Zeitschrift: Acta Tropica

Herausgeber: Schweizerisches Tropeninstitut (Basel)

Band: 31 (1974)

Heft: 3

Artikel: Ultrastruktur und Zyklus von "Herpetomonas muscarum", "Herpetomonas mirabilis" und "Crithidia luciliae" in "Chrysomyia chloropyga"

Autor: Brun, Reto

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-311961

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 20.08.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Schweizerisches Tropeninstitut, CH-4051 Basel

Ultrastruktur und Zyklus von *Herpetomonas muscarum*, «*Herpetomonas mirabilis*» und *Crithidia luciliae* in *Chrysomyia chloropyga*

RETO BRUN

Inhaltsverzeichnis

Synopsis 220

I. Einleitung 220

II. Material und Methoden 222
1. Fixation für die Elektronenmikroskopie 222
2. Fliegenzucht 223
3. Kultur 223

III. Lichtmikroskopische Resultate 224

IV. Elektronenmikroskopische Resultate 229
1. *Herpetomonas muscarum* 229
a. promastigote Form 229
b. Kulturform 233
2. *"Herpetomonas mirabilis"* 235
a. cercoplasmatische Form 235
b. opisthomastigote Form 239
c. Übergangsformen 240
3. *Crithidia luciliae* Kultur 241

V. Übertragungsexperimente 243

VI. Infektionsversuche mit Kulturen 245
1. *Herpetomonas muscarum* 245
2. *Crithidia luciliae* 246
3. *"Herpetomonas mirabilis"* 246

VII. Diskussion 246
1. Ultrastruktur 246
a. Flagellum 246
b. Kinetoplast 248
c. Mitochondrium 252
d. Golgi-Apparat, ER 252
e. bakterienähnliche Mikroorganismen 253
2. Übertagungsexperimente 254
3. Infektionsversuche mit Kulturen 255
4. Zyklus von *Herpetomonas muscarum* und *"Herpetomonas mirabilis"* 257

VIII. Literaturangaben 284

Summary 289

Résumé 289

Synopsis

Die Ultrastruktur der apathogenen Flagellaten *Herpetomonas muscarum*, «*Herpetomonas mirabilis*» und *Crithidia luciliae* aus der Schmeißfliege *Chrysomyia chloropyga* wurde untersucht. Mit isolierten Kulturen und reinen Fliegen konnten Übertragungsversuche durchgeführt werden, die weitgehend zur Abklärung des Zyklus dieser Arten führten. Dabei zeigte es sich vor allem, daß «*H. mirabilis*» zum Zyklus von *H. muscarum* gehört also keine eigene Art darstellt.

I. Einleitung

Herpetomonas muscarum ist als apathogener Vertreter der Trypanosomatiden auf den Darmtrakt von Insekten beschränkt. Die weltweite Verbreitung sowie ein breites Wirtssprektrum unter den nicht stechenden Fliegen führten dazu, daß *H. muscarum* in den ersten drei Jahrzehnten dieses Jahrhunderts ausgiebig lichtmikroskopisch untersucht wurde, wobei es oft zu widersprüchlichen Aussagen gekommen ist.

Zusammen mit *H. muscarum* können in derselben Fliege oft auch «*H. mirabilis*» und *Crithidia luciliae* beobachtet werden. Dabei kann nicht zum vornherein ausgeschlossen werden, daß es sich bei diesen drei Arten um Entwicklungsstadien im Zyklus von ein oder zwei Flagellatenarten handelt.

Die Gattungen *Leptomonas, Crithidia* und *Herpetomonas* gehören in die Familie *Trypanosomatidae,* zu der auch die krankheitserregenden Trypanosomen zählen. Das Problem der Evolution der Flagellaten wurde von verschiedenen Autoren behandelt (z. B. von LEGER 1904; CHATTON & ALILAIRE 1908; BAKER 1963; WALLACE 1966; HOARE 1967). Dabei gibt es grundsätzlich die beiden Möglichkeiten, daß die Flagellaten zuerst in Insekten vorkamen, oder aber im Blut von Wirbeltieren. Im Laufe der Evolution ist es dann zu einer Anpassung an das Blut von Wirbeltieren resp. an den Darmtrakt von Insekten gekommen. Da aber keine fossilen Funde von Flagellaten existieren, läßt sich dieses Problem nur spekulativ diskutieren.

ALEXEIEFF (1913) war einer der ersten, der Synonyme zusammenstellte und Ordnung in die Familie der Trypanosomatiden brachte. Für *H. muscarum* existieren folgende Synonyme (zum Teil nach HOARE [1924]):

Bodo of the common housefly BURNETT 1851
Bodo muscarum LEIDY 1856
Herpetomonas muscae-domesticae KENT 1880
Herpetomonas muscae BÜTSCHLI 1884
Herpetomonas sarcophagae PROWAZEK 1904
Herpetomonas calliphorae SWINGLE 1911
Herpetomonas luciliae STRICKLAND 1911
Herpetomonas homalomyiae BRUG 1914
Leptomonas muscae domesticae DUNKERLEY 1911
Leptomonas calliphorae WENYON 1926
Crithidia muscae domesticae WERNER 1908
Crithidia calliphorae SWELLENGREBEL 1911.

Diese Aufstellung zeigt, daß *H. muscarum* drei verschiedenen Gattungen zugeordnet wurde, und daß die Artbezeichnung vom Namen der Fliege abgeleitet wurde, in der die Flagellaten gefunden wurden. Der Fliegenwirt ist aber ein unspezifisches Kriterium für die Artbezeichnung, da *H. muscarum* ein breites Wirtsspektrum unter den nicht stechenden Fliegen aufweist (WALLACE 1966). Die unterschiedliche Zuordnung zu den Gattungen *Leptomonas, Crithidia* und *Herpetomonas* kommt daher, daß diese Gattungen verschieden definiert wurden und

einzelne Autoren nicht alle Formen (z. B. die opisthomastigoten Formen) gefunden hatten. CHATTON & ALILAIRE (1908) haben vorgeschlagen, alle eingeißligen Flagellaten der Gattung *Leptomonas* zuzuordnen, die zweigeißligen der Gattung *Herpetomonas*. Das gebräuchlichste Unterscheidungsmerkmal zwischen diesen beiden Gattungen ist aber das Auftreten der opisthomastigoten Form bei *Herpetomonas*. Da diese Form nicht immer auftritt, ist die Zuordnung einer Flagellatenart davon abhängig, ob die opisthomastigoten Formen überhaupt gesehen worden sind.

«*H. mirabilis*» wurde weniger häufig beschrieben als *H. muscarum*. Die erste Beschreibung stammt von ROUBAUD (1908 a), der diese Art *Leptomonas mirabilis*[1] nannte; 1911 änderte er den Namen auf *Cercoplasma mirabilis*.

Dieselbe Art wurde noch von SWINGLE (1911) als *H. lineata* und von FRANCHINI (1922) als *H. graphomyiae* beschrieben. PATTON (1921) fand «*H. mirabilis*» neben *H. muscarum* in Madras in verschiedenen Fliegenarten. WENYON (1926) äußerte die Vermutung, daß es sich bei «*H. mirabilis*» um einen Teil des Zyklus von *H. muscarum* handelt.

Alle erwähnten Beschreibungen von «*H. mirabilis*» decken sich weitgehend, indem neben angehefteten cercoplasmatischen Formen auch freie opisthomastigote Formen beschrieben wurden.

Crithidia luciliae wurde weniger häufig untersucht und weist nur wenige Synonyme auf. Die erste Beschreibung stammt von STRICKLAND (1911), der den Namen *H. luciliae* verwendete. WENYON (1926) nannte dieselbe Art *Leptomonas luciliae*, bis WALLACE & CLARK (1959) den heute gebräuchlichen Namen *C. luciliae* einführten.

Im Gegensatz zu den Trypanosomen haben die Flagellaten der Gattungen *Leptomonas* und *Herpetomonas* keine Blutphase in Wirbeltieren. Sie sind auf die verschiedensten Insektenwirte beschränkt und verbreiten sich durch infektiöse Formen, die im Kot ausgeschieden werden. Eine Reihe von Arbeiten (FANTHAM & PORTER 1915 a, b, c; 1916 a, b; FRANCHINI & MANTOVANI 1915; LAVERAN & FRANCHINI 1913, 1914, 1920) berichten über ein erfolgreiches Inokulieren von Flagellaten in Wirbeltiere. Die verwendeten Flagellaten wurden aus Mücken, Fliegen, Flöhen und Wanzen gewonnen und in verschiedene Wirbeltiere (meist Warmblüter) inokuliert. Dabei traten im Blut und in verschiedenen Organen runde Körper auf, die als amastigote Formen betrachtet wurden. Begeißelte Formen wurden nur selten erwähnt. FANTHAM & PORTER (1916 b) beschrieben sogar Krankheitssymptome, die sie als akute und chronische Herpetomoniasis bezeichneten. Da es nie gelungen ist, begeißelte Formen eindeutig in experimentell infizierten Tieren nachzuweisen, müssen diese Arbeiten mit größter Vorsicht aufgenommen werden. Eine Reihe von Autoren (z. B. HOARE 1921; GLASER 1922; BECKER 1923; DRBOHLAV 1925; NOGUCHI & TILDEN 1926) haben erfolglos versucht, diese Experimente zu reproduzieren.

Die Frage, ob es sich bei *H. muscarum* um einen ein- oder zweigeißligen Flagellaten handelt, wurde kurz nach der Jahrhundertwende verschiedentlich diskutiert. Da die Zweigeißligkeit von einzelnen Autoren als entscheidendes Kriterium für die Gattung *Herpetomonas* betrachtet wurde, hat dies zu einiger Verwirrung in der Nomenklatur geführt. PROWAZEK (1904) beschrieb *H. muscarum* wohl deshalb als zweigeißlig, weil die Flagellaten normalerweise zwei Geißeln aufweisen, manchmal bei der Teilung sogar vier Geißeln. Andere Autoren (z. B. LINGARD & JENNINGS 1906; FLU 1911) vertraten ebenfalls die Theorie der zweigeißligen Flagellaten. In Wirklichkeit dupliziert sich die Geißel kurz nach der

---

[1] Da diese Flagellatenart auch opisthomastigote Formen bildet, muß sie gemäß WENYON (1926) der Gattung *Herpetomonas* zugeordnet werden.

Zellteilung, liegt also zwischen den Teilungen doppelt vor (Fig. 1, 3). Dadurch muß *H. muscarum* als eingeißlig betrachtet werden, wie dies in vielen älteren Arbeiten dargelegt wurde (PORTER 1909; PATTON 1910; MACKINNON 1910; WENYON 1910, 1911, 1913; BECKER 1923; BELLOSILLO 1937).

Elektronenmikroskopische Untersuchungen der Ultrastruktur von *H. muscarum, «H. mirabilis»* und *C. luciliae* sind bisher kaum gemacht worden. Ein erstes Ziel der vorliegenden Arbeit ist deshalb die Abklärung der Ultrastruktur dieser drei Arten an den Darmformen, zum Teil auch an Kulturformen. Spezielle Aufmerksamkeit wird dem Kinetoplasten und seinen Transformationen gewidmet. Ein zweites Ziel ist die Abklärung des Zyklus dieser drei Flagellatenarten in *Chrysomyia chloropyga*. Da diese Arten nebeneinander in derselben Fliege vorkommen können, muß auch die Möglichkeit einer gegenseitigen Beziehung untersucht werden. Dazu werden Infektionsversuche mit Kulturen und reinen Fliegen durchgeführt.

Die vorliegende Arbeit wurde als Dissertation am Schweizerischen Tropeninstitut in Basel durchgeführt. An erster Stelle möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. R. Geigy, herzlich danken für sein lebhaftes Interesse und seine unermüdliche Hilfe sowie für den Arbeitsplatz an der Elektronenmikroskopischen Station. Im weiteren gebührt mein Dank Dr. H. Hecker, der mich in die Technik der Elektronenmikroskopie eingeführt hat und mir in ultrastrukturellen Fragen viele Anregungen geben konnte. Zu danken habe ich auch Herrn Dr. R. J. Onyango, ehemaliger Direktor der E.A.T.R.O., Tororo/Uganda, für seine Gastfreundschaft, Dr. G. Riou und Dr. E. Delain für die DNS-Untersuchungen an den Kulturformen von *H. muscarum* sowie Prof. F. Zumpt (Johannesburg) für die Fliegenbestimmung. Mein Dank geht auch an Dr. R. Steiger, Dr. L. Jenni, Prof. Dr. S. Krassner sowie an alle Freunde und Bekannten, die mir in wertvollen Diskussionen Ideen und Anregungen gegeben haben.

Diese Arbeit wurde teilweise vom «Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung» finanziert.

II. Material und Methoden

1. Fixation für die Elektronenmikroskopie

Die Fliegen wurden unter einem Stereo-Mikroskop in physiologischer NaCl-Lösung seziert und die zu untersuchenden Darmabschnitte sofort in die Fixationslösung gebracht. Fixiert wurde während 1½ h bei 4° C in 2,5 % oder 3,0 % Glutaraldehyd in 0,1 M Cacodylatpuffer, über Nacht bei 4° C in 0,2 M Cacodylatpuffer mit 5 % Saccharose gewaschen und während 1½ h bei 4° C in 2 % Osmiumtetroxid in 0,2 M Cacodylatpuffer nachfixiert.

Die so fixierten Organe wurden in einer aufsteigenden Acetonreihe entwässert (zum Teil mit «blockstaining» in 70 % Aceton mit 1 % Uranylacetat), in einer Propylenoxid-Epon-Mischung durchdrungen, in Epon eingebettet und während drei Tagen bei 60° C polymerisiert.

Kulturen wurden bei 1500 rpm zentrifugiert, das überstehende Kulturmedium abgeschüttet und die Flagellatenanreicherung mit der Fixierungslösung versetzt. Nach 1½ h Fixierungszeit in Glutaraldehyd wurde wieder zentrifugiert und die Flagellaten mit dem Waschpuffer versetzt. Nach erneutem Zentrifugieren wurde das Zentrifugat in wenig 2 % Agar, in Waschpuffer gelöst, aufgenommen und wie ein Darmstück weiterbehandelt.

Ultradünnschnitte wurden auf einem Reichert OmU_2 und einem LKB Ultrotome III Mikrotom mit Glas- resp. Diamantmesser geschnitten und auf Parlodium/Kohle beschichtete Kupferträgernetze aufgenommen. Die Schnitte wurden

anschließend während 10 Minuten in 5 % Uranylacetat (sofern kein «block-staining» in 70 % Aceton erfolgte) und mit REYNOLDS (1963) Bleicitrat kontrastiert. Die Aufnahmen wurden auf einem ZEISS EM 9 gemacht. Die Primär-Vergrößerung variierte zwischen 1750 × und 40 000 ×.

2. *Fliegenzucht*

Die für die vorliegende Arbeit verwendete Fliegenart war die in Tororo und Ifakara vorwiegend vertretene *Chrysomyia chloropyga*. Es wurden auch einzelne Exemplare der sehr großen Art *Chrysomyia marginalis* untersucht, die sich gleich verhielten wie *C. chloropyga*. Die Fliegen, welche von der nahen Abfallstelle eines Schlachthofes stammten, wurden in den frühen Nachmittagsstunden an den Fenstern der E.A.T.R.O. (East African Trypanosomiasis Research Organization), in Tororo, Uganda, gefangen; in Ifakara wurden sie mit Hilfe eines toten Fisches angelockt. Für das Halten der Fliegen wurden speziell hergestellte Käfige aus Karton mit Gazefenstern von 15 × 20 × 25 cm verwendet, für Experimente meist kleinere Käfige. Die Fliegen wurden täglich mit frischem Wasser sowie mit einer Futtermischung aus Zucker-Milchpulver-Trockeneigelb 1 : 1 : 1 (oder Honig-Milchpulver-Pferdeserum 1 : 1 : 1) versorgt. Tote Fliegen wurden regelmäßig entfernt und die Käfige nach 7–10 Tagen gewechselt. Zum Ablegen der Eier wurde den Fliegen eine tote, aufgeschnittene Maus in den Käfig gelegt. Die ausgeschlüpften Larven wurden in feuchte Sägespäne mit gehacktem Fleisch oder Leber gebracht. Die Entwicklung von der Eiablage bis zum Schlüpfen dauerte bei ca. 25° C 10–12 Tage, konnte aber durch kühles Lagern der Puppen erheblich verlängert werden.

3. *Kultur*

Isolierte Stämme von *H. muscarum* und *C. luciliae* wurden in einem flüssigen Medium von folgender Zusammensetzung gezüchtet:

10,0 g	Protease Pepton	
5,0 g	Neopepton	
1,5 g	Yeast Extract	
1,5 g	Liver Infusion	
8,0 g	Glukose	
3,0 mg	Folsäure	
4,1 g	KH_2PO_4	Puffer
8.0 g	$Na_2HPO_4 \cdot 2H_2O$	Puffer
8,0 mg	Haemin	zusammen lösen
0,7 ml	Triaethanolamin	zusammen lösen
1,9 ml	H_2O dest.	zusammen lösen
750 ml	H_2O dest.	

