

(Zentralinstitut für Hygiene, Direktor: DR. STEVAN IVANIĆ.)

**Über die mit der Encystierung verbundene Entstehung  
der kleinkernlosen Stämme, nebst einem Beitrage zur  
Entstehung der großkernlosen Stämme bei  
*Stylonychia pustulata* EHRBG.**

Von

**Momčilo Ivanić** (Belgrad).

(Hierzu 17 Textfiguren.)

---

Im Jahre 1913 hat FERMOR die eigenartigen Reorganisationsprozesse des Kernapparates bei den Ruhestadien von *Stylonychia pustulata* beschrieben. Bald nach erfolgter Encystierung erfolgt die Verschmelzung der beiden Großkerne, worauf der Verschmelzungsgroßkern einer mehr oder minder schnell vor sich gehenden Degeneration unterliegt und nach und nach vom Protoplasmakörper resorbiert wird. Die übriggebliebenen Kleinkerne verschmelzen nun zu einem einzigen Kleinkerne. Der Verschmelzungskleinkern beginnt nun stark heranzuwachsen und wird zu einem neuen Großkerne. So entstehen die kleinkernlosen Stadien. Die Kleinkernlosigkeit wird aber nach FERMOR nicht dauernd erhalten. Ein neuer Kleinkern wird auf Kosten des Großkernes gebildet, in der Weise, daß wie bei der Gametenbildung bei *Ichthyophthirius multifiliis* sich ein kleiner Teil vom neugebildeten Großkerne abschnürt und den neuen Kleinkern bildet. Die Degeneration des Verschmelzungsgroßkernes, sowie die Verschmelzung der beiden übriggebliebenen Kleinkerne und ihre Evolution in den neuen Großkern sind von FERMOR durch Abbildungen illustriert worden. Das Heraustreten des neuen Kleinkernes aus dem neugebildeten Großkerne ist aber von FERMOR nicht durch die entsprechenden Abbildungen belegt worden.

Die Angaben FERMOR's haben große Aufmerksamkeit erregt und wären von außerordentlicher Bedeutung, wenn sie bestätigt würden. Bei zahlreichen Infusorien ist nämlich die Entstehung der Großkerne auf Kosten der Kleinkerne seit Jahrzehnten bekannt, doch aber nicht das Umgekehrte. Nach FERMOR schien es nun auch die Entstehung der Kleinkerne auf Kosten der Großkerne möglich zu sein. Es ist daher nicht zu wundern, daß die Versuche gemacht worden sind, die FERMOR'schen Befunde nicht nur bei *Stylonychia pustulata*, sondern auch bei anderen ciliaten Infusorien einer Nachprüfung zu unterziehen.

BRAND (1923) sagt ausdrücklich, daß er auf Anregung von RICHARD HERTWIG Untersuchungen „zunächst als Nachprüfung der FERMOR'schen Ergebnisse an anderen Objekten“ unternommen hat. Sein Hauptuntersuchungsobjekt war die *Vorticella microstoma*. Daneben hat er aber auch Versuche mit *Stylonychia mytilus*, *Stylonychia pustulata* und *Oxytricha fallax* unternommen. Es glückte ihm nicht, irgendwelche Veränderungen und Reorganisationsprozesse des Kernapparates bei Ruhestadien bei den genannten Infusorien zu finden.

ILOWAISKY (1926) beschäftigte sich eingehend mit der Encystierung und dem Bau der fertig gebildeten Cyste von *Stylonychia mytilus*, konnte aber die Reorganisationsprozesse des Kernapparates auch nicht finden. Die erfolglosen Versuche, solche Ruhestadien zu finden und untersuchen zu können, haben bei ILOWAISKY sogar den Zweifel erweckt, ob bei *Stylonychia* die die Reorganisationsprozesse des Kernapparates enthaltenden Ruhestadien überhaupt vorkommen: „Ich muß gestehen, daß die Angaben von FERMOR mir in hohem Grad zweifelhaft scheinen. Die vier Zeichnungen, welche sie zum Beweis ihrer Funde angibt, kann ich für nichts anderes halten, als für die Schemata oder für die nicht durchgefärbten Totalpräparate: Schnitte durch die Cysten erhält man in solcher Form nicht. Freilich hat der Autor versprochen: „die ausführliche Arbeit wird an anderer Stelle erscheinen“, aber so viel es mir bekannt ist, haben wir bis jetzt diese ausführliche Arbeit noch nicht erhalten (p. 132).“

In dem zusammenfassenden Werke von BĚLAŘ (1926) über den Formwechsel der Protistenkerne findet man zwar im Literaturverzeichnis die Arbeit von FERMOR angeführt, ohne aber im Text mit einem Worte erwähnt zu werden. Bei der Besprechung der Frage, ob die Entstehung der Kleinkerne auf Kosten der Großkerne prinzipiell möglich ist, berücksichtigt BĚLAŘ ausschließlich die neueren Arbeiten der amerikanischen Forscher. BĚLAŘ gibt an, daß „die micronucleuslosen Stämme bisher bei *Paramaecium caudatum*, *Oxy-*

*tricha fallax* und *hymenostoma*, *Urostyla grandis*, *Spathidium spathula* und *Didinium nasutum* aufgefunden worden sind“, daß aber „deren Entstehungsmodus unbekannt ist“. Wenn ich mich gut erinnere, augenblicklich stehen mir die klassischen Arbeiten von MAUPAS (1888, 1889) nicht zur Verfügung, sind die kleinkernlosen Stämme bei Infusorien, namentlich bei *Stylonychia pustulata*, zuerst von diesem französischen Forscher beobachtet und beschrieben worden. In seiner schönen Arbeit über die Conjugation bei *Didinium nasutum*, in der zuerst die Reduktionsteilung einwandfrei bei Protozoen festgestellt wurde, hat PRANDTL (1906) auch einen Entstehungsmodus der Kleinkernlosigkeit entdeckt, denn er fand, daß sich bei einigen Exconjuganten manchmal alle Kleinkerne in Großkerne entwickeln. In der Tatsache, daß „WOODRUFF and SPENCER durch mehr als 600 Teilungsschritte hindurch rein asexuell“ *Spathidium spathula* züchten konnten, erblickt BĚLAŘ den Beweis, daß „damit die „potentielle Unsterblichkeit“ des Macronucleus wahrscheinlich gemacht“ ist (p. 194). Durch die Versuche der genannten amerikanischen Forscher ist nach BĚLAŘ auch als sichergestellt anzusehen, daß die Kleinkerne nicht auf Kosten der Großkerne gebildet werden können: „Daß diese Rassen tatsächlich micronucleuslos, d. h. nicht etwa den Micronucleus im Macronucleus versteckt enthalten, dafür spricht ihre Unfähigkeit zu conjugieren. Es werden zwar „abortive“ Versuche zur Conjugation gemacht, die jedoch zu keinen weiteren Resultaten führen, sondern meist mit dem Tode der Conjuganten enden. Ein typischer Macronucleus scheint demnach nicht imstande zu sein, den Micronucleus aus sich hervorgehen zu lassen (p. 194)“.

