

# Über die Conjugation von *Bütschlia parva*.

Von

Prof. V. Dogiel

(Leningrad, Universität, Zootomisches Institut.)

(Hierzu 25 Textfiguren.)

---

Unsere Kenntnis der Geschlechtsvorgänge bei den im Darmkanal von Huftieren parasitierenden Holotrichen bleibt bis jetzt noch außerordentlich dürftig. Es sind mir nur zwei diesbezügliche Angaben bekannt. Erstens gibt GASSOWSKY (1918) in seiner Arbeit über die Infusorien des Pferdedarmes an, daß er dreimal conjugierende Pärchen von *Bütschlia parva* beobachtet hat. Zweitens habe ich selbst, zusammen mit Frau Dr. J. FEDOROWA im Jahre 1926 einige kurze Angaben über die Conjugation von *Isotricha* (*Dasytricha*) *ruminantium* geliefert. In unserer Schrift sind die während der ersten Hälfte des Geschlechtsprozesses sich abspielenden Vorgänge besprochen. Es wird von uns bewiesen, daß *Isotricha* ganz sicher zwei verschiedene Teilungsmodi besitzt: einen gewöhnlichen und einen progamen Teilungsmodus. Die gewöhnliche Teilung wird durch die kleinen Dimensionen der Micronuclei, sowie durch deren weite Auseinanderweichung gekennzeichnet. Während der progamen Teilung blähen sich die Mi sehr stark auf, weichen aber niemals so weit voneinander wie bei den gewöhnlichen Teilungen. Die progame Teilung führt zur Ausbildung von zwei Präconjuganten, deren Mi in einer gewissen Entfernung von Ma sich befindet. Die Conjugation von *Isotricha* erfolgt durch Verklebung mit aboralen Polen, welche bei dieser Gattung ebenso physiologisch wie morphologisch als vordere Körperenden zu deuten sind. Beide Conjuganten bilden

einen Winkel von  $45^{\circ}$ . Es ist uns bei Conjuganten nur die erste Micronucleusteilung zu sehen gelungen. Es werden dabei zwei Kerne gebildet, welche sich sogleich zu einer neuen Teilung anschicken und etwa tonnenförmige Spindeln bilden. Weitere Vorgänge sind uns unbekannt geblieben.

Gerade aber bei den Ungulaten-Holotrichen bietet die Erforschung der Conjugation ein bedeutendes Interesse, indem es deren Vergleich mit den zurzeit gut bekannten Geschlechtsvorgängen bei Ophryoscoleciden durchzuführen sehr wünschenswert ist. Die Anfangsstadien der Conjugation bei *Isotricha* zeigen eine große Ähnlichkeit mit dem, was bei Ophryoscoleciden und Cycloposthiiden beobachtet wird (zwei Typen von Teilungen usw.). Wenn auch die übrigen Stufen der Geschlechtsprozesse dieselbe Ähnlichkeit zutage bringen würden, so könnte man behaupten, daß die Konvergenzen zwischen so weit voneinander stehenden Gruppen, wie Holotricha und Oligotricha, durch das gleiche Medium und die gleiche Lebensweise hervorgerufen worden sind.

Leider begegnet man bei Wiederkäuer-Holotrichen conjugierende Tiere nur außerordentlich selten. Darum war ich besonders zufrieden, als ich in zwei Infusorienproben, welche aus dem Kamel-magen stammten, eine gewisse obwohl geringe Anzahl von *Bütschlia*-Pärchen bemerkte. Die Kamele wurden in Baku geschlachtet.

Obwohl das von mir erhaltene Material nicht genügend groß und auch nicht besonders gut konserviert (Formol 4 %) war, so konnte man doch daran manche interessante Stadien der Conjugation beobachten.

Die Kamele (*Camelus dromedarius*) von Baku beherbergen die typische Form von *Bütschlia parva*. Neutrale Tiere dieser Art besitzen folgende Struktur (Fig. 1). Der Körper ist regelmäßig oval, mit etwas abgestutztem vorderen Pol. An dem letzteren befindet sich der Mund, welcher zu einem kurzen, trichterförmigen Schlund führt. Der Mund ist von einem dichten Kranz von ziemlich langen Wimpern umgeben, während am übrigen Körper die Cilien an meinem Material nicht zu sehen waren. Am hinteren Körperende ist ziemlich oft eine leichte Vertiefung — Analgrube — bemerkbar. Die einzige

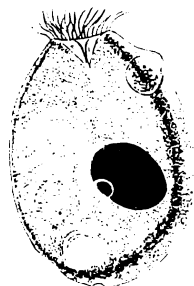


Fig. 1<sup>1)</sup>.  
Neutrales Exemplar von  
*Bütschlia*.

<sup>1)</sup> Sämtliche Figuren sind mit ABBE'schen Zeichenapparat bei der Vergrößerung ZEISS Ocul. 4 Obj. Hom. Imm. 2 mm gezeichnet worden.

kontraktile Vakuole liegt unweit vom hinteren Körperpol. Außerdem gibt es noch eine, für *Bütschlia* charakteristische, „Konkrementenvakuole“, die unmittelbar hinter dem Munde, also am vorderen Ende des Tieres, gelagert ist. Der Ma besitzt eine regelmäßig ovale, manchmal beinahe runde Gestalt und ist von einem ihm dicht anliegenden Mi begleitet. Der Kern hat im Körper keine konstante Lage. Am häufigsten befindet er sich in der Mitte des Körpers, aber etwas exzentrisch. Länge  $34\ \mu$  ( $28\text{--}42\ \mu$ ), Breite  $22\ \mu$  ( $19\text{--}33\ \mu$ ).