Den pH vor der Zugabe des Puffers mit 1N HCl auf 7,0 einstellen und bei 1 atü/cm² während 20 Minuten autoclavieren.

Pro cm³ Kulturmedium wurden 1000 Einheiten Penicillin G zugegeben. Die Kulturen wurden in «universal bottles» mit 2–15 ml Kulturmedium bei 25° C gehalten und Subpassagen nach 3–5 Tagen gemacht.

III. Lichtmikroskopische Resultate

Bei der untersuchten *Chrysomya*-Art handelt es sich um einen Vertreter der Schmeißfliegen mit einem bläulich bis grünlich schimmernden Abdomen. Die adulten Tiere saugen auf frischem oder faulendem Fleisch Gewebesaft, wobei sie regelmäßig Kot abgeben. Die Larven entwickeln sich in Fleisch oder Aas; wegen ihres negativen Phototropismus (BELLOSILLO 1937) sind sie kaum an der Oberfläche von Kadavern anzutreffen. Die Weibchen legen ihre Eier bevorzugt auf Aas, nötigenfalls auch auf frisches Fleisch ab. Bei den in Tororo gefangenen Fliegen handelte es sich bei 99 % um weibliche Tiere, in Ifakara bei 96 %. Wie die Aufzucht aber zeigte, schlüpfen aus den Puppen zu gleichen Teilen Männchen und Weibchen; auch die Lebenserwartung beim Halten im Labor ist für beide Geschlechter gleich.

Die gefangenen Fliegen wurden entweder sofort oder nach höchstens 24 h seziert, wobei im letzteren Falle außer physiologischer NaCl-Lösung kein Futter angeboten wurde. Die Sektion von über 1000 Fliegen ergab, daß in Tororo 96 % und in Ifakara 94 % mit Flagellaten infiziert waren. Diese waren in folgenden Darmabschnitten anzutreffen: Mitteldarm, im exo- und endoperitrophen Raum; Rektalampulle und exoperitrophen Raum der 'pyloric region' (PR) (vorderster Teil des Enddarms bei der Einmündung der Malpighischen Gefäße). Auch im Kot konnten meistens lebende Flagellaten beobachtet werden, hingegen erwiesen sich der Vorderdarm, der Kropf sowie die Malpighischen Gefäße als nicht infiziert.

In den verschiedenen Darmabschnitten wurden mehrere Flagellatenarten gefunden, doch nur die folgenden in dieser Arbeit berücksichtigt:

Herpetomonas muscarum im endoperitrophen Raum des Mitteldarms

Herpetomonas mirabilis im exoperitrophen Raum der PR

Crithidia luciliae in der Rektalampulle

Herpetomonas muscarum war bei frischgefangenen Fliegen mit 90,8 % in Tororo und 87,7 % in Ifakara die häufigste dieser drei Flagellatenarten. Sie war als einzige Art im endoperitrophen Raum des Mitteldarms anzutreffen. Die Flagellaten sind in großen Mengen vorhanden, so daß sie die peritrophe Membran oft vollständig ausfüllen. Eine so hohe Flagellatendichte erstreckt sich aber nie über den ganzen Mitteldarm, sondern ist stets auf einige Stellen konzentriert.

H. muscarum kann in drei Formen auftreten: Als promastigote Form, als opisthomastigote Form und als amastigote Form. Die weitaus häufigste Form ist die promastigote (Fig. 1, 1–4). Sie ist stäbchenförmig mit einer Länge von 20–35 μ und einer Breite um 2 μ. Der Kern ist kugelig bis länglich und liegt in der Zellmitte, etwas gegen das posteriore Zellende zu. Der große Kinetoplast ist länglich-birnen-

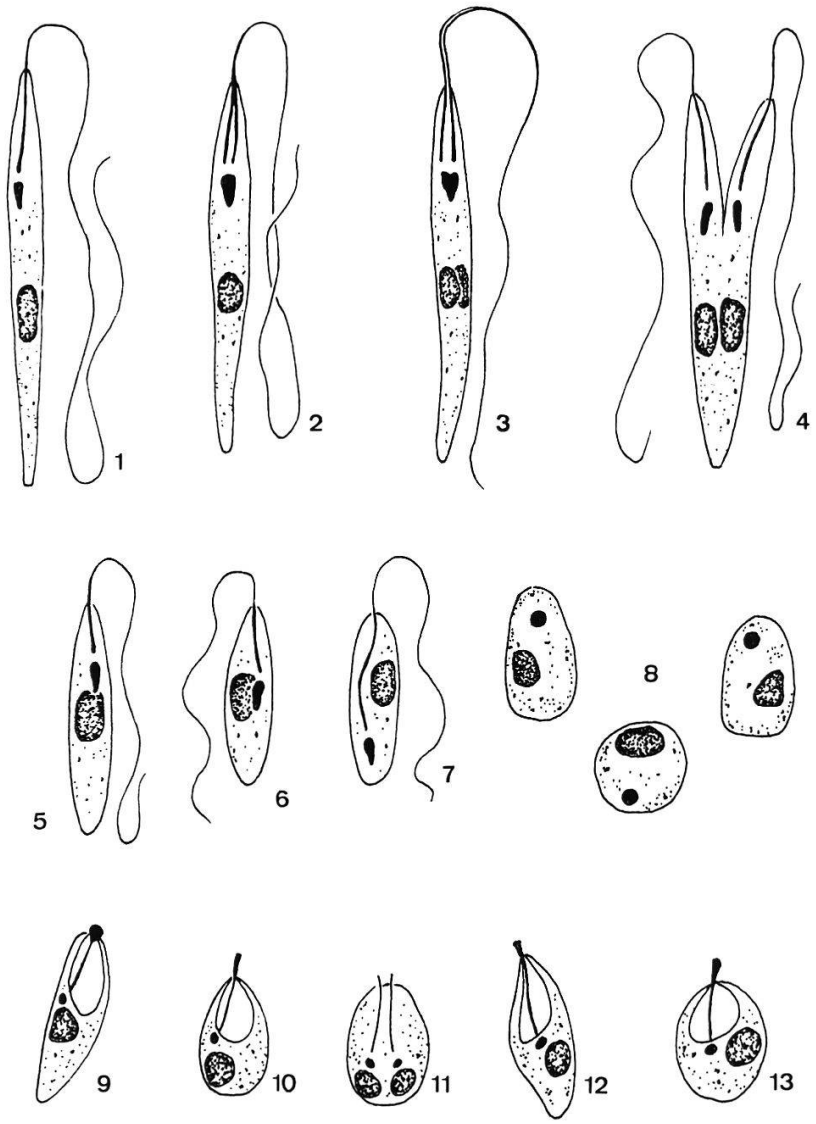


Fig. 1. 1–8 *H. muscarum* aus dem endoperitrophen Raum des Mitteldarms: 1–4 promastigote Formen mit Teilungsstadien, 5–6 Übergangsformen zwischen promastigoten und opisthomastigoten Formen, 7 opisthomastigote Form, 8 amastigote Form. – 9–13 *C. luciliae* aus dem Enddarm, choanomastigote Formen. Vergr. 3000 ×.

förmig und liegt im vordersten Zelldrittel. Die Geißel ist bei fast allen promastigoten Formen doppelt vorhanden und hat eine Länge von 35–75 μ. Zellteilungen sind häufig anzutreffen (Fig. 1, 3 + 4).

Die opisthomastigote Form (Fig. 1, 6 + 7) wurde in Tororo nur sehr selten gefunden, in Ifakara recht häufig (ca. 30 % der *H. muscarum*-Infektionen), aber immer zusammen mit der promastigoten Form im endoperitrophen Raum des Mitteldarmes. Sie konnte auch im Kot und in der Rektalampulle gefunden werden. Die opisthomastigote Form entsteht aus der promastigoten durch Rückwanderung des Kinetoplasten am Kern vorbei zum hinteren Zellende. Gleichzeitig verkürzt

sich die Zelle, ebenso die Geißel, bei einem leichten Anschwellen der Zellbreite. Schließlich weist die Zelle eine Länge von 8–14 μ und eine Breite von 2–3 μ auf. Die Form von Kern und Kinetoplast verändert sich dabei nicht. Die Geißel ist immer nur einfach vorhanden und hat eine Länge von 25–40 μ. Zellteilungen konnten nie beobachtet werden.

Die amastigote Form (Fig. 1, 8) war bei eingefangenen Fliegen nie anzutreffen. Sie trat nur bei Übertragungsversuchen auf sowie bei Infektionsversuchen mit Kulturen. Die amastigoten Formen haben einen kugeligen bis oval-länglichen Zellkörper bei einer Länge von 5–8 μ. Der Kern ist oval und liegt meist etwas exzentrisch; der Kinetoplast erscheint kugelig mit einem Durchmesser von ca. 1,5 μ. Weder eine freie, noch eine im Zellinneren verlaufende Geißel war lichtmikroskopisch festzustellen. Zellteilungen konnten keine beobachtet werden.

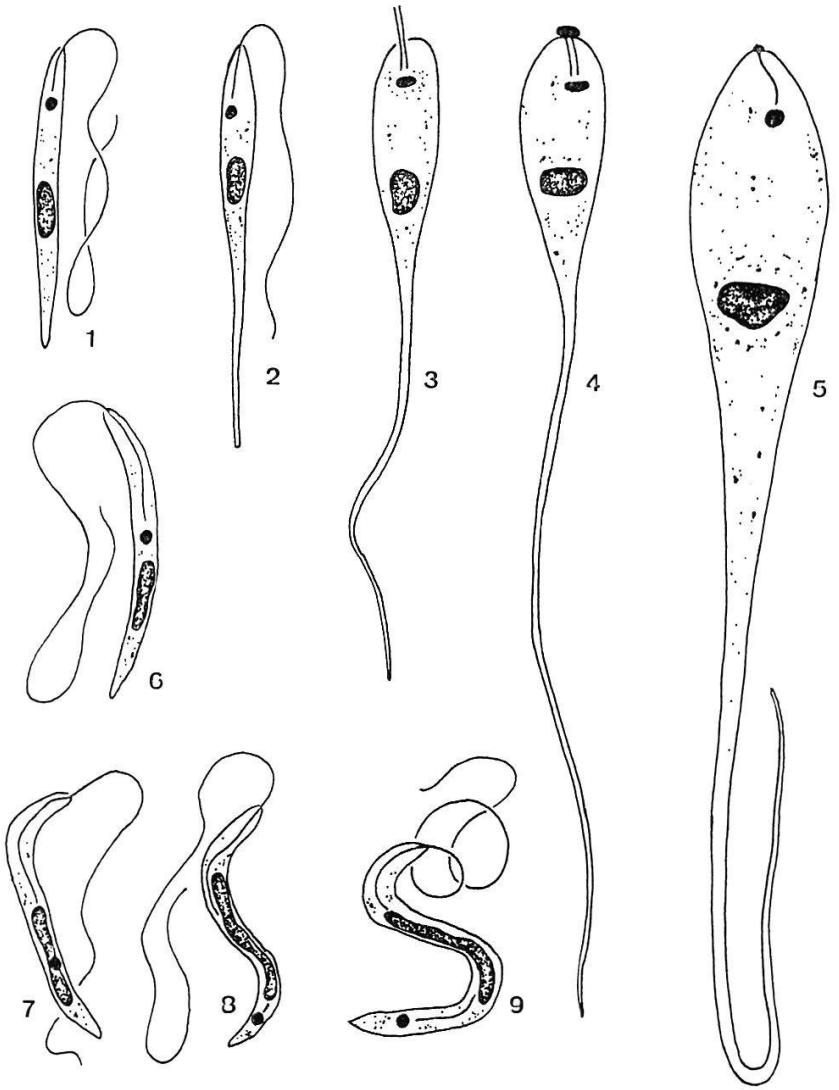


Fig. 2. «*H. mirabilis*» aus der PR des Enddarms. 1 promastigote Ausgangsform, 2–5 Übergangsformen zur cercoplasmatischen Form, die ans Enddarmepithel angeheftet ist, 6–7 Übergangsformen zur opisthomastigoten Form, 8–9 opisthomastigote Formen. Vergr. 3000 ×.

Alle drei Formen von *H. muscarum* sind auch im Enddarm und im Kot zu finden, allerdings in geringerer Konzentration als im Mitteldarm. Die starke Teilungsrate der promastigoten Formen zusammen mit dem Nahrungsstrom im Mitteldarm führen zu einem andauernden Ausscheiden der Flagellaten im Kot. Im exoperitrophen Raum des Mitteldarmes, der wohl nur durch eine Rückwanderung aus dem Enddarm zu erreichen ist, konnten vereinzelt promastigote Formen gefunden werden.

«*H. mirabilis*» war in Tororo bei 20,0 %, in Ifakara bei 6,5 % der frischgefangenen Fliegen anzutreffen. Diese Art ist auf einen kleinen Teil des Enddarms beschränkt, die 'pyloric region' (PR). Die PR ist der Anfang des Enddarms, unmittelbar hinter der Einmündungsstelle der Malpighischen Gefäße. Im exoperitrophen Raum der PR ist «*H. mirabilis*» so zahlreich vorhanden, daß eine makroskopisch sichtbare Verdickung des Darmes entsteht. Die Flagellaten liegen in zwei Formen vor: der cercoplasmatischen und der opisthomastigoten. Die cercoplasmatischen Formen sind mit der Geißel am Enddarmepithel angeheftet, die opisthomastigoten Formen liegen frei im Darmlumen. Beide Formen entwickeln sich aus einer kleinen promastigoten Form (Fig. 2, 1) von 15–18 μ Länge mit einem kugeligen Kinetoplasten. Diese Ausgangsform ist eingeißlig, zeigt aber Zellteilungen.

Die Transformation zur opisthomastigoten Form (Fig. 2, 6–9) besteht unter anderem aus einer Rückwanderung des Kinetoplasten zum posterioren Zellende. Der ursprünglich ovale Kern verlängert sich auf ca. ⅓ der Zellänge. Die Geißel verläuft im Reservoir im Innern der Zelle; eine undulierende Membran ist nicht vorhanden. Die Zelle verliert dabei die gestreckte Gestalt und wird leicht spiralisiert. Zellteilungen konnten bei dieser Form nie beobachtet werden.

Die Entwicklung zur cercoplasmatischen Form (Fig. 2, 2–5) geht auch von der promastigoten Form aus. Der Vorderpol der Zelle schwillt an, während das Hinterende verlängert wird. Die Geißel ist ans Enddarmepithel der PR angeheftet; dabei verliert sie ihre ursprüngliche Struktur und wird zu einer klumpenförmigen Masse, die mit dem Darmepithel in engem Kontakt steht. Der Kern rundet sich ab und verschiebt sich in den angeschwollenen vorderen Zellteil. Der ursprünglich runde Kinetoplast verlängert sich quer zur Längsachse und wird zu einer Scheibe. Die cercoplasmatischen Formen können über 100 μ lang werden. Das lange, fadenförmige Zellende kann abgestoßen und der Rest der Zelle abgerundet werden, wodurch große amastigote Formen mit bis 10 μ Durchmesser entstehen. Dabei handelt es sich vermutlich um Degenerationsformen, die nicht ausgeschieden werden. Teilungen wurden in allen Entwicklungsstadien beobachtet.