Im August 1912 habe ich eine Kultur von *Stylonychia pustulata* angelegt, die ich bis Juli 1914 am Leben erhalten konnte. Ihre weitere Fortführung wurde aber durch den Ausbruch des Weltkrieges jäh unterbrochen. Mein Interesse für diese Kultur wurde besonders rege, als die vorläufige Mitteilung von FERMOR erschienen war und als ich schon bei der flüchtigen Durchsicht meiner Präparate feststellen konnte, daß ähnliche Reorganisationsprozesse des Kernapparates bei Ruhestadien auch in meinem Materiale vorliegen. Leider sind mir mehrere dieser Präparate während des Krieges verlorengegangen. Das teilweise erhalten gebliebene Material hoffte ich in den Nachkriegsjahren vervollständigen zu können. Nach dem Kriege habe ich auch mehrmals Reorganisationsprozesse des Kernapparates bei Ruhestadien von *Stylonychia pustulata* angetroffen. Da ich aber niemals über die nötige Zeit verfügte, eine Kultur längere Zeit hindurch fortführen zu können, habe ich nur vereinzelte solche Fälle

gefunden. Da ich kaum mehr hoffen kann, in absehbarer Zeit ein reicheres Material erhalten zu können, will ich schon jetzt über meine Befunde berichten und dies um so mehr, als ich die wichtigsten Stadien in dem mir zur Verfügung stehenden Materiale mehrmals finden konnte.

Mein Untersuchungsmaterial wurde von mir nicht durch planmäßige, die Encystierung herbeiführende Eingriffe erhalten. Bei der Fortführung meiner erwähnten Hauptkultur habe ich nur dafür Sorge getragen, sie möglichst lange in möglichst frischem Zustand am Leben zu erhalten, was mir durch fast zwei Jahre auch tatsächlich gelungen ist. Ich glaube sagen zu können, daß ich in dieser Weise den natürlichen Lebensverhältnissen, wie sie etwa im Freien sind, am nächsten gekommen bin. Deshalb nehme ich auch an, daß ich über ein Material verfüge, wie es mehr oder minder häufig in der Natur anzutreffen ist. Die in den Nachkriegsjahren von mir gefundenen vereinzelt Fälle liefern Belege dafür, daß solche Encystierung bei *Stylonychia pustulata* von Zeit zu Zeit auch im Freien vorkommt. Da neben den zahlreichen freilebenden, vegetativen Stadien auch einzelne, mit der Reorganisation des Kernapparates verbundene Encystierungsstadien zu finden waren, läßt sich der Schluß ziehen, daß die allgemeinen Kulturverhältnisse, d. h. die äußeren Ursachen, als eigentliche Ursache der Encystierung und der in ihr enthaltenen Reorganisationsprozesse des Kernapparates kaum in Betracht kommen. Es bleiben somit nur die sog. inneren Ursachen als die eigentlichen Ursachen der Encystierung und der in ihr enthaltenen Reorganisationsprozesse des Kernapparates übrig. FERMOR sagt auch, daß die Encystierung ihres Materiales: „augenscheinlich in keinem Zusammenhang mit Veränderungen der äußeren Bedingungen stand, sondern periodisch erfolgte nach einiger Fortpflanzungszeit durch Teilung. Im Verlaufe von 3 Monaten hatten sich *Stylonychia*-Exemplare bei mir (FERMOR) zweimal encystiert, wobei die äußeren Bedingungen in der Kultur keine wahrnehmbaren Veränderungen aufwiesen. In einer jungen Kultur vermehrte sich *Stylonychia* rasch durch Teilung; nach 5—6 Wochen waren fast sämtliche Exemplare encystiert; nach dem Austritt aus den Cysten teilten sich abermals intensiv und encystierten sich darauf zum zweiten Male (p. 381).“ — „In vollkommener Anerkennung der Bedeutung der äußeren Faktoren, muß dennoch anerkannt werden, daß nicht sie allein die Encystierung bei *Stylonychia pustulata* veranlassen. Es wirken hierbei auch innere Kräfte ein, die das Resultat des ganzen, der Encystierung vorhergehenden Lebens der Infusorien sind (p. 383).“

Daß die Annahme der inneren, die Encystierung auslösenden Ursachen berechtigt ist, zeigen die merkwürdigen Veränderungen am Kernapparate bei freilebenden, vor der Encystierung stehenden Tieren. Um die Reorganisationsprozesse am Kernapparate bei Ruhestadien von *Stylonychia pustulata* besser verstehen zu können, ist es notwendig, die Kernverhältnisse bei den in die Encystierung eintretenden Tieren näher kennen zu lernen. FERMOR hat versäumt, sie zu berücksichtigen. Sie begnügt sich mit der kurzen Bemerkung, daß: „In sehr jungen, kaum gebildeten Cysten . . . der Kernapparat noch dasselbe Aussehen wie bei den Infusorien in der vegetativen Lebensperiode“ hat und daß „er (der Kernapparat) aus zwei Macronuclei und zwei, selten mehr Micronuclei besteht (p. 381).“

Wenn wir die in der Literatur gemachten Angaben über die Kernverhältnisse bei *Stylonychia* überblicken, ist zu erkennen, daß man die Zweizahl der Groß- und der Kleinkerne als die normale bei Infusorien betrachtet. Seit den grundlegenden Untersuchungen von BÜTSCHLI (1876), die fast allgemein in den Lehrbüchern und den zusammenfassenden Referaten über die Protozoen erwähnt worden sind, nimmt man an, daß die Vertreter der Gattung *Stylonychia* zwei sog. zweiteilige Großkerne besitzen. Die bekannten BÜTSCHLI'schen Abbildungen der Kernteilung bei *Stylonychia pustulata* scheinen auf den ersten Blick dafür zu sprechen. Dieser allgemein vertretenen Ansicht möchte ich aber nicht beipflichten. Wie ich in mehreren Arbeiten nachweisen konnte (IVANIĆ, 1926a u. 1929), sind die sog. zwei- oder mehrteiligen Großkerne nichts anderes als zusammengesetzte Kernindividuen, die aus so vielen Kernindividuen, als Teile, resp. Glieder enthalten, bestehen. Daher sind auch die zweiteiligen Großkerne bei *Stylonychia* als Großkerne aus zwei Kernindividuen zusammengesetzt aufzufassen. Die Vierzahl der Großkerne bei *Stylonychia* ist demnach als die normale zu betrachten. Daß die Vierzahl der Großkerne die normale Kernzahl bei *Stylonychia* darstellt, ist auch daraus zu ersehen, daß während der gewöhnlichen Zweiteilung, wie sie die BÜTSCHLI's Abbildungen der Kernteilung bei *Stylonychia mytilus* zeigen, neben jedem sich teilenden Großkerne, resp. neben jedem Großkernteile, je ein entsprechender Kleinkern zu sehen ist. Während der gewöhnlichen Zweiteilung erhält demnach jedes Tochttertier bei *Stylonychia mytilus* je eine Hälfte der normalen Vierzahl: je zwei Groß- und je zwei Kleinkerne.

