© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zur Kenntnis der Conjugation von Stentor coeruleus nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über die Conjugation der Infusorien.

Von

Clara Hamburger
(Heidelberg).

(Aus dem zoologischen Institut Heidelberg.)

Mit Tafel XXV.

Conjugationszustände von *Stentor coeruleus* scheinen nur verhältnismäßig selten aufzutreten. Im hiesigen zoologischen Institut, wo Infusorienkulturen jedes Semester wiederholt zu Kurszwecken nach *Stentor* durchsucht und *Stentor*-Kulturen sowohl für diese als auch für spezielle Untersuchungszwecke mehrfach angelegt und sorgfältig verfolgt wurden, sind seit vielen Jahren *Stentor*-Conjugationen nie beobachtet worden. Im Mai 1906 fanden gleichzeitig Herr Prof. Schuberg und Herr Dr. Schröder Conjugationen von *Stentor coeruleus* und waren so freundlich, mich darauf aufmerksam zu machen. Merkwürdigerweise war die Jahreszeit etwa die gleiche, in welcher Balbiani (92) und Johnson (93), die einzigen, welche Conjugationen bisher in größerer Zahl beobachteten, ihr Material auffanden.

Während diese eben erwähnte Kultur schon alt war und sich in ihr nur noch wenige Tage Conjugationen finden ließen, traten im gleichen Jahre, in einer frisch angelegten, fast nur aus *Stentor* bestehenden Kultur vom 28. Juni bis 9. Juli zahlreicher conjugierte Paare auf.

Das Isolieren größerer Mengen von *Stentor* in flachen, mäßig großen Kulturschalen, die unter der Lupe kontrolliert werden können, um das Alter etwa neu eintretender Conjugationen genau zu bestimmen, blieb erfolglos. Die Stentoren hielten sich zwar verhältnismäßig gut, zeigten aber keine Neigung zu conjugieren. Von einer Conjugationsepidemie wie sie bei *Paramaecium* und andern Infusorien vorkommt,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

kann man bei *Stentor*, wie es scheint, überhaupt nicht reden. Im günstigsten Falle mußte ich einen halben Tag suchen, bis zehn Paare beisammen waren. Im Mai und Juli 1906 fand ich zusammen etwa 40 Paare, Mitte Juli 1907 nochmals 15 Paare.

Die gefundenen Exemplare wurden isoliert und in Uhrschalen in der feuchten Kammer aufbewahrt. Diese Kulturmethode, welche sich bei *Paramaecium bursaria* sehr bewährt hatte, gab bei *Stentor* keine günstigen Resultate, da dieses Infusor sich nach meinen Erfahrungen in kleinen Wassermengen schlecht hält und auch nicht leicht geeignete Nahrung zu beschaffen ist.

Ich verwandte daher schließlich sog. Corischalen, d. h. flache Glasschalen von 4 cm Durchmesser. Das zur Kultur verwandte Wasser, welches kleine Algen enthielt, wurde durch feine Müllergaze filtriert, doch war es nicht zu vermeiden, daß auch winzige Infusorien mit übertragen wurden, welche sich oft in sehr störender Weise vermehrten, während die Stentoren zum Teil zugrunde gingen. Die Nahrungsaufnahme war bei diesen mit Algen gefütterten Stentoren eine lebhafte, wie die genauere Untersuchung ergab. Ja die ansehnliche Menge Nahrungskörper erschwerte die Untersuchung sogar in unliebsamer Weise. Nahrungsmangel also konnte nicht der Hauptgrund dafür sein, daß die Stentoren sich schlecht hielten. Verschiedenartige Belichtung, häufige Erneuerung des Kulturwassers und andre Modifikationen der Kulturbedingungen ergaben keine besseren Resultate. Ein relativ großer Teil der Exconjuganten ging in den ersten Tagen nach der Auflösung der Conjugation zugrunde, so daß am 5. Tage nach eingetretener Trennung der Paare mein Material verbraucht war.

Da der Beginn der Conjugation, wie erwähnt, nie beobachtet werden konnte, so ließ sich bei den aus der Stammkultur isolierten Paaren nur feststellen, wie lange sie zur Zeit des Abtötens schon isoliert waren.

Um nach Möglichkeit verschiedene Entwicklungsstadien zu erhalten, konservierte ich während mehrerer Tage zu allen Tages- und Nachtstunden, in Abständen von 2—3 Stunden; im ganzen 15—20 Paare während der Conjugation und etwa ebenso viele nach der Trennung. Ich untersuchte die ganzen, konservierten Tiere nach Färbung mit angesäuertem Alaunkarmin zunächst in Nelkenöl und hierauf, nach Überführung durch Xylol und Paraffin, an Serienschnitten, oder indem ich sie in Nelkenöl zerklopfte und die Kerne isolierte.

Der Erfolg aller dieser Bemühungen war relativ gering, da ein vollständiges Bild des Conjugationsverlaufes nicht gewonnen wurde. Ich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

veröffentliche meine lückenhaften Resultate nur, um die so mühevoll erlangten Ergebnisse wenigstens andern nutzbar zu machen, die vielleicht mit mehr Glück an die gleiche Arbeit gehen.