Eine weitere Flagellatenart, *C. luciliae* (Fig. 1, 9–13), konnte in Tororo bei 18,2 % der Fliegen im Enddarm gefunden werden, in Ifa-

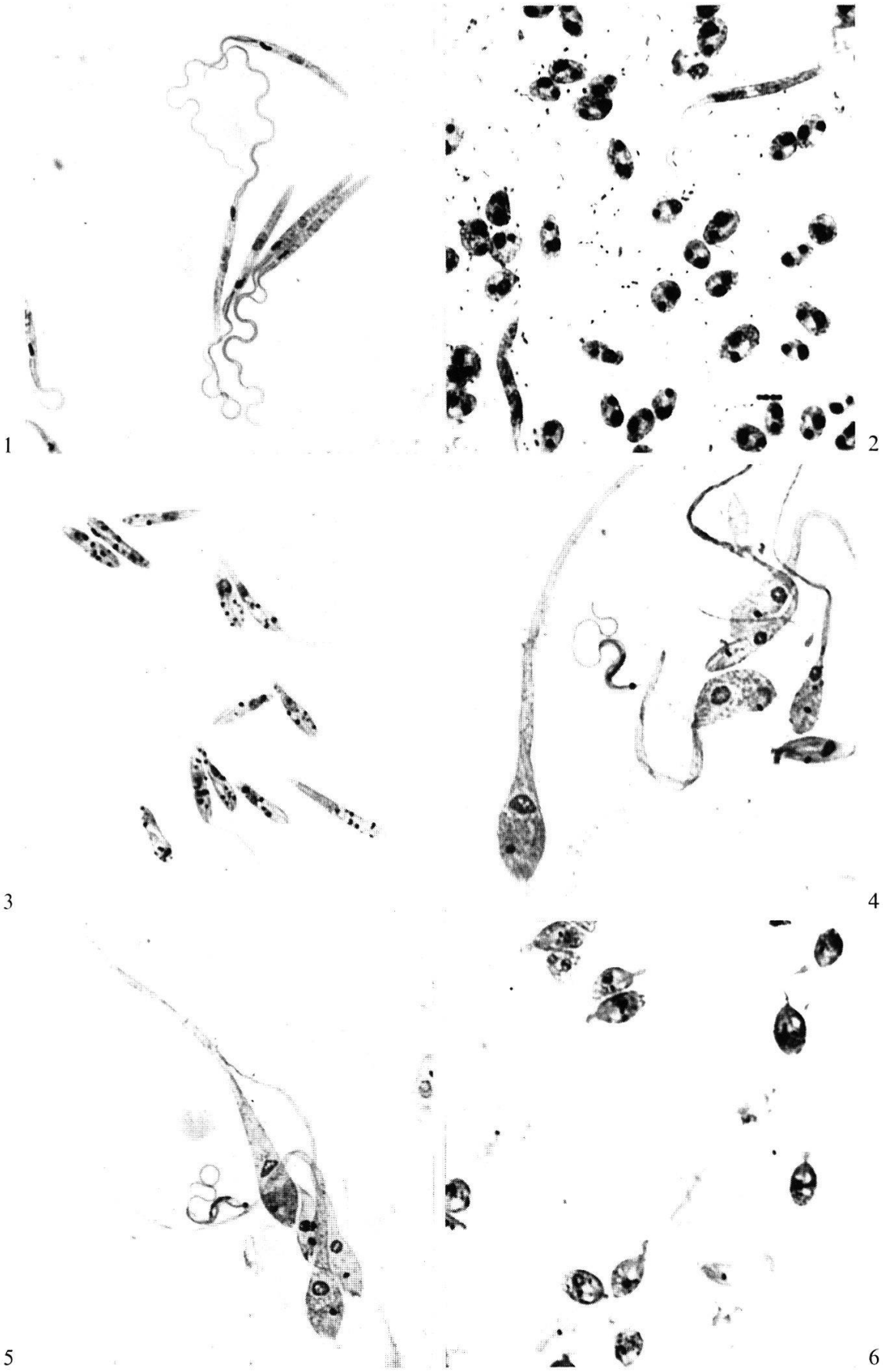


Fig. 3. Lichtmikroskopische Aufnahmen von Ausstrichen, 1 promastigote Mitteldarmformen, 2 amastigote Mitteldarmformen, 3 Kulturformen von *H. muscarum;* 4, 5 cercoplasmatische und je eine opisthomastigote Form von «*H. mirabilis*» aus der 'pyloric region' des Enddarms; 6 choanomastigote Enddarmformen von *C. luciliae*. Vergr. 750×.

kara bei 69,0 % in der Rektalampulle. Da in Tororo nur der Enddarm auf *C. luciliae* untersucht wurde, sich diese Flagellaten aber vor allem in der Rektalampulle entwickeln, ist der Wert für Tororo sicher zu klein. Die Flagellaten sind choanomastigot und mit der Geißel am Darmepithel angeheftet oder frei im Lumen des Enddarms resp. der Rektalampulle. In der PR sind sie nie anzutreffen. *C. luciliae* weist eine Länge von 7–12 μ auf, eine Breite von 3–5 μ. Die freien Formen sind etwas länger, dafür weniger breit als die angehefteten. Der Kern liegt zwischen der Zellmitte und dem Zellende, der Kinetoplast kurz vor dem Kern oder daneben, aber nie hinter demselben. Die Geißel zieht sich exzentrisch durch ein breites Reservoir. Teilungen konnten beobachtet werden.

Neben diesen drei häufigsten Flagellatenarten wurden noch zwei weitere gefunden, die aber in dieser Arbeit nicht berücksichtigt werden können. Bei ca. 12 % der sezierten Fliegen in Tororo waren im exoperitrophen Raum des Mitteldarms kleine promastigote Formen in sehr großer Zahl anzutreffen. Sie konnten nicht genau bestimmt werden, gehören aber wohl zur Gattung *Leptomonas*. Einige Male wurde in der PR auch *H. mesnili* (ROUBAUD 1908 b) gefunden. Diese Art ist «*H. mirabilis*» sehr ähnlich, doch etwas kleiner.

Pilze und Bakterien waren im Darm in unterschiedlicher Zahl vorhanden. Bei starken Flagellateninfektionen fehlten die Bakterien oder waren nur in geringer Zahl anzutreffen.

IV. Elektronenmikroskopische Resultate

1. Herpetomonas muscarum

a. Promastigote Form aus Mitteldarm endoperitroph

Die promastigoten Formen liegen im Mitteldarm immer innerhalb der peritrophen Membran (Abb. 1). Bei einer hohen Flagellatendichte richten sie sich parallel zur Längsachse des Darmes. Dabei sind die Flagellaten immer frei im Lumen der peritrophen Membran und nie mit der Geißel angeheftet.

Das Cytoplasma und die Geißel der promastigoten Form wird von einer 'unit membrane', der Pellicula, begrenzt. Ungefähr 100 Å unter der Pellicula verlaufen die regelmäßig angeordneten Pellicula Tubuli ('subpellicular microtubules': ANDERSON & ELLIS 1965; 'subpellicle striations': MEYER & PORTER 1954) (Abb. 11). Sie weisen einen Durchmesser von 200–270 Å auf und sind durch feine Membranen verbunden (FUGE 1968). Der Abstand der einzelnen Tubuli liegt zwischen 150 und 300 Å. Ihre Struktur und Anordnung wurde von ANGELOPOULOS (1970)

an isolierten Zellhüllen studiert. Unterhalb dieser 'pellicular tubules' liegen manchmal noch vereinzelte Tubuli (Abb. 11); diese liegen immer zwischen zwei Pellicula Tubuli. Bei der Einstülpung der Zellmembran zur Geißelbasis fehlen die Tubuli, bis auf zwei bis vier untereinander verbundene Tubuli, die dem Reservoir bis auf die Höhe des Basalkörpers der Geißel folgen (Abb. 4 b–f). Sie liegen etwa 250 Å vom Reservoir entfernt und haben unter sich einen kleineren Abstand als die übrigen Pellicula Tubuli. Die von TAYLOR & GODFREY (1969) beschriebene 'subpellicular organelle' konnte nie gesehen werden.

Der Kern liegt in der Mitte der Zelle und ist meist länglich, oft unregelmäßig gelappt (Abb. 3). Der kleinere Durchmesser liegt um 1 μ, der größere zwischen 1,5 und 3,0 μ. Das Kernplasma wird von zwei Membranen begrenzt, die ca. 200 Å auseinanderliegen und die perinucleäre Zisterne bilden. Kernporen sind nur spärlich anzutreffen. Das leicht granuläre und nicht sehr elektronendichte Kernplasma wird durchzogen von elektronendichtem Heterochromatin, 'chromatin-like material': VICKERMAN & PRESTON (1970) (Abb. 3), das oft der inneren Kernmembran entlang liegt. Das Endosom liegt in der Mitte des Kerns und weist einen Durchmesser von 0,35–0,80 μ auf.

Das Flagellum verläuft zum größtenteil frei, doch für 3–5 μ im Reservoir, einer Einstülpung der Pellicula ins Zellinnere. Die freie Geißel enthält innerhalb der Geißelmembran die 9 + 2-Fibrillenstruktur sowie die 'intraflagellar structure' (IFS: ANDERSON & ELLIS 1965; FUGE 1969). Die Fibrillenstruktur besteht aus zwei zentralen sowie aus neun peripheren Fibrillen, die aus den Subfibrillen A und B zusammengesetzt sind. Die IFS ist in der freien Geißel als Gitterstruktur neben dem Axonem vorhanden. Sie besteht aus Filamenten, die in verschiedenen Ebenen angeordnet sind. Beim Verlauf der Geißel im Reservoir ist die IFS rudimentär vorhanden und im Querschnitt als dunkler Punkt oder als schwach entwickelte Struktur zu erkennen (Abb. 4 f).

Als Basalkörper bezeichnen wir den Beginn der 9 + 2-Fibrillenstruktur, die unmittelbar vor dem Kinetoplasten liegt. Er wird begrenzt durch zwei Septen, die sich von den peripheren Fibrillen nach dem Zentrum des Basalkörpers erstrecken. Das hintere Septum ist ringförmig und oft schwer zu erkennen. Das vordere Septum ist gebogen und wird von den zentralen Fibrillen durchbrochen, die kurz dahinter in der Basalplatte enden (Abb. 2, 4 c, 8). Die peripheren Fibrillen teilen sich posterior vom hinteren Septum in drei Subfibrillen und bilden so die 'triplets'. Im Querschnitt sind sie leicht spiralig angeordnet (Abb. 4 a). Die Geißelmembran geht auf der Höhe des Basalkörpers in die Reservoirmembran über. Der Raum zwischen dem Flagellum und der eingestülpten Pellicula wird als Reservoir bezeichnet (Abb. 2). Es wird bei den Trypanosomen als Aufnahmeort für Nahrungsstoffe angesehen. Diese Aufnahme kann durch Pinocytose durch die Reser-

voirmembran ins Cytoplasma erfolgen (GEIGY et al. 1970; STEIGER 1973). Eine solche Pinocytose konnte bei *H. muscarum* nie beobachtet werden. Der Feinbau von Trypanosomengeißeln wurde von KLEINSCHMIDT & SCHLEICH (1951) untersucht.

Unmittelbar hinter dem Basalkörper liegt der Kinetoplast. Er stellt einen speziellen Teil des Mitochondriums dar mit einer Konzentration von mitochondrialer DNS (MUEHLPFORDT 1963, 1964; STEINERT 1964). Er wird begrenzt durch zwei Mitochondriumsmembranen. Die DNS liegt in Längsfibrillen vor, die einen stäbchen- bis birnenförmigen 'kinetonucleus' (INOKI et al. 1971) bilden (Abb. 2, 5–8). Die DNS-Fibrillen sind an zwei 'basement plates' (INOKI et al. 1971) befestigt und verlaufen longitudinal, wobei sie untereinander vernetzt erscheinen (Abb. 5). Die vordere 'basement plate' ist immer größer als die hintere, da beim Anschwellen des Kinetoplasten vor allem die vordere Platte an Größe zunimmt. Die Länge der DNS-Fibrillen beträgt 1,56 $\pm$ 0,03 μ, die Breite kurz hinter der vorderen 'basement plate' 0,67–1,30 μ (die größte Breite wird kurz vor der Kinetoplastteilung erreicht). Zwischen der DNS und der Doppelmembran des Mitochondriums liegt die Mitochondriumsmatrix mit vereinzelten, kurzen Cristae.

Die Teilung des Kinetoplasten ist eine Längsteilung. Die Verdoppelung des Flagellums erfolgt jeweils kurz nach einer abgeschlossenen Zellteilung (Fig. 1, 2), so daß die Zelle im Ruhestadium zwischen zwei Teilungen bereits zweigeißlig vorliegt. Vor der Teilung schwillt der Kinetoplast am Vorderpol an; die vordere 'basement plate' wird vergrößert (Abb. 6). Hier setzt auch die Teilung der DNS ein. Die vordere 'basement plate' teilt sich, danach werden die DNS-Fibrillen durchgespalten (Abb. 7, 8). Dieses Durchtrennen erfolgt nicht symmetrisch, sondern einseitig (Abb. 9 b,c). Dies zeigt eine Reihe von Querschnitten (Abb. 9 a–f). Das den 'kinetonucleus' umgebende Mitochondrium wird erst nach beendeter Teilung der DNS durchgetrennt.

Das Mitochondrium erstreckt sich vor allem im Zellteil hinter dem Kinetoplasten. Es ist leicht verzweigt und netzförmig entwickelt; die einzelnen Äste verlaufen meist der Pellicula entlang. Die Matrix ist mäßig elektronendicht und weist regelmäßig tubuläre Cristae auf. Vom Kinetoplasten aus erstrecken sich ein oder zwei zum Teil verzweigte Mitochondriumsäste neben dem Reservoir gegen den Vorderpol der Zelle. Die einzelnen Äste haben einen Durchmesser von 0,1–0,3 μ.

Der Golgi-Apparat oder Golgi-Komplex ('parabasal body': GRIMSTONE 1959) liegt zwischen dem Kern und dem Kinetoplasten. Er besteht aus übereinandergeschichteten Zisternen, die sich peripher etwas erweitern und Vesikel abschnüren (Abb. 12). Eine Zisterne erscheint im Querschnitt als ein Kanälchen von 150–200 Å mit einer Länge von 0,65–1,10 μ. Die Zahl der Zisternen liegt zwischen 6 und 10. Die Zahl der abgeschnürten Golgi-Vesikel ist unterschiedlich, ebenso die

Größe der Vesikel; die kleinsten messen ca. 400 Å, die größten etwa 0,4 μ. Durch Invagination können Vesikel mit einer Doppelmembran entstehen (Abb. 10). Vereinzelte 'multivesiculate bodies' (mvb) liegen manchmal in der Nähe des Golgi-Apparates. Sie scheinen in Lysosomen (Abb. 10 inset) überzugehen. Das Endoplasmatische Reticulum (ER) ist nur schwach entwickelt und erstreckt sich über den gesamten Bereich der Zelle. Das rauhe oder granuläre ER (rER) ist im Querschnitt als mit Ribosomen besetzte Schläuche von ca. 300 Å Durchmesser zu finden. Es bildet manchmal über 1 μ lange Zisternen, die oft der Pellicula entlang laufen. Das glatte oder agranuläre ER (sER) tritt als Schläuche und Bläschen auf.

Beide Typen des ER kommen im Bereich des Golgi-Apparates, also zwischen Kern und Kinetoplast, etwas häufiger vor als im übrigen Cytoplasma. Diese Zone mit dem Golgi-Apparat, dem ER und lysosomalen Strukturen wurde als GERL beschrieben (NOVIKOFF et al. 1971).

Lipideinschlüsse (Abb. 13) sind über das ganze Cytoplasma verteilt. Es sind membranlose, kugelige Tröpfchen von 0,15–0,35 μ mit einer mäßigen Elektronendichte. Oft sind sie ausgewaschen, so daß sie im Dünnschnitt als runde Löcher hervortreten.

'Peroxisome-like organelles' (VICKERMAN 1969 a), identisch mit 'dense bodies' (VICKERMAN 1971) und 'microbodies' (RHODIN 1954), sind ein sehr häufiger Bestandteil des Cytoplasmas. Sie kommen in der ganzen Zelle vor, sind aber in der GERL-Zone häufiger anzutreffen. Ihre Form ist kugelig bis länglich bei einem Durchmesser von 0,25–0,60 μ (Abb. 9 e, 13, 14). Sie sind von einer Membran begrenzt und enthalten eine fein granulierte Matrix, die manchmal einen kristallförmigen Innenkörper enthält (Abb. 14). Sofern die einfache Membran nicht sicher festgestellt werden kann, ist es nicht leicht, die 'peroxisome-like organelles' von Lipidvakuolen oder vom Mitochondrium zu unterscheiden.

Lysosomen (Abb. 10 inset) sind nur selten vorhanden, aber immer in der Nähe des Golgi-Apparates; nach dem Kontrastieren mit Bleicitrat weisen sie oft einen flockigen Inhalt auf.

Freie oder zu Gruppen formierte Ribosomen sind regelmäßig im ganzen Cytoplasma verteilt, ebenso dem rER entlang.

Im hinteren Teil des Flagellaten sind oft Symbionten anzutreffen. Dabei handelt es sich um Bakterien oder rickettsienähnliche Organismen von stäbchenförmiger Gestalt mit einer Länge von ca. 1 μ und einem Durchmesser von 0,25–0,50 μ. Sie liegen meist in einer Gruppe von 3–6 Organismen zusammen (Abb. 16, 19).

Die bakterienähnlichen Mikroorganismen können in zwei Gruppen unterteilt werden, die normalerweise nicht in derselben Fliege vorkommen. Dabei kann aber die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, daß es sich um dieselbe Art handelt. Die erste Gruppe von Mikro-

organismen weist eine ca. 140 Å dicke Zellwand auf. Zwei Schichten von Doppelmembranen werden nacheinander darum gebildet, wobei sich die innere in Tubuli unterteilt (Abb. 17, 19). Diese Membranen sind mit sER zu vergleichen und werden vermutlich vom Cytoplasma des Flagellaten gebildet. Neben glatten Membranen können auch Mitochondriumsäste den Mikroorganismus umhüllen (Abb. 18). Die zweite Gruppe von Mikroorganismen weist keine Zellwand auf und ist von einem lytischen Hof umgeben (Abb. 15, 16). Die einzelnen Symbionten sind durch ER oder Teile des Mitochondriums verbunden. Ob es sich dabei um eine bloße Anlagerung handelt, oder ob die Membranen ineinander übergehen, konnte nicht eindeutig festgestellt werden.