Wie bei *Stylonychia mytilus*, erhält auch jedes Tochttertier bei *Stylonychia pustulata* bei der gewöhnlichen Zweiteilung je zwei Groß- und Kleinkerne (Fig. 1). Bald nach der erfolgten, gewöhnlichen

Zweiteilung kommt es bei *Stylonychia pustulata* zur Kernvermehrung ohne nachfolgende Protoplastmakörperteilung, wodurch die Zweizahl der Groß- und der Kleinkerne in die normale Vierzahl übergeht (Fig. 2 u. 3). In Fig. 2 sind die ursprünglichen zwei Kleinkerne gerade in Teilung begriffen, wodurch die Vierzahl der Kleinkerne zustande kommt. Bei den Großkernen, die schon in Vierzahl zu sehen sind, ist aber noch ein anderer, bei *Stylonychia pustulata* häufiger

Prozeß zu sehen, nämlich: die Verschmelzung der ursprünglichen zwei Großkerne zu einem sog. zweiteiligen Großkerne. Im Stadium Fig. 3 hat die Vermehrung der Kleinkerne stattgefunden: sie sind in Vierzahl zu

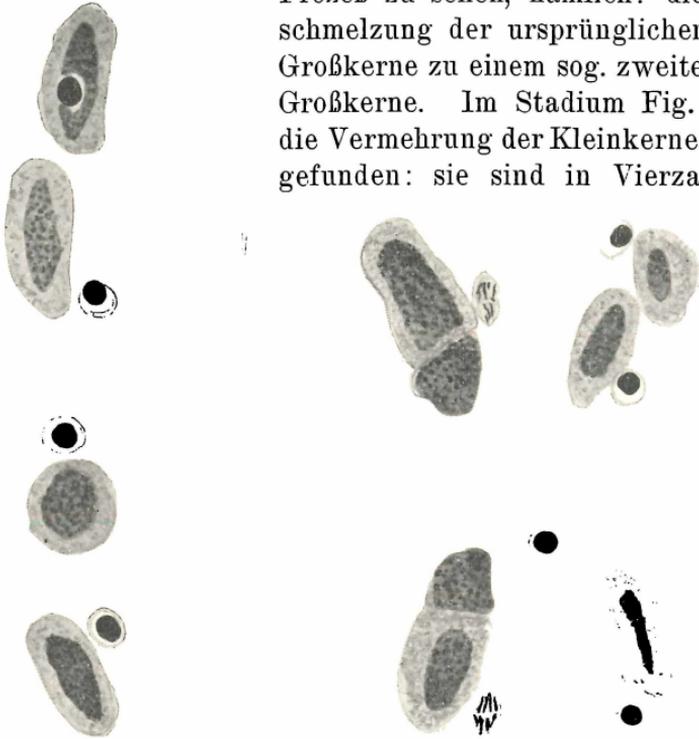


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Sämtliche Abbildungen sind nach den mit SCHAUDINN'schem Sublimatalkohol fixierten und mit HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten mit Hilfe des ABBÉ'schen Zeichenapparates in der Höhe des Arbeitstisches entworfen. Gezeichnet mit ZEISS Oc. 4. Obj. Hom. Imm.  $\frac{1}{12}$  (etwa 1000:1): Fig. 1—6, 8—17; mit ZEISS Oc. 18. Obj. Hom. Imm.  $\frac{1}{12}$  (etwa 2000:1): Fig. 7 und auf etwa  $\frac{4}{5}$  verkleinert.

sehen, ehe noch der Verschmelzungsprozeß der Großkerne vollendet ist (die zwei unteren Großkerne sind verschmolzen; die zwei oberen Großkerne haben aber noch immer ihre Kernindividualität beibehalten).

Die häufig vorkommende Verschmelzung der Groß- als auch der Kleinkerne ist die augenfälligste Erscheinung bei den vor der Encystierung stehenden Tieren. Deshalb möchte ich meinen, daß die

ersten Merkmale der einzutretenden Encystierung bei *Stylonychia pustulata* die Verschmelzung der beiden Kernsorten ist. Wenn wir nach der Ursache dieser merkwürdigen Erscheinung fragen, scheint die Annahme berechtigt, daß wir es hier mit einer tiefen Störung und Sistierung des Teilungsprozesses zu tun haben. Die Angehörigen der Gattung *Stylonychia* sind auch normalerweise mehrkernige Infusorienzellen. Diese Mehrkernigkeit kann wohl nur in der Weise zustande kommen, daß nach erfolgter Kernteilung die Protoplasma-körperteilung aus unbekanntem Ursachen ausgeblieben ist. Da die Tiere nicht mehr imstande zu sein scheinen, die Vierzahl der Kerne durch die gewöhnliche Zweiteilung auf die Zweizahl zu reduzieren, so erfolgt die Regulation und Reduktion der Kernzahl über einen merkwürdigen Verschmelzungsprozeß der Groß- und der Kleinkerne.

Dieser Verschmelzungsprozeß schreitet nun weiter fort. In Fig. 4 sind die ursprünglichen vier Großkerne in zwei Verschmelzungs-großkerne umgewandelt. Neben dem oberen Verschmelzungsgroßkern ist nur ein Kleinkern (ein Verschmelzungskleinkern) zu sehen. Neben dem unteren Verschmelzungsgroßkerne sind aber noch immer die zwei Kleinkerne zu sehen, die noch nicht miteinander verschmolzen sind.

Es kommen aber auch Fälle vor, wo die Verschmelzung der Kleinkerne jener der Großkerne vorausseilt (Fig. 5). Auf diese Weise entstehen die nur zwei Kleinkerne enthaltenden Stadien, während die Großkerne noch in Vierzahl zu sehen sind, wobei die Verschmelzung des unteren Großkern-paares eben erst begonnen hat.

Dafür, daß die in die Encystierung eintretenden Tiere sich ganz besonders durch die Reduktion ihrer Kernzahl auf dem Wege der Verschmelzung auszeichnen, liefert das in Fig. 6 wiedergegebene Tier den zwingenden Beweis. Die Reduktion der Kleinkerne auf die Zweizahl durch die Verschmelzung hat schon stattgefunden. Auch die Verschmelzung der Großkerne ist fast abgeschlossen. Nur ein Verschmelzungsgroßkern offenbart noch die Doppelkernigkeit. Daß die in Fig. 6 wiedergegebene *Stylonychia* gerade vor der Encystierung steht, läßt sich noch aus ihrem allgemeinen Aussehen



Fig. 4.



Fig. 5.

feststellen. Sie besitzt nicht die gewöhnliche, regelmäßige Körperform des freilebenden und völlig frischen Tieres. Ihre Bewegungsorganellen sind in starker Auflösung und Reduktion. Ihr Protoplasmakörper hat eine dünnflüssigere Beschaffenheit angenommen, infolgedessen wird die Körperform immer unregelmäßiger. Das Tier

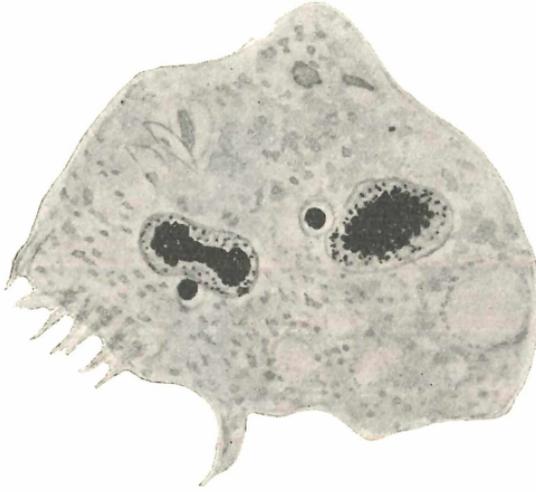


Fig. 6.



Fig. 7.