In beiden von mir untersuchten Populationen befanden sich, nebst Conjuganten, auch sehr zahlreiche Teilungsstadien von *Bütschlia*. Dabei konnte man sehr leicht sich davon überzeugen, daß *Bütschlia* zwei verschiedene, besonders auf den späten Teilungsstadien scharf unterscheidbare Teilungsmodi besitzt.

Die gewöhnliche agame Vermehrung vollzieht sich in folgender Weise. Der Ma verlängert sich allmählich und nimmt eine wurstförmige Gestalt an. Während dieser ganzen Zeit bleiben die beiden Enden des Ma stumpf und regelmäßig abgerundet (Fig. 2). Anfangs ist der Ma ziemlich kurz und seiner ganzen Länge nach von demselben Durchmesser, später verlängert sich die Wurst ganz bedeutend und erhält in ihrer Mitte eine Einschnürung: somit entsteht das für die meisten Infusorien eigene hantelförmige Stadium der Ma-Teilung. Die Einschnürung wird immer deutlicher ausgeprägt, und dementsprechend verdicken sich die beiden Pole des Ma birnenförmig. Nach der vollkommenen Durchschnürung des Ma erhalten die Tochterkerne die Gestalt von zwei massiven, mit ihren Handhaben aneinander gewandten Keulen.

Unterdessen beginnt auch der Körper des Tieres sich zu teilen. Am Äquator des Infusors entsteht eine zirkuläre Furche, an der ein Wimperkranz sich entwickelt: es sind die adoralen Wimpern des hinteren Tochtertieres (Fig. 2, 3). Unmittelbar hinter dem Äquator differenziert sich eine Konkrementenvakuole, während vor der Furche eine kontraktile Vakuole zum Vorschein kommt. Manchmal sind die beiden Vakuolen bereits vor der Ausbildung der zirkulären Furche zu bemerken. Später wird die zirkuläre Einschnürung immer deutlicher, bis zwischen dem vorderen und dem hinteren Tochtertier nur eine enge Plasmabrücke zurückbleibt; auch diese letztere wird dann durchschnürt, und beide Individuen gehen auseinander.

Wenden wir uns aber jetzt zum Ma zurück. Bei der Durchschnürung des Körpers bleibt die Verbindungsbrücke zwischen den

Tochterkernen nicht streng longitudinal, sondern wird gegen eine Seitenwand des Tieres etwas verdrängt. Infolgedessen sind nach der vollkommenen Durchschnürung des Ma die dünnen Keulenenden beider Kerne nicht gerade, sondern etwas schief nach hinten bzw. nach vorn gerichtet (Fig. 4). Noch später, aber noch vor dem Lostrennen beider Tochtertiere voneinander, erleiden deren keulenartige Kerne eine höchst eigentümliche Lageveränderung. In dem vorderen Tier behält der Ma seine frühere Lage, in dem hinteren

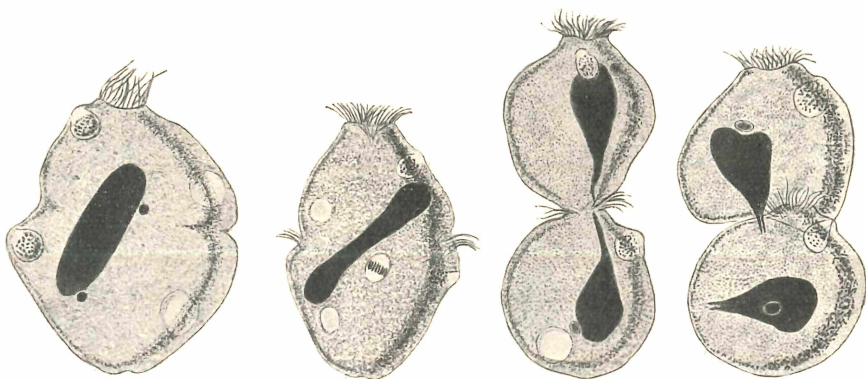


Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 2. Gewöhnliche Teilung; Ma im Anfangsstadium der Teilung; Mi bereits geteilt.

Fig. 3. Ziemlich weit vorgeschrittenes Stadium der gewöhnlichen Teilung.

Fig. 4. Spätes Stadium der gewöhnlichen Teilung: beide Tiere nur durch eine schmale Plasmabrücke miteinander verbunden.

Fig. 5. Noch späteres Stadium der gewöhnlichen Teilung; Lageveränderung des Ma im hinteren Tochterindividuum.

aber biegt sich der anfangs nach vorn gerichtete Macronucleusschwanz immer mehr seitwärts, bis der ganze keulenförmige Ma perpendicular zur Längsachse des Tieres zu liegen kommt (Fig. 5). Dieser Prozeß ist aber damit noch nicht abgeschlossen, denn der „Macronucleusschwanz“ biegt sich immer weiter nach hinten, der „Macronucleuskopf“ aber nach vorn um, so daß zuletzt der Ma des hinteren Tieres ganz dieselbe Lage wie der Kern des vorderen einnimmt. D. h. die Kerne sind in beiden Tieren mit ihren aufgeschwollenen Enden nach vorn, mit ihren schwanzartigen Durchschnürungsenden aber nach hinten gerichtet. Erst nach diesem Stadium trennen sich die Tochtertiere voneinander (Fig. 6).

Demnach sieht es so aus, als ob der Ma von *Bütschlia* eine



heteropolare Struktur besäße, wobei der eine Pol stets nach vorn gerichtet sein soll.

Das Verhalten der Mi während der gewöhnlichen Teilung ist dadurch charakterisiert, daß seine Teilsprößlinge im engen Kontakt mit dem Ma verharren. Außerdem bleiben die Dimensionen der Tochtermicronuclei stets verhältnismäßig gering. Auf späten Teilungsstadien erscheint jeder Mi dem angeschwollenen Pol des entsprechenden Ma eng angeschmiegt. Dabei nimmt er nicht eine streng polare Lage ein, sondern ist dem aufgetriebenen Macronucleusende von der Seite angeklebt. Oft sieht man an der Berührungsstelle des Mi und Ma eine leichte Einbuchtung an der Oberfläche des letzteren.