Zellteilungen sind sehr häufig. Im Anschluß an eine abgeschlossene Teilung wird ein neuer Basalkörper aufgebaut und wächst zur neuen Geißel aus. Nach dieser Verdoppelung der Geißel tritt eine Ruhepause ein. Zu Beginn der nächsten Teilung wird die Zelle verbreitert und der Kinetoplast schwillt etwas an. Der Kern teilt sich, wobei die Spindelfasern nicht so deutlich hervortreten wie bei der cercoplasmatischen Form von «*H. mirabilis*». Die Teilung des Kinetoplasten kann vor oder nach der Kernteilung erfolgen. Dabei wird das Mitochondrium wahrscheinlich nicht symmetrisch geteilt, sondern zufällig und durch späteres Auswachsen auf die endgültige Größe erweitert. Schließlich trennt sich die Zelle beim Reservoir beginnend längs durch.

b. Kulturform

Das Kultivieren von *H. muscarum* führt zu einer von der promastigoten Mitteldarmform stark verschiedenen Form. Diese zeigt gegenüber der Fliegenform eine andere Ultrastruktur, aber auch andere Dimensionen der Zelle sowie eine neue Kern-Kinetoplast Relation. Der Kinetoplast kann vor oder hinter dem Kern liegen; von promastigoten bis opisthomastigoten Formen sind alle Zwischenstadien vorhanden. Dies wurde schon von Clark (1959) beschrieben. Die Zelle ist gegenüber der Fliegenform stark verkürzt; die Länge liegt zwischen 10 und 15 μ (durchschnittlich 12 μ), die Breite um 2 μ (Fig. 3, 3). Das Vorder- und Hinterende der Zelle ist abgerundet, besonders bei den opisthomastigoten Formen, die etwas kürzer sind als die promastigoten Formen.

Der oval bis längliche Kern liegt in der Mitte der Zelle; seine Länge beträgt 1,5–3,0 μ, die Breite 0,7–1,0 μ (Abb. 20–24). Die Größe und der innere Aufbau stimmen mit der Mitteldarmform überein, doch ist der Kern der Kulturform weniger verzweigt und erscheint deshalb runder.

Je nach der Lage des Kinetoplasten verläuft die Geißel in einem mehr oder weniger langen Reservoir. Liegt der Kinetoplast am hinteren Zellende (opisthomastigote Form), so zieht sich die Geißel im engen Reservoir am Kern vorbei zum Vorderende, wo sie die Zelle

verläßt. Flagellum und Basalkörper zeigen bis auf die 'intraflagellar structure' den bekannten Aufbau. Bei der Fliegenform liegt die IFS in der freien Geißel neben dem Axonem innerhalb der Geißelmembran; beim Verlauf im Reservoir ist sie als Anlage vorhanden. Bei der Kulturform hingegen wird in der freien Geißel keine IFS gebildet. An ihrer Stelle liegt im Querschnitt ein dunkler Punkt (Abb. 20).

Der Kinetoplast unterscheidet sich wesentlich vom Kinetoplasten der Fliegenform. Die DNS bildet eine Scheibe (flacher Zylinder), die in einem oft stark erweiterten Mitochondriumsteil liegt. Die leicht ovale Scheibe hat einen Durchmesser von 0,42–1,25 μ und eine ziemlich konstante Höhe von 0,25 μ (Abb. 24, 26, 28).

Mikrodensitometrische Untersuchungen der DNS nach Ultrazentrifugation in einem CsCl-Gradienten ergaben für die Kinetoplast-DNS eine Dichte von 1,698 g/ml und für die Kern-DNS 1,719 g/ml. Die DNS des Kinetoplasten besteht aus 'circles' von 0,78 μ (dieses Resultat wurde in Zusammenarbeit mit G. Riou und E. Delain erhalten). Der Kinetoplast setzt sich aus solchen 'circles' zusammen, die parallel zur Längsachse der Zelle angeordnet sind. Nimmt man an, daß die 'circles' einem Kreis entsprechen, so kommt man aufgrund der Länge von 0,78 μ rechnerisch auf einen Durchmesser von 0,25 μ. Dieser Wert entspricht genau der Höhe der DNS-Scheibe. Man kann daraus schließen, daß der Kinetoplast aus mehreren Reihen dieser 'circles' aufgebaut ist, wie das für *Trypanosoma cruzi* (Brack 1968; Delain & Riou 1969) beschrieben worden ist. In einem Schnitt parallel zur Längsachse der Zelle erscheint die DNS als Rechteck (Abb. 24), im Querschnitt als eine Scheibe (Abb. 25). Die Doppelschleifen liegen parallel zur Längsachse des Flagellaten (Abb. 23). Auf der dem Basalkörper zugewandten Seite liegt ca. 150 Å über der DNS-Struktur eine 250 Å dicke Platte von elektronendichtem Material (Abb. 24), die nur schwach sichtbar ist. Die DNS-Struktur des Kinetoplasten liegt oft in einem erweiterten Mitochondriumsfeld, das sich posterior und/oder lateral ausdehnt (Abb. 20, 24, 26). Dieses Mitochondriumsfeld weist wenig tubuläre Cristae und vereinzelte Tubuli auf; die Matrix ist nicht sehr elektronendicht. Gegen die Geißelbasis ist der Abstand von den DNS-Fibrillen zur Doppelmembran des Mitochondriums ziemlich konstant und beträgt 0,1 μ.

Das restliche Mitochondrium besteht aus einzelnen Ästen, die sich vom Kinetoplasten aus in beide Richtungen der Längsachse ausdehnen. Sie weisen tubuläre Cristae auf, die dichter angeordnet sind als im Kinetoplastbereich. Zwischen Kinetoplast und Kern findet man manchmal einen stark erweiterten Mitochondriumsteil, der von Membranen durchsetzt ist (Abb. 26, 33).

Der Golgi-Apparat liegt neben dem Kinetoplasten oder etwas davor auf der Höhe des Basalkörpers. Die 5–8 parallel zur Längsachse der

Zelle verlaufenden Zisternen sind 0,75–1,30 μ lang (Abb. 30, 33, 34). In der Nähe liegen abgeschnürte Golgi-Vesikel von 300–1000 Å Durchmesser (Abb. 30, 34). Durch Invagination können Vesikel entstehen, die von einer Doppelmembran umgeben sind. Neben den Golgi-Vesikeln findet man regelmäßig 'multivesiculate bodies' (Abb. 32). Diese von einer Membran umgebenen kugeligen Körper von 0,20–0,35 μ enthalten Bläschen, die in der Größe den Golgi-Vesikeln entsprechen.

Das rER erstreckt sich über das ganze Cytoplasma und erscheint im Dünnschnitt als mit Ribosomen besetzte, oft über 1 μ lange Kanäle. Peripher der Pellicula entlang trifft man längere Kanäle als im zentralen Cytoplasma.

Das sER ist besser entwickelt als das rER und setzt sich aus kurzen Tubuli und Bläschen von verschiedener Größe zusammen. Diese zeigen keine erkennbare Orientierung und sind im ganzen Cytoplasma vorhanden, jedoch in vermehrtem Maße in der GERL-Zone (Abb. 34).

Die Lipideinschlüsse sind regelmäßig in der ganzen Zelle verteilt (Abb. 34). Die kugeligen Tröpfchen messen 0,15–0,65 μ im Durchmesser. Sie sind nicht von einer Membran begrenzt, zeigen aber nach Osmiumfixierung oft einen verstärkten Kontrast an der Peripherie, was mit einer Membran verwechselt werden könnte (FAWCETT 1966).

Die 'peroxisome-like organelles' sind membranbegrenzte, kugelige Einschlüsse im Cytoplasma. Ihre Größe liegt zwischen 0,2 und 0,5 μ (Abb. 26, 31, 32). Ihr Inhalt erscheint fein granulär, manchmal eher flockig. Sie sind über die ganze Zelle verteilt. Membraneinschlüsse, wie sie bei der langen Blutform von *T. brucei* (STEIGER 1973) vorkommen, konnten nie beobachtet werden.

Bei der Teilung wird als erster Schritt die Geißel verdoppelt. Die Kulturform liegt im Gegensatz zur Mitteldarmform in der Ruhephase zwischen zwei Teilungen eingeißlig vor. Der Kinetoplast verbreitert sich, wobei die DNS-Scheibe einen maximalen Durchmesser von 1,30 μ erreichen kann. Dann teilt sich der Kern quer zur Längsachse der Zelle. Nach der Teilung des Kerns wird die DNS-Scheibe des Kinetoplasten geknickt (Abb. 27) und quer geteilt (Abb. 28), anschließend schnürt sich das Kinetoplast-Mitochondrium durch. Die beiden Kinetoplasten streben auseinander und das Cytoplasma der Zelle teilt sich (Abb. 28, 29).

2. «*Herpetomonas mirabilis*»

a. Cercoplasmatische Form

Die cercoplasmatischen Formen sind mit der umgeformten Geißel ans Enddarmepithel der PR angeheftet (Abb. 35, 36). Aufgrund der

Kern-Kinetoplast Beziehung sind es promastigote Formen; ihr Vorderpol ist aber angeschwollen und das Hinterende stark verlängert (Länge der Zelle bis 150 μ).

Der Kern liegt gewöhnlich im vorderen Zellabschnitt, ca. 5–10 μ vom Vorderpol entfernt. Er ist kugelig bis länglich (größerer Durchmesser 1,2–2,5 μ), bei noch nicht ausgewachsenen Formen langgezogen (3–5 μ) und in der Mitte der Zelle lokalisiert. Das Kernplasma zeigt nur wenig Heterochromatin, das der Kernmembran entlang gelagert ist sowie um das nur schwach erkennbare Endosom. Die Kerne sind oft aktiv, was sich an häufigen Kernteilungen zeigt. Vor der Teilung verschwindet das Heterochromatin und es werden ca. 20 'spindle-microtubules' sichtbar (Abb. 38). Die meisten liegen im Zentrum des Kerns, doch kommen einzelne auch in der Nähe der Kernmembran vor (Abb. 38). BIANCHI et al. (1969) fanden im Kern von *Leishmania tropica* 8 parallel laufende Mikrotubuli.

Der Kern verbreitert sich vor der Teilung quer zur Längsachse der Zelle. Die Spindeln verlaufen dabei nur mehr oder weniger parallel (Abb. 40). Der verlängerte Kern schnürt sich in der Mitte durch, während an der Peripherie bereits wieder Heterochromatin auftritt (Abb. 41).

Das Flagellum verläuft max. 3 μ im Reservoir im Innern der Zelle. Eine freie Geißel ist meist nicht vorhanden; sie ist unter Verlust des Axonems und der IFS zu einem Anheftungsapparat umgebaut. Die Geißel verbreitert sich beim Verlassen des Reservoirs zu einer klumpenförmigen Masse, die ans Darmepithel angeheftet ist (Abb. 42). Die Geißelmembran bleibt dabei erhalten und steht auf einer Fläche von 3–4 μ^2 mit dem Enddarmepithel in Kontakt. Zwischen Darmepithel und Geißelmembran ist ein Abstand von 200–500 Å. Unter der Geißelmembran liegt eine ca. 100 Å breite, helle Schicht, gefolgt von einer 300–350 Å breiten, elektronendichten Zone (Abb. 42). Von dieser Zone erstrecken sich rechtwinklig Filamente ins Innere der Geißel, die jedoch nur schwach zu erkennen sind. Die Geißel ist durch eine hemidesmosomale Bindung an das Darmepithel angeheftet. Eine ähnliche Anheftung wurde bei *C. fasciculata* (BROOKER 1971 b) im *Anopheles*-Darm gefunden. Das Innere der zu einem Klumpen erweiterten Geißel besteht aus einer flockigen, amorphen Masse ('intraflagellar area': MOLYNEUX 1969). Die Geißelstrukturen (Axonem und IFS) ragen in diese Masse hinein und enden plötzlich (Abb. 42). Die beiden zentralen Fibrillen bilden an dieser Stelle einen dunklen, knopfartigen Körper (Abb. 43). Am vorderen Teil des Reservoirs verbreitert sich die Geißel, wobei es zu einem Kontakt zwischen der Geißelmembran und der Reservoirmembran kommt. An dieser Stelle werden kurze, ringförmig ums Reservoir verlaufende Desmosomen ausgebildet (Abb. 42). Ähnliche Desmosomen fand BROOKER (1970, 1971 b) bei *C. fasciculata*. Desmosomen treten auch zwischen nebeneinanderliegenden, angehefteten Gei-

ßeln auf (Abb. 36). In ihrem Bereich erweitert sich der interzelluläre Spalt auf ca. 300–400 Å, der durch eine Membran unterteilt ist. Beidseitig ca. 100 Å unterhalb der Geißelmembran liegt eine 200–250 Å dicke, elektronendichte Schicht. Dieselben Desmosomen treten auch zwischen angehefteten und freien (normalstrukturierten) Geißeln auf (Abb. 42 inset).

An der Anheftungsstelle der Geißel ans Enddarmepithel sind regelmäßig Pinocytosebläschen zu beobachten (Abb. 42, 44, 45). Invagination der Geißelmembran führt zu kleinen Bläschen, die noch von der unter der Geißelmembran liegenden, elektronendichten Zone umgeben sind (Abb. 42). Diese Pinocytosebläschen nehmen meist noch an Größe zu, wobei die elektronendichte Zone dann verschwindet. Die größeren Bläschen enthalten fast immer lamellen- oder membranartige Strukturen (Abb. 44, 45). Es scheint so, als ob kleinere Bläschen zu größeren verschmelzen würden, was dann zu Blasen von über 1 μ Durchmesser führen kann. Nach dem Ablösen von der Geißelmembran liegen diese Bläschen frei in der 'intraflagellar area'.

Der Kinetoplast liegt im verbreiterten vorderen Zellteil ca. 2–3 μ vom anterioren Pol entfernt. Die DNS bildet eine leicht gekrümmte Scheibe, die konkave Seite gegen den Basalkörper gerichtet (Abb. 46). Zwischen dem Basalkörper und der Mitochondriumsdoppelmembran des Kinetoplasten liegt ein Zwischenraum von 0,1 μ. Die DNS-Scheibe weist eine Dicke von 0,146 $\pm$ 0,005 μ auf; sie ist aus vielen Reihen von 'circles' zusammengesetzt (vgl. *T. cruzi,* BRACK 1968). Im Querschnitt ist sie kreisförmig bis oval mit einem kleineren Durchmesser von ca. 0,8 μ und einem größeren Durchmesser von 0,8–1,6 μ (vereinzelte Werte bis 2,3 μ). Der größte Durchmesser wird vor der Teilung erreicht, wo der Kinetoplast stark in der Breite zunimmt. Auf der konkaven Seite der DNS liegen im Mitochondrium nur sehr wenig tubuläre Cristae, während sie auf der konvexen Seite sehr häufig sind (Abb. 46). Der Mitochondriumsanteil hinter der DNS ist etwas größer als auf der Vorderseite, doch nur selten so ausgedehnt wie bei der Kulturform von *H. muscarum.* Vor der Kinetoplastteilung wird die DNS-Scheibe auf den doppelten Wert verbreitert. Der Kinetoplast wird geknickt und bildet einen stumpfen Winkel. An dieser Stelle erfolgt die Trennung der DNS, gefolgt von einer Durchschnürung des Kinetoplastmitochondriums.

Das Mitochondrium bildet ein wahrscheinlich zusammenhängendes, stark verzweigtes Netz von einzelnen Ästen, die vorzugsweise der Peripherie entlang laufen. Der Mitochondriumsanteil des Kinetoplasten steht damit in Verbindung. Vor dem Kinetoplasten nimmt das Mitochondrium stark zu und erreicht seine größte Ausdehnung am vorderen Zellpol (Abb. 47). Auf der Höhe des Reservoirs können im Querschnitt bis zu 40 Mitochondriumsäste gezählt werden. Der Mitochon-

driumsanteil am Cytoplasma liegt in dieser Region nicht selten über 50 %, meistens aber über 40 %. Hinter dem Kern nimmt die Dichte des Mitochondriums langsam ab. Ins langgezogene, dünne Hinterende der Zelle ziehen sich 1–2 Mitochondriumsäste, die aber vor dem Erreichen des Hinterendes aufhören. Die einzelnen Mitochondrienäste haben einen Durchmesser von ca. 0,2 μ. In der hellen Matrix liegen mäßig dicht tubuläre Cristae, die keine erkennbare Orientierung aufweisen. Sie sind teilweise bläschenartig bis scheibenförmig ausgebildet, was sich an kreisförmigen Querschnitten der inneren Mitochondriumsmembran äußert (Abb. 47).

Der Golgi-Apparat ist außergewöhnlich stark ausgebildet und dominiert die Zone zwischen Kern und Kinetoplast (Abb. 51). Er liegt oft neben dem Kinetoplasten oder auf der Höhe des Basalkörpers (Abb. 50). Es können zwei Golgi-Apparate vorhanden sein, die nebeneinander oder hintereinander liegen, wobei es sich um eine Teilungsphase handeln könnte. Die 5–9 Zisternen sind gewöhnlich über 1 μ lang, in vereinzelten Fällen sogar bis 3,5 μ. An ihrer Peripherie erweitern sie sich und Vesikel von 0,04 bis 0,12 μ werden abgeschnürt (Abb. 49, 51). Auch von einer Doppelmembran begrenzte Vesikel liegen in der Nähe des Golgi-Apparates (Abb. 49, 51). 'Multivesiculate bodies' sind immer mit der Golgi-Zone assoziiert; sie sind von einer Membran begrenzt und messen 0,15 bis 0,45 μ im Durchmesser. Sie enthalten je nach Größe bis über 100 Bläschen in der Größe der kleinsten Golgi-Vesikel (Abb. 49, 51).

