

Die Konjugation der Infusorien.

Von Prof. Dr. A. Gruber.

- E. Maupas, Le rajouissement karyogamique chez les Ciliés in: Archives de Zoologie expérimentale et générale. 2 Série. Tome 7. p. 149—517. Pl. IX—XXIII. 1889.
- R. Hertwig, Ueber die Konjugation der Infusorien in: Abhandl. d. k. bayer. Akad. d. Wissensch., II. Kl., XVII. Bd., I. Abt., S. 153—233, Taf. I—IV, 1889.

Die Lehre von der Befruchtung hat wieder einen großen Schritt vorwärts gethan. Der Konjugationsprozess der Infusorien ist jetzt mit aller wünschenswerten Sicherheit auf die bei der sexuellen Fortpflanzung der Vielzelligen sich abspielenden Vorgänge zurückgeführt.

Trotz der vielen und wertvollen Arbeiten, welche in den letzten Dezennien unseres Jahrhunderts über die „Konjugation“ erschienen sind, war es doch noch nicht gelungen, einen eigentlichen Befruchtungsakt d. h. eine Kernkopulation mit Sicherheit nachzuweisen. Es handelt sich hier um diejenigen Infusorien, bei welchen der Kern nicht einfach ist, sondern die Kernsubstanz in zwei differente Massen zerlegt ist, welche wir als Haupt- und Nebenkern, Makro- und Mikronukleus etc. bezeichnen. Ich will die letztere Benennung beibehalten, da sie zu keinerlei unsicheren Deutungen und Vergleichen Veranlassung gibt. Dass der Mikronukleus sowohl wie der Makronukleus während der vorübergehenden Vereinigung der Infusorien und noch einige Zeit nach Aufhebung der Konjugation mannigfache Veränderungen durchmacht, dass der Mikronukleus mehrfache Teilungen nach dem Typus der mytotischen Teilung vornimmt, dass der Makronukleus schließlich zu Grunde geht und aus den Derivaten des Mikronukleus ein neuer Makro- und Mikronukleus gebildet wird, dies Alles wusste man schon seit den grundlegenden Arbeiten von Balbiani, Bütschli und Engelmann. Dass aber Kernsubstanz von einem Paarling zum andern ausgetauscht wird, dies nachzuweisen ist erst jetzt gelungen, und es sind ein französischer und ein deutscher Forscher, die sich in das Verdienst teilen.

Maupas, der ausgezeichnete Infusorienforscher in Algier, hatte schon seit dem Jahre 1886 angefangen in den Comptes rendus der Pariser Akademie eine Serie vorläufiger Mitteilungen zu publizieren, in welchen er die Resultate seiner langjährigen, sorgfältigsten Untersuchungen an einer Reihe ciliater Infusorien bekannt gab und worin er mitteilte, überall das Auswandern je einer Mikronukleussspindel von einem Tier zum andern und die Kopulation derselben mit einer im Infusorium stationär gebliebenen zu beobachten. Diese vorläufigen Mitteilungen, denen Schemata beigegeben waren, enthielten auch sonst im Wesentlichen schon die Resultate der ausführlichen, umfangreichen Arbeit Maupas', über die ich hier berichten will. Die letztere war

schon zum größten Teile erschienen, als von R. Hertwig eine Arbeit ausgegeben wurde, welche sich auf den Konjugationsprozess bei *Paramaecium aurelia* bezieht und welche die Maupas'schen Befunde aufs vollkommenste bestätigt.

Demnach lässt sich der Konjugationsprozess der heteronukleären Infusorien, wenn ich den Ausdruck gebrauchen darf, im Allgemeinen folgendermaßen beschreiben:

Zwei Infusorien legen sich an einander und verschmelzen mehr oder weniger innig an einer Stelle ihres Körpers; in jedem Paarling beginnt der Mikronukleus, nachdem er aus seiner Lage neben den Makronukleus herausgetreten ist, anzuschwellen, wobei sich Umlagerungen seiner chromatischen und achromatischen Substanz ergeben. Hierauf teilt sich der Mikronukleus auf indirektem Wege in zwei Kerne und diese teilen sich nochmals, so dass aus einem Mikronukleus viere entstehen, von diesen viere gehen drei, die wir als Richtungskerne ¹⁾ bezeichnen wollen, durch Resorption zu Grunde, der vierte, welcher der Vereinigungsstelle der Paarlinge genähert liegt, wird zum Sexualkern. Der Sexualkern teilt sich nun in einen männlichen und weiblichen Vorkern, von welchen letzterer im Infusorium ruhig liegen bleibt, während der männliche in das andere Infusorium hinüberdrängt; in der Verbindungsbrücke zwischen den Paarlingen begegnet er dem männlichen Vorkern der andern Seite und sie rutschen nun beide an einander vorbei und auf die weiblichen Vorkerne zu; der männliche Vorkern des linken Infusoriums vereinigt sich dann mit dem weiblichen des rechten und umgekehrt und die Befruchtung ist vollzogen. Die Kopulation geschieht durch Zusammenlagerung der chromatischen und achromatischen Bestandteile der zwei Vorkerne. Hierauf trennen sich die Tiere und nun verlaufen die weiteren Prozesse in jedem Infusorium wie folgt: Der alte Makronukleus, der schon bisher Spuren des beginnenden Zerfalls aufgewiesen hat, löst sich allmählich in Bruchstücke auf, die mehr oder weniger rasch resorbiert werden und der durch die Kopulation entstandenen Furchungskern teilt sich zum ersten mal in zwei gleichwertige Hälften. Diese teilen sich nochmals, aber aus ihren Teilstücken gehen ihrer Bestimmung nach ungleichwertige Stücke hervor; die Teilungsebene kommt quer zur Queraxe des Infusoriums zu liegen und die nach vorne zu geschobenen Teilstücke des Kerns werden neue Makronuklei, die hinten dagegen Mikronuklei. Hiermit sind aus den Derivaten eines