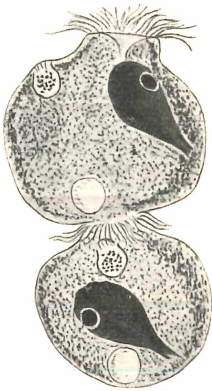


Fig. 6.

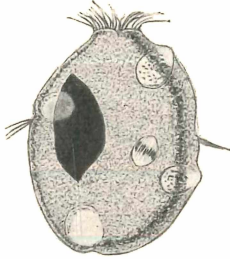


Fig. 7.

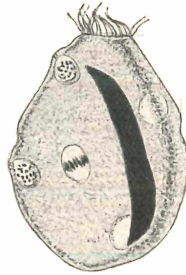


Fig. 8.

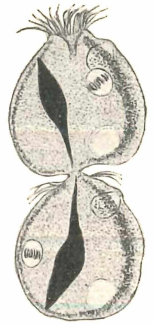


Fig. 9.

Fig. 6. Letztes Stadium der gewöhnlichen Teilung; der Ma des hinteren Tieres hat sich mit seiner Teilungsfläche vollkommen nach hinten umgekehrt.

Fig. 7. Anfangsstadium der progamen Teilung.

Fig. 8. Späteres Stadium der progamen Teilung; beide Extremitäten des Ma deutlich zugespitzt.

Fig. 9. Spätes Teilungsstadium der progamen Teilung; die Ma sind in beiden Tieren spindelförmig geworden.

Als Endresultat von gewöhnlichen Teilungen entstehen stets neutrale Individuen.

Eine andere Teilungsart entspricht, ihren caryologischen Eigentümlichkeiten nach, der progamen Teilung von Ophryoscolecidae, Cycloposthiidae und *Isotricha*. Nur während der Anfangsstadien der progamen Teilung besitzt der Ma dieselbe wurstförmige Gestalt, wie bei gewöhnlicher Teilung. Später werden bei dem wurstförmigen Ma die beiden entgegengesetzten Pole immer mehr und mehr zugespitzt (Fig. 7, 8). Diese Endspitzen werden nicht nur während des ganzen Teilungsprozesses erhalten, sondern verlängern sich noch

mehr während der äquatorialen Durchschnürung des Ma, so daß die Teilungsfigur ein ganz eigentümliches Aussehen aufweist. Infolgedessen besitzen die beiden Tochterkerne unmittelbar nach ihrer Abschnürung voneinander die Gestalt von zwei an beiden Enden stark zugespitzten Spindeln, welche in einer geraden Linie hintereinander gelagert sind (Fig. 9). Außerdem wird bei solchen Teilungen vom hinteren Tochterkern niemals jene merkwürdige Lageveränderung ausgeführt, welche während der gewöhnlichen Teilung stattfindet. Auch der Mi verhält sich anders, als während der agamen Teilungen. Vom Anfang an wird er unabhängig vom Ma, welche Unabhängigkeit bis zum Ende des Teilungsprozesses fort dauert. Dabei sind die großen Dimensionen des progame sich teilenden Mi zu notieren. Er bläht sich auf, wird von Kernfarben nur blaß gefärbt und behält dieselben Eigenschaften auch nach seiner Teilung in zwei Tochtermicronuclei. Diese letzteren bleiben von den Polen des sich teilenden Macronucleus vollkommen unabhängig. Manchmal habe ich sogar beobachtet, daß die Teilungsachse des Mi zu der des Ma unter einem geraden Winkel sich befand.

Die progame Teilung führt zur Ausbildung von zwei Präconjuganten. Bei *Bütschlia* ist es bedeutend schwieriger als bei Ophryoscoleciden und Cycloposthiiden, die Präconjuganten von den übrigen Gliedern der Population zu unterscheiden. Im allgemeinen kann man sagen, daß die Präconjuganten etwas kleiner als die meisten neutralen Tiere sind, was auch für viele andere Infusorien der Fall ist. Die Bewimperung, die kontraktile Vakuole, sowie die Konkrementenvakuole sind von gewöhnlicher Beschaffenheit. Der Ma der Präconjuganten rundet sich zu einer regelmäßigen Kugel ab, worin er vom ovalen Ma der neutralen Tiere sich unterscheidet (Fig. 10). Der Mi ist groß und liegt abseits vom Ma. Am leichtesten ist es, die Präconjuganten mit manchen Exconjuganten, bei welchen eine runde Placenta und ein noch nicht vollkommen ausgebildeter Mi vorhanden ist, zu verwechseln. Der Hauptunterschied zwischen diesen zwei Individuensorten besteht darin, daß die Placenta der Exconjuganten viel heller als der Ma der Präconjuganten von den Kernfarbstoffen tingiert wird.



Fig. 10.

Ein Präconjugant: Ma rund, Mi abseits vom Ma gelegen.

In meinem ganzen Material waren nur etwa 50 conjugierende Pärchen vorhanden, so daß meine Angaben über die Kernverände-

rungen, welche während der Conjugation stattfinden, leider sehr fragmentar sind.