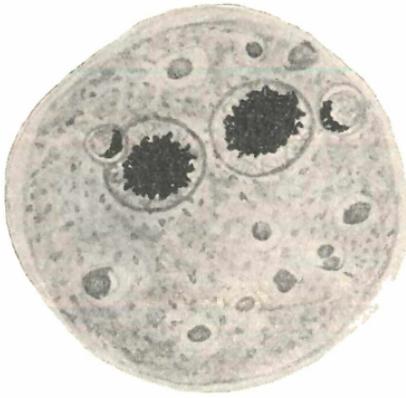


Fig. 8.

steht gerade vor der Encystierung. Tiere mit so stark verflüssigtem Protoplasmakörper, wodurch die Regelmäßigkeit der Körperform leidet und sogar aufgegeben wird, habe ich vor der Encystierung schon bei *Chilodon uncinatus* beobachtet und beschrieben (IVANIĆ, 1928).

Wie alle beigegebenen Abbildungen zeigen, zeichnen sich die Großkerne der vor der Encystierung stehenden Stylonychien von den normalen, vegetativen noch dadurch aus, daß sie ein mehr oder minder deutliches Caryosomgebilde enthalten. Normalerweise ist die Plastinsubstanz der Großkerne bei den freilebenden Tieren in Form zahlreicher Nucleolen über das

ganze Lininnetzwerk gleichmäßig zerstreut (Fig. 7). Dies ist nicht der Fall bei den vor der Encystierung stehenden und in Encystierung begriffenen Tieren. Bei diesen Tieren sammelt sich die färbare Plastinsubstanz immer mehr in ein rundliches, resp. ovales Caryosom, das etwa mitten in dem Großkerne liegt. Auf diese Weise zeigen die betreffenden Großkerne den typischen bläschenförmigen Bau.

So ist auch zu erklären, warum die Großkerne bei den fertig gebildeten Ruhestadien den gleichen Bläschenbau aufweisen (Fig. 8).

Bei genügend starker Differenzierung sieht man, daß die Caryosombilde aus zahlreichen, stark färbbaren Körnchen zusammengesetzt sind. Es liegt demnach dasselbe Bild vor, wie bei den Amöben mit typischen Bläschenkernen. Bei dem Ruhestadium in Fig. 8 sind die beiden Kleinkerne in „Profilsicht“ zu sehen. Sie weisen auch den typischen bläschenförmigen Bau auf. In letzter Zeit habe ich nachweisen können, daß auch die freilebenden Tiere von *Stylonychia pustulata* die typischen bläschenförmigen Kleinkerne besitzen (IVANIĆ, 1931). Dieser Befund wird nun auch bei Ruhestadien erhoben.

Nach den Angaben älterer Forscher stoßen die vor der Encystierung stehenden Protozoen alle Einschlußkörper aus. Wie das Ruhestadium in Fig. 8 lehrt, enthält dieses Ruhetier mehrere Nahrungskörper in ihrem Protoplasma. Ich habe auch Ruhestadien gefunden, die so reich mit Nahrungspartikelchen beladen waren, daß ihre Kernverhältnisse nicht verfolgt werden konnten. Auch bei Amöben habe ich die mit Nahrungskörpern beladenen Ruhestadien häufig finden können (IVANIĆ, 1924 u. 1926). Diese Stadien scheinen mir deswegen von Interesse zu sein, da aus ihnen hervorgeht, daß ihre Ursache nicht in direktem Zusammenhange mit den Ernährungsverhältnissen und der damit verbundenen Assimilation steht. Damit stimmt auch die Tatsache überein, daß in der Kultur Ruhestadien, d. h. in Encystierung eintretende Tiere und freilebende, sich lebhaft ernährende Tiere nebeneinander angetroffen werden.

Die eigentlichen Reorganisationsprozesse des Kernapparates beginnen bei den Ruhestadien damit, daß die zwei bläschenförmigen Großkerne sich so eng aneinander nähern, daß ihre Kernmembranen an der Berührungsstelle stark abgeplattet sind (Fig. 9). Die Kleinkerne, die bei den freilebenden Tieren in der Regel dicht neben den Großkernen liegen, zeigen eine merkwürdige Ortsveränderung: sie liegen, mehr oder minder von dem Verschmelzungsgroßkern entfernt, frei im Protoplasmakörper. Das gleiche Verhalten habe ich auch bei den mit den parthenogenetischen Reorganisationsprozessen des Kernapparates verbundenen Vermehrungscysten von *Chilodon uncinatus* beobachten können (IVANIĆ, 1928). Das Verhalten der Kleinkerne



Fig. 9.

ist nach meinen Erfahrungen überhaupt für die mit den Veränderungen am Kernapparate verbundenen Ruhestadien bei Infusorien höchstcharakteristisch. Es sei noch bemerkt, daß die Kleinkerne dasselbe Verhalten auch während der Conjugation aufweisen, worauf zuerst RICHARD HERTWIG (1889) aufmerksam gemacht hat.

Die eng aneinander angeschmiegtten Großkerne verschmelzen schließlich miteinander zu einem Verschmelzungsgroßkern (Fig. 10). In solchen Fällen liegen die verschmolzenen Großkerne in einem gemeinsamen, durch die Kernmembran begrenzten Raume. Daß wir es hier mit einem aus zwei verschmolzenen Großkernen hervorgegangenen Großkerne zu tun haben, beweisen die zwei deutlichen, noch immer erhalten gebliebenen Caryosome. Der eine Kleinkern liegt weit von



Fig. 10.

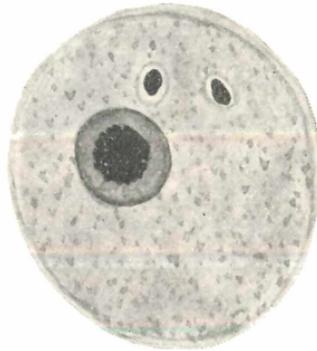


Fig. 11.

dem Verschmelzungskern frei im Protoplasma, dicht unter der Cystenmembran. Der zweite Kleinkern liegt auch nicht so dicht an den Verschmelzungsgroßkern angeschmiegt, wie man nach der

Zeichnung anzunehmen geneigt wäre. Der Kleinkern liegt frei im Protoplasma über dem Verschmelzungsgroßkern, unweit von der Cystenmembran wenn auch nicht so dicht unter dieser wie der erste Kleinkern.

Das Endstadium der Veränderungen am alten Großkernapparate ist ein einziger, bläschenförmiger Großkern, dessen degenerative Natur besonders in sehr starker Färbung zum Ausdruck kommt (Fig. 11). Wie ersichtlich, besitzt der kugelförmige Großkern den typischen bläschenförmigen Bau, in dessen Mitte ein Caryosom ins Auge springt. Infolge der pathologischen Veränderungen ist der nähere Bau des Außenkernes nicht näher zu verfolgen; der Außenkern färbt sich einheitlich schmutzig-schwarz und läßt keine nähere Struktur erkennen. Dasselbe Aussehen zeigen auch die pathologisch-veränderten, degenerativen Bläschenkerne bei Amöben. Dieselbe Art von Degeneration habe ich Schritt für Schritt bei den mit den parthenogenetischen Reorganisationsprozessen des Kernapparates verbundenen Vermehrungscysten von *Chilodon uncinatus* feststellen

können (IVANIĆ, 1928). Die Kleinkerne zeigen dasselbe Verhalten wie die früheren Stadien; sie liegen frei im Protoplasmakörper in einer gewissen Entfernung von dem degenerativen Verschmelzungsgroßkern.