Bei den Exconjuganten ließ sich das Alter relativ recht genau feststellen, hier fehlte es nur leider an den späteren Stadien; die ältesten von mir untersuchten waren, wie schon erwähnt, 5 Tage bis 5 Tage und 10 Stunden alt und zeigten einen noch keineswegs fertig ausgebildeten Kernapparat; nach Balbiani (92) soll dessen Rekonstruktion unter günstigen Bedingungen etwa 8—10 Tage dauern.

Die Art der Verwachsung der beiden Peristome wurde schon von Balbiani und Johnson richtig dargestellt, und von letzterem auch schon festgestellt, daß die beiden Conjuganten von etwas verschiedener Größe, sowie die conjugierenden Individuen im allgemeinen viel kleiner sind als normal ausgebildete Stentoren es zu sein pflegen. Auch Schuberg (92) beobachtete Zwergkulturen von *Stentor coeruleus*, doch sah er nie Conjugationen bei ihnen auftreten.

Die größeren von mir untersuchten Conjuganten waren nur etwa 200 μ lang, während als normale Größe für *Stentor coeruleus* von Bütschli (87) mehr als 1 mm angegeben wird. Auch von andern Infusorien ist bekannt, daß die in Conjugation tretenden Individuen sich von den vegetativen durch ihre geringe Größe unterscheiden. Besonders zahlreich sind die diesbezüglichen Angaben von Maupas, der unter andern für *Enchelys farcimen* angibt, daß die conjugierenden Exemplare nur halb so groß seien als die vegetativen; bei *Prorodon teres* sollen sie nur $^1/_3$ der normalen Größe haben.

Bezüglich der Größenverhältnisse zwischen den beiden Gameten kann ich die Beobachtungen Johnsons vollauf bestätigen; nur sehr selten waren die beiden Conjuganten gleich groß. So starke Größendifferenzen wie sie Johnson in seiner Taf. XXVI, Fig. 50 abbildet, sah ich allerdings nie. Diese Größendifferenz der Conjuganten scheint mir von Interesse, wenn wir sie mit den Verhältnissen der Vorticelliden in Beziehung bringen, bei denen sich Micro- und Macrogameten ausbilden und totale Copulation die Regel ist. Die totale Copulation der Vorticelliden wurde wohl sicher durch ihre festsitzende Lebensweise bedingt. Die Stentoren stellen in ihrer Lebensweise gewissermaßen eine Zwischenstufe zwischen den freischwimmenden Formen der holo- und heterotrichen Infusorien zu den festsitzenden Peritrichen dar, und auch die verschiedene Größe der Gameten leitet zu den Vorticelliden über, deren Microgamet seine individuelle Existenz bei der Conjugation einbüßt. Es wäre interessant, festzustellen, wie Zwergexemplare von

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stentor, z. B. das von Johnson beobachtete, sich bei der Conjugation verhalten, da es möglich wäre, daß sie mit dem Macrogamet verschmelzen.

In bezug auf die Art der Verwachsung möchte ich hier noch erwähnen, daß in einem von mir beobachteten Fall die Körper der beiden Individuen seitlich fast bis zur Hälfte verwachsen waren (s. Fig. 1), nicht nur die Peristome, wie es sonst die Regel ist. Die beiden Protoplasmakörper sind hier so innig miteinander verwachsen, und die Kerne sind, wie aus Fig. 1 ersichtlich ist, so nah aneinander gerückt, daß die Zugehörigkeit des einen Micronucleus (*x* Fig. 1) zum einen oder andern Tier nicht mehr feststellbar ist. Gewöhnlich bilden die Längsachsen der beiden Conjuganten einen rechten bis spitzen Winkel miteinander; einmal jedoch waren sie terminal miteinander verwachsen, so daß die Längsachsen in eine Linie fielen.

Die Verwachsungsstelle schließt bei *Stentor coeruleus* nie die Mundöffnungen ein, wie auf Fig. 3 ersichtlich ist und auch Balbiani schon festgestellt hat; vielmehr ist die jeweils rechts vom Mund liegende Seite des Peristoms verwachsen. An der Verwachsungsstelle ist in diesem normalen Falle auch auf Schnitten kein eigentlicher Übergang der Plasmakörper zu beobachten, vielmehr findet sich hier eine Brücke von Pigmentkörnchen (s. Fig. 3 *p.c*), auf welche auch schon Johnson hinweist, und die zu zeigen scheint, daß meist eine sehr oberflächliche Verwachsung stattfindet.

Das in Fig. 1 dargestellte Stadium ist das früheste von mir beobachtete; es war abends 9 Uhr isoliert und morgens $^1/_2$ 5 fixiert worden, also mindestens $7^1/_2$ Stunden in Conjugation. Die Micronuclei sind schon etwas vom Macronucleus abgerückt, noch wenig vergrößert und stark färbbar; die Glieder des Macronucleus zeigen im wesentlichen normale Struktur, nur einige wenige Vacuolen treten auf; ihre Verbindungsfäden sind schon etwas in die Länge gezogen und beginnen zu verquellen.