Die Conjuganten von *Bütschlia* haften mit ihren oralen Enden aneinander, wobei die Längsachsen beider Tiere eine einheitliche gerade Linie bilden („end to end“-Lage). An der Grenze beider Individuen befindet sich eine leichte Einschnürung, welche bei manchen Pärchen aber fehlen kann. Der Schlund ist bei Conjuganten nicht zu sehen. Entweder wird er zeitweilig reduziert oder während der Paarung etwas vorgestülpt und zur Anheftungsfläche an eben-solche Fläche des Partner geworden. Wenn wir die Fläche, in welcher Mund, Konkrementenvakuole und Analgrube liegen, ganz willkürlich als Sagittalebene bezeichnen, so brauchen nicht die Sagittalebenen beider Conjuganten zu koinzidieren, sondern liegen unter einem beliebigen Winkel zueinander.

Sehr charakteristisch ist die Form und die Lage des Ma (Fig. 11). Der regelmäßig sphärische Ma befindet sich stets in der hinteren Hälfte des Conjuganten, so daß in dieser Weise die beiden Ma an den entgegengesetzten Enden der von beiden Partnern gebildeten biskuitförmigen Figur zu liegen kommen. Während der Anfangs-stadien der Conjugation besitzt der Ma seine normale feinkörnige Struktur, später wird er mehr homogen, fängt an sich zu vakuolisieren und zerfällt noch vor der Trennung der Conjuganten in kleine Trümmer und Körner.

Von den Micronucleusveränderungen habe ich leider nur wenig zu sagen. Erst sieht man irgendwo unweit vom Ma eine typische tonnenförmige Spindel (Fig. 11). In anderen Conjuganten ist es mir gelungen, zwei derartige Spindeln zu bemerken. Endlich besitze ich mehrere Pärchen, in welchen die Partner je drei Mi besitzen. Der eine von diesen Mi ist spindelförmig, während die beiden übrigen etwas geschrumpft erscheinen und sich sehr dunkel tingieren lassen, was als ein sicheres Zeichen von begonnener Degeneration gelten darf. Ein einziges Mal sah ich endlich ein Pärchen, bei welchem die Macronuclei bereits in Trümmer zerfallen waren; von den Mi dieser Pärchen war leider nichts zu bemerken (Fig. 12).

Die erhaltenen Resultate sind so dürftig, daß sie keine weitere Besprechung verdienen.

Exconjugationsperiode. Viel eingehender konnte ich die Rekonstruktion des Kernapparates studieren, weil mir ein reiches Material an Exconjuganten vorlag.

Als frühestes Exconjugationsstadium betrachte ich solche Individuen, welche noch von der Größe der Conjuganten sind und eine

einzigste kleine, aber verhältnismäßig stark färbbare Kernspindel (= Syncaryonspindel) besitzen. Das Plasma der Exconjuganten ist sehr hell, homogen und durchsichtig.

Ferner beobachtete ich öfters Individuen, deren Kernapparat aus einer blassen, kugelfunden Placenta und einem ihr anliegenden, aber noch etwas ausgestreckten, spindelförmigen Mi bestand (Fig. 13, 14). Indem solche Exconjuganten in ihrer Größe von den früher beschriebenen sich nur wenig unterschieden, stellen sie das nächste Stadium der Kernrekonstruktion dar. Augenscheinlich vermag *Bütschlia* seinen Kernapparat in derselben einfachen Weise, wie die Ophryoscolecidae zu rekonstruieren: das Syncaryon des

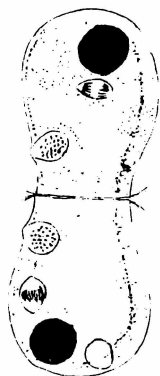


Fig. 11.

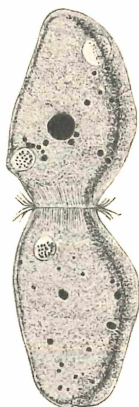


Fig. 12.

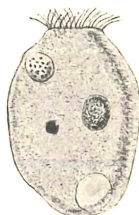


Fig. 13.



Fig. 14.

Fig. 11. Frühes Conjugationsstadium; beide Tiere mit je einem aufgeblähten Mi.

Fig. 12. Spätes Conjugationsstadium; Ma in kleine Bruchstücke zerfallen; Mi leider nicht zu sehen.

Fig. 13. Junger Exconjugant mit Mi und schwach färbbarer Placenta. Mi liegt noch ziemlich weit vom Ma.

Fig. 14. Junger Exconjugant; Mi hat sich bereits der Placenta genähert.

Exconjuganten teilt sich einfach in eine Micronucleus- und Macronucleusanlage. Weitere Kerndifferenzierung besteht darin, daß die Placenta chromatinreicher wird und eine länglich-ovale Form annimmt, der Mi aber eng an den Ma sich anschmiegt.

Außer dem soeben beschriebenen gibt es bei *Bütschlia* auch andere Wege der Kernrekonstruktion. Eine derartige Variabilität des Rekonstruktionsprozesses ist bereits bei mehreren Infusorienarten konstatiert worden, wobei gewöhnlich neben dem sozusagen „normalen“ Modus noch ein oder zwei andere, seltenere Varianten existieren. Es sei hier nur an Nicollellidae, an manche Fälle bei *Paramaecium caudatum* usw. zu erinnern. Bei *Bütschlia* sind die Rekonstruktionsvarianten ganz besonders interessant.