Ich habe auch das Glück gehabt, das Endstadium der stattgefundenen Degeneration des Verschmelzungsgroßkernes zu finden und sein endgültiges Schicksal einwandfrei feststellen zu können (Fig. 12). Der Verschmelzungsgroßkern fällt endlich einer so tiefgreifenden Degeneration anheim, daß an ihm weder Kernmembran noch irgendwelche Kernstruktur oder Kernform zu unterscheiden sind. Wie ein fremder Einschlußkörper liegt die strukturlose Masse des alten

Großkernapparates im Protoplasmakörper, um nach und nach völlig aufgelöst und resorbiert zu werden. Auch färberisch ist der Degenerations- und Auflösungsprozeß des alten

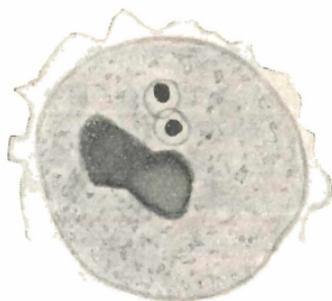


Fig. 12.

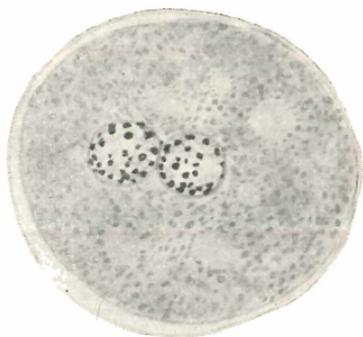


Fig. 13.

Großkernapparates zum Ausdruck gekommen. Die degenerierte Masse des alten Großkernapparates färbt sich, wie ersichtlich, viel schwächer. Die Kleinkerne liegen nebeneinander frei im Protoplasma. Sie befinden sich noch immer in völliger Ruhe und haben noch immer ihr normales Aussehen beibehalten.

Doch dauert das Verhalten der Kleinkerne nicht ständig an. Sobald der Verschmelzungsgroßkern im Protoplasmakörper spurlos verschwunden ist, beginnen die beiden Kleinkerne stark heranzuwachsen und weisen bald den Bau und das Aussehen der jungen Großkernplacenten bei Exconjuganten nach erfolgter Conjugation und Befruchtung auf (Fig. 13). Eine feine Kernmembran ist deutlich zu unterscheiden. Über das feine Lininnetzwerk, das den von der Kernmembran begrenzten, kugeligen Raum erfüllt, sind die zahlreichen, stark färbbaren Körnchen zerstreut. Es sind dies höchstwahrscheinlich die Nucleolen der Plastinsubstanz. Wie ersichtlich, entwickeln sich die beiden übriggebliebenen Kleinkerne nach der Verschmelzung, Degeneration und Resorption des alten Großkernapparates direkt in die zwei neuen Großkerne. Demnach bestehen die Reorganisationsprozesse des Kernapparates bei den Ruhestadien

von *Stylonychia pustulata* aus der Degeneration und dem Zugrundegehen des alten Großkernapparates und der direkten Umwandlung der übriggebliebenen beiden Kleinkerne in die zwei neuen Großkerne, in den neuen Großkernapparat.

Die auf dem Wege der direkten Entwicklung und Umwandlung der beiden Kleinkerne in die neuen Großkerne gebildeten Kerngebilde wachsen nun immermehr heran und erreichen schließlich etwa die Größe der Großkerne bei freilebenden Stadien (Fig. 14). Sie unterscheiden sich aber wesentlich von den in die Encystierung eintretenden Stadien durch ihren völlig verschiedenen Kernbau. So

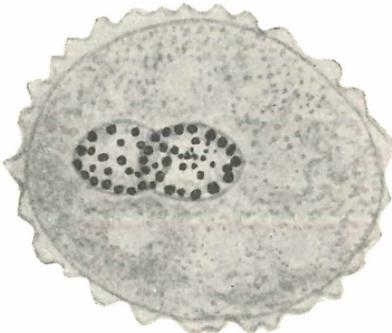


Fig. 14.

wie die freilebenden vegetativen Stadien, so besitzen auch die neugebildeten Großkerne kein Caryosom mehr; an seiner Stelle ist die Plastinsubstanz in Form von zahlreichen, stark färbbaren Körnchen über das ganze Lininnetz verteilt. Ihrem feineren Bau nach gleichen also die neugebildeten Großkerne völlig dem normalen vegetativen Großkerne (Fig. 7). Die Reorganisation des Kernapparates bei den

Ruhestadien von *Stylonychia pustulata* besteht demnach darin, daß die neuen Großkerne ihrem Bau nach auf das vegetative Stadium des freilebenden Zustandes zurückkehren.

Damit sind die Reorganisationsprozesse des Kernapparates bei den Ruhestadien von *Stylonychia pustulata* abgeschlossen. Ich konnte nichts davon sehen, daß die Bildung der Kleinkerne auf Kosten der neugebildeten Großkerne erfolgt. Durch die Reorganisation des Kernapparates bei den Ruhestadien kommen die allein großkernhaltigen, resp. allein kleinkernlosen Stämme von *Stylonychia pustulata* zustande.

Ich habe das Freiwerden der kleinkernlosen Tiere nicht beobachten können. Daß aber mit dieser Möglichkeit ernst zu rechnen ist, beweisen jene dieser Stadien, die zwar kleinkernlos geworden sind, aber ein völlig normales Aussehen besitzen. Wenn man noch berücksichtigt, daß kleinkernlose freilebende Stadien seit den klassischen Untersuchungen von MAUPAS bekannt sind, wird die genannte Möglichkeit zur Gewißheit.

Diese Reorganisationsprozesse sind aber nicht immer imstande, die pathologischen Veränderungen hintanzuhalten und so das Individuum zu retten. Nur ein Teil dieser Stadien macht die Reorgani-

sationsprozesse glücklich durch und macht durch das normale Aussehen seines Kernapparates und des Protoplastmakörpers den Eindruck, als wäre sie befähigt zu überleben. Früher oder später unterliegt aber eine große Zahl der Ruhestadien nach erfolgter Reorganisation dem Degenerationsprozesse und geht zugrunde. Dabei sind deutlich zwei Degenerationsreihen zu unterscheiden: im ersten Falle unterliegen die neugebildeten Großkerne zuerst dem Zerfalle, wodurch kernlose Ruhestadien gebildet werden, die sowie alle kernlosen Zellen nach und nach absterben und zerfallen (Fig. 15); im zweiten Falle scheinen die neugebildeten Großkerne normal zu sein, denn sie weisen ein normales Aussehen auf und färben sich wie diese völlig normal. Ihr Protoplastmakörper aber unterliegt einer mehr oder minder raschen Degeneration und dem Zerfalle (Fig. 16).



Fig. 15.



Fig. 16.