1) Ich will in diesem Referat die für die Befruchtung der Metazoen gebräuchlichen Ausdrücke Richtungskerne, Vorkerne, Furchungskerne anwenden, lediglich um die Analogien sofort deutlich zu bezeichnen; es wird sich später zeigen, dass von einer Homologie nicht gesprochen werden kann. Vorkern soll nicht bedeuten ein Kern dem etwas fehlt, sondern der zur Kopulation vorbereitet ist. Der Ausdruck Samen- und Eikern wäre doch unstatthaft gewesen und von der Einführung neuer Bezeichnungen wie „Wanderkern“ und „stationärer Kern“ (Hertwig) wollte ich absehen.

gemischten Furchungskerns die neuen Kerne wieder aufgebaut, dieselben werden bei einer jetzt eintretenden Zweiteilung des Infusoriums auf zwei Individuen verteilt. Mit den Veränderungen an den Kernen während der Konjugation gehen wohl auch immer größere oder geringere Umformungen am Körper vor sich, als Rückbildung des Mundapparats, Einschmelzung von Wimpern und ähnliches; die Infusorien sind unfähig Nahrung aufzunehmen, erst nach der Wiederherstellung der Kerne erscheinen die verlorenen Teile wieder und wird das Infusorium wieder ganz normal.

In dieser kurzen Darstellung des Konjugationsvorgangs habe ich zwei Punkte ganz unberücksichtigt gelassen, erstens die innern Vorgänge bei der Kernumwandlung und Kernteilung und zweitens die Modifikationen, welche der Prozess bei den einzelnen Arten erleidet. Ueber den erstern Punkt haben Maupas' wie Hertwig's Untersuchungen zu annähernd gleichen Resultaten geführt obgleich sie mit verschiedenen Reagentien gearbeitet haben, Maupas mit einprozentiger Sublimatlösung und nachheriger Pikrokarmine-, meist aber Methylgrün-Färbung, Hertwig mit Pikrinessigsäure und Boraxkarmin in Brutofenwärme. Beide ziehen Konservierung in Glycerin oder Nelkenöl derjenigen in Canadabalsam weit vor. Hertwig, der auf ein Objekt seine ganze Kraft gelegt, ist in der Erforschung des feinsten Details der Kernteilung noch weiter gelangt als Maupas, doch muss ich hierin im genaueren auf die Originale verweisen. Im Mikronukleus ist die chromatische Substanz in sehr geringer Menge vorhanden, dies zeigt sich besonders im Beginn der Konjugation, wo der Mikronukleus durch Intussuszeption anschwillt. Das Chromatin liegt dann als Nukleolus zusammengeballt in der achromatischen Substanz, die sich immer deutlicher zu Spindelfasern umgestaltet, der Kern nimmt eine mondsichelförmige Gestalt an, dann wird er spindelförmig, das Chromatin rückt in den Aequator, es bildet sich eine deutliche Aequatorialplatte, dieselbe spaltet sich, an den deutlich hervortretenden Spindelfasern werden die Chromatinelemente nach den Polen geführt; die Durchschnürung des Mikronukleus erfolgt in der Weise, dass sich schließlich zwei Köpfchen bilden, welche mittels eines dünnen langen Verbindungsstückes aus Achromatin verbunden sind. Dieses Verbindungsstück (Gubernaculum) bildet entweder einen einheitlich dünnen Faden oder zeigt in seinem mittlern Teil eine spindelförmige von Fäden durchzogene Anschwellung. Die Köpfchen trennen sich los und die Teilung ist hiermit vollendet. Das Gubernaculum löst sich dann in der Zellsubstanz auf. Bei den Heterotrichen bildet sich nach Maupas das dünne Verbindungsstück nicht aus, bei *Spirostomum teres* z. B. sind die Pole durch einen gleichmäßig dicken Zylinder gewundener Fasern verbunden.

Ich möchte nun in Kurzem den Verlauf des Konjugationsprozesses bei den einzelnen Abteilungen der Infusorien überblicken, wobei ich

Maupas' Arbeit fast ausschließlich zu Grunde legen muss, da von Hertwig nur eine Art, *Paramaecium aurelia*, untersucht wurde; aber grade bei dieser folge ich meist Hertwig's Darlegung.

H o l o t r i c h a.

1. *Paramaecium aurelia*. Bei dieser Art sind immer 2 Mikronuklei vorhanden, es bilden sich also bei den zwei ersten Teilungen nicht 4, sondern 8 Spindeln, von diesen werden 7 zu Richtungskernen, während die andere durch ihre Stellung nahe der Vereinigungsstelle der Paarlinge sich als der Sexualkern dokumentiert. Die Derivate der ursprünglichen Mikronuklei sind unter sich ganz gleich und es ist lediglich die Stellung, die entscheidet, welche Spindel als Sexualkern persistieren soll und welche als Richtungskörper zu Grunde gehen müssen. Mit der Sexualspindel ist auch Protoplasma nach der Verbindungsstelle der Paarlinge geströmt und hat einen Verschluss des Mundes, der dort gelegen ist, herbeigeführt. Die Sexualspindel teilt sich nun und zwar in der Weise, dass die eine Hälfte nach dem andern Paarling zustrebt, die andere dagegen von dem fadenförmigen Verbindungsstück, das man wohl mit Maupas treffend als Gubernaculum bezeichnet, nach dem Innern des Infusorium geschoben wird. Diese Spindel wird der weibliche Vorkern (stationäre Kern Hertwig's), die andere der männliche Vorkern (Wanderkern Hertwig's). Auch diese beiden Kerne sind ihrer Entstehung und ihrer Struktur nach vollkommen kongruent und nur die Lage entscheidet über ihr Schicksal. Während die Richtungskerne allmählich verschwinden, fangen die Geschlechtskerne an zu wachsen und werden wieder spindelförmig; man unterscheidet 4—6 Spindelfasern und ebensoviele Chromatinelemente; nachdem schon das Stadium der Aequatorialplatte bei ihnen eingetreten, rücken die männlichen Vorkerne von einem Tier ins andere und vereinigen sich mit den entsprechenden weiblichen Vorkernen. Die Spindelfasern und Chromatinelemente bleiben in den kopulierenden Kernen getrennt, so dass der Furchungskern deren etwa 10 aufweist, die für den Mikronukleus von *Paramaecium aurelia* normalen Zahl. Der Furchungskern (die primäre Teilspindel Hertwig's) teilt sich, nachdem die Tiere sich getrennt haben, in 2 Kerne und diese in 4; bei dieser zweiten Teilung bilden sich lange, mit der Längsaxe des *Paramaecium* parallel laufende Gubernacula, welche die Köpfechen paarweise nach vorn und hinten leiten; ihre Lage entscheidet über ihr Schicksal, die vordern sind zu Makro- die hintern zu Mikronuklei bestimmt; jeder sekundäre Furchungskern zerfällt also in eine Makro- und eine Mikronukleus-Anlage. Bei dieser Teilung tritt am Gubernaculum ein stark aufgeblähtes, spindelförmiges Mittelstück auf, während bei den frühern Teilungen dies nicht der Fall war; es unterscheidet sich also dieser Teilungsvorgang von den frühern, ähnelt dagegen dem bei der Vermehrung durch Zweiteilung