Das ER ist recht gut ausgebildet. Das rER bildet einige längliche Zisternen, die im Schnitt als Kanäle erscheinen (Abb. 49). Das sER überwiegt quantitativ das rER und tritt als Tubuli und Bläschen auf. Es ist in der GERL-Zone stärker konzentriert als im übrigen Zellbereich.

Lipideinschlüsse kommen in der ganzen Zelle in Form von Tröpfchen vor (Abb. 41, 50). Sie sind von kugeliger Gestalt und messen 0,2 bis 0,5 μ im Durchmesser. Sie sind nicht membranbegrenzt und durch die Osmium-Fixierung nur schwach geschwärzt. Zwischen Kern und Kinetoplast sind sie in größerer Zahl vorhanden als im restlichen Cytoplasma.

'Peroxisome-like organelles' (Abb. 49, 50, 51) sind im ganzen Cytoplasma verteilt, am häufigsten aber in der GERL-Zone. Sie sind kugelig bis länglich bei einem Durchmesser von 0,1 bis 0,3 μ. Ihre Matrix ist relativ elektronendicht (stärker osmiophil als Lipideinschlüsse und Mitochondrium); ein kristalliner Innenkörper ist nur selten zu erkennen.

Lysosomen sind selten, treten aber vereinzelt in der GERL-Zone auf. Dabei handelt es sich vermutlich um ehemalige 'multivesiculate bodies', deren Inhalt stärker konzentriert wurde.

Vor der Zellteilung wird der Kinetoplast verbreitert, der mehr oder weniger längliche Kern kugelig. Der Vorderpol der Zelle schwillt an, gleichzeitig oder kurz danach teilt sich der Kinetoplast. Schließlich wird die Zelle von der Anheftungsstelle her durchgetrennt. Dabei ist es möglich, daß neu auswachsende Geißeln nicht von der alten Geißel getrennt werden, so daß nach weiteren Teilungen mehrere Axoneme in derselben Geißelmembran liegen können. Die einzelnen Axoneme sind dabei isoliert in der 'intraflagellar area' (Abb. 48). Denselben Vorgang beschrieb MOLYNEUX (1969) bei *T. lewisi* im Rektum von *Nosopsyllus fasciatus*.

b. Opisthomastigote Form

Die opisthomastigoten Formen kommen in der PR neben den cercoplasmatischen Formen vor, sind aber nicht am Enddarm angeheftet. Sie sind frei im Lumen vorhanden, ca. 15 μ lang und s-förmig gewunden. Der Kinetoplast liegt am hinteren Zellende; dort beginnt auch die Geißel, die im langen Reservoir durch die ganze Zelle verläuft. Es ist keine undulierende Membran vorhanden.

Der Kern liegt in der Zellmitte; er ist langgestreckt und zeigt einen ovalen Querschnitt (Abb. 52, 57). Seine Länge beträgt mehrere μ, sein kleinerer Durchmesser 0,4–0,5 μ, sein größerer Durchmesser 0,7–1,3 μ. Nicht selten sind 2 Kerne oder Kernstücke pro Zelle vorhanden (Abb. 57). Diese liegen gewöhnlich hintereinander, sie können sich aber auch etwas überlappen (Abb. 55, 57). Das Kernplasma ist flockig und an der Peripherie mit einer dünnen Schicht Heterochromatin besetzt. Ein Endosom konnte nie beobachtet werden.

Die Geißel hat ihren Ursprung im Basalkörper, der kurz vor dem Kinetoplasten liegt. Sie zieht sich im engen Reservoir durch die ganze Zelle zum Vorderpol, wo sie die Zelle verläßt. Die IFS entsteht kurz nach dem Basalkörper. Sie ist somit bereits im Zellinnern ausgebildet und nicht erst in der freien Geißel. Einzelne Pellicula Tubuli, die dem Reservoir entlang laufen, konnten nicht beobachtet werden.

Der Kinetoplast liegt am posterioren Zellende. Die DNS bildet drei übereinanderliegende Schichten von 'circles' (Abb. 56). Jede Schicht ist 0,15–0,17 μ dick und weist einen Durchmesser von 0,6–0,9 μ auf; zusammen ergeben sie einen kugeligen Kinetoplasten. In seiner Längsachse mißt er 0,5 μ bei einer Breite von 0,65–1,00 μ. Im Kinetoplastmitochondrium sind vor allem auf der posterioren Seite tubuläre Cristae ausgebildet (Abb. 56). BRACK (1968), MEYER (1968), SANABRIA (1970) fanden bei *T. cruzi* einen analog aufgebauten Kinetoplasten.

Das Mitochondrium bildet ein leicht verzweigtes Netz von einzelnen Ästen, das beim Kinetoplasten beginnt. Die einzelnen Äste haben einen Durchmesser von ca. 0,2 μ und erstrecken sich vom posterioren Ende bis zur Austrittsstelle der Geißel. Pro Querschnitt sind jeweils

zwei bis mehrere Äste getroffen. Die innere Membran bildet zwei Cristae-Typen; am häufigsten findet man tubuläre Cristae, daneben etwas seltener kugelige Membraneinstülpungen. Die fein granuläre Matrix ist in allen Zellabschnitten stark mit diesen beiden Cristae-Typen besetzt.

Der Golgi-Apparat ist schwach entwickelt; er besteht aus 3–4 Zisternen (ca. 0,5 μ lang) und einigen Golgi-Vesikeln (Abb. 52, 54). Er liegt gewöhnlich zwischen Kinetoplast und Kern, kann sich aber auch auf der Höhe des Kerns befinden.

Das ER ist nur schwach ausgebildet. Das rER zeigt sich im Ultradünnschnitt als kurze, mit Ribosomen besetzte Kanälchen. Das sER bildet Schläuche und Bläschen, die aber nur spärlich vorhanden sind. Eine Konzentration auf ein bestimmtes Gebiet der Zelle ist nicht zu erkennen.

Lipideinschlüsse sind regelmäßig im Cytoplasma verteilt (Abb. 52). Ihre Größe liegt zwischen 0,20 und 0,35 μ. Sie sind wenig osmiophil, besitzen aber eine elektronendichtere Zone der Peripherie entlang.

Die 'perioxisome-like organelles' sind häufiger im Cytoplasma anzutreffen als die Lipideinschlüsse. Sie sind kugelig bis länglich mit einem kleineren Durchmesser von 0,1 bis 0,2 μ (Abb. 52, 55). Sie erscheinen aufgrund ihrer kleineren Elektronendurchlässigkeit dunkler als die Lipide. Ein kristallförmiger Innenkörper ist nur ausnahmsweise zu erkennen.

Teilungsvorgänge konnten nie beobachtet werden, ebensowenig das Vorhandensein von zwei Geißeln.

c. Übergangsformen

Sowohl die cercoplasmatischen wie auch die opisthomastigoten Formen entwickeln sich aus kleinen promastigoten Formen (Fig. 2, 6 + 7). Diese sind ca. 15 μ lang, besitzen einen langgestreckten Kern und einen Kinetoplasten wie die opisthomastigote Form (dreischichtig, kugelig) (Abb. 58). Ihre Ultrastruktur entspricht weitgehend derjenigen der opisthomastigoten Form. Einzig das ER, der Golgi-Apparat und die Lipideinschlüsse sind besser entwickelt; zudem können sich diese Formen teilen.

Die Transformation dieser promastigoten Ausgangsformen zu den opisthomastigoten Formen besteht hauptsächlich in einer Kinetoplastverschiebung vom vorderen zum hinteren Zellpol (Abb. 58). Dabei folgt die Geißel dem Kinetoplasten, ebenso der Golgi-Apparat. Die Zelle verliert ihre gestreckte Form und wird leicht s-förmig spiralisiert. Die Membransysteme des Cytoplasmas werden zurückgebildet, zudem geht die Teilungsfähigkeit verloren.

Die Entwicklung der promastigoten Ausgangsformen zu den cercoplasmatischen Formen ist mit großen ultrastrukturellen Veränderungen verbunden. Der langgestreckte Kern erfährt erst bei älteren cercoplasmatischen Formen oder vor Teilungen eine Veränderung, indem er sich abrundet. Mit zunehmender Größe der Zelle verschiebt er sich in den vordersten Zellteil, der in der Breite zunimmt. Die Geißel, die mit dem Enddarmepithel der PR in Kontakt kommt, wird umgebaut. Zuerst wird die Geißelmembran an die Cuticula des Darmes angeheftet, wobei eine hemidesmosomale Bindung zustandekommt. Die Fibrillenstruktur des Axonems wird von der Spitze her abgebaut. Dadurch wird immer mehr Geißelmembran frei für die Schaffung einer noch größeren Anheftungsfläche. Dieser Vorgang führt dazu, daß nach einer gewissen Zeit die ganze PR vollständig mit Geißeln besetzt ist, die lückenlos aneinander anschließen. Auch der Kinetoplast erfährt Veränderungen, indem die DNS-Fibrillen umgebaut werden. Der kugelige, dreischichtige DNS-Körper geht in eine einschichtige Scheibe über. Dies vollzieht sich folgendermaßen: die oberste, dem Basalkörper zugewandte Schicht von 'circles' beginnt auf einer Seite auszuwachsen (Abb. 59). Die dazu benötigten 'circles' werden den beiden unteren Schichten entnommen. Dadurch wächst die oberste Schicht in die Breite, während die beiden unteren mehr und mehr zusammenschmelzen (Abb. 60). Über diesen Umbau im einzelnen kann nichts ausgesagt werden. Am Ende dieses Vorgangs ist die DNS der drei Schichten des kugeligen Kinetoplasten in der obersten Schicht vereinigt. Eine Neusynthese von DNS ist dabei wohl nicht nötig, da das Volumen der DNS während dieses Umbaus ungefähr konstant bleibt. Das Mitochondrium ist in der opisthomastigoten Form nur mäßig entwickelt, ebenso bei der promastigoten Ausgangsform. Beim Übergang zur cercoplasmatischen Form wächst das Mitochondrium außergewöhnlich stark. Vor dem Kinetoplasten, im Gebiet um das Reservoir, ist dieses Wachstum am auffälligsten. Auch der Golgi-Apparat erfährt eine Vergrößerung, vor allem in Richtung der Längsachse der Zelle. Zwischen Kinetoplast und Kern kommt es zur Ausbildung einer deutlichen GERL-Zone mit Golgi-Vesikeln, 'multivesiculate bodies' und sER. All diese Zellelemente sind in der Ausgangsform nur spärlich vorhanden und werden bei der Umwandlung zu den cercoplasmatischen Formen stark vermehrt.

3. *Crithidia luciliae*-Kultur

Die Kulturformen von *C. luciliae* unterscheiden sich kaum von den Enddarmformen. Sie zeigen eine Tendenz, sich mit der Geißel an Partikel oder tote Formen anzuheften. Es ist auch möglich, daß sich mehrere Flagellaten mit ihrer Geißel aneinanderheften, was zur Entstehung von Rosetten führt (Abb, 61). Die Formen sind nach der Ter-

minologie von HOARE & WALLACE (1966) choanomastigot. Die Länge der Zelle liegt zwischen 4,5 und 8,0 μ, die Breite zwischen 2,5 und 4,0 μ. Angeheftete, festsitzende Formen sind gedrungen, fast kugelig, während die freien Formen länger und schmäler sind.

Der Kern liegt im hinteren Zellabschnitt, in unmittelbarer Nähe des Kinetoplasten (Abb. 61, 63). Er ist kugelig bis oval mit einem größeren Durchmesser von 1,5–1,8 μ. Das Kernplasma des heterochromatischen Kerns enthält zentral das Endosom, einzelne zentrale, aber vor allem der Kernmembran entlang liegende Anteile des Heterochromatins (Abb. 62, 63).

Die Geißel beginnt im Basalkörper, der kurz vor dem Kinetoplasten liegt und erstreckt sich durch ein breites Reservoir. Die Geißel enthält das Axonem und eine rudimentäre IFS, die nie voll ausgebildet vorliegt (Abb. 65). Am Vorderende der Zelle verengt sich das Reservoir, gleichzeitig schwillt die Geißel an. An dieser Stelle werden zwischen der Geißelmembran und der Reservoirmembran Desmosomen gebildet (Abb. 66). Eine entsprechende Desmosomenbildung wurde bei *C. fasciculata* beschrieben (BROOKER 1970, 1971 b). Die Geißel kann sich an feste Partikel im Kulturmedium, an tote Formen oder an andere Geißeln anheften. Dies führt zu Rosettenbildungen, indem sich mehrere Flagellaten mit ihren Geißeln aneinanderheften (Abb. 61). Wenn ein solcher Kontakt zustande kommt, wird die freie Geißel wie bei den cercoplasmatischen Formen von «*H. mirabilis*» zu einem Anheftungsapparat umgebaut (Abb. 66). An der Kontaktstelle liegt unterhalb der Geißelmembran eine helle Schicht von ca. 100 Å, gefolgt von einer elektronendichteren Schicht von ca. 200 Å. Von dieser Schicht aus erstrecken sich Filamente ins Innere der Geißel.

An der Basis des stark erweiterten Reservoirs liegt der scheibenförmige Kinetoplast (Abb. 61, 63). Die DNS-Struktur hat einen Durchmesser von 0,7 bis 1,0 μ und eine Dicke von 0,14 μ. Sie besteht aus mehreren Reihen von 'circles', die im Mitochondrium eingebettet liegen. Über der DNS-Scheibe ist eine diffuse Platte von elektronendichtem Material zu erkennen (vgl. Kulturform von *H. muscarum*). Vor der Teilung verbreitert sich die DNS-Scheibe auf ca. 1 μ und teilt sich quer durch (Abb. 68). Die Mitochondriumsmatrix des Kinetoplasten enthält nur wenig tubuläre Cristae, die immer auf der posterioren Seite der DNS liegen, wo der Mitochondriumsanteil auch größer ist.

Das Mitochondrium bildet ein verzweigtes Netz von Ästen, in das auch der Kinetoplast eingebaut ist. Es ist recht dicht, in einzelnen Fällen sogar ähnlich stark entwickelt wie bei der cercoplasmatischen Form von «*H. mirabilis*». Die innere Membran bildet tubuläre Cristae und/oder kugelige bis scheibenförmige Einstülpungen, die recht zahlreich anzutreffen sind (Abb. 64). Die Matrix ist fein granulär und mäßig elektronendicht.

Der Golgi-Apparat (Abb. 61) ist unscheinbar und liegt neben dem Kern oder etwas davor. Er besteht aus wenigen, flachen Zisternen und einigen abgeschnürten Golgi-Vesikeln.

Das ER ist hingegen etwas besser entwickelt. Das sER ist hauptsächlich auf eine Stelle zwischen Kern und Reservoir beschränkt, wo die Kanäle sehr dicht liegen. Das rER bildet einzelne, flache Säcke von ribosomenbesetzten Membranen, die im ganzen Cytoplasma anzutreffen sind.

Lipideinschlüsse in Form von kugeligen Tröpfchen (Durchmesser 0,3 bis 0,5 μ) sind nicht sehr häufig (Abb. 63).

'Peroxisome-like organelles' (Abb. 68) haben etwa die gleiche Größe wie die Lipideinschlüsse, sind aber viel häufiger im Cytoplasma vorhanden. Ein kristalliner Innenkörper ist nur selten und schwach erkennbar.

V. Übertragungsexperimente

In den untersuchten Fliegen konnten bei ca. 90 % im Mitteldarm *H. muscarum*-Infektionen gefunden werden. Da eine transovarielle Übertragung der Flagellaten bei Schmeißfliegen nicht vorkommt (ROUBAUD 1912; BECKER 1923; STRICKLAND 1925; BELLOSILLO 1937), muß bei den adulten Fliegen ein guter Übertragungsmodus existieren. Es besteht ferner die Möglichkeit, daß sich bereits die Larven infizieren und die Infektion über das Puppenstadium bis zur Imago erhalten bleibt. Um diese Frage abzuklären, wurden zu verschiedenen Zeitpunkten ältere Larven (3–5 Tage alt) seziert, die in Tierkadavern gefunden wurden. Keine der untersuchten Larven war mit Flagellaten infiziert. Im weitern wurden Larven mit infizierten Därmen gefüttert, was zwar zu einer zeitlich begrenzten Anhäufung von Flagellaten im Larvendarm führte, aber nie zu etablierten Infektionen. Zur Kontrolle wurden auch frisch geschlüpfte Fliegen seziert, die sich jedoch ausnahmslos als nicht infiziert erwiesen.

Beim Saugen von Gewebesaft auf Fleisch geben die Fliegen regelmäßig Kottröpfchen ab; dasselbe erreicht man durch ein leichtes Zusammenpressen des Abdomens. So erhaltene Kotproben wurden auf einen Objektträger gebracht, getrocknet, fixiert und mit Giemsa-Romanowski gefärbt. Es zeigte sich, daß neben Nahrungsresten und Bakterien auch begeißelte Flagellaten abgegeben werden. Neben lebenden werden auch tote oder degenerierte Formen ausgeschieden. Pro Kottröpfchen konnten bis zu 50 000 Flagellaten gefunden werden. Amastigote Formen oder Zysten konnten nie beobachtet werden.