Die Trennung der Macronucleusglieder ist in dem Stadium der Fig. 2 schon weiter fortgeschritten; sie sind von Vacuolen erfüllt; aber noch von länglich runder Gestalt, und die zum Teil zerrissenen Verbindungsstücke hängen ihnen wie ein Schwanz an. Die Micronuclei sind regellos im Plasma verteilt und gegen Fig. 1 bedeutend vergrößert. Zwischen ihrer Kernmembran und dem färbbaren Inhalt ist ein für dieses Stadium charakteristischer Hof bemerkbar, der auch im Leben zu sehen und daher nicht als Kunstprodukt aufzufassen ist; er ist vermutlich von Kernsaft erfüllt und läßt keinerlei Struktur erkennen. Auch an dem chromatischen Teil der Micronuclei ist eine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Struktur nicht nachzuweisen; die Färbbarkeit hat sich gegen früher sehr vermindert. Die Micronuclei haben 6—8 μ im Durchmesser, während sie im vegetativen Zustande 1—2 μ messen.

Wenn die Trennung der Macronucleusglieder voneinander beendet ist, nehmen sie eine eigentümliche Gestalt an, die in Fig. 4 u. 4*a* dargestellt ist. Die Verbindungsstücke sind jetzt in die Gliederstücke einbezogen und sitzen ihnen als schwächer färbbare Kappe auf. Die Grundstruktur der isolierten Glieder, welche im vegetativen Zustande durch relativ große und sehr zahlreiche eingelagerte Chromatinbrocken verdeckt wird (s. Fig. 13), tritt jetzt immer deutlicher als eine wabige hervor. Nachdem die Kernglieder sich vollständig abgerundet haben, tritt diese Struktur besonders auf Schnitten sehr schön hervor. Auf nicht zu stark gefärbten, 2 μ dicken Schnitten ist sowohl der äußere Alveolarsaum, als auch die Anordnung der inneren Waben in schematischer Deutlichkeit zu beobachten. Fig. 6 *a* stellt einen solchen Schnitt dar, doch gelang es mir leider nicht, das Bild ganz naturgetreu wiederzugeben. Aus der Messung des Durchmessers der Macronucleuskugel und der Zählung der Waben, ergab sich die Größe der Waben auf 0,5 μ.

Die meisten der vergrößerten Micronuclei dürften nun wohl zugrunde gehen und nur zwei von ihnen sich teilen.

Die bisherigen Beobachtungen über die Teilungen der Micronuclei während der Conjugation von *Stentor* beschränken sich auf eine Angabe von Johnson; er fand in jedem Gameten eines conjugierten Paares zwei Spindeln von verschiedener Gestalt. Die Länge dieser Spindeln betrug 16 μ. Ich fand gleichfalls ein Stadium mit zwei Spindeln in jedem Gameten, die jedoch nur 10 μ lang waren. Während ich dieses Stadium, das mit Alaunkarmin sehr schwach gefärbt war, nicht studieren konnte, habe ich das auf Fig. 5 abgebildete genauer untersucht.

Neben den in Rückbildung begriffenen Macro- und Micronuclei sind im rechten Gameten drei, im linken vier Micronucleusspindeln zu sehen. Ich bin jedoch überzeugt, daß auch das rechte Tier vier Spindeln enthielt und ich die vierte nur ihrer ungünstigen Lage wegen auf den Schnitten nicht nachweisen konnte. Auch Spindel 4 im linken Gameten ließ sich nur sehr schwer erkennen.

Die Spindeln sind 8—10 μ lang; die Chromosomen, welche nach Färbung mit Hämalaun sich sehr deutlich von den nur schwach gefärbten Spindelfasern abheben, sind körnchenförmig und sehr regelmäßig alternierend in der Äquatorialplatte geordnet (Fig. 5 *c*). Aus der in Fig. 5 *a* dargestellten Spindel glaube ich schließen zu können, daß die Chromosomen kranzförmig, d. h. nur an den peripheren Spindel-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fasern angeordnet, sind. Völlige Klarheit könnte nur ein Querschnitt geben.

Nicht alle vier Spindeln sind auf gleichem Stadium. Auf Fig. 5 *b* ist das Chromatin noch unregelmäßiger verteilt. Die Zahl der Chromosomen schätze ich auf 10—20; genaue Angaben läßt jedoch das geringe Material nicht zu, um so mehr als das Zählen natürlich äußerst schwierig ist. Die beiden Pole dieser Spindeln sind etwas verschieden, der eine spitzer, der andre stumpfer.

Mit den meinigen sehr übereinstimmende Angaben machte Prandtl (06) für die beiden Reifungsteilungen von *Didinium nasutum*. Die Spindeln scheinen, wie ein Blick auf seine Figuren lehrt, denen von *Stentor* ganz auffallend zu ähneln; nur fand ich nie Nucleolen, wie sie Prandtl beschreibt, hingegen bei zwei Spindeln ein stark färbbares Körnchen am spitzen Spindelpol (s. Fig. 5 *b*).