bei *Paramaecium aurelia* beobachteten Vorgänge. Hertwig legt diesem Umstand einen fundamentalen Wert bei, ich weiß aber nicht, ob mit Recht; denn nach Maupas' Zeichnungen zu schließen, lassen andere Infusorien diesen Unterschied vermissen.

Der alte Makronukleus hat mittlerweile seine regressive Metamorphose durchgemacht. Nach Hertwig ist dieselbe nicht regellos, sondern verläuft mit einer gewissen Gesetzmäßigkeit. Man kann am Kerne eine mittlere Platte und zwei Seitenteile unterscheiden, welche letztere zu zwei langen mehrfach gewundenen wurstförmigen Körpern auswachsen, die dann nach aufgehobener Konjugation in einzelne Stücke zerfallen. Während die neuen Kerne sich ausbilden, verschwinden diese Stücke allmählich ganz. Die zwei Makronuklei und die zwei Mikronuklei können nach Hertwig's (und früherer Autoren) Angaben je mit einander verschmelzen, aber nach Maupas geschieht dies nur im Hungerzustand, normaler Weise tritt eine Zweiteilung des *Paramaecium* ein, wobei jede Tochter einen Makronukleus und, da sich die Mikronuklei vorher geteilt haben, zwei Mikronuklei erhält.

Was die innern Veränderungen im Körper des Infusoriums betrifft, so sei noch folgendes erwähnt:

Der Mund war, wie gesagt, von dem mit dem Geschlechtskern andrängenden Plasma verschlossen worden; er wird nun samt dem ganzen Schlundapparat rückgebildet, es ist aber durch Knospung vom alten schon ein neues Cytostom entstanden (Hertwig), grade wie dies auch bei der Teilung geschieht (Hertwig) und dieses wächst dann nach aufgehobener Konjugation vollkommen aus.

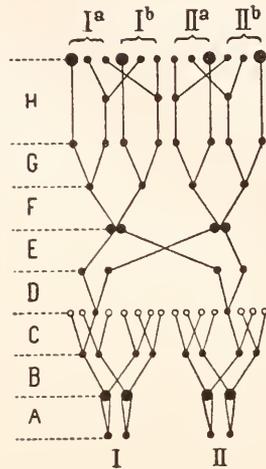
Hertwig unterscheidet bei dem ganzen Konjugationsprozess 4 Perioden: a. die Periode der Umwandlung der Nebenerne in Spindeln, b. die Periode der Teilung der Nebenerne-spindeln, c. die Periode des Austausches der Wanderkerne (Befruchtungsprozess), d. die Periode der Bildung der Haupt- und Nebenerne. Maupas hingegen teilt den Vorgang in 8 Etappen, welche er auf den kleinen Schemata, die er schon seinen vorläufigen Mitteilungen beigegeben hat, darstellt. Ich möchte hier das auf *Paramaecium aurelia* bezügliche wiedergeben:

A bezeichnet das Anwachsen der Mikronuklei, B die erste, C die zweite Teilung derselben, die weißen Scheiben sind die zugrunde gehenden Richtungskerne, D ist das Stadium des Austausches der männlichen Vorkerne, E die Kopulation oder Befruchtung, F die erste, G die zweite Teilung des Furchungskerns, H endlich die Ausbildung der Mikro- und Makronuklei (die letztern sind größer gezeichnet) und die erste Teilung des *Paramaecium*; bei diesem Beispiel kommt hinzu, dass der definitive Mikronukleus sich in H noch einmal teilt, damit jeder Makronukleus zwei Mikronuklei erhält; dies ist aber ein Ausnahmefall. Soweit *Paramaecium aurelia*; bei der Besprechung der übrigen Arten kann ich mich kürzer fassen. Der Prozess ist

überall im Grunde derselbe, und es genügt die Abweichungen und Besonderheiten hervorzuheben.

Fig. 1.

Schema für den Konjugationsprozess bei *Paramecium aurelia* nach Maupas; die römischen Ziffern habe ich eingefügt; I und II sind die beiden Paarlinge, I^a und I^b die Töchter von I, II^a und II^b diejenigen von II. Die weitere Erklärung siehe im Text.