Die Tatsache, daß sowohl der Kernapparat als auch der Protoplastmakörper nach erfolgter Reorganisation nicht selten einen pathologischen Zustand erkennen lassen, scheint mir von Bedeutung bei der Beurteilung zu sein, welcher Natur die pathologischen Veränderungen bei den Ruhestadien von *Stylonychia pustulata* sein könnten. Ich habe schon die Vermutung ausgesprochen, daß die zur Encystierung schreitenden Tiere sich in einem Zustande von Störung und Sistierung ihrer Teilungsfähigkeit befinden. Diese Vermutung scheint mir durch die erwähnten Befunde gestützt zu werden. Wenn wir bedenken, daß eine Zelle, die regelmäßig von Zeit zu Zeit durch Zweiteilung reorganisiert wird, einmal aus unbekanntem Ursachen in ihrer Reorganisation behindert wird, so bleiben nur folgende Möglichkeiten der Reorganisation übrig: Conjugation oder mit Encystierung verbundene Reorganisation. Sowie sich nach erfolgter Conjugation die Tiere nicht immer erholen, sondern früher oder später absterben, kommt es auch bei den Ruhestadien vor, daß die Reorganisation nicht die Genesung bringt.

Normalerweise besitzt *Stylonychia pustulata* sowie die Mehrzahl von Infusorien zwei Kernsorten: die Groß- und die Kleinkerne. Durch die Reorganisation bei den Ruhestadien sind die Tiere ihrer Kleinkerne beraubt, es sind in ihnen nur die Großkerne übriggeblieben. Wie bekannt, sind die Großkerne bei der Mehrzahl der Infusorien keine dauernden Kerne. Da sie bei jeder Conjugation und Parthenogenese und bei jeder anderen Reorganisation des Kernapparates zugrunde gehen und auf Kosten der Kleinkerne wieder neugebildet werden, wird es ohne weiteres klar, daß die Reorganisationsprodukte sowie die Ruhestadien von *Stylonychia pustulata*, welche keine Kleinkerne besitzen, auch wenig lebensfähig sein müssen. Dadurch werden die inneren, die Encystierung und die damit verbundene Reorganisation des Kernapparates hervorrufenden Ursachen im großen und ganzen scharf genug präzisiert. Inwieweit dabei äußere Momente während des vegetativen Lebens von Einfluß sind, ist zur Zeit nicht näher zu sagen. Jedenfalls sind die Verhältnisse nur durch planmäßige, fortgesetzte Versuche und durch das Kulturverfahren klarzulegen.

So wenig wie die Entstehung der kleinkernlosen Stämme habe ich auch die Entstehung der großkernlosen Stämme Schritt für Schritt bei *Stylonychia pustulata* verfolgen können.



Fig. 17.

Ich verfüge nur über ein demselben Materiale entstammendes Stadium, das ich näher beschreiben will. Fig. 17 zeigt ein freilebendes Tier, das keinen Großkern besitzt. Der Kleinkern ist dagegen färberisch gut zur Darstellung gebracht. Es scheint sich hier um ein Tochtertier zu handeln, das eben aus einer gewöhnlichen Zweiteilung hervorgegangen ist, denn so sehen die Tochtertiere nach erfolgter Protoplastmakörperteilung aus. Wie entstehen also solche Stadien? Im Anschluß an die Erfahrungen bei der Entstehung der Kleinkern-

losigkeit ist wohl nicht unmöglich, daß bei manchen Ruhestadien von *Stylonychia pustulata* nur die erste Hälfte der Reorganisationsprozesse am Kernapparate erfolgt, nämlich: Verschmelzung, Degeneration und Resorption des alten Großkernapparates. Wenn also diese nur zwei Kleinkerne enthaltenden Ruhestadien die Ruhecyste verlassen, werden damit großkernlose Tiere frei. Wenn nun solche Tiere durch die nachträgliche Protoplastmakörperteilung zwei, nur einen Kleinkern enthaltende Tochtertiere ergeben, so werden die nur einen Kleinkern besitzenden Tochtertiere (Fig. 17) verständlich.

Darnach würden sowohl kleinkern- als auch großkernlose Stämme von *Stylonychia pustulata* auf prinzipiell demselben Wege gebildet werden: durch Encystierung und durch die damit verbundene Reorganisation des Kernapparates. Nur graduell unterscheiden sie sich, indem bei der Bildung der großkernlosen Stämme die zweite Hälfte der Reorganisationsprozesse ausbleibt. Seit klassischen Untersuchungen von HABERLANDT (1921) ist es bekannt, daß das Zerfallsmaterial von Zellen gesunde verwandte Zellen zu Wachstum und zu reger Vermehrung anregt. Es drängt sich unwillkürlich die Annahme auf, daß die Zerfallsprodukte des alten Großkernapparates auch in ähnlicher Weise reizend auf die nachfolgenden Reorganisationsprozesse wirken. Dieser Reiz hatte demnach bei der Bildung der kleinkernlosen Stämme die direkte Entwicklung von zwei Kleinkernen zum neuen Großkerne, bei der Bildung der Großkernlosigkeit dagegen die nachträgliche Protoplastmakörperteilung nach dem Freiwerden hervorgerufen.

Wenn ich die Resultate meiner Untersuchungen über die Reorganisation des Kernapparates bei Ruhestadien von *Stylonychia pustulata* mit den FERMOR'schen vergleiche, ergeben sich zwar gewisse Ähnlichkeiten, aber auch erhebliche Unterschiede. Die wichtigste, zuerst von FERMOR beobachtete Tatsache, daß neben den gewöhnlichen Ruhestadien von *Stylonychia pustulata* auch die Reorganisation des Kernapparates enthaltende Ruhestadien vorkommen, wird durch meine Untersuchungen bestätigt. Dabei habe ich gleich FERMOR gefunden, daß der alte Kleinkernapparat sich direkt in den neuen Großkernapparat entwickelt, ohne daß ein Kleinkern übrigbleibt. Es ist gewiß nicht von prinzipieller Bedeutung, wenn FERMOR die vorhergehende Verschmelzung der beiden Kleinkerne und erst dann die direkte Entwicklung des Verschmelzungskleinkernes in den neuen Großkern gefunden hat. Was das in Fig. 4 von FERMOR wiedergegebene Stadium betrifft, möchte ich bemerken, daß es kaum als ein Ruhestadium mit reorganisiertem Großkernapparat anzusehen ist. Der bläschenförmige Bau des Großkernapparates verrät seine wahre Natur. Wir haben es hier wohl mit einem gewöhnlichen Verschmelzungsgroßkerne zu tun, wie ich ihn im vorhergehenden beschrieben habe. Die Kleinkerne dieses Stadiums, glaube ich, dürften FERMOR einfach entgangen sein. Wie bei freilebenden Tieren die Kleinkerne sehr leicht durch Entfärbung der Beobachtung entgehen, so kommt dies auch bei den Ruhestadien noch häufiger vor, da es sich hier nicht selten um pathologisch verändertes Material handelt. Der wichtigste Unterschied zwischen