Daß diese beiden von mir beobachteten Spindelstadien, das erste mit zwei, das zweite mit vier Spindeln, den beiden Reifungsteilungen entsprechen, scheint mir wenig zweifelhaft; wenn wir von der Annahme ausgehen, daß nur zwei der Micronuclei die Reifungsteilungen eingehen, wie dies auch von andern Infusorien mit mehreren Nebenkernen bekannt ist. Maupas (89) hat bei einer ganzen Anzahl von Infusorien ähnliches beobachtet; ich erinnere hier nur an *Loxophyllum fasciola*, *Climacostomum virens* und *Onychodromus grandis*. Prandtl (06) gab für *Didinium nasutum* an, daß bei Individuen mit zwei oder drei Nebenkernen diese sämtlich die Reifungsteilungen mitmachen; bei einer größeren Zahl von Micronuclei jedoch nur zwei. So daß meine Annahme für *Stentor* berechtigt erscheint.

Über die weiteren Vorgänge bis zur Trennung der Gameten kann ich nur wenig berichten. Eine Überwanderung und Verschmelzung der Geschlechtskerne habe ich nie beobachtet. Später konservierte Stadien, d. h. solche, die beim Fixieren seit mindestens 20—24 Stunden in Conjugation waren, sowie überhaupt die Mehrzahl der beobachteten Paare, zeigen abgerundete Macronucleusglieder und vergrößerte Micronuclei in sehr verschiedener Zahl, etwa der Fig. 4 rechter Gamet entsprechend; es läßt sich für dieses Stadium also nicht sicher aussagen, ob eine Kernüberwanderung schon stattgefunden hat oder nicht.

Kurz nach der Trennung der Gameten findet man in ihnen einen abweichend gebauten Körper, der wohl aus dem Copulationskern hervorgegangen ist (s. Fig. 7 *a*). Am ersten Tage nach der Trennung sind die alten Macronucleusglieder noch erhalten; sie gehen sogar oft erst am Ende des zweiten Tages zugrunde, indem sie zerfließen (s. Fig. 6 *b*).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Während dieser Zeit wächst der soeben erwähnte, wohl sicher aus dem Copulationskern hervorgegangene Körper heran. Bei Färbung mit Alaunkarmin zeigt er in diesem frühen Entwicklungsstadium keine deutliche Struktur. Auf Schnitten, die mit Hämalaun oder nach Heidenhain gefärbt sind, werden dagegen eine wabige Grundsubstanz, sowie sehr zahlreiche, den Knotenpunkten eingelagerte chromatische Körnchen sichtbar (Fig. 7 *b*).

Im Verlaufe des zweiten Tages nach der Conjugation wächst dieser Körper stark heran (bis 30 μ größten Durchmesser), wird bohnenförmig und schnürt sich endlich in der Mitte durch, so daß also am Ende des zweiten Tages fast immer zwei neue Kernanlagen in den Exconjuganten zu finden sind, während von den Fragmenten des alten Macronucleus meist nichts mehr zu sehen ist.

Die eben geschilderten Vorgänge verlaufen jedoch nicht bei allen Individuen in gleichem Zeitabschnitt, so daß gelegentlich auch am dritten Tage noch mehrere Macronucleusglieder zu finden sind, ebenso zuweilen die neue Kernanlage noch ungeteilt ist. Fig. 8 stellt ein 3—3$^1/_2$ Tage nach der Trennung fixiertes Stadium dar, welches die eben geschilderten Verhältnisse zeigt, die von mir noch öfter beobachtet wurden. Der neue Kern der Fig. 8 hat einen Querdurchmesser von 16 und einen Längsdurchmesser von 35—40 μ.

Bei dieser langsameren Form der Entwicklung finden sich am 4. bis 5. Tag in jedem Tier nur zwei neue Kernanlagen, die jetzt 32—50 μ lang sind (Fig. 10, 10*a* u. 12), während der gleiche Zustand, wie erwähnt, auch schon am 2. Tage erreicht sein kann, und zwar ohne daß sich ein äußerer Grund dafür angeben ließe. Bei diesem schnelleren Verlauf finden sich am 4. Tage drei neue Kernanlagen oder, wie Fig. 11 zeigt, die eine davon abermals in Teilung.

Die feinere Struktur der neuen Kernanlagen hat sich während ihres Wachstums insofern geändert, als das Chromatin jetzt zu größeren Körnchen zusammentritt, die unregelmäßig der wabigen Grundsubstanz eingelagert sind.

Welches das weitere Schicksal dieser neuen Kernanlagen ist, läßt sich nicht ohne weiteres sagen. In jedem Falle sind es die Anlagen der neuen Macro- und Micronuclei; ob aber aus einer dieser Anlagen der Macronucleus durch wiederholte Einschnürung entsteht und die andern sich zu Micronuclei umbilden, oder ob mehrere Anlagen nachträglich zu einem Macronucleus verwachsen, müssen weitere Untersuchungen erweisen.