Bei *Paramecium caudatum* hat Maupas die Konjugation mit am vollständigsten beobachtet; hier hat er auch genaue Untersuchungen über den Beginn der Konjugation zu bestimmten Tagesstunden (frühe Morgenstunden) und die Dauer derselben (Wärme beschleunigt, Kälte verlangsamt den Prozess) u. s. w. gemacht. Ich hebe hervor, dass hier, wo doch nur ein Mikronukleus vorhanden ist, der Furchungskern sich nicht zwei- sondern sogar dreimal teilt (dies scheint bei den Vorticelliden die Regel zu sein) so dass 4 neue Makro- und 4 Mikronuklei entstehen, von den letztern gehen seltsamerweise 3 zugrunde und nur einer bleibt bestehen; es ist dies um so eigentümlicher, als der letztere sich doch wieder teilen muss, denn bei der jetzt eintretenden Vermehrung des Infusoriums durch zweimalige Teilung erhält jede Tochter einen der vier neuen Makronuklei und dazu einen Mikronukleus. Der alte Makronukleus fängt hier erst nach der Trennung der Paarlinge an zugrunde zu gehen.

Bei *Paramecium bursaria* ist Maupas nicht sicher, ob der alte Makronukleus erhalten bleibt oder nicht.

Colpodium colpoda und *C. truncatum* vereinigen sich nur mit dem vordersten Körperende, so dass die Geschlechtskerne in die Spitze der Tiere wandern müssen.

Leucophrys patula diente Maupas zu Versuchen, um nachzuweisen, dass eine Konjugation zwischen nahe Verwandten normaler Weise nicht vorkommt (erst in der 250—300sten Generation eines aus der Konjugation hervorgegangenen Individuums) und findet sie statt, so gehen die Individuen nachher zu Grunde. Der Mikronukleus nimmt hier bei seinem Anschwellen im 1. Stadium die Gestalt eines langen Bandes an.

Bei *Chilodon uncinatus* bleibt der Mundapparat erhalten und rückt nur von der Stelle, um den männlichen Vorkernen den Durchtritt zu gewähren.

Bei *Cryptochilum nigricans* wird der Mikronukleus im Stadium des Anschwellens so lang, dass er das ganze Infusorium von einem Ende zum andern durchzieht. Hier teilt sich der Furchungskern in 8 Spindeln, wovon eine zum Mikronukleus und alle andern 7 zu Makronuklei werden; wahrscheinlich verschmelzen sie zu einem.

Bei *Prorodon teres* kann man sehr deutlich sehen, wie der reusenförmige Schlund sich auflöst und die Stäbchen dann lose umher liegen.

H e t e r o t r i c h a.

Maupas untersuchte zwei Arten, *Spirostomum teres* und *Climastomum virens*, und fand, dass hier die Dauer der Konjugation eine besonders lange ist. Ueber den abweichenden Teilungsmodus der Mikronuklei habe ich schon oben berichtet. Die Richtungskerne werden hier in zwei Etappen entfernt, bei der ersten Teilung (Stad. B) die Hälfte, bei der zweiten (Stad. C) alle. Die Geschlechtskerne sind hier ganz kompakt und stark färbbar, und Maupas meint, dass sie gar kein Achromatin enthalten, dieses also auch bei der Befruchtung keine Rolle zu spielen habe.

H y p o t r i c h a.

Die hypotrichen Infusorien hauptsächlich haben Maupas zur Untersuchung der Konjugationsbedingungen gedient. Zahlreiche Versuche zeigten, dass zur Erzielung einer normalen, fruchtbaren Konjugation die beiden Paarlinge schon durch viele Generationen von gemeinsamen Ahnen entfernt sein müssen. Erfolgt zwischen nahe Verwandten eine Konjugation, so gehen die Infusorien infolge davon zugrunde, während sie sich durch Teilung noch lange hätten vermehren können. Die anormalen Vorgänge bei solchen Konjugationen zwischen Verwandten beruhen, scheint, darauf dass der Kern sich nicht in der richtigen Weise rekonstituiert, da aber der Kern die Reorganisation des Wimperapparats zu beherrschen hat, bleibt diese aus und die Tiere gehen bei der Unfähigkeit Nahrung aufzunehmen an Hunger zu Grunde. Die Teilungsfähigkeit ist vor und nach der Konjugation dieselbe, also vorher nicht vermindert und nachher nicht gesteigert, wie früher angenommen wurde. Was die Infusorien zur Konjugation treibt, ist der Hunger.

Bei *Onychodromus grandis* z. B. werden die Tiere, wenn sie hungern, infolge der Teilung immer kleiner und dann konjugieren sie, füttert man sie aber gut, so wachsen sie wieder heran und konjugieren nicht.

Die genannte Species hat von Maupas eine sehr eingehende und genaue Untersuchung erfahren und er hat zahlreiche, ausgezeichnete Abbildungen vom Konjugationsprozess geliefert. Auffallend ist

hier die Entstehung des Geschlechtskerns: Es sind nämlich normaler Weise zwei Mikronuklei vorhanden; von diesen teilt sich der eine, wonach die Teilstücke zugrunde gehen, der zweite teilt sich auch in zwei und dann in vier, wovon wieder zwei zugrunde gehen, die zwei persistierenden teilen sich abermals und wieder gehen zwei zugrunde; von 8 Spindeln gehen also 6 als Richtungskerne verloren und die zwei überlebenden sind der männliche und weibliche Vorkern. Der Furchungskern teilt sich in viere, ein Stück geht zugrunde, eines wird Makronukleus und die beiden andern Mikronuklei, es wird also immer nur ein Makronukleus gebildet und dieser spaltet sich dann in die vier durch feine Fäden verbundenen Abschnitte. Sehr genau hat Maupas die Einschmelzung und den Wiederaufbau des gesamten Wimperapparats untersucht und nachgewiesen, dass es fast ganz genau dieselben Vorgänge sind, welche sich auch bei der Zweiteilung des Infusoriums abspielen. Auch bei künstlicher Teilung und nachheriger Regeneration geht der letzteren eine vollkommene Umwandlung des Wimperapparats voraus.

