweis von besonderen chromatischen Substanzen im Protoplasma selbst zu sein (Chromidien Hertwig).

Hertwig gebührt das Verdienst, diese Chromidienfrage in den Vordergrund der neueren Fragestellungen auf dem Gebiete der Protozoenkunde gerückt zu haben. Chromidien und Chromidialnetze wurden in der letzten Zeit mehrfach nachgewiesen (Amoeben, Monothalmien, Heliozoen, Flagellaten etc.). Schaudinn hat dann ihre Bedeutung und Aufgabe bei der geschlechtlichen Funktion enthüllt. Die Chromidien entstammen dem Kern, der manchmal selbst völlig degeneriert. Hertwig (Die Protozoen und die Zelltheorie. Dieses Archiv I. Bd.) geht noch weiter und vertritt die Ansicht, daß das Chromatin aus dem Protoplasma stammt und daß man nur darüber verschiedener Meinung sein könnte, ob das Chromatin vom Plasma selbst geliefert wird, oder ob es der Kern aus anderen ihm vom Plasma beigestellten Substanzen erzeugt, und acceptiert schließlich die Ansicht, daß das Chromatin im Zellleib entsteht, wodurch aber nebst den oben angeführten Momenten der bis jetzt so scharf betonte Unterschied zwischen Kern und Protoplasma fallen und die Lehre von einem Primat des Kernes im Zellleben eine wesent-

liche Einschränkung erfahren würde. In diesem Sinne lauten die Ergebnisse der morphologischen Forschung und zu ihnen gesellt sich hier ein allerdings etwas fragmentarisch geratener Versuch, diese Verhältnisse physiologisch zu begründen.

Zum Schlusse seien hier einige Bemerkungen über die kernlosen Teilstücke gestattet. Wie schon Verworn nachgewiesen hat, bewegen sich auf Reize kernlose Teilstücke nach Überwindung eines Excitationsstadiums in derselben Weise wie das unverletzte Tier. Später treten in ihnen große Vakuolen sowie eigenartige Körnchen, die wohl Degenerationsprodukte sind, auf. Die Vakuole der normalen Tiere pulsiert nach meinen Beobachtungen in 3—3′ 30″, die Vakuole der kernlosen Teile pulsierte nach der Verwundung in 2′ 30″, die Entleerungsphase dauerte manchmal 4″. 2,30 Stunden nach der Operation entleerte sich die Vakuole in 1′ 30″—2′, 17 Stunden nach der Verwundung in 3′ 40″. Manche kernlosen Teilstücke gaben die später angenommene Tropfenform wieder auf, wurden birnförmig, klebten sich mit dem Hinterende, das manchmal zu einem langen visciden Faden ausgezogen wurde, fest und in ihnen tauchten zwei Vakuolen auf, von denen die eine dem zuführenden Kanal vermutlich entsprach. Über die Lebensdauer der kernlosen Teilstücke wurden schon oben die diesbezüglichen Daten mitgeteilt.

Digitized by Google

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Protistenkunde

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: 3_1904

Autor(en)/Author(s): Prowazek Stanislaus von

Artikel/Article: Beitrag zur Kenntnis der Regeneration und Biologie der Protozoen. 44-59