Balbiani (92) gibt an, daß durch fortgesetzte Einschnürung der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ursprünglich ungegliederten Anlage der rosenkranzförmige Kern entstehe. Doch spricht er stets nur von einer Anlage und läßt die Micronuclei ganz unberücksichtigt.

Johnson beobachtete, wie es scheint, nur die allerersten Stadien der neuen Kernanlage, da er ihre Größe auf 8 bis 10 μ angibt. Er berichtet ferner, daß mehrere Anlagen entstehen und vermutet auf Grund der Angaben Balbianis, daß nur eine das endgültige Stadium der Entwicklung erreicht, während die übrigen vom Plasma resorbiert werden. Meine Erfahrungen scheinen dem zu widersprechen. Auch bemerkt Johnson ebensowenig wie Balbiani etwas über die Entwicklung der Micronuclei.

Vermutungen scheinen mir müßig!! Nur weitere Beobachtungen an späteren Stadien können Gewißheit schaffen.

Anschließend möchte ich auf eine von mir schon in meiner Arbeit über *Paramaecium bursaria* erörterte allgemeinere Frage hier nochmals zurückkommen, da sie in zwei neueren Arbeiten diskutiert wird, denen ich nicht in allen Punkten beistimmen kann. Es ist dies die Frage nach der Entstehung und Deutung der dritten Teilung des Micronucleus während der Conjugation, d. h. der Teilung des Kernes in einen stationären und einen Wanderkern.

Während die beiden ersten Teilungen von fast allen Forschern den Reduktionsteilungen des Eies der Metazoen und des primären Embryosackkernes der Phanerogamen homologisiert wurden[1] und sich auch bei den Protozoen mit totaler Copulation vor der Verschmelzung der Geschlechtskerne nachweisen lassen, wurde die dritte Teilung in sehr verschiedener Weise gedeutet. Ich habe die diesbezüglichen Ansichten der verschiedenen Autoren schon S. 226 ff. meiner Arbeit erwähnt und möchte sie hier nicht noch einmal wiederholen. Nur auf die Meinung Boveris (92) möchte ich nochmals zurückkommen, da sich ihr zwei neuere Autoren: Versluys (06) und Enriques (07) anschließen.

Boveri stellt die dritte Teilung des Micronucleus der ersten Furchungsteilung der Metazoen gleich: Er leitet die partielle Conjugation der Infusorien von der totalen Copulation ab und meint, daß bei den Infusorien, infolge der Komplikation ihrer Organisation und der partiel-

[1] Eine Ausnahme macht Giard, dessen Ansicht, daß die zweite und dritte Teilung Reifungsteilungen seien, ich widerlegt habe (siehe 04, S. 227). In einer soeben erschienenen Arbeit stellt Enriques (07) die Reduktion der Chromosomen während der zweiten Teilung bei *Opercularia* fest und bestätigt die Richtigkeit meiner, sowie die Unhaltbarkeit der Giardschen Ansicht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

len Verwachsung der Gameten die Überwanderung und Verschmelzung der Kerne verzögert wird, und daß daher die aus der Reduktionsteilung hervorgehenden Kerne sich noch einmal teilen, bevor die Überwanderung in das andre Tier möglich ist. Die Teilung, welche also eigentlich erst nach der Verschmelzung stattfinden dürfte, sei daher der ersten Furchungsteilung gleichzustellen.

Ich hatte (l. c. S. 226 ff.) etwa folgende Ansicht geäußert. Die partielle Conjugation der Ciliaten ist als ein aus der totalen Copulation hervorgegangenes Endglied in der Reihe der Befruchtungsvorgänge der Protozoen aufzufassen: als der für die Einzelligen günstigste Zustand, wie Bütschli schon 1887 hervorhebt, weil er »die Individualitäten beider Conjuganten erhält«. Die mehrzelligen Tiere und Pflanzen leiten sich jedenfalls nicht von den Infusorien, sondern von Protozoen mit totaler Copulation, wahrscheinlich von flagellatenartigen Organismen ab. Da in ihrer Ahnenreihe eine partielle Conjugation aller Wahrscheinlichkeit nach nie vorkommt, so kann sich auch bei ihnen ein Homologon dieser dritten Teilung nicht finden. Denn diese dritte Teilung entspricht dem speziellen Bedürfnis der partiellen Conjugation mit wechselseitiger Befruchtung. Dies zeigen meiner Ansicht nach auf das deutlichste die Verhältnisse der Vorticelliden, welche sekundär, durch ihre festsitzende Lebensweise gezwungen, zur totalen Conjugation zurückgekehrt sind. In ihrem Macrogameten finden aber trotzdem die gleichen drei Teilungen statt wie bei den Paramäcien usw.; da hier jedoch nur ein Copulationskern in Funktion tritt, geht der zweite aus der dritten Teilung entstandene Kern zugrunde. Dieses zeigt deutlich, daß die dritte Teilung des Micronucleus bei den Vorticelliden nur als eine Reminiscenz an die durch die partielle Conjugation der übrigen Infusorien bedingte Erscheinung aufzufassen ist.