Euplotes patella zeigt in der Reifung des Kerns Uebereinstimmung mit den gleich zu betrachtenden Vorticelliden: Der Mikronukleus teilt sich nämlich und erst die Teilstücke vergrößern sich durch Intussuszeption; nachher verläuft der Prozess, wie wenn *Euplotes* stets mit 2 Mikronuklei versehen wäre; durch zweimalige Vermehrung entstehen 8 Spindeln, 6 davon werden zu Richtungskernen, die 2 übrig bleibenden teilen sich wieder in vier, wovon wieder zwei als Richtungskerne verschwinden und zwei als die Vorkerne übrig bleiben. Von den vier Derivaten des Furchungskerns gehen zwei zu Grunde, während die andern zum Makro- und Mikronukleus werden. Der neue Makronukleus wächst dann zu dem bekannten Rande aus; der alte soll bei schlecht genährten Individuen nicht ganz zu Grunde gehen, sondern einzelne Bruchstücke sollen zu Bändern auswachsen und sich mit dem neuen Makronukleus vereinigen.

V o r t i c e l l i d e n .

Bei den Vorticelliden geschieht bekanntlich die Konjugation in der Weise, dass ein einzig kleines Individuum, Mikrogonidium, sich an ein normales, Makrogonidium anheftet und mit diesem verschmilzt. Das Verschmelzen hat aber nur die Bedeutung den befruchtenden Kern einzuführen, sonst geht das Mikrogonidium als Individualität zugrunde; seine Körpersubstanz geht in die des Makrogonidiums auf und der ihm zugehörige Kernanteil wird, wie wir sehen werden, ebenfalls vernichtet; außer dem einen Vorkern wird die gesamte Körper- und Kernsubstanz des Mikrogonidium wie ein Nahrungsbestandteil von Makrogonidium assimiliert. Die Kernveränderungen sind merkwürdigerweise in den beiden Individuen nicht ganz dieselben,

denn nachdem sich das Mikrogonidium angeheftet, verläuft der Prozess, wie folgt. Im Makrogonidium: Anschwellen des Mikronukleus, viermalige Teilung desselben, Zugrundegehen dreier Richtungskerne und Ueberleben eines Geschlechtskerns. Im Mikrogonidium: Zweiteilung des Mikronukleus, Anschwellen der beiden durch Teilung entstandenen Mikronuklei, zweimalige Teilung derselben, Bildung von 7 Richtungskernen und einem Sexualkern. Nachdem die beiden Sexualkerne sich einander genähert haben, teilen sie sich in die Vorkerne, aber nur ein männlicher und ein weiblicher Vorkern kopulieren, die beiden andern werden in das schon halb eingeschmolzene Mikrogonidium gedrängt und gehen da zugrunde.

Der Furchungskern liefert 8 Derivate, von welchen eines zum Mikronukleus, die andern zu Makronuklei werden, letztere werden bei nachher erfolgenden Vermehrungen der Vorticelle auf die Töchter repartiert.

Die Rückbildung des Mundes und Wimperbandes hat Maupas's bei *Vorticella nebulifera* genau beschrieben; ganz allmählich tritt nach der Einschmelzung des Mikrogonidiums die Rekonstruktion des Peristoms ein und es wird dann die Nahrungsaufnahme wieder eintreten.

A c i n e t e n .

Ueber seine Beobachtungen an Acineten hat Maupas erst eine kurze Notiz gegeben, es geht aber daraus die wichtige Thatsache hervor, dass auch bei dieser Abteilung der Infusorien eine Trennung der Kernsubstanz in zwei morphologisch und physiologisch verschiedene Bestandteile besteht und dass die Konjugationsvorgänge im Wesentlichen dieselben sind, wie bei den Ciliaten.

A l l g e m e i n e R e s u l t a t e .

Es würde den Rahmen dieses Referates ungebührlich erweitern, wenn ich ausführlich auf die Schlüsse eingehen wollte, die sowohl Maupas wie Hertwig aus ihren Beobachtungen gezogen haben; doch möchte ich wenigstens das Wichtigste herausgreifen. Maupas Untersuchungen haben abermals die Allgemeinheit des Vorkommens von zweierlei Kernformen bei den Infusorien dargethan; die einzigen Ausnahmen sind einige Opalinen, und ich glaube nicht, dass auch hier Mikronuklei gefunden werden können, *Opalina ranarum* z. B. hat deren gewiss keine, wie mir aus dem Umstand sicher hervorzugehen scheint, dass ihre Kerne sich durch typische Mytose teilen, wie Pfitzner¹⁾ dies genau beschrieben, und kein Makronukleus teilt sich, wie wir wissen, auf indirektem Wege, dies thut bei den heteronukleären Infusorien nur der Mikronukleus und ich glaube daher,

1) Pfitzner, Zur Kenntnis der Kernteilung bei den Protozoen in: Morphol. Jahrb., Bd. XI, 1885.

dass diese Opalinen nicht heteronukleär sind. Ueber die Arbeitsteilung beim Kern spricht Maupas sich ebenso aus, wie dies Bütschli und ich gethan und wie Hertwig es ebenfalls thut, wonach der Makronukleus als der „Stoffwechsellkern“ und der Mikronukleus als der „Geschlechtskern“ zu bezeichnen wäre. Mit vollkommener Uebereinstimmung finden Maupas und Hertwig in ihren Beobachtungen wieder eine Stütze der fundamentalen Ansicht, dass zwischen Ei- und Spermakern kein prinzipieller Unterschied besteht. Die Geschlechtskerne bei den Infusorien sind ihrer Entstehung und histologischen Zusammensetzung nach vollkommen gleich, es ist — wie Maupas besonders betont — einfach nur die Lage, welche entscheidet, ob der Kern die Rolle des weiblichen oder des männlichen zu spielen hat. Es haben also die Vorkerne weder etwas spezifisch männliches noch spezifisch weibliches, und es wäre falsch, wollte man die Infusorien als hermaphroditisch bezeichnen.