Was für Formen können nun im Kot gefunden werden? Im Falle von *H. muscarum* werden die promastigoten Formen zahlreich ausge-

schieden, ebenso die nicht immer im Mitteldarm vorhandenen opisthomastigoten Formen. Bei «*H. mirabilis*» sind es die freien opisthomastigoten Formen aus der PR, während die cercoplasmatischen Formen nur selten im Kot erscheinen, dann aber immer als absterbende, degenerierte Formen, die sich vom Epithel abgelöst haben. Bei *C. luciliae* werden regelmäßig choanomastigote Enddarmformen ausgeschieden.

Um die Infektiosität der verschiedenen Formen prüfen zu können, wurden Darmformen in etwas NaCl-Lösung reinen, frischgeschlüpften Fliegen angeboten. Mit promastigoten resp. opisthomastigoten Formen von *H. muscarum* konnten reine Fliegen zu 100 % infiziert werden (nach 3 Tagen schon starke Infektionen im Mitteldarm). Bei einer Fliege trat in diesem Experiment nach 7 Tagen eine «*H. mirabilis*»-Infektion auf. *C. luciliae* ist noch stärker infektiös, konnten doch bereits nach 24 h bei 100 % der Fliegen starke Infektionen der Rektalampulle beobachtet werden. Die opisthomastigoten und cercoplasmatischen Formen von «*H. mirabilis*» konnten in reinen Fliegen keine Infektionen auslösen.

In einem weiteren Experiment wurden Darmformen von *H. muscarum* und *C. luciliae* auf ein Stück frisch abgeschnittenes Fleisch gebracht und für mehrere Stunden bei 100 % Luftfeuchtigkeit isoliert aufbewahrt. Danach wurde das Fleisch hungrigen, reinen Fliegen vorgesetzt, die nach einigen Tagen seziert wurden. Es zeigte sich, daß beide Arten mindestens 16 h auf dem Fleisch liegenbleiben können, ohne ihre Infektiosität zu verlieren.

Aber auch die im Kot ausgeschiedenen Formen sind infektiös, wie mit dem folgenden Experiment gezeigt werden konnte: Ein Stück Fleisch wird während 2 h zu infizierten Fliegen gebracht; die Fliegen saugen daran und geben Kot (mit Flagellaten) ab. Danach wird das Fleisch zu reinen Fliegen transferiert, die sich daran mit *H. muscarum* und *C. luciliae* infizieren, nie aber mit «*H. mirabilis*». Ein entsprechendes Ergebnis erhielten wir beim Halten von infizierten (markierten) und reinen Fliegen im selben Käfig (dieses Experiment wurde in Tororo durchgeführt). Die ursprünglich reinen Fliegen wurden nach 4–13 Tagen seziert, wobei 32 von 44 (72,7 %) *H. muscarum*-Infektionen aufwiesen, 12 (27,3 %) *C. luciliae*-Infektionen. Eine Infektion der PR mit «*H. mirabilis*» wurde dabei nie gefunden.

Die beschriebenen Versuche und Beobachtungen haben gezeigt, daß die *H. muscarum*- und *C. luciliae*-Infektionen durch begeißelte Darmformen von Fliege zu Fliege übertragen werden. Die Bildung von metazyklischen Formen oder Zysten ist also nicht notwendig. Die Darmformen gelangen mit dem Kot auf Fleisch, wo sie bei günstigen Verhältnissen einige Stunden infektiös bleiben, bis sie von reinen Fliegen bei der Nahrungssuche aufgenommen werden. Bei «*H. mirabilis*» sind die Darmformen aus der PR nicht infektiös, auch werden wohl keine

metazyklischen Formen gebildet (das Ausbleiben von «*H. mirabilis*»-Infektionen in den beiden zuletzt genannten Versuchen spricht auch dafür).

VI. Infektionsversuche mit Kulturen

1. Herpetomonas muscarum-Kultur

Zur Isolation von *H. muscarum* wurden Fliegen verwendet, die neben einer Infektion des endoperitrophen Raumes des Mitteldarms keine anderen infizierten Darmabschnitte aufwiesen. Da zudem im Mitteldarm endoperitroph nur *H. muscarum* vorkommt, wurde auf ein Klonieren verzichtet. Die Fliege wurde mit Äther getötet, Flügel und Beine entfernt und 2 Minuten in einer 0,6 % $HgCl_2$-Lösung äußerlich desinfiziert. Nach 3maligem Waschen in steriler NaCl-Lösung wurde das Abdomen geöffnet und der Darm mit sterilen Instrumenten herauspräpariert. Aus dem Mitteldarm wurde die pM herausgezogen und auf einem abgeflammten Objektträger untersucht. Im Falle einer *H. muscarum*-Infektion wurde die pM in etwas steriler NaCl-Lösung zerdrückt und die Flagellatensuspension auf mehrere 'universal bottles' mit dem flüssigen Kulturmedium verteilt. Die so erhaltene Kultur wurde später licht- und elektronenmikroskopisch untersucht. Sie erwies sich als identisch mit einer *H. muscarum*-Kultur vom Molteno-Institute, Cambridge. Mit der isolierten Kultur wurde in verschiedenen Experimenten versucht, reine Fliegen zu infizieren. Frisch geschlüpfte Fliegen erhielten am ersten Tag weder Futter noch Wasser, sondern nur mit kulturgetränkte Watte vorgesetzt. Vom zweiten Tag an wurden sie mit Wasser und der Futtermischung gefüttert, nach 1–15 Tagen seziert. Dabei konnte die ursprüngliche Mitteldarminfektion nie gefunden werden. Es traten aber «*H. mirabilis*»-Infektionen der PR auf.

In drei Versuchen konnten bereits nach 1–2 Tagen «*H. mirabilis*»-Infektionen gefunden werden. Zwei Tage nach dem Verfüttern der Kultur wurden immer nur cercoplasmatische Formen gefunden, die am Darmepithel angeheftet waren. Nach 3–6 Tagen zeigte sich dann das typische Bild einer «*H. mirabilis*»-Infektion mit angehefteten cercoplasmatischen Formen und freien opisthomastigoten Formen. Von 58 sezierten Fliegen in drei Experimenten waren 7 (12,1 %) mit «*H. mirabilis*» infiziert. Die zum Infizieren verwendeten Kulturen waren 2–3 Tage alt und in der 3.–5. Passage. Drei dieser Infektionen wurden fixiert und später im Elektronenmikroskop untersucht. Die Ultrastruktur war identisch mit «*H. mirabilis*» aus gefangenen Fliegen.

Im endoperitrophen Raum des Mitteldarms konnten manchmal amastigote Formen gefunden werden (Fig. 3, 2).

2. *Crithidia luciliae*-Kultur

Zur Isolation von *C. luciliae* wurde ein infizierter Enddarm resp. eine Rektalampulle einer Fliege verwendet, die keine Mitteldarmformen von *H. muscarum* aufwies, aber auch keine «*H. mirabilis*»-Infektion. Dadurch sollte eine Mischinfektion mit *H. muscarum* ausgeschlossen werden können.

Das Infizieren reiner Fliegen mit dieser Kultur führte bereits nach 24 h bei 100 % der Fliegen zu starken Infektionen der Rektalampulle. Diese Infektionen unterschieden sich nicht von *C. luciliae*-Infektionen in wildgefangenen Fliegen.

3. «*H. mirabilis*»-Kultur

Mit dem verwendeten Medium gelang es nicht, sich vermehrende Kulturen von «*H. mirabilis*» zu erhalten. Brachte man cercoplasmatische und opisthomastigote Formen aus der PR in unser flüssiges Medium, dem pro ml 1 Tropfen Moskitoextrakt zugegeben wurde (WALLACE & TODD, 1964), so starben die cercoplasmatischen Formen nach wenigen Stunden ab. Die opisthomastigoten Formen konnten einige Tage überleben, doch traten weder Teilungen noch morphologische Veränderungen auf. Wurden diese Formen an reine Fliegen verfüttert, so traten keine Infektionen auf. Dieser Befund ist nicht überraschend, denn auch die mit dem Kot ausgeschiedenen opisthomastigoten Formen sind vermutlich nicht infektiös.

VII. Diskussion

1. *Ultrastruktur*

a. Flagellum

Das Flagellum enthält in der Geißelmembran zwei Strukturen: das Axonem und die IFS. Die Fibrillen des Axonems wurden von GRIMSTONE & KLUG (1966) untersucht, die IFS von FUGE (1969). Das Axonem tritt immer als eine aus 20 Mikrotubuli bestehende Fibrillenstruktur auf, während die IFS verschieden gut entwickelt sein kann. Bei den Darmformen von *H. muscarum* und «*H. mirabilis*» ist die IFS in der freien Geißel als Gitterstruktur anzutreffen, während die Kulturformen von *H. muscarum* und *C. luciliae* keine ausdifferenzierte IFS besitzen. An ihrer Stelle findet man im Querschnitt einen unterschiedlich großen, osmiophilen Körper, der als Strang parallel zum Axonem verläuft. Dadurch haben die Geißeln der Kulturformen eine

kleinere Querschnittsfläche als die der Darmformen. Normalerweise liegt die IFS bei Darmformen erst in der freien Geißel als Gitterstruktur vor. Im Reservoir ist sie als Anlage bereits zu erkennen, in der Nähe des Basalkörpers als dunkler Strang, weiter anterior als kleine Anlage der IFS. Bei der opisthomastigoten Form von «*H. mirabilis*» ist die IFS bereits beim Verlauf der Geißel im Reservoir voll ausgebildet vorhanden. Diese ungewöhnliche Erscheinung erklärt sich, wenn man sich erinnert, wie diese Formen entstanden sind. Das im Reservoir verlaufende Geißelstück war in der promastigoten Ausgangsform ein Teil der freien Geißel, bevor durch Rückwanderung des Kinetoplasten die opisthomastigote Form entstanden ist. Die Kulturformen von *T. conorhini* (MILDER & DEANE 1967) und *C. fasciculata* (PAULIN 1969; KUSEL et al. 1967) zeigen eine rudimentäre IFS, die in der freien Geißel deutlich kleiner ist als z. B. in den Insektenformen von *T. lewisi* (ANDERSON & ELLIS 1965; MOLYNEUX 1969), *T. avium* (BAKER & BIRD 1968) oder *Phytomonas elmassiani* (PAULIN & MCGHEE 1971). Diese Beispiele deuten darauf hin, daß die IFS bei Kulturformen nur rudimentär ausgebildet wird, während sie bei den Insektenformen als Gitterstruktur vorliegt.

Die Geißel kann neben ihrer Funktion als Bewegungsapparat auch der Anheftung an ein Darmepithel oder in Kulturen an Festkörper verschiedener Art dienen. Die cercoplasmatischen Formen von «*H. mirabilis*» sind mit ihrer Geißel ans Enddarmepithel der PR angeheftet. An der Anheftungsstelle, die eine hemidesmosomale Bindung darstellt, findet durch Invagination der Geißelmembran Pinocytose statt. Es ist möglich, daß Material der Cuticula, die bei jungen Fliegen vermutlich noch nicht fest gebildet ist, auf diese Weise aufgenommen wird. Da der Weg der pinocytierten Bläschen in der 'intraflagellar area' nicht weiter verfolgt werden kann, muß angenommen werden, daß sich die Bläschen auflösen. Die dafür benötigten Hydrolasen könnten mit dem pinocytierten Material in die Bläschen gelangt sein. Die so freigesetzten Kohlenhydrate und Proteine können auf verschiedenen Wegen in den Zellkörper gelangen. Der Transport durch die Geißel am Basalkörper vorbei bedingt das Überwinden einer größeren Strecke, jedoch ohne das Passieren von Membranen. Der Weg via Reservoir, das im vorderen Teil eng ist, wäre sehr viel kürzer und benötigt wohl weniger Energie. Dieses Problem kann nur mit Hilfe von Tracern gelöst werden.

C. luciliae heftet sich im Enddarm und Rektum analog ans Epithel wie «*H. mirabilis*». In der Kultur zeigen die Flagellaten eine Tendenz, sich an feste Partikel, wie etwa tote Formen, anzuheften. Die Art der Anheftung ist ultrastrukturell völlig identisch, ob sich die Formen an ein Darmepithel oder an tote Formen in der Kultur anheften. Mehrere Flagellaten können sich auch mit ihren Geißeln zusammenheften und so eine Rosette bilden. Die Geißeln von *C. luciliae* und der cercoplasma-

tischen Form von «*H. mirabilis*» bilden regelmäßig am vorderen Teil des Reservoirs Desmosomen zur Reservoirmembran. Diese Desmosomenbildung wurde bei *L. costoris* (WALLACE et al. 1965) und bei *C. fasciculata* (KUSEL et al. 1967) gezeigt. BROOKER (1970) untersuchte die Desmosomenbildung bei *C. fasciculata* sehr ausgiebig. Kurze Filamente, die ihren Ursprung in den Kontaktstellen der Geißel zur Reservoirmembran haben, erstrecken sich ins Cytoplasma des Flagellaten. Dieselben Desmosomen fand BROOKER (1971 b) auch bei den Darmformen von *C. fasciculata* in *Anopheles gambiae*. ANDERSON & ELLIS (1965) beschrieben bei *T. lewisi* eine 'atachment zone' im Reservoir. Dabei handelt es sich um Desmosomen zwischen Flagellum und Reservoirmembran, wobei die von der Reservoirmembran ausgehenden Filamente fehlen. Diese Desmosomen haben wahrscheinlich mechanische Funktionen, indem sie eine stärkere Verbindung zwischen Geißel und Zellkörper bewirken. Die Anheftung von Flagellaten mit der Geißel an ein Darmepithel oder an Partikel in Kulturmedien, wurde auch für andere Trypanosomatiden beschrieben. *T. lewisi* (MOLYNEUX 1969) zeigt eine ähnliche Anheftung ans Enddarmepithel wie die cercoplasmatische Form von «*H. mirabilis*», ebenso *T. vivax* in der Proboscis von *Glossina fuscipes* (VICKERMAN, 1973). Bei der Zellteilung bei *T. lewisi* werden die Geißeln oft nicht getrennt, so daß in einer Geißelmembran mehrere Axoneme und die damit verbundenen IFS vorliegen können (vgl. Abb. 48). *C. fasciculata* heftet sich nach demselben Prinzip an das Enddarmepithel von *Anopholes gambiae* (BROOKER 1971 b). Die von der Anheftungsstelle ausgehenden Filamente sind dabei sehr auffällig. Nach einer Behandlung mit Wasser lösen sich die angehefteten Flagellaten vom Darmepithel. Dabei treten durch Invagination der Geißelmembran Vesikel auf, wie sie auch in der vorliegenden Arbeit gefunden wurden. Sie werden aber nicht als Pinocytosebläschen gedeutet, sondern als erster Schritt der Ablösung vom Darmepithel durch Reduktion der Anheftungsfläche. Bei Kulturformen konnte BROOKER (1971 a) zeigen, daß sich die Flagellaten von *C. fasciculata* an Milliporfilter anheften, die während vier Tagen auf der Oberfläche des Kulturmediums schwammen. Die Anheftungsart war dabei dieselbe wie im Mückendarm.

Desmosomen werden aber nicht nur zwischen Geißelmembran und Darmepithel gebildet, sie können auch zwischen benachbarten, angehefteten Geißeln auftreten (Abb. 36), oder zwischen angehefteten und freien Geißeln (Abb. 42 inset).

b. Kinetoplast

MUEHLPFORDT (1963, 1964) untersuchte die Ultrastruktur des Kinetoplasten bei verschiedenen Trypanosomatiden sowie seine Be-

ziehung zu anderen Zellorganellen. Dabei zeigte es sich, daß der Kinetoplast ultrastrukturell keine Beziehung zum Flagellum hat und funktionell zum Mitochondrium gehört. Der Kinetoplast ist bei den verschiedenen Flagellaten sehr unterschiedlich gebaut. Der Grundbauplan ist fast immer derselbe, doch variieren Form und Größe des DNS-Körpers beträchtlich. CLARK & WALLACE (1960) untersuchten sechs Flagellatenarten und fanden verschieden ausgebildete Kinetoplasten. Selbst innerhalb einer Art kann der Kinetoplast im Laufe eines Zyklus in verschiedenen Formen einen anderen Aufbau zeigen (z. B. *T. cruzi,* BRACK 1968).

Eine Vorstufe eines Kinetoplasten besitzt der Flagellat *Ichtyobodo necator* (JOYON & LOM 1969). Die DNS ist dabei auf mehrere Stellen im Mitochondrium konzentriert, so daß eine Zelle mehrere kinetoplastähnliche Anschwellungen besitzt, welche DNS-Fibrillen enthalten.