Versluys stimmt in seiner schon oben erwähnten Abhandlung der von verschiedenen Autoren betonten Ableitung der partiellen Conjugation von der totalen Caryogamie bei und wendet sich mit seinen Ausführungen zunächst gegen Lang (01, S. 262), welcher sie als eine primitive Erscheinung auffaßt.

Im wesentlichen enthalten seine interessanten Ausführungen nähere Erläuterungen der schon 1892 von Boveri ausgesprochenen Ansichten. Als hypothetische Zwischenform wird eine Form mit totaler Verschmelzung zweier erwachsener Individuen und schnell darauffolgender Teilung angenommen. Diese totale Verschmelzung wurde durch die Komplikation des Infusorienkörpers erst verzögert und schließlich in eine partielle umgewandelt. Die Kerne blieben, wie auch schon Boveri ausführte,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

davon unberührt und teilten sich, da sie schon eher als der Tierkörper zur Befruchtung bereit waren, vor ihrer Verschmelzung nochmals. »Sobald aber in jedem Individuum der reduzierte Vorkern sich geteilt hatte, war eine Kernvereinigung bei viel geringerer Verschmelzung der Zellkörper möglich; denn es brauchte nicht mehr ein Kern in der Verschmelzungszone der Copulanten gebildet zu werden, sondern es entstanden bei der Kernvereinigung jetzt zwei Kerne, die jeder in einem Copulanten ihren Platz finden konnten.« Hiermit war die partielle Conjugation ausgebildet. Den einzigen der partiellen Conjugation ähnlichen Befruchtungsvorgang unter den Protozoen beschrieb Schaudinn (03) für *Entamoeba coli*. Auch hier tritt zwischen der zweiten Reifungsteilung und der Kernverschmelzung eine dritte Teilung der reduzierten Kerne auf. Versluys hebt selbst hervor, daß bei diesem einfach gebauten Protozoon eine Verzögerung der Zellverschmelzung zur Erklärung der dritten Teilung nicht herangezogen werden könne, möchte diesen Fall aber nicht als Einwand gegen die Richtigkeit seiner Anschauung auffassen, da hier nur eine Analogie vorliege. Mir jedoch scheint dieser interessante Fall von großer Bedeutung für die Beurteilung der dritten Teilung; denn sie entspricht hier, ebenso wie bei den Infusorien und bei den Phanerogamen, deren Verhältnisse ich schon in meiner früheren Arbeit (S. 230 ff.) mit denen der Infusorien in Parallele gesetzt hatte, dem speziellen Bedürfnis einer doppelten Befruchtung. Gerade daß hier in drei Organismengruppen, die phylogenetisch auf das weiteste voneinander getrennt sind, analoge Verhältnisse auftreten, welche analogen physiologischen Verhältnissen entsprechen, scheint mir eine Stütze meiner Anschauung.

Die von Russo und di Mauro (05) für *Cryptochilum echini* festgestellte Art der Conjugation, bei der die dritte Teilung noch fehlt und nur ein Copulationskern gebildet wird, der sich alsbald wieder teilt, worauf seine Hälften in je einen Gameten zurückwandern, würde dem von Versluys postulierten Zwischenstadium nicht entsprechen. Der Körper dieses Infusors ist relativ hoch differenziert, die Verschmelzung der Gameten schon auf eine sehr kleine Zone beschränkt, und doch hindert dies nicht, daß die Kernverschmelzung schon nach der zweiten Teilung und auf der kleinen Verbindungsbrücke stattfindet. Die partielle Verwachsung ist hier also das primäre; die Verhältnisse, welche die Verlegung der dritten Teilung vor die Kernverschmelzung bedingen sollen, sind gegeben, und doch findet diese dritte Teilung nicht statt.

Das einzige, was zur typischen Ausbildung der partiellen Conjugation fehlt, ist die Bildung zweier Copulationskerne und Hand in Hand damit die dritte Teilung. Gerade dieses Beispiel, welches für die Ab-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

leitung der Conjugation von großem Interesse ist, möchte ich, entgegen der Ansicht von Enriques (07), der darin eine Stütze der Boveri-Versluysschen Theorie erblicken möchte, gerade als Beweis dafür in Anspruch nehmen, daß die Komplikation des Infusorienkörpers und die damit verbundene partielle Verschmelzung der Individuen mit der dritten Teilung in keinem ursächlichen Zusammenhang steht.

Heidelberg, im Oktober 1907.

Literaturverzeichnis.