Maupas sagt hierüber: „... les termes de mâle et de femelle n'ont plus de sens. Les différences appelées sexuelles, portent sur des faits et des phénomènes purement accessoires de la fécondation... Elle consiste uniquement dans la réunion et la copulation de deux noyaux semblables et équivalents, mais provenants de deux cellules distinctes“ und Hertwig: „Bei den meisten Infusorien kopulieren weder sexuell differenzierte Kerne, noch auch Kerne sexuell differenzierter Tiere, sondern gleichwertige Kerne, welche in gleichwertigen, aber unabhängig von einander entwickelten Tieren entstanden sind. Damit fehlt aber die Basis für die Begriffe männlich und weiblich, vollends aber für den Begriff Hermaphroditismus.“

Dass es nur die Kerne sind, die bei der Befruchtung eine Rolle zu spielen haben, dazu bedurften wir kaum noch eines Beweises, doch hätte man, wie Maupas ausführt, wohl keinen schlagenderen finden können als den der Kernbefruchtung bei den Infusorien, ebenso scheinen Maupas die Heterotrichen, bei welchen die Vorkerne kein Achromatin enthalten sollen, den sichersten Beweis dafür zu liefern, dass nur das Chromatin das Wesentliche ist und das wir in ihm allein auch das Vererbungssubstrat zu sehen haben.

Es ist wohl kaum nötig, dass ich noch ausdrücklich auf die außerordentliche Aehnlichkeit aufmerksam mache, welche zwischen der Konjugation und der Befruchtung besteht.

Maupas, in dessen Arbeit der allgemeine Teil einen großen Umfang einnimmt, hat auch dies eingehend ausgeführt. Das Anschwellen des Mikronukleus entspricht dem Anwachsen des Keimbläschens bei der Reifung des Eis; hier wie dort werden Richtungskerne ausgestoßen, hier wie dort geschieht dies in zwei Etappen. Aber eine vollkommene Identität, wie Maupas meint, besteht weder im Reifungs- noch im Befruchtungsprozess zwischen Infusorien und Metazoen und dies kann nicht besser dargelegt werden, als durch

Hertwig's Worte: es bleibt „die Schwierigkeit bestehen, dass beim Ei von 4 Kernen einer zum Eikern wird, bei den Infusorien dagegen der 4. Kern sich noch einmal teilen muss, ehe der dem Eikern physiologisch vergleichbare stationäre Kern entsteht. Unter diesen Verhältnissen will es mir wahrscheinlicher erscheinen, dass die Reifungsprozesse der Infusorien und diejenigen der Eier der Metazoen unabhängig von einander entstanden sind und ihre Aehnlichkeit nur gleichartigen physiologischen Bedingungen verdanken. Wir gelangen so zu demselben Resultat, zu dem uns schon die Vergleichung der Befruchtungsprozesse geführt hat. Die Fähigkeit, die geschlechtliche Fortpflanzungsweise auszubilden, ist wohl allen Organismen gemeinsam. Dass aber diese Fähigkeit zur Geltung gelangt, hängt von Ursachen ab, welche weit verbreitet sind und daher unabhängig bei sehr vielen Organismen die Sexualität hervorgerufen haben“. Es stimmt dies mit unserer Ansicht, dass es jedenfalls nicht die ciliaten Infusorien sind, welche genetisch das Verbindungsglied zwischen Protozoen und Metazoen darstellen.

Auch in anderer Beziehung hat Maupas in der Identifizierung von Infusorien und Metazoen nicht das Richtige getroffen, wenn ich ihm recht verstehe. Die konjugirenden Individuen sollen den Keimzellen entsprechen und wie diese immer weiter leben, die nicht zur Konjugation gelangenden, welche nach ihm senil degenerieren und sterben, sollen den ebenfalls an Altersschwäche sterbenden somatischen Zellen der Vielzelligen entsprechen. Der Tod soll also bei den Protozoen in derselben Weise bestehen, wie bei den Metazoen.

Ich habe in einem frühern Referat über eine andere Arbeit von Maupas¹⁾ eine Polemik über diesen Punkt geführt, wie ich aber aus einem Anhang zur Konjugationsarbeit des französischen Forschers entnehme, vergeblich. Maupas wirft mir (übrigens nicht mir allein) allerlei Denkfehler vor und hält an seiner Ansicht fest. Ich habe versucht, Herrn Maupas, mit dem ich in freundschaftlicher Korrespondenz stehe, von meiner Denkfähigkeit zu überzeugen und in das Lager der für die Unsterblichkeit — der Einzelligen Kämpfenden zu ziehen, letzteres scheint ohne Erfolg. Hier will ich nur wiederholen: Die Sexualzellen der Metazoen und Metaphyten haben alle in sich die Fähigkeit ihre Bestimmung d. h. die Art zu erhalten zu erfüllen, sind also im Grunde unsterblich, alle Infusorien haben ebenso dieselbe Fähigkeit in sich, sind also ebenfalls im Grund alle unsterblich. Mag die Unsterblichkeit auch an den Befruchtungsakt gebunden sein, alle haben eben doch das Vermögen, den Befruchtungsakt auszuführen. Die somatischen Zellen der Polyplastiden aber, die Muskelzellen, Nervenzellen und wie sie sonst heißen mögen, sind von Anfang an selbst oder in ihren Nachkommen dem Tode geweiht, demjenigen Tode, der eben erst bei den Polyplastiden auftritt.

1) *Biolog. Studien an Protozoen in diesem Centralblatt*, Bd. IX, Nr. 1, 1889.