Der Kinetoplast der Mitteldarmform von *H. muscarum* stellt in der Anordnung der DNS-Fibrillen einen Spezialfall dar. Die DNS-Fibrillen verlaufen zwischen zwei 'basement plates', woran sie befestigt sind. Auffällig ist dabei die länglich-birnenförmige Form des Kinetoplasten, der bei den meisten Flagellatenarten eine Scheibe oder einen kugeligen Körper darstellt. Die Kulturform von *H. muscarum* besitzt einen scheibenförmigen Kinetoplasten, der aus 'circles' von 0,78 μ Länge zusammengesetzt ist. Die nach Ultrazentrifugation in einem CsCl-Gradienten erhaltenen densitometrischen Werte für Kinetoplast-DNS (1,698 g/ml) und Kern-DNS (1,719 g/ml) liegen im Bereich von anderen Trypanosomatiden. Die Messung an *C. fasciculata* (RENGER & WOLSTENHOLME 1972) ergab sehr ähnliche Werte (1,701 g/ml/1,717 g/ml) wie *H. muscarum,* während z. B. *T. equiperdum* klar tiefere Werte (1,691 g/ml/ 1,707 g/ml) ergeben hat (RIOU et al. 1971). Die Länge der schlaufenartigen DNS-Moleküle ('circles') variiert bei verschiedenen Trypanosomatiden ziemlich stark: 0,27 μ für *T. congolense,* 0,31 μ für *T. equiperdum* (RENGER & WOLSTENHOLME 1971); 0,4 μ für *T. lewisi* (RENGER & WOLSTENHOLME 1970); 0,45 μ für *T. cruzi* (RIOU & DELAIN 1969); 0,73 μ für *C. fasciculata* (RENGER & WOLSTENHOLME 1972); 0,74 μ für *T. mega* (LAURENT & STEINERT 1970); 0,78 μ für *H. muscarum* (persönliche Mitteilung von G. Riou und E. Delain). Diese Unterschiede in der Länge der 'circles' äußert sich direkt in der Höhe der DNS-Scheibe, in der die 'circles' als Kreise oder verdreht als 8er Schlaufen vorliegen. Die aus der Schlaufenlänge errechnete Höhe des Kinetoplasten stimmt mit den aus EM-Aufnahmen erhaltenen Werten recht gut überein. Man kann sich vorstellen, daß sich der Kinetoplast bei der Transformation von der Mitteldarmform zur Kulturform in der Längsachse verkürzt. Dabei werden die DNS-Fibrillen zu den Schlaufen umgebaut, die den scheibenförmigen Kinetoplasten bilden. Eine ähnliche Umstrukturierung finden wir bei *T. cruzi* beim Übergang von

der trypomastigoten Blutform zur epimastigoten Kulturform (INOKI et al. 1971). Der Kinetoplast der trypomastigoten Blutformen zeigt gewisse Ähnlichkeit mit dem Kinetoplasten der Mitteldarmform von *H. muscarum,* indem von einer 'basement plate' longitudinal DNS-Fibrillen verlaufen. Im Kulturmedium werden die Fibrillen nach 24 h zusammengezogen. Sie zeigen nach 90 h einen scheibenförmigen Kinetoplasten. Auch bei *L. donovani* findet beim Kultivieren der intrazellulären Formen eine Umstrukturierung der DNS statt (RUDZINSKA et al. 1964).

«*H. mirabilis*» in der PR des Fliegendarmes liegt als cercoplasmatische und opisthomastigote Formen vor, die sich beide aus einer promastigoten Ausgangsform entwickeln. Die opisthomastigote Form und die Ausgangsform besitzen einen kugeligen Kinetoplasten, der aus drei Schichten besteht. Dieser Kinetoplast entspricht in seinem Bau demjenigen der trypomastigoten Form von *T. cruzi* (BRACK 1968; SANABRIA 1970; MEYER 1968). Bei der Transformation der Ausgangsform zur cercoplasmatischen Form wird der kugelige Kinetoplast in einen scheibenförmigen umgebaut, indem die oberste Schicht auswächst und die beiden unteren Scheiben ihre DNS-Schlaufen an die oberste Schicht abgeben. Dadurch entsteht ein 0,14 μ dicker, scheibenförmiger Kinetoplast.

Bei der Transformation der Kulturform von *H. muscarum* zu «*H. mirabilis*» in der PR des Fliegendarms wird der Kinetoplast von einer 0,25 μ dicken Scheibe in den dreischichtigen, kugeligen Kinetoplasten umgeformt. Diese Umwandlung konnte elektronenmikroskopisch nicht verfolgt werden. Fig. 4 zeigt eine schematische Darstellung der Kinetoplastumwandlung für *H. muscarum* und «*H. mirabilis*».

Der Kinetoplast von *C. luciliae* ist in der Enddarmform und der Kulturform morphologisch gleich. Die DNS-Scheibe besitzt dieselbe Dicke (0,14 μ) wie bei der cercoplasmatischen Form von «*H. mirabilis*», hat aber einen etwas kleineren Durchmesser.

Die Untersuchung dieser fünf verschiedenen Formen zeigt deutlich, daß der Kinetoplast resp. die Anordnung der DNS-Fibrillen stark verschieden sein kann. Dies gilt auch für die Gattung *Trypanosoma* und die übrigen Trypanosomatiden. SIMPSON (1972) gibt einen Überblick über Kinetoplast-DNS verschiedener Gattungen unter Anwendung von DNS-Isolation und Molekulargewichtsbestimmungen. Die Ultrastruktur des Kinetoplasten wurde bei verschiedenen Arten untersucht, so z. B. *C. oncopelti* (NEWTON 1958), *C. fasciculata* (KUSEL et al. 1967; PAULIN 1969), *Phytomonas elmassiani* (PAULIN & MCGHEE 1971), *T. avium* (BAKER & BIRD 1968), *T. conorhini* (MILDER & DEANE 1967), *T. cruzi* (BRACK 1968; SANABRIA 1970; INOKI et al. 1971), *T. lewisi* (ANDERSON & ELLIS 1967; BURTON & DUSANIC 1968), *T. brucei* subgroup (VICKERMAN 1969 a; STEIGER 1973). Anhand dieser Beispiele zeigt es sich, daß die Kinetoplasten der Trypanosomatiden morpho-

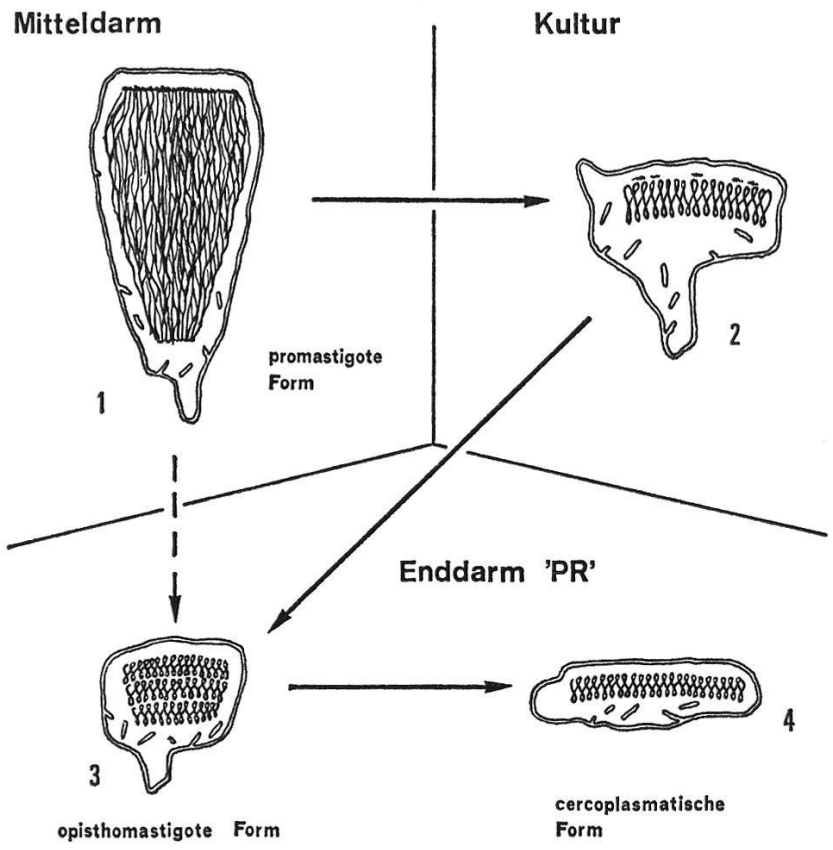


Fig. 4. Kinetoplasttransformationen im Zyklus von *H. muscarum* (inkl. «*H. mirabilis*»). 1 promastigote Form aus dem endoperitrophen Raum des Mitteldarms, 2 Kulturform, 3 opisthomastigote Form von «*H. mirabilis*», 4 cercoplasmatische Form von «*H. mirabilis*». ——— beobachteter oder experimentell bestätigter Übergang; – – – vermuteter Übergang.

logisch in drei Klassen eingeteilt werden können. Am häufigsten ist der scheibenförmige Kinetoplast, bestehend aus einschichtigen Reihen von 'circles', deren Höhe für jede Art (resp. Form) ziemlich konstant ist. Der Durchmesser der Scheibe variiert innerhalb einer Form sehr stark, da er vor der Teilung an Breite zunimmt. Seltener ist der kugelige, aus drei Schichten aufgebaute Kinetoplast. Jede dieser Schichten entspricht etwa einem kleinen, scheibenförmigen Kinetoplasten, der wiederum aus DNS-Schleifen zusammengesetzt ist. Der dritte, sehr seltene Kinetoplasttyp konnte bisher nur bei der Mitteldarmform von *H. muscarum* gefunden werden. Die DNS-Fibrillen sind dabei gestreckt und verlaufen zwischen zwei 'basement plates'. Bei *T. avium* (Baker & Bird 1968) und *T. cruzi* (Inoki et al. 1971) treten ähnliche Merkmale auf. Die DNS ist auch mehr oder weniger gestreckt, zudem ist eine 'basement plate' vorhanden; der Kinetoplast zeigt aber nicht die gestreckte Form von *H. muscarum*. Wallace & Hertig (1968) fanden in einer Sandfliege *(Phlebotomus)* Flagellaten, deren Kinetoplast große Ähnlichkeiten mit dem Kinetoplasten der Mitteldarmform von *H. muscarum* aufweist.

c. Mitochondrium

Das Mitochondrium umfaßt neben dem Kinetoplasten ein zusammenhängendes System von Schläuchen, das ein mehr oder weniger stark verzweigtes Netz bildet. Innerhalb von «*H. mirabilis*» ist dieses unterschiedlich ausgebildet. Die opisthomastigote Form besitzt ein sehr einfaches Mitochondrium, die cercoplasmatische Form ein dichtes Netz von Mitochondriumsästen, das im Vorderteil der Zelle bis zu 50 % des Cytoplasmas ausmacht. Das Vorhandensein eines so stark ausgebildeten Mitochondriums läßt auf einen hohen Energieverbrauch schließen. Die Energie könnte einerseits für den Transport des von der Geißel durch Pinocytose aufgenommenen Materials gebraucht werden, andererseits für die Aufnahme und den Transport von Material aus dem Reservoir.

C. luciliae (Kulturform) besitzt ein gut ausgebildetes Mitochondrium, das manchmal ähnlich dicht auftritt wie bei der cercoplasmatischen Form von «*H. mirabilis*». Die Konzentration ist aber auf den posterioren Zellteil beschränkt, d. h. hinter den Kern und nicht auf die Höhe des Reservoirs. Die innere Mitochondriumsmembran kann tubuläre Cristae bilden, selten Tubuli und auch kugelige oder scheibenförmige Einstülpungen. Im Bereich des Kinetoplasten liegen die Cristae stets auf der posterioren Seite der DNS.

Bei der Kulturform von *H. muscarum* liegt an dieser Stelle meistens ein größerer Mitochondriumssack, der eine fein granulierte Matrix enthält, in der nur wenig tubuläre Cristae vorhanden sind. Eine andere Erweiterung des Mitochondriums liegt manchmal zwischen Kinetoplast und Kern. Sie ist von Doppelmembranen durchzogen (Cristae?) und hat Zonen mit flockigem Inhalt (Abb. 33). Es könnte sich dabei auch um eine Vorstufe eines Lysosoms handeln. Bei *C. fasciculata* fanden HILL et al. (1968) lange Mitochondriumsäste mit longitudinal verlaufenden Cristae. Es wurden daneben auch Mitochondriumsfelder mit kreisförmig verlaufender Cristae gefunden. KUSEL et al. (1967) beschrieben ähnliche Mitochondriumsfelder bei *C. fasciculata*. Sie nannten die kreisförmig verlaufenden Cristae «membranous whorls» und die longitudinal verlaufenden «lamellar membranes». Diese wurden auch bei *T. lewisi* gefunden (ANDERSON & ELLIS 1965).

d. Golgi-Apparat, ER

Die Membransysteme der Golgi-Zone und des ER treten oft zusammen mit lysosomalen Strukturen auf. Die Vereinigung dieser Organellen wurde bei Neuronen als GERL beschrieben (NOVIKOFF 1967; NOVIKOFF et al. 1971).

Da diese Membransysteme dauernd im Umbau sind, ist es schwierig, selbst bei nur einer Form Aussagen über die Größe des Golgi-Apparates und des ER zu machen. Die Menge der ER-Kanäle, die Größe der Golgi-Zone, die Zahl der abgeschnürten Vesikel sowie lysosomale Strukturen sind zudem vom metabolischen Zustand der Zelle abhängig.

H. muscarum zeigt in der Mitteldarmform einen ähnlichen Golgi-Apparat wie in der Kulturform. Die Kulturform ist aber etwas ärmer an Golgi-Vesikeln, besitzt dafür mehr 'multivesiculate bodies' als die Fliegenform, in der mvb sehr selten gesehen werden können. Die Kulturform ist reicher an sER als die Mitteldarmform, in der rER und sER etwa zu gleichen Teilen vorhanden sind.

Die beiden Formen von «*H. mirabilis*» zeigen deutliche Unterschiede in bezug auf Golgi-Zone und ER. Die cercoplasmatische Form besitzt einen enormen Golgi-Apparat, während die Golgi-Zone bei der opisthomastigoten Form unscheinbar ist. Da die cercoplasmatische Form aber ein viel größeres Volumen als die opisthomastigote Form aufweist, kann nicht sicher gesagt werden, ob der Volumenanteil des Golgi-Apparates am Cytoplasma bei der cercoplasmatischen Form wirklich größer ist. Eine Antwort auf diese Frage könnten nur quantitative Untersuchungen geben. Zur Ausbildung einer deutlichen GERL-Zone kommt es nur bei der cercoplasmatischen Form, wo zwischen Kern und Kinetoplast im Gebiet des Golgi-Apparates eine Konzentration von Golgi-Vesikeln, mvb, lysosomalen Strukturen und sER festzustellen ist.

Die Kulturform von *C. luciliae* besitzt einen eher schwach ausgebildeten Golgi-Apparat und wenig rER. Das sER ist auf eine bestimmte Zone konzentriert, wo die Tubuli sehr dicht liegen. Sie haben aber immer den normalen Durchmesser und sind nicht angeschwollen, wie das bei der Blutform von *T. brucei* der Fall sein kann (STEIGER 1973). Eine entsprechende Ansammlung von sER wurde bei keiner anderen Form gefunden. Bei *T. lewisi* (ANDERSON & ELLIS 1965) und *T. cruzi* (SANABRIA 1966) kommt es zu rER-Konzentrationen, wo die rER-Kanäle parallel resp. konzentrisch verlaufen.

e. Bakterienähnliche Mikroorganismen

WENYON (1913) fand im posterioren Zellteil von *H. muscarum* stäbchenförmige Körper, die sich bipolar anfärben ließen. Er betrachtete sie als Bakterien und nicht als Zellorganellen. NEWTON & HORNE (1957) untersuchten an *Strigomonas oncopelti* bipolare Körper, die Ribonucleoprotein enthielten. Die Ultrastruktur dieser Körper deutet auf bakterienähnliche Symbionten hin, ebenso der hohe Gehalt an RNS. NEWTON (1968) diskutiert erneut die bipolaren Körper von *C. onco-*

pelti, wobei er abschließend feststellt, daß es sich dabei wohl um symbiontische Bakterien handelt. GUTTERIDGE & MACADAM (1971) fanden bei einer elektronenmikroskopischen Untersuchungen von *C. oncopelti* bipolare Körper, die sie als Bakterien oder Rickettsien deuteten. In der vorliegenden Arbeit wurden nur bei der Mitteldarmform von *H. muscarum* bipolare Körper, also bakterienähnliche Mikroorganismen gefunden; alle anderen Formen waren im untersuchten Material frei davon. Die Frage, ob es sich dabei um selbständige Mikroorganismen oder bereits um Symbionten oder gar um organellenähnliche Zellbestandteile handelt, kann im Rahmen dieser Arbeit nicht beantwortet werden. Der enge Kontakt zu Zellorganellen (ER, Mitochondrium) deutet allerdings eher auf eine Symbiose hin. COHEN (1970) untersuchte mit biochemischen Methoden die Frage, ob Mitochondrien Mikroorganismen sind oder waren; mit der gleichen Frage beschäftigten sich auch MUNJAL & NICKERSON (1973). Falls zwischen Mikroorganismen und Mitochondrien eine verwandtschaftliche Beziehung besteht, könnte dies den engen Kontakt von den Mikroorganismen zum Mitochondrium und ER erklären.