Erstens habe ich sehr oft nebst gewöhnlichen Exconjuganten auch folgende Individuen angetroffen. Es waren Tiere von bedeutender Größe mit sehr schwach färbbarem Kernapparat — charakteristisches Kennzeichen der frühen Exconjugationsstadien. Doch konnte ich bei einer ganzen Reihe von Exemplaren die Anwesenheit von einer einzigen Kernspindel, welche nur als Syncaryonspindel gedeutet werden kann, konstatieren. Besonders wichtig war es aber, daß der plasmatische Körper solcher Tiere ganz deutliche Teilungsmerkmale aufwies (Fig. 15). Viele davon besaßen bereits zwei kontraktile und zwei Konkrementenvakuolen, sowohl als einen äquatorialen Cilienkranz. Demnach war bei ihnen der Teilungsprozeß schon weit vorgeschritten. Indem gar keine Spuren von Ma oder von einer Placenta vorhanden waren, können die soeben beschriebenen Tiere nur als frühe Exconjuganten, bei denen das Syncaryon sich noch nicht in einen Mi und in einen Ma differenziert hat, gedeutet werden: die Tiere erleiden die erste Syncaryonteilung. Indem aber bei sämtlichen übrigen Infusorien die erste Teilung des Exconjuganten erst nach der Differenzierung des Syncaryons in einen Mi und einen bzw. mehrere Ma (oder Placenten) erfolgen kann, treten die Bütschlien noch im synkarialen Zustand die erste Teilung des Plasmakörpers an. Ich kann nicht mit voller Sicherheit behaupten, daß die eben geschilderte Teilung bis zu Ende durchgeführt wird, weil ich die letzten Teilungsstadien nicht beobachten konnte. Bei einem Exemplar habe ich aber gesehen, daß der Kern sich bereits in zwei Spindeln geteilt hat, was zu einer nachfolgenden Plasmateilung führen dürfte.

Alles in allem stellt *Bütschlia parva* eine Spezies dar, bei welcher die erste metagame Teilung oder wenigstens ein Anlauf zu der letzteren noch vor der Differenzierung des Syncaryons in Mi und Ma stattfindet. Demgemäß erscheint hier die erste metagame Teilung dem Conjugationszustand der Tiere mehr als bei den übrigen Ciliaten genähert zu sein. Wenn aber unsere Beobachtungen über die Art der ersten metagamen Teilung durch Nachuntersuchungen neue Stütze erhalten werden, so kommt das folgende interessante Resultat zum Vorschein.

Während eines gewissen Teiles ihres Lebenscyclus besitzt *Bütschlia* nur einen einzigen Kern (Syncaryon), wie alle übrigen Gruppen der Protozoen (Infusorien ausgeschlossen). Bei den übrigen Infusorien ist diese einkernige Periode nur sehr kurz und vorübergehend (Exconjuganten vor der Teilung des Syncaryons), wogegen



bei *Bütschlia* sie viel länger ist und auch auf einen Teil der agamen Vermehrung (erste metagame Teilung) sich hinausstreckt.

Eine andere Rekonstruktionsart der Exconjuganten wird von einer Verdoppelung ihres Kernapparates begleitet. In beiden von mir untersuchten Populationen begegnete ich ziemlich zahlreichen Exemplaren, bei denen der Kernapparat aus zwei oder vier Ma nebst einem oder seltener zwei Mi bestand (Fig. 16, 17). Die Ma waren von regelmäßig runder Gestalt und oft sehr blaß gefärbt, was darauf hinweist, daß sie sich noch im Placentazustande befanden. Bei

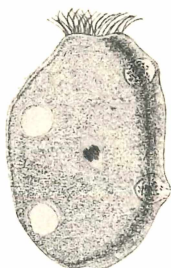


Fig. 15 a.

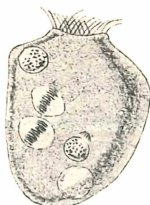


Fig. 15 b.

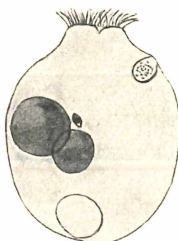


Fig. 16.

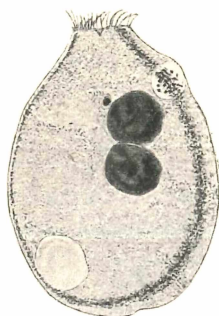


Fig. 17.

Fig. 15 a. Ein noch vor der Ausbildung von Mi und Ma sich teilender Exconjugant; das Syncaryon hat eine Teilungsspindel gebildet.

Fig. 15 b. Dasselbe; das Syncaryon hat zwei Teilungsspindeln ausgebildet.

Fig. 16. Ein Exconjugant mit einem Mi und zwei ungleich großen Placenten.

Fig. 17. Ein Exconjugant mit zwei gleich großen Placenten und einem Mi.

Fig. 18. Ein Exconjugant mit vier Placenten und einem Mi.

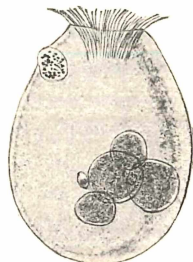


Fig. 18.

zweikernigen Exemplaren war oft der eine Ma bedeutend größer als der andere. Desgleichen konnte man bei vierkernigen Individuen in vielen Fällen eine paarweise Anordnung der Ma notieren: je ein Paar größerer und kleinerer Macronuclei (Fig. 18). Die Art der Entstehung von solchen Formen ist noch nicht vollkommen aufgeklärt. Am ehesten kann man an überzählige Syncaryonteilungen denken. Anstatt sich einfach in einen Mi und einen Ma zu teilen, wiederholt das Syncaryon seine Teilung mehrere Male, bis eine doppelte oder sogar vierfache Kerngarnitur entsteht. Die überzähligen Mi gehen dabei zugrunde, wie es während der metagamen Periode bei vielen Infusorien der Fall ist, während die Ma erhalten

bleiben. Am meisten dürften die beschriebenen Verhältnisse an manche von CHATTON et PÉRARD (1921) bei Nicollellidae notierte Anomalien erinnern. Nur bilden sich in den Exconjuganten der Nicollellidae normalerweise zwei Macronucleusanlagen, welche später zu einem einzigen definitiven Ma verschmelzen. Bei manchen Exemplaren von *Collinella* aber finden die französischen Forscher drei bis vier Macronucleusanlagen, welche durch wiederholte Teilung des Syncaryons entstanden sind.