Von großem Interesse ist der von Hertwig ausgeführte Vergleich, worin es sich zeigt, dass er auch auf dem Standpunkt der von mir Maupas gegenüber verfochtenen Weismann'schen Anschauungen steht: Durch die Bezeichnung des Mikro- und Makronukleus als Geschlechts- und Stoffwechselkerne kann man innerhalb einer einzigen Zelle eine analoge Differenzierung annehmen, wie sie bei Metazoen zwischen vielen Zellen besteht, nämlich zwischen Fortpflanzungs- und somatischen Zellen. „Die somatischen Zellen haben eine beschränkte Lebensdauer; ihre Existenz beginnt, indem sie sich später oder früher durch morphologische und histologische Differenzierung von dem zunächst indifferenten Zellmaterial des in Furchung begriffenen Eis absondern, und hört mit dem Tode des Individuums auf. Der normale aus eignen innern Ursachen erfolgende Tod des Einzeltiers beruht auf dem Tod seiner funktionierenden Zellen. Umgekehrt sind die Geschlechtszellen unsterblich; sie haben die Energie zu unbegrenztem Leben, wenn ihnen nicht durch die Ungunst äußerer Existenzbedingungen ein Ziel gesetzt wird. Wenn wir uns die Organismenwelt unabhängig von ihrer Anordnung in Individuen als eine Summe durch Teilung sich vermehrender Zellen vorstellen, so bilden die Geschlechtszellen Ketten von Elementarorganismen, welche in ununterbrochener Reihenfolge vom Anfang des Lebens an sich durch Teilung vermehrt haben und noch vermehren; die somatischen Zellen bilden dagegen Verbände, welche nach einer begrenzten Zahl von Teilungen stets zu Grunde gehen.“

So ist es nun auch mit den beiden Kernen eines Infusors. Die Nebenkernkerne (Mikronuklei) vermehren sich bei jeder Teilung und jeder Konjugationsperiode, ohne Anzeichen einer herabgesetzten Lebensenergie zu geben, sie sind unsterblich im Sinne Weismann's; die Hauptkerne (Makronuklei) dagegen haben eine beschränkte Dauer, indem sie sich nur von einer Konjugationsperiode zur andern erhalten“. Der Vergleich geht weiter: Man kann eine Periode der Vermehrung der Eizellen im Ovar annehmen, wo die Zellen durch Teilung immer nur ihresgleichen erzeugen, dann eine Periode der Eireifung und drittens die Periode der Furchung, wo das Ei die Fähigkeit hat sowohl wiederum Geschlechtszellen als auch somatische Zellen zu liefern. Da diese Fähigkeit auch parthenogenetischen Eiern zukommt, so ist es nicht die Befruchtung, welche sie herbeiführt, sondern die Reifungsprozesse sind es und besonders die Bildung der Richtungskörper. Ebenso liefert bei den Infusorien der Mikronukleus oder Geschlechtskern während der vegetativen Vermehrung des Infusors immer nur seinesgleichen, er macht eine Periode der Reifung durch und dann gewinnt er vorübergehend die Fähigkeit somatische Kerne, die Makronuklei, und Geschlechtskerne, die Mikronuklei zu erzeugen.

Auch hier ist diese Fähigkeit des Geschlechtskerns eine Folge der oben beschriebenen Reifeerscheinungen (Anwachsen des Mikro-

nukleus, Bildung der Richtungskerne etc.) und ist nicht an den Befruchtungsakt gebunden, denn wie Hertwig vorläufig mitteilt, und in einer spätern Arbeit auszuführen gedenkt, können die sonst an die Konjugation gebundenen Kernveränderungen auch ohne eine solche eintreten, es gäbe also auch bei den Infusorien eine Art von Parthenogenese.

Was die Natur der Reifeprozesse betrifft, so will darüber Hertwig noch keine Ansicht aussprechen, er sowohl wie Maupas halten aber die Erklärung Weismann's, dass die Ausstoßung des ersten Richtungskörpers die Entfernung des histogenen Plasmas aus dem Ei bedeute, auf Grund der Befunde bei den Infusorien für ausgeschlossen. Es mag dies vielleicht richtig sein, würde aber an der Auffassung Weismann's von den zweiten Richtungskörpern nichts ändern.

Was nun die Bedeutung der Konjugation — und mit ihr natürlich der geschlechtlichen Fortpflanzung überhaupt — betrifft, so gehen die Ansichten Maupas' und Hertwig's hierüber weit aus einander. Darüber sind beide einig, dass der Befruchtungsprozess mit der Vermehrung durch Teilung in keinem direkten Zusammenhang stehen. Maupas hat bestimmt nachgewiesen, dass die Vermehrungsfähigkeit ebensowenig vor der Konjugation ab- wie nach derselben zunimmt, und Hertwig hat Infusorien in den ersten Stunden der Konjugation getrennt und die Tiere einzeln weiter gezüchtet, wobei sich herausstellte, dass sie keine Störung in der Vermehrungsfähigkeit aufwiesen, sondern dass dieselbe vielmehr gesteigert war.

Diese Beobachtungen sprechen natürlich gegen die Verjüngungstheorie, wie sie für die Infusorien hauptsächlich von Bütschli und Engelmann begründet und von ihnen sowie von Hensen und Ed. van Beneden auf die geschlechtliche Fortpflanzung der Vielzelligen übertragen wurde. Während aber Hertwig dieser Lehre folgerichtig entgegentritt, verfißt sie Maupas trotz seiner negativen Befunde; ihm ist die Konjugation und die Befruchtung eine Kernverjüngung, ein „rajeunissement karyogamique“, die Kerne und mit ihnen der Organismus verlieren an Kraft und die senile Degeneration führt den Organismus zum Tode, wenn nicht von Zeit zu Zeit durch Vermischung distinkter Kernsubstanz eine Verjüngung eintritt. Insofern unterscheidet sich Maupas allerdings von seinen Vorgängern als er ja die Vermischung nicht zwischen zwei schon abgeschwächten Individuen eintreten lässt, sondern nachweist, dass Konjugation bei senil angekränkelten Infusorien nicht zu neuem Leben, sondern zum Tode führt.

Aber auch er spricht also der Materie an sich die Fähigkeit unbegrenzt weiter zu leben ab, auch nach ihm hat dieselbe fortwährend die Tendenz durch allmähliches Herabsinken der Lebensenergie dem Untergang entgegenzugehen und die Befruchtung ist der errettende Impuls, der sie wieder auf die Welle des Lebens hinaufhebt.