61. E. G. Balbiani, Recherches sur les phénoménes sexuelles des Infusoires. Journ. de Physiol. Bd. IV. 1861.
82. — Les Protozoires. Leçons faites au College de France. Journ. de Micrographie. Bd. VI. 1882.
92. — Nouvelles recherches experimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. Annales de Micrographie. T. IV. 1892.
92. Th. Boveri, Befruchtung. Anat. Hefte. Ergebniss. V. 1892.
87—89. O. Bütschli, Protozoa. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. I, 3. Leipzig 1887—1889.
07. P. Enriques, La coniugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. Arch. f. Protistenk. Bd. IX. 1907.
04. C. Hamburger, Die Conjugation von Paramaecium busaria Focke. Arch. f. Protistenk. Bd. IV. 1904.
93. H. P. Johnson, A Contribution to the morphology and biology of the Stentors. Journ. of Morph. Vol. VIII. 1893.
01. A. Lang, Lehrbuch der vergl. Anatomie. 2. Aufl. Protozoa. Jena 1901.
89. E. Maupas, Le rajeunissement kariogamique chez les Cilées. Arch. Zool. exp. et gen. VII. 1889.
06. H. Prandtl, Die Conjugation von Didinium nasutum O. F. M. Arch. f. Protistenk. Bd. VII. 1906.
05. A. Russo u. S. Di Mauro, La coniugazione ed il ringiovanimento nel Cryptochilum echini (Maupas). Boll. Accad. Gioen. Catania Fasc. 84.
03. F. Schaudinn, Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamt. Bd. XIX. 1903.
90. A. Schuberg, Zur Kenntnis des Stentor coeruleus. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. IV. 1890.
06. J. Versluys, Über die Conjugation der Infusorien Biol. Centralbl. Bd. XXVI. 1906.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXV.

Bei Anfertigung der Zeichnungen wurden im wesentlichen nur die Kerne berücksichtigt und die Darstellung des Protoplasmas, der größeren Deutlichkeit wegen, unterlassen.

Fig. 1. Conjugiertes Paar von *Stentor coeruleus* in toto mindestens $7^1/_2$ Std. in Conjugation. Fix. Subl.-Essigs. Färb.: Alaunkarmin Essigs. Vergr. 330 ×. (Komp.-Ocul. 6. Obj. DD).

Fig. 2. Desgleichen etwas länger in Conjugation. Fix. Färb. u. Vergr. s. Fig. 1.

Fig. 3. Schnitt durch ein conjugiertes Paar von *Stentor coeruleus*, mindestens 15 Std. in Conjugation (*p.c.* Pigmentkörnchen). Fix. Subl.-Essigs. Färb.: Eisenhäm. u. HEIDENHAIN. Vergr. 220 ×. Komp.-Ocul. 4 (Obj. DD).

Fig. 4. Etwa ebenso alt wie vorriges in toto. Fix., Färb. u. Vergr. s. Fig. 1.

Fig. 4*a*. In Nelkenöl isolierter Kern von Fig. 4. 500 × Vergr. (Komp. Ocul. 4 Apochr. 2 mm).

Fig. 5. Schnitt durch das Spindelstadium der zweiten Reifungsteilung. Kombination von drei Schnitten. Fix. Subl.-Essigs. Färb.: Hämalaun. Vergr. s. Fig. 1.

Fig. 5*a*, *b* u. *c*. Spindel 3 u. 1. linkes Tier und Spindel 2 rechtes Tier. Vergr. 1000 × (Komp.-Ocul. 8, 2 mm).

Fig. 6*a*. Schnitt durch ein Macronucleusglied kurz nach Trennung der Färb. DELAFIELDS Hämatox. Schnittdicke 2 *μ*. Vergr. 1000.

Fig. 6*b*. Desgl. $1^1/_2$ Tag später. Beginn der Auflösung. Schnittdicke 10 *μ*. Vergr. wie vorige Figur.

Fig. 7*a* u. *b*. Zwei Stadien des Wachstums der neuen Kernanlage. *a*. in toto Alaunkarmin Essigs. *b*. Schnitt 10 *μ*. Färb. Hämalaun. Vergr. 500 ×.

Fig. 8—10. Vier Stadien der Entwicklung der neuen Kernanlagen; gleichzeitig zur Demonstration der Tatsache, daß das Zugrundegehen der alten Kerne und die Entwicklung der neuen nicht immer gleich schnell vor sich geht.

Fig. 8. Kombination von Schnitten durch einen Exconjuganten 3—$3^1/_2$ Tage nach Conjugation. Fix. Subl.-Essigs., Färb. Hämalaun. Vergr. wie Fig. 1. (Nur eine neue Kernanlage; das gleiche Stadium ist häufig schon am 1. Tage erreicht.)

Fig. 9. Exconjugant 1 Tag nach beendeter Conjugation. Beh. u. Vergr. wie vorige Figur. (Neue Kernanlage in Teilung. Schnellerer Modus der Entwicklung.)