Es ist aber nicht zu leugnen, daß die mit zwei bzw. 4 Placenten versehenen Bütschlien, auch als Resultat einer lange andauernden Gonomerie gedeutet werden können. Bei *Cycloposthium bipalmatum* habe ich nämlich im Jahre 1925 beschrieben, daß bei einem gewissen Prozentsatz von Exconjuganten die beiden Pronuclei ohne sich zu vereinigen ihre Selbständigkeit behalten, sich teilen und Mi- und Ma-Anlagen ausbilden. Bei *Cycloposthium* sind verschiedene Phasen dieses Vorganges sehr gut zu verfolgen. Indem aber bei *Bütschlia* etwaige auf eine Gonomerie hinweisende Tatsachen fehlen, die Gonomerie aber bei den Infusorien nur sehr selten vorkommt, so glaube ich, daß wir es in unserem Falle mit überzähligen Syncaryonteilungen zu tun haben.

Jedenfalls ist die Bildung der soeben diskutierten Exemplare mit Conjugation verknüpft, worauf der placentäre Charakter ihrer Macronuclei sicher hindeutet.

Das weitere Schicksal von mehrkernigen Individuen wird durch eine lange und kontinuierliche Präparatenserie illustriert. Dabei eröffnen sich den anormalen, „plurivalenten“ Exconjuganten mehrere verschiedene Wege der Kernrekonstruktion. 1. Das Tier beginnt sich zu teilen noch vor der Umwandlung der Placenten in vollkommen differenzierte Macronuclei. In solchen Fällen teilt sich der Mi, während die beiden Placenten einfach unter die Tochtertiere verteilt werden (Fig. 19). Als späteres Stadium des auf der Fig. 19 abgebildeten Individuums entstehen zwei mit normalem Kernapparat versehene Tiere. Ich habe mehrere ähnliche Teilungsstadien von *Bütschlia* gesehen. Es ist der Rekonstruktionsmodus, welcher so oft bei verschiedenen anderen Infusorien (z. B. *Paramaecium*) angetroffen wird. In derselben Weise teilen sich auch die mit vier Placenten versehenen Tiere, was aus solchen Exemplaren, die zwei verschieden große Placenten besitzen, zu erschließen ist. Es sind augenscheinlich Teilprodukte von vierplacentigen Individuen. 2. Das Infusor beginnt die erste metagame Teilung erst nach der Umwandlung der Placenten in Macronuclei. Solche Tiere verhalten sich ganz anders,

als die im vorigen Paragraphen beschriebenen. Unter anderen Stadien begegnete ich zwar selten in beiden von mir untersuchten Populationen Exemplaren, die, im übrigen ganz normal gebaut, einen doppelten bereits vollkommen ausgebildeten Ma besaßen. Jeder Ma besaß eine längliche Gestalt, wobei gewöhnlich beide Kerne dicht aneinander geschmiegt lagen (Fig. 20). Entweder war die Berührungsebene ganz flach, oder griffen die Kerne mit ihren Enden bogenartig übereinander. An einem der Macronuclei konnte man eine leichte Einkerbung beobachten, in welcher ein ovaler Mi sich befand. Nur in einem Falle sah ich die beiden Ma weit voneinander entfernt und mit je einem Mi versehen (Fig. 21).

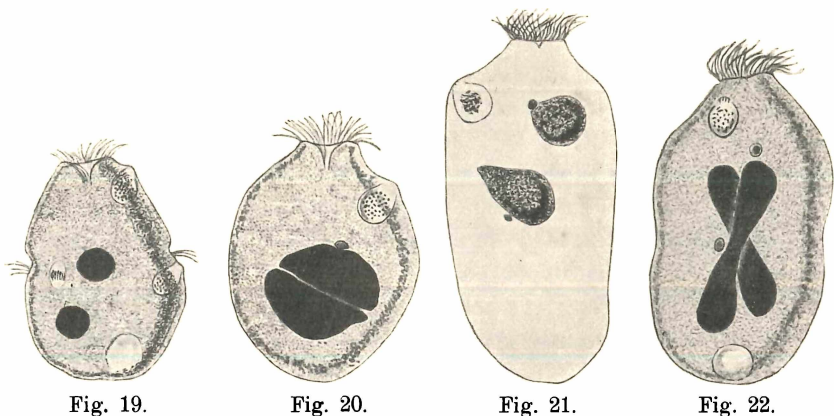


Fig. 19.

Fig. 20.

Fig. 21.

Fig. 22.

Fig. 19. Ein sich teilender Exconjugant mit zwei Placenten.

Fig. 20. Ein Individuum mit doppeltem Ma.

Fig. 21. Ein abnormes Individuum mit je zwei Mi und Ma.

Fig. 22. Anfangsstadium der Teilung eines mit einem doppelten Ma versehenen Exemplars.

Die soeben geschilderten Individuen sind ohne jeden Zweifel auf Kosten der mit zwei Placenten versehenen Exconjuganten entstanden. Bei mehreren Infusorienarten verschmelzen die aus den Placenten hervorgegangene Macronuclei miteinander um einen einzigen aber komplexen Ma zu bilden. Wir finden es bei *Isotricha*, bei *Nicollellidae* u. a. Vielleicht findet manchmal auch bei *Bütschlia* eine derartige Verschmelzung statt. Die enge Nachbarschaft beider Ma, sowie manche Individuen mit zweilappigem Ma lassen darauf warten. Doch bildet die Ma-Verschmelzung bei mehrkernigen Bütschlien keine Regel.