Ich habe seinerzeit bei Besprechung der Theorie von Plate zur Erklärung der Konjugation gesagt¹⁾: „Hier wie dort stehen wir vor der undenkbaren Annahme, dass die Natur pathologische Zustände, „„Uebelstände““ wie Plate sich ausgedrückt hat, im Entwicklungsgang von Organismen eingeführt habe, zu deren Beseitigung sehr komplizierte Vorgänge notwendig geworden sind. Der Konjugationsprozess wäre dann nichts weiter als ein Remedium, ohne welches die Infusorien in krankhafte Verhältnisse geraten und zu Grunde gehen“. Bütschli²⁾ hat sich gegen diese meine Ausführung ausgesprochen und hauptsächlich an dem Worte „eingeführt“ Anstoss genommen. Wenn aber das Verjüngungsbedürfnis nicht eingeführt ist so muss es der Materie von jeher innegewohnt haben und was berechtigt uns zu dieser Annahme?

Maupas richtet eine sehr ausführliche Polemik gegen Weismann's Lehren von der Kontinuität des Keimplasmas und der Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung, deren Inhalt er in kurzen Zügen richtig wiedergibt; ich will mich nicht näher auf die Streitfragen einlassen, erwähne nur, dass wenn Maupas auch in der Verjüngung den Hauptzweck der Befruchtung sieht, er sich doch zu folgendem Zugeständnis an die Weismann'sche Lehre bekennt: „Rappelons nous qu'en outre de sa haute fonction de rajonnement, la fécondation est également, comme nous l'avons dit dans le chapitre précédent, la fonction qui préside à la transmission des facultés héréditaires. C'est, en effet, par son intermédiaire unique que les propriétés et facultés individuelles et spécifiques passent d'une génération à l'autre. Weismann, avons nous vu plus haut, lui attribue un troisième rôle essentiel dans la variabilité des individus et des espèces. Sans admettre entièrement ses idées sous leur forme exclusive, il semble cependant qu'elles contiennent un fond de vérité important, et que le savant professeur de Fribourg aura le mérite d'avoir été le premier à attirer l'attention des biologistes sur un facteur de la variation resté inaperçu avant lui“.

Hertwig's Erklärungsprinzip lautet, wie ich schon sagte, dem Maupas'schen sehr entgegengesetzt, indem er annimmt, dass zur Zeit der Konjugation nicht eine herabgesetzte, sondern eine übermäßig erhöhte Lebensenergie besteht. „Dann hat die Konjugation nicht den Zweck, die Lebensenergie zu steigern, sondern die gesteigerte Lebens-thätigkeit so zu regulieren, dass sie nicht zur Zerstörung des Organismus führt; sie heilt nicht die durch physiologische Usur entstandenen Defekte, sondern verhindert, dass derartige Defekte durch Uebermaß der Funktion entstehen“. Hiermit stimmt auch der Charakter

1) Gruber, Der Konjugationsprozess bei *Paramaecium aurelia* in: Ber. d. Naturf. Ges. zu Freiburg i. Br., Bd. II, 1887, S. 53.

2) in: Bronns Kl. u. Ordng. *Ciliata*.

der Geschlechtskerne überein. Die Annahme, dass sie ganz besonders die Fähigkeit haben, die Lebenssubstanz zu regenerieren, ist schwer vereinbar mit der Thatsache, dass sie diese Substanz weder verbrauchen, noch im Ueberschuss besitzen. Dagegen ist es nur ein Ausdruck für allbekannte Erscheinungen, wenn man sagt, dass die Kräfte des Lebens in den Geschlechtszellen sich im gebundenen Zustand befinden“. Hertwig meint, dass sein Erklärungsprinzip es wohl verständlich mache, warum eine Vereinigung von Geschlechtskernen verschiedenen Ursprungs stattfindet. Denn es sei klar, dass ein eingeführtes fremdartiges Element jenen hemmenden und damit regulierenden Einfluss ausüben müsse und dass dieser Einfluss am günstigsten sei, wenn der Unterschied der beiden Individuen weder zu groß noch zu klein sei“. Da Hertwig später seine Theorie noch weiter auszuführen gedenkt, will ich hier nicht weiter darauf eingehen, doch möchte ich bemerken, dass ich mich mit dem periodischen Anschwellen der Lebensenergie in den Keimzellen oder den Einzelligen vor jeder Befruchtung ebensowenig einverstanden erklären kann, wie mit dem periodischen Herabsinken derselben. Ich stehe ganz auf dem Weismann'schen Standpunkt was die Bedeutung des Befruchtungsprozesses betrifft, ich glaube, dass die Materie, an welche die Lebenskräfte gebunden sind, das Idioplasma, Keimplasma, oder wie wir es nennen wollen, als ein ohne auf- und absteigende Wellenbewegung ruhig fließender Strom dahingleitet, der für unser beschränktes Auge ohne Anfang und ohne Ende ist, wenn wir auch wissen, dass er einen Ursprung gehabt hat und auch einmal zu Ende gehen wird.

Alle jene Theorien, welche in der Befruchtung einen Impuls sehen, sei er nun fördernd oder hemmend, wurzeln, wenn auch unbewusst, noch in jenen mehr mystischen Vorstellungen, welche vor den wichtigen Entdeckungen unserer Tage an diesen Prozess geknüpft wurden.

Heutzutage wissen wir, dass es sich bei der Befruchtung um die Vereinigung der Chromatinschleifen zweier distinkter Kerne und damit um die Vermischung zweier verschiedener Vererbungssubstrate handelt. Was hindert uns eben hierin und in nichts anderem den Hauptzweck der Befruchtung zu sehen?

Ich schließe hiermit mein Referat über die so hochinteressanten Arbeiten von Maupas und Hertwig und hoffe nur, dass es mir gelingen sein möge, die wichtigsten Punkte aus den beiden umfangreichen Schriften richtig herauszugreifen.

Freiburg i. Br. Januar 1890.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1890-1891

Band/Volume: [10](#)

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

Artikel/Article: [Die Konjugation der Infusorien. 136-150](#)