meinen und FERMOR's Befunden liegt darin, daß ich keine Neubildung der Kleinkerne auf Kosten des neuen Großkernapparates beobachten konnte. In seiner vorläufigen Mitteilung hat FERMOR, wie gesagt, diesen außerordentlich wichtigen Punkt nicht durch entsprechende Abbildungen belegt. Sie beschreibt ihre Entstehung in folgender Weise: „Die neuen Micronuclei werden aus verdichteten Chromatinabschnitten in dem großen Kern gebildet und in das Protoplasma ausgestoßen. Eine ähnliche Bildungsweise des Micronucleus ist von NERESHEIMER (1908) bei *Ichthyophthirius* beschrieben worden. Keinmal habe ich wahrnehmen können, daß, wie NERESHEIMER es beobachtete, der Micronucleus nach dem Austritt aus dem Macronucleus noch einige Zeit mit dem letzteren in Zusammenhang blieb; die dünnen, auf diesem Entwicklungsstadium der Cysten durch dieselben angefertigten Schnitte lassen keinen Zweifel darüber aufkommen, daß auch hier der Micronucleus im großen Kern gebildet wird (p. 382)“. Nach diesem Text zu urteilen, scheint FERMOR die Entstehung der Kleinkerne auf Kosten der Großkerne unter dem Einflusse der Befunde NERESHEIMER's bei *Ichthyophthirius multifiliis* mehr angenommen als tatsächlich beobachtet und einwandfrei festgestellt zu haben. Wenn wir noch in Betracht ziehen, daß auch bei *Ichthyophthirius multifiliis* eine Neubildung der Kleinkerne auf Kosten von Großkernen tatsächlich nicht vorkommt, sondern daß wir es hier vielmehr mit einem während des vegetativen Lebens im Großkerne versteckten Kleinkerne zu tun haben, der nur während der Gametenbildungsperiode aus dem Großkerne heraustritt, wird ohne weiteres klar, warum die Angaben von FERMOR nicht als einwandfrei betrachtet werden können. Ich glaube daher annehmen zu dürfen, daß FERMOR hier ein Beobachtungsfehler unterlaufen ist. ILOWAISKY hat recht, wenn er die Neubildung der Kleinkerne in Abrede stellt, ist aber völlig im Unrecht, wenn er die Reorganisationsprozesse des Kernapparates bei den Ruhestadien von *Stylonychia pustulata* überhaupt als unmöglich betrachtet, da er nur die gewöhnlichen Ruhestadien von *Stylonychia mytilus* finden konnte. Mit BĚLAŘ's Auffassung stimmen dagegen meine Befunde völlig überein, wonach die Kleinkerne auf Kosten von Großkernen nicht neugebildet werden können.

Die zuerst von FERMOR getroffenen und teilweise richtig erkannten Reorganisationsprozesse des Kernapparates bei Ruhestadien von *Stylonychia pustulata* möchte sie in eine gewisse Analogie mit den bei der Conjugation vorkommenden bringen und darin einen gewissen Parallelismus erblicken: „Infolge unbekannter Bedingungen

konnte in meiner Kultur keine Conjugation vor sich gehen; statt dieser erfolgt jedoch eine Encystierung der Infusorien. Die Encystierung ersetzt in diesem Falle die Conjugation in der Hinsicht, daß als Resultat derselben, wie auch nach der Conjugation, ein neues Infusoriengeschlecht auftritt mit einem erneuerten Kernapparat, das für einige Zeit die Fähigkeit zu einem vegetativen Leben und zur Fortpflanzung besitzt (p. 383).“ Zehn Jahre vorher hat RICHARD HERTWIG (1903) in seiner zweiten klassischen *Actinosphaerium*-Arbeit die Vermutung ausgesprochen, daß die Encystierung bei Protozoen eine Bedeutung für die Reorganisation der Protozoenzellen haben kann: „Es gibt weitere Einrichtungen, welche den Zweck haben, das Eintreten von Degenerationszuständen hintanzuhalten. Solche Einrichtungen sind in der Encystierung gegeben, während derer schließlich eine Reorganisation der Zelle sich vollzieht, ferner in der mit der Encystierung häufig verbundenen Befruchtung.“ Bei einer anderen Gelegenheit bespricht HERTWIG (1914) die Befunde von FERMOR bei Ruhestadien von *Stylonychia pustulata* und erblickt in den Befunden die Bestätigung seiner angeführten Vermutung: „Meine schon früher ausgesprochene Vermutung, es möchte während der Cystenruhe eine Reorganisation des Kernapparates der Protozoen herbeigeführt werden, hat in der Neuzeit durch Untersuchungen über *Stylonychia pustulata* eine weitere Bestätigung erfahren. Wie FERMOR gezeigt hat, wird bei der Encystierung dieses Infusors der alte Hauptkern zerstört und von den Nebenkernen aus der Kernapparat neu hergestellt (p. 575).“

Zwischen der von FERMOR gegebenen Erklärung und der von HERTWIG vertretenen Auffassung ist schon auf den ersten Blick ein erheblicher Unterschied festzustellen. Während FERMOR in den bei Ruhestadien von *Stylonychia pustulata* gefundenen Reorganisationsprozessen des Kernapparates einen Ersatz der geschlechtlichen, bei der Conjugation vorkommenden Reorganisation erblickt, ist HERTWIG viel vorsichtiger und spricht nur im allgemeinen über eine Reorganisation des Kernapparates, ohne dabei zu erwähnen, daß es sich hier um eine geschlechtliche Reorganisation handelt. Ich möchte auch nicht der Auffassung von FERMOR beipflichten. Nach meiner Ansicht sind bei Infusorien zwei Arten von geschlechtlichen Reorganisationsprozessen des Kernapparates bekannt geworden: die bei der Conjugation vorkommenden und die parthenogenetischen. Als parthenogenetische Reorganisationsprozesse sind nur jene Prozesse zu betrachten, wo alle Teilungsschritte und Degenerationen der Kleinkerne stattfinden, die bei der Conjugation festzustellen

sind, mit Ausnahme des dritten Teilungsschrittes des Kleinkernes vor Befruchtung (Teilung in den Stationär- und Wanderkern) und der damit verbundenen Befruchtung. Weder FERMOR noch ich haben solche Reorganisationsprozesse bei Ruhestadien von *Stylonychia pustulata* beobachten können; demnach ist die Reorganisation keine geschlechtliche, also auch nicht als Ersatz der Conjugation zu betrachten.

Daß in der Deutung dieser Reorganisationsprozesse als geschlechtliche Vorsicht geboten ist, hat schon HERTWIG (1914) sehr scharfsinnig hervorgehoben, indem er die seit Jahren von ihm beobachtete parthenogenetische Reorganisation bei freilebenden Tieren von *Paramaecium aurelia* mit den von WOODRUFF und ERDMANN (1914) beschriebenen Reorganisationsprozessen bei demselben Infusor verglich. Mit Recht macht HERTWIG darauf aufmerksam, daß die parthenogenetischen, von ihm vor Jahren beobachteten Kleinkernteilungen völlig denselben Charakter wie die Reifeteilungen während der Conjugation aufweisen. Der Kleinkern macht in dem von HERTWIG beobachteten Falle das für die Conjugation charakteristische Sichelstadium durch und die weitere Teilung erinnert vielmehr an den Teilungsmodus bei der Conjugation als an den bei der gewöhnlichen Zweiteilung vorkommenden. Der Charakter der Kleinkernteilungen bei den Reorganisationsprozessen, die WOODRUFF und ERDMANN beobachteten, stimmt dagegen mit der Kleinkernteilung während der gewöhnlichen Zweiteilung überein. Mit HERTWIG kann man deshalb annehmen, daß nicht nur die Zahl von Kleinkernteilungen, sondern auch der Charakter der Teilungen bei der Beurteilung in Betracht zu ziehen sind, ob echte Parthenogenese vorliegt oder nicht. Ich möchte nur dem Degenerationsmodus der Großkerne keine so große Bedeutung wie HERTWIG beimessen. Ob wir eine Conjugation oder Parthenogenese oder eine gewöhnliche Regulation vor uns haben, entscheiden nicht der Degenerationsmodus der Großkerne und die Großkerne überhaupt, sondern der Kleinkernapparat, das Verhalten und Schicksal der Kleinkerne. Der Großkern spielt immer nur eine nebensächliche Rolle und seinem längeren oder kürzeren Erhaltenbleiben ist keine größere Bedeutung zuzuschreiben.