Denn ziemlich oft habe ich Tiere beobachtet, welche noch mit doppeltem Ma versehen, bereits auf späten Teilungsstadien sich be-



fanden. Der Kernapparat bleibt noch bis zum ziemlich späten Teilungsstadium ungeteilt. Endlich aber teilen sich beide Ma ganz synchron, indem jeder eine typische hantelförmige Figur bildet (Fig. 22, 23). Beide Teilungshanteln liegen einander parallel. Der Mi teilt sich auch in der für die vegetative Teilung charakteristischen Weise; er ist den entgegengesetzten Polen des einen Ma angeschmiegt, während der andere Ma ohne jeden Zusammenhang mit dem sich teilenden Mi bleibt. Bei Nicollellidae haben CHATTON et PÉCARD darauf hingewiesen, daß die an den entgegengesetzten Polen des ausgestreckten Ma sich befindenden Tochtermicronuclei während der Teilung auf den Ma eine sozusagen auseinanderstemmende Wirkung ausüben können und demgemäß die Teilung des Großkernes erleichtern. Unsere soeben erwähnten Angaben zeigen, daß auch bei solchen Infusorien, wo die Tochtermicronuclei während der Teilung eine polare Lage einnehmen, der Ma auch ohne Mitwirkung des Mi sich zu teilen vermag. Wie man aus den beigegebenen Abbildungen sieht, habe ich die Teilung von mehrkernigen Bütschlien bis in so späte Stadien verfolgt, daß der endliche Erfolg derartiger Teilungen unzweifelhaft erscheint. In dieser Weise entstehen aus doppelkernigen Tieren weitere doppelkernige Individuen.

Es sei noch eine weitere interessante Eigentümlichkeit notiert, die bei manchen mit doppeltem Ma versehenen Exemplaren vorkommt. Ich habe vier Exemplare von *Bütschlia* angetroffen, die nicht nur einen doppelten Ma, sondern fast alle übrigen Organoide in doppelter Anzahl besaßen. Diese vier Exemplare waren größer als die normalen (Fig. 24, 25); ihr Körper war stark in die Länge gezogen und an beiden Extremitäten mit je einem Mund und Pharynx versehen. In der Nähe von beiden Körperpolen befanden sich zwei Konkrementenvakuolen. An beiden Seiten der Äquatorialebene waren zwei kontraktile Vakuolen zu beobachten. Daneben, d. h. am Äquator des Tieres, lagen endlich 2—3 Kotvakuolen; ob in der Nähe derselben Analöffnungen vorhanden waren, kann ich mit Sicherheit nicht behaupten. Beide Ma waren dicht aneinandergedrängt und von einem einzigen Mi begleitet. Es ist interessant, daß der Kernapparat nicht in der Mitte des Körpers, sondern dessen einem Pole genähert lag. Man sieht, daß die beschriebenen vier Individuen vollkommene Doppeltiere darstellen, mit der Ausnahme des Mi, welcher einzeln bleibt.

Die Frage über die Entstehungsweise derartiger Doppelindividuen ist weit von der endgültigen Lösung. Es ist aber zu betonen, daß

sie nicht ohne weiteres als Resultat einer einfachen Teilungshemmung betrachtet werden können. Falls es so wäre, dann müßten der zweite Mund und die zweite Konkrementenvakuole am Äquator des Doppeltieres sich befinden, während die zweite kontraktile Vakuole an seinem hinteren Pole zu suchen wäre. Auch wäre am Äquator des Tieres eine, wenn auch seichte, zirkuläre Rinne zu erwarten. Die Lage des Kernapparates scheint auch gegen eine Teilungshemmung zu sprechen, weil in dem letzteren Falle die Kerne eher am Äquator des Tieres als an einem seiner Pole liegen würden.

Man könnte noch daran denken, daß die Doppeltiere als Folge einer Copulation von zwei Bütschlien (ähnlich den von CALKINS bei

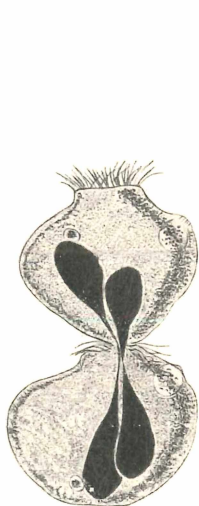


Fig. 23.

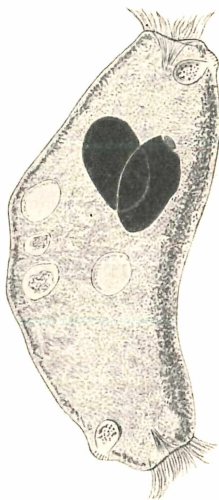


Fig. 24.

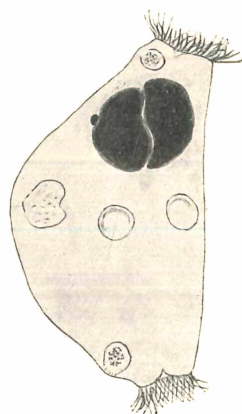


Fig. 25.

Fig. 23. Endstadium der Teilung eines mit einem doppelten Ma versehenen Exemplars.

Fig. 24. Ein abnormes Doppeltier von *Bütschlia*.

Fig. 25. Ein anderes abnormes Doppeltier von *Bütschlia*.