Fig. 10. Exconjugant. 4 Tage nach beendeter Conjugation. Schnittdicke 8 *μ*. Färb. Eisenhäm. u. HEIDENH. Vergr. s. Fig. 1. (Zwei neue Kernanlagen, von alten Macronuclei und Micronuclei nichts mehr zu sehen.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

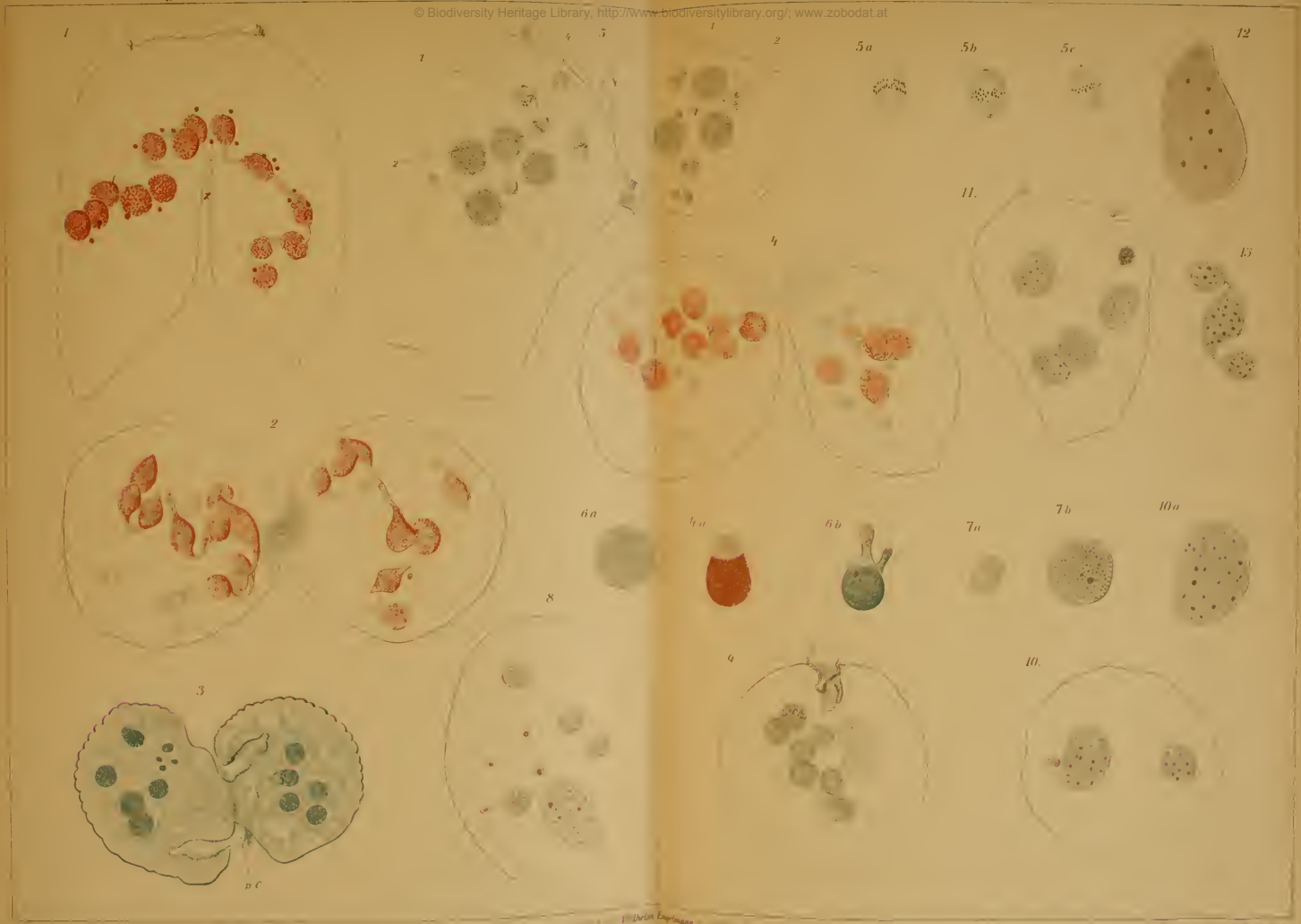
Fig. 10*a*. Linke Kernanlage aus Fig. 10. Vergr. 500 (Komp.-Ocul. 4 und 2 mm).

Fig. 11. Exconjugant. 3 Tage 17—19 Std. nach Conjugation. Färb. und Vergr. wie Fig 10. (Drei neue Kernanlagen, die dritte in der Mitte eingeschnürt; ein zugrunde gehender alter Macronucleus.)

Fig. 12. Kern eines Exconjuganten 4 Tage 3—8 Std. nach Conjugation in Nelkenöl isoliert. Färbung Alaunkarmin Essigs. Vergr. 500 (Komp.-Ocul. 4 und 2 mm). 50 *u* lang. (Das Tier enthielt zwei derartige Körper.)

Fig. 13. Schnitt durch drei Glieder eines Macronucleus im vegetativen Zustande. Färb. Hämatox. Chroms. Kali.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: 90

Autor(en)/Author(s): Hamburger Clara

Artikel/Article: Zur Kenntnis der Conjugation von Stentor coeruleus nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über die Conjugation der Infusorien 423-435