2. *Übertragungsexperimente*

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen konnten nie infizierte Larven gefunden werden, wie dies bereits von STRICKLAND (1911), BECKER (1923), BELLOSILLO (1937) beobachtet wurde. Dazu im Gegensatz stehen die Arbeiten von PROWAZEK (1904), MACKINNON (1910), BRUG (1914), PATTON (1921) und BAILEY & BROOKS (1971), die mit *Herpetomonas* infizierte Larven verschiedener Fliegen beschrieben.

Sehen wir von der Möglichkeit ab, daß sich die Fliegen bereits im Larvenstadium infizieren, so bleibt nur noch die Übertragung unter adulten Tieren. Fliegen mit einer starken Flagellateninfektion scheiden begeißelte, infektiöse Formen aus. Dies haben bereits PATTON (1910) und FLU (1911) beschrieben, neben begeißelten Formen aber auch Zysten als infektiöse Formen erwähnt. In den meisten älteren Arbeiten werden Zysten als die übertragenden Formen erwähnt (PROWAZEK 1904; BERLINER 1909; PATTON 1909, 1910; ROSENBUSCH 1910; FLU 1911; SWINGLE 1911; SWELLENGREBEL 1911; STRICKLAND 1911; ROUBAUD 1912; BECKER 1923; BELLOSILLO 1937). Bei diesen Zysten handelt es sich um amastigote Formen, die von einer verstärkten Hülle umgeben und durch ein Abrunden aus begeißelten Formen entstanden sind. Diese haben die Fähigkeit, einige Tage außerhalb des Fliegendarmes zu überdauern. Wenn sie innerhalb dieser Zeit wieder in einen Fliegendarm gelangen, wachsen sie zu begeißelten Formen aus. Bei den vorliegenden Untersuchungen wurden im Kot nie Zysten ge-

funden, immer nur begeißelte Formen. Es stellt sich nun die Frage, wie die zahlreichen Beschreibungen von Zysten zu erklären sind.

Bei der Sektion der eingefangenen Fliegen zeigte es sich, daß in Tororo 18,2 %, in Ifakara 69,0 % mit *C. luciliae* im Enddarm resp. in der Rektalampulle infiziert waren. Die kleinen, choanomastigoten Formen, die im Kot ausgeschieden werden, wirken durch ihre fast kugelige Gestalt wie Zysten. PATTON (1910) beschrieb für *H. muscarum* eine Enzystierung im Enddarm von *Musca nebulo*. Dabei könnte es sich um eine Mischinfektion von *H. muscarum* und *C. luciliae* gehandelt haben. Auch BECKER (1923) beschrieb kleine Formen sowie Zysten, die ebenso *C. luciliae* sein könnten. Es ist möglich, daß in vielen Fällen, wo Zysten beschrieben wurden, in Wirklichkeit eine Mischinfektion von *H. muscarum* und *C. luciliae* vorlag.

Übertragungsexperimente wurden bereits mehrfach durchgeführt und brachten durchwegs dieselben Ergebnisse. PATTON (1910) konnte mit einem Stück Milz, das während einer Stunde bei infizierten Fliegen war, frischgeschlüpfte Fliegen infizieren. Dabei lag die Infektionsrate tiefer als bei 'wilden Fliegen'. ROUBAUD (1912) hielt reine und infizierte Fliegen im gleichen Käfig. Die Sektion der ehemals reinen Fliegen zeigte, daß sie sich durch das gemeinsame Halten infizieren. Dabei wurde «*H. mirabilis*» nicht übertragen, wie ja auch aus unseren Versuchen hervorging. BECKER (1923) fand *H. muscarum* in sechs Fliegenarten, nämlich in *Musca domestica, Phormia regina, Lucilia sericata, Sarcophaga bulata, Cochliomyia macellaria* und *Calliphora erythrocephala*. Durch das Verfüttern von infizierten Därmen einer Art in physiologischer NaCl-Lösung konnte er reine Fliegen der restlichen fünf Arten infizieren. Dies zeigt, daß die Darmformen von *H. muscarum* infektiös sind und zudem, daß diese Flagellatenart nicht auf eine bestimmte Fliegenart beschränkt ist.

«*H. mirabilis*» ließ sich durch Formen aus der PR nicht übertragen. Mit dem Kot wurden nur die opisthomastigoten Formen ausgeschieden, die aber weder im Fliegendarm noch im Kulturmedium Teilungen zeigten. Falls diese Formen nicht infektiös sind, und alles deutet darauf hin, so stellt sich die Frage, wie neue «*H. mirabilis*»-Infektionen entstehen können. Diese Frage wird in den beiden folgenden Kapiteln diskutiert.

3. Infektionsversuche mit Kulturen

Das Verfüttern einer Kultur von *H. muscarum* führte überraschenderweise zu «*H. mirabilis*»-Infektionen der PR, jedoch nie zu den ursprünglichen Mitteldarminfektionen von *H. muscarum*. Bringt man Mitteldarmformen in das Kulturmedium, so transformieren sich diese zu Kulturformen, deren Morphologie und Ultrastruktur in wesentlichen

Punkten von der Fliegenform abweicht. Gleichzeitig verlieren sie offenbar die Fähigkeit, wieder Mitteldarmformen zu werden. Dafür erhalten die Kulturformen die Fähigkeit, in der PR «*H. mirabilis*»-Infektionen zu bilden.

Durch eine Rückwanderung um die peritrophe Membran können vereinzelte Kulturformen in die PR gelangen, wo durch die Einmündung der Malpighischen Gefäße ganz spezielle physiologische Bedingungen herrschen. Harnsäure und Allantoin bewirken ein stickstoffreiches Milieu (BROWN, 1938). Innerhalb von wenigen Tagen entwickelt sich aus den Kulturformen von *H. muscarum* eine «*H. mirabilis*»-Infektion. Daraus muß nun geschlossen werden, daß es sich bei *H. muscarum* und «*H. mirabilis*» nicht um zwei verschiedene Arten, sondern um verschiedene Formen desselben Zyklus handelt.

Da nur der Übergang von *H. muscarum* zu «*H. mirabilis*» beobachtet werden konnte, möchten wir «*H. mirabilis*» als die PR-Formen von *H. muscarum* benennen. Zum besseren Verständnis wurde die Bezeichnung «*H. mirabilis*» in dieser Arbeit noch beibehalten, jedoch in Anführungszeichen gesetzt.

Bei genauerer Betrachtung der Entwicklung einer «*H. mirabilis*»-Infektion nach dem Infizieren mit einer Kultur von *H. muscarum* fällt auf, daß nach 1 bis 2 Tagen nur cercoplasmatische Formen beobachtet werden können; die opisthomastigoten Formen treten erst später auf. ROUBAUD (1908 b) beschreibt für «*H. mirabilis*» einen Fall, wo er nur wenige cercoplasmatische Formen ('formes géantes') gefunden hat, aber keine opisthomastigoten Formen. Das gestaffelte Auftreten von cercoplasmatischen und opisthomastigoten Formen kann durch die folgende Hypothese erklärt werden: Einzelne Kulturformen von *H. muscarum* gelangen in die PR, wo sie sich in kleine promastigote Formen (Ausgangsformen) mit kugeligem Kinetoplast umwandeln (Abb. 58). Diese heften sich mit der Geißel ans Enddarmepithel und wandeln sich, durch diesen Kontakt stimuliert, in cercoplasmatische Formen um. Alle Ausgangsformen haben primär die Potenz, durch Anheftung ans Darmepithel die Umwandlung zu den cercoplasmatischen Formen zu durchlaufen. Wenn die PR nun vollständig besetzt ist, können sich keine weiteren Formen mehr an das Epithel anheften; die übrigen Ausgangsformen bleiben isoliert im Lumen der PR. Da sie nicht mit dem Epithel in Kontakt kommen, fehlt ihnen der Impuls zur Umwandlung in cercoplasmatische Formen; die sekundäre Potenz tritt in Kraft, die eine Umwandlung zu den opisthomastigoten Formen bewirkt. WALLACE & TODD (1964) gelang es, «*H. mirabilis*» zu isolieren, allerdings nur bei Zusatz von Moskitoextrakt zum verwendeten Medium. Nach zwei Monaten konnte die Kultur auch in demselben Medium ohne Moskitoextrakt gehalten werden. In dieser Kultur traten nur cercoplasmatische Formen auf, was die Autoren veranlaßte, die opisthomastigoten

Formen nicht als einen Teil von «*H. mirabilis*» zu betrachten. Aus der vorliegenden Arbeit geht aber eindeutig hervor, daß «*H. mirabilis*» cercoplasmatische und opisthomastigote Formen besitzt. Alle Übergangsstadien zwischen diesen beiden Formen konnten lichtmikroskopisch gefunden werden. WALLACE & TODD (1964) verfütterten diese Kultur leider nicht an reine Fliegen, und so bleibt auch die Frage offen, ob diese Kulturformen für Fliegen infektiös sind.

4. Zyklus von *H. muscarum* und «*H. mirabilis*»

Aus den erhaltenen Resultaten des experimentellen Teils sowie den ultrastrukturellen Befunden läßt sich der Zyklus von *H. muscarum* fast vollständig ableiten. Mitteldarmformen (vor allem promastigote, etwas weniger häufig auch opisthomastigote) gelangen mit dem Kot auf Fleisch. Reine Fliegen nehmen diese Formen beim Saugen auf und infizieren sich damit. Dieser kontinuierliche Ablauf bringt immer wieder neue Mitteldarminfektionen hervor. Die Kulturform stellt im Experiment das Bindeglied zu «*H. mirabilis*» dar, indem ja nach dem Verfüttern von *H. muscarum*-Kultur an reine Fliegen «*H. mirabilis*»-Infektionen auftraten. Ein derartiger Schritt erfolgt auch in der Natur, allerdings ohne Kulturpassage. Falls wir annehmen, daß sich «*H. mirabilis*»-In-

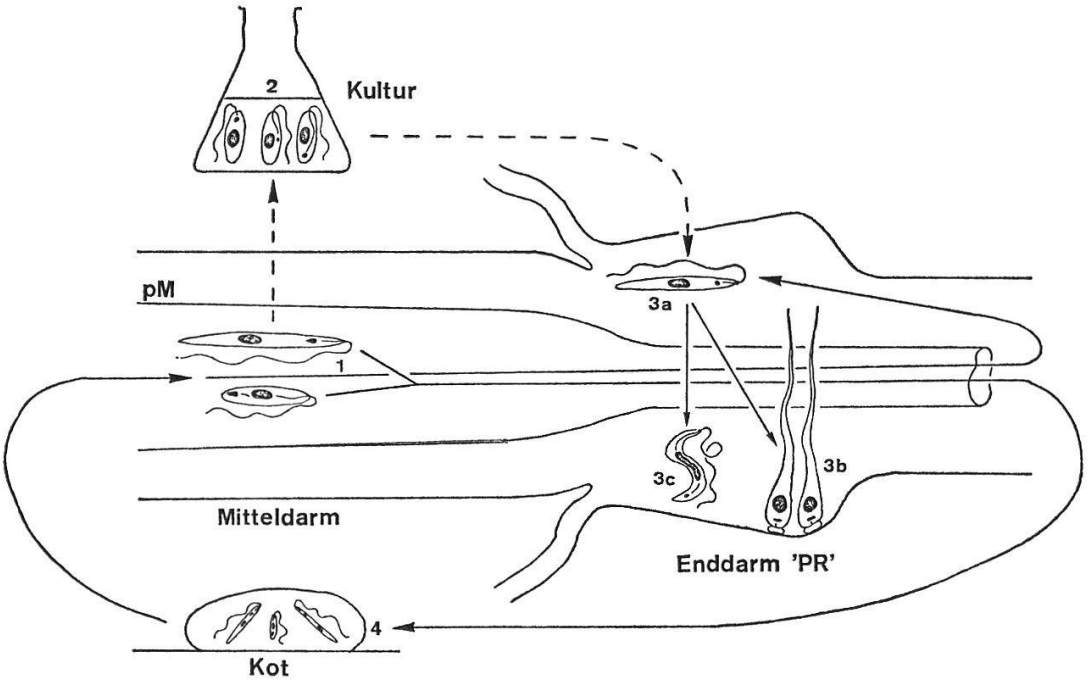


Fig. 5. Zyklus von *H. muscarum* (inkl. «*H. mirabilis*»). 1 promastigote und opisthomastigote Formen aus dem endoperitrophen Raum des Mitteldarms, 2 Kulturformen, 3 «*H. mirabilis*»: a Ausgangsform, b cercoplasmatische Form, c opisthomastigote Form, 4 ausgeschiedene Formen im Kot.

fektionen nicht verbreiten können (die Formen aus der PR sind nicht infektiös), so bleibt weiter die Möglichkeit, daß sie aus Mitteldarmformen entstehen. Nun kann aber rechnerisch nachgewiesen werden, daß aus Mitteldarminfektionen in derselben Fliege keine PR-Infektionen entstehen können. In Tororo war die Infektionsrate im Mitteldarm 90,8 %, in der PR 20,0 %. Sind die beiden Infektionen unabhängig voneinander in einer Fliege verteilt, so müßte man eine Infektionsrate von 18,2 % (= Produkt der beiden Infektionsraten) für das gemeinsame Vorkommen beider Infektionen in derselben Fliege erwarten. Der aus den Sektionen erhaltene Wert beträgt 17,0 %, also noch etwas weniger als rechnerisch für eine unabhängige Verteilung zu erwarten wäre. Die PR-Infektionen entstehen also nicht aus Mitteldarmformen aus derselben Fliege (darauf deuten auch die 3 % der sezierten Fliegen hin, die neben einer PR-Infektion keine Mitteldarminfektion aufwiesen). Es wäre aber denkbar, daß eine PR-Infektion in der Fliege A aus Mitteldarmformen der Fliege B entsteht. Um PR-Infektionen erzeugen zu können, brauchen Mitteldarmformen offenbar einen Impuls, den sie nur außerhalb des Fliegendarmes erhalten. Man kann sich vorstellen, daß der Aufenthalt auf Fleisch diesen Formen, ähnlich wie bei einer Kulturpassage, einen solchen Impuls gibt. Um dies zu prüfen, wurden Mitteldarmformen für mehrere Stunden auf Fleisch gebracht, doch konnten so keine PR-Infektionen erhalten werden. Falls «*H. mirabilis*»-Infektionen in der PR keine metazyklischen Formen bilden und nur aus Mitteldarmformen entstehen könnten, würden sie also eine Sackgasse bilden. Wollen wir diese Möglichkeit aber ausschließen, so müßte noch nach der infektiösen Form von «*H. mirabilis*» gesucht werden.

Legenden zu den Abbildungen

Abkürzungen:

bk	Basalkörper
bp	Basalplatte
E	Endosom
F	Flagellum
G	Golgi-Apparat
hc	Heterochromatin
ia	'intraflagellar area'
ifs	'intraflagellar structure'
K	Kinetoplast
li	Lipidvakuole
ly	Lysosom
Mi	Mitochondrium
Mo	bakterienähnliche Mikroorganismen
mvb	'multivesiculate body'
N	Nukleus
pM	peritrophe Membran
po	'peroxisome-like organelle'
R	Reservoir
rer	granuläres endoplasmatisches Reticulum
ser	agranuläres endoplasmatisches Reticulum
smt	'spindle microtubules'
ve	Golgi-Vesikel

Abb. 1–19. H. muscarum promastigote Form aus dem endoperitrophen Raum des Mitteldarms.

Abb. 20–34. H. muscarum, Kulturform.

Abb. 35–51. «H. mirabilis», cercoplasmatische Form aus dem exoperitrophen Raum der PR des Enddarms.

Abb. 52–57. «H. mirabilis», opisthomastigote Form aus der PR des Enddarms.

Abb. 58–60. «H. mirabilis», Übergangsformen.

Abb. 61–69. C. luciliae, Kulturform.

Abb. 1. Quergetroffene Flagellaten und freie Geißeln in einer Einstülpung der pM. Vergr. 19 700 ×.

Abb. 2. Längsschnitt durch Kinetoplast und Basalkörper. Die beiden zentralen Fibrillen des Axonems enden hinter dem vorderen Septum (➤) in der Basalplatte (⟶). Vergr. 33 700 ×.

Abb. 3. Längsschnitt durch einen gelappten Kern mit dem zentral liegenden Endosom. Vergr. 36 700 ×. Inset: Das rER steht mit der perinukleären Zisterne in Verbindung (➤). Vergr. 87 000 ×.

Abb. 4. Querschnitt durch den Basalkörper und die Geißel. Die peripheren Fibrillen beginnen als 'triplets' (a) und sind auf der Höhe des Basalkörpers als Doppelfibrillen vorhanden (b, c). Die zentralen Fibrillen beginnen in der Basalplatte (c), die hinter dem vorderen Septum (➤) liegt. Das Reservoir beginnt auf der Höhe des Basalkörpers (c). 2–4 Pellicula Tubuli folgen dem Reservoir bis auf die Höhe der 'triplets' (⟶) (c–f). Die IFS ist im Reservoir erst