*Uroleptus mobilis* beschriebenen Fällen) entstanden sind. Vieles spricht aber entschieden dagegen. Bei plastogamen *Uroleptus* bleiben die Mi und meistens auch die Ma beider Tiere selbständig und voneinander entfernt. Nur während der Teilung kommt es manchmal zur Verschmelzung der Ma, nicht aber der Mi. Demgegenüber besitzen die Doppeltiere von *Bütschlia* stets einen einzigen Mi, während die beiden Ma eng aneinander angeschmiegt erscheinen. Dieser Umstand scheint mir eher dafür zu sprechen, daß die Doppeltiere

aus einem anfangs einfachen, aber mit einem doppelten Ma versehenen Tier entstanden sein sollen. Ich stelle mir diesen Prozeß so vor, daß zuerst infolge der früher beschriebenen Kernrekonstruktionsanomalien ein einzelnes, aber mit zwei Placenten versehenes Tier gebildet wird, in welchem später die Placenten sich zu zwei echten Ma differenzieren (vgl. Fig. 20). Bei manchen von solchen Individuen wird später unter der Einwirkung des doppelten Ma nicht nur das Körpervolum vergrößert, sondern auch eine zweite Garnitur von Organellen gebildet, ohne daß es sich in diesem Falle um eine ungeschlechtliche Vermehrung des Individuums unbedingt handle. Ich möchte diesen Vorgang mit der Längsverdoppelung des Genitalsystems bei manchen Cestodes (z. B. *Taenia cucumerina* u. a.), wo in jeder Proglottide zwei mehr oder weniger selbständige Geschlechtsapparate gebildet werden, vergleichen. Demgemäß sind die von uns behandelten Individuen nicht als sich teilende, sondern als infolge der Störung der Kernplasmarelation sich verdoppelte Tiere zu erklären. Warum nicht alle, sondern nur einige der doppelkernigen Bütschlien dem Verdoppelungsprozeß anheimfallen, bleibt unbekannt.

### **Zusammenfassung.**

Erstens wird es bewiesen, daß *Bütschlia* außer der vegetativen Teilung noch eine besondere progame Teilung besitzt, welche von dem gewöhnlichen Teilungsmodus nicht nur durch die Lage und die Größe des Mi, sondern auch durch das Verhalten des Ma sich unterscheidet.

Es ist also die Anwesenheit von besonderen progamen Teilungen bereits für die Vertreter von vier verschiedenen Familien von Ciliata, welche im Darmtractus der Huftiere parasitieren, festgestellt worden. Diese Familien sind: Ophryoscolecidae, Cycloposthiidae, Isotrichidae und Bütschliidae.

Die Conjugation von *Bütschlia* erfolgt nach dem sog. terminalen Typus, wobei die beiden Conjuganten eines Paares mit ihren Längsachsen zusammenfallen. Es ist zu notieren, daß der Ma bereits am Anfang der Conjugation eine Form- und Lageveränderung erfährt, während bei den meisten Infusorien die verschiedenen Macronucleusveränderungen erst an späteren Stadien der Conjugation zu beobachten sind.

Während der metagamen Periode scheinen drei verschiedene Typen der Kernrekonstruktion zu existieren, welche Mannigfaltigkeit

des Rekonstruktionsprozesses auch bei ziemlich vielen anderen Ciliata (*Didinium*, Nicollellidae u. a.) beschrieben worden ist.

Die einfachste Rekonstruktionsart folgt dem Ophryoscolecidentypus, wobei das Syncaryon sich einfach in einen Mi und eine Ma-Anlage, oder Placenta, teilt. Bei der zweiten Rekonstruktionsart werden Exconjuganten mit zwei oder sogar mit vier Placenten gebildet, was am ehesten auf überzählige Teilungen des Syncaryons zurückzuführen ist. Ähnlichen Erscheinungen begegnet man bei Nicollellidae, wo bei manchen Exkonjuganten die Placenten- und Mi-Zahl durch überzählige Syncaryonteilungen verdoppelt wird.

Der dritte Rekonstruktionsmodus ist interessanter als die übrigen. Er besteht darin, daß bei der ersten Syncaryonteilung nicht nur der Kern, sondern auch das Infusor selbst geteilt wird. Es entstehen dabei als Resultat der ersten metagamen Teilung zwei Individuen mit je einem Syncarialkern, welche den normalen Kernapparat nach dem ersten Rekonstruktionsmodus zu bilden scheinen. Es ist von Wichtigkeit, daß dabei also nicht nur die Exconjuganten selbst, sondern auch die erste metagame Generation einen einfachen, syncarialen Kern besitzen, welcher erst später sich nach der üblichen Weise zu einem Ma und einem Mi differenziert.

Es sind bei *Bütschlia* ziemlich zahlreiche Individuen gefunden worden, bei welchen die zwei vorhandenen Placenten nicht auf zwei Tochtertiere verteilt werden, sondern in einem und demselben Tier bleiben und daselbst zu einem doppelten Ma sich entwickeln. Solche bivalente Macronuclei behalten ihre doppelte Beschaffenheit für lange Zeit, so daß bei der Teilung der entsprechenden Individuen eine Figur von zwei selbständigen, parallel und synchron sich teilenden Macronuclei entsteht. Ähnliche Verhältnisse habe ich außer *Bütschlia* auch bei manchen Holotrichen aus dem Pferdedarm beobachtet; die erwähnten Tatsachen stehen in der Klasse der Infusorien ganz vereinzelt da.

In sehr seltenen Fällen bilden die mit einem doppelten Ma versehenen Individuen, ohne sich zu teilen, eine zweite, überzählige Garnitur von Organellen (Mund, Konkrementenvakuole, kontraktile Vakuole); der Kernapparat bleibt dabei ungeteilt. Es entstehen in dieser Weise Doppeltiere mit zwei an entgegengesetzten Polen angebrachten Mundöffnungen. Meiner Meinung nach sind derartige Fälle eher als Beispiel einer Verdoppelung der Organe (wie Polypharyngie bei Turbellarien oder Verdoppelung des Geschlechtsapparates bei *Taenia cucumerina* u. a.), als Resultat einer unvollendeten Teilung zu erklären.

---

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1928

Band/Volume: [62\\_1928](#)

Autor(en)/Author(s): Dogiel Valentin

Artikel/Article: [Über die Conjugation von Bütschlia parva 80-95](#)