Es erübrigt noch die Antwort auf die Frage, wie die bei den Ruhestadien von *Stylonychia pustulata* beschriebenen Reorganisationsprozesse des Kernapparates zu deuten sind. Wie gesagt, diese Reorganisationsprozesse sind nicht als geschlechtliche zu bezeichnen, da die damit verbundenen Veränderungen am Kernapparate bei

weitem nicht denen bei den geschlechtlichen ähnlich sind. Es bleibt deshalb nur übrig, diese Reorganisationsprozesse als gewöhnliche Regulationen zu bezeichnen. Bei zahlreichen Amöben sind ähnliche Regulationen bei freilebenden, besonders häufig aber bei Ruhestadien zu treffen. Es kommt bei Amöben nicht selten vor, daß nach erfolgter Kernteilung die Protoplasmakörperteilung ausbleibt, wodurch zwei-, vier-, acht- und vielkernige Stadien zustande kommen. Die durch die Störung und Sistierung der Teilungsfähigkeit des Protoplasmas hervorgegangene Mehrkernigkeit wandelt sich nun in den normalen Zustand der Einkernigkeit um entweder dadurch, daß das mehrkernige Stadium nachträglich in die entsprechende Zahl einkerniger Stadien zerfällt oder dadurch, daß die überzähligen Kerne auf dem Wege eines früher oder später eintretenden Degenerations- und Resorptionsprozesse reduziert werden und so die Einkernigkeit wiederhergestellt wird. Es kommt dabei nicht selten vor, daß durch die zwei aufeinanderfolgenden Teilungsschritte die vierkernigen Stadien gebildet werden, worauf die drei überzähligen Kerne der Degeneration und Resorption anheimfallen. Bei der Beurteilung solcher Fälle liegt die Annahme nahe, daß in den zwei rasch aufeinanderfolgenden Teilungsschritten echte Reifeteilungen zu erblicken sind. Da aber bei diesen Teilungsschritten gewöhnlich keine Chromosomenbildung stattfindet und da infolgedessen nicht mit Sicherheit zu entscheiden ist, ob hierbei auch eine Reduktion der Chromosomenzahl vorkommt oder nicht, ist mit Sicherheit eine Parthenogenese nicht anzunehmen, sondern vielmehr anzunehmen ist, daß es sich nur um gewöhnliche Regulationen handelt. Da die Infusorien in der Regel mehrkernig sind, weil sie wenigstens zwei Kerne, einen Groß- und einen Kleinkern, besitzen, ist nicht wunderzunehmen, daß bei Infusorien auch diese Regulationen zu treffen sind. Bei den im vorhergehenden beschriebenen Ruhestadien von *Stylonychia pustulata* sind solche Regulationscysten gegeben, bei denen die Regulationen höchstwahrscheinlich ebenfalls eine Folge der Störungen und Sistierungen in Teilungsfähigkeit des Protoplasmas sind. Noch wäre für die mit den Regulationen verbundenen Ruhestadien von *Stylonychia pustulata* zu betonen, daß der normale Zustand des Kernapparates nicht dadurch hergestellt wird, daß demnach die mit den Regulationen verbundenen Reorganisationsprozesse des Kernapparates pathologischer Natur sind. Demnach gehören die Stadien nicht der Entwicklungsgeschichte, sondern der Pathologie von *Stylonychia pustulata* und Infusorien im allgemeinen.

### Literaturverzeichnis.

- BĚLAŘ, KARL (1926): Der Formwechsel der Protistenkerne. Eine vergleichend-morphologische Studie. Jena.
- BRAND, THEODOR (1923): Die Encystierung bei *Vorticella microstoma* und hypotrichen Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 47.
- BÜTSCHLI, OSCAR (1876): Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Conjugation der Infusorien. Abh. d. Senckenb. naturf. Ges. Bd. 10. Frankfurt.
- FERMOR, XENIE (1913): Die Bedeutung der Encystierung bei *Stylonychia pustulata* EHRBG. Zool. Anz. Bd. 42.
- HABERLANDT, G. (1921): Zur Physiologie der Zellteilung. VI. Über Auslösung von Zellteilungen durch Wundhormone. Sitz.-Ber. Preuß. Akad. Wiss., phys.-math. Klasse.
- HERTWIG, RICHARD (1903): Über physiologische Degeneration bei *Actinosphaerium Eichhornii*. Festschrift für ERNST HAECKEL. Jena.
- (1914): Die Parthenogenese der Infusorien und die Depressionszustände der Protozoen. Biol. Zentralbl. Bd. 34.
- ILOWAISKY, S. A. (1926): Material zum Studium der Cysten der Hypotrichen. Arch. f. Protistenk. Bd. 54.
- IVANIĆ, MOMČILO (1924): Zur Kenntnis der Fortpflanzungserscheinungen einiger Süßwasseramoeben. Arch. f. Protistenk. Bd. 50.
- (1926): Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte einer aus dem Kot der gewöhnlichen Schildkröte (*Testudo graeca*) gezüchteten neuen *Hartmannella*-Art (*Hartmannella testudinis spec. nov.*). Zool. Anz. Bd. 68.
- (1926 a): Zur Auffassung der Kernverhältnisse bei *Stentor coeruleus* und *Stentor polymorphus*, nebst Bemerkungen über einige Kernverhältnisse bei Infusorien im allgemeinen. Zool. Anz. Bd. 66.
- (1928): Über die mit den parthenogenetischen Reorganisationsprozessen des Kernapparates verbundenen Vermehrungscysten von *Chilodon uncinatus* EHRBG. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der promitotischen Kernteilung bei Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 61.
- (1929): Zur Auffassung der sog. bandförmigen Großkerne bei Infusorien; zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der sog. parthenogenetischen und ihnen ähnlichen Reorganisationsprozesse des Kernapparates bei Protozoen. Ibid. Bd. 66.
- (1931): Bau des ruhenden Kleinkernes und seine Teilung bei *Stylonychia pustulata* EHRBG. Zool. Anz. Bd. 93.
- MAUPAS, E. (1888): Recherches expérimentales sur la multiplication des infusoires ciliés. Arch. de zool. expér. et gén. T. 6.
- (1889): Le rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Ibid. T. 7.
- PRANDTL, HANS (1906): Die Conjugation von *Didinium nasutum* O. F. M. Arch. f. Protistenk. Bd. 7.
- WOODRUFF, L. L. u. ERDMANN, RH. (1914): Vollständige periodische Erneuerung des Kernapparates ohne Zellverschmelzung bei reinlinieigen Paramaecien. Biol. Zentralbl. Bd. 34.

# 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: 1931

Band/Volume: [74\\_1931](#)

Autor(en)/Author(s): Ivanic Momcilo

Artikel/Article: [Über die mit der Encystierung verbundene Entstellung der kl ein kern losen Stämme, nebst einem Beitrage zur Entstehung der großkernlosen Stämme bei Stylonychia pustulata Ehrbg. 429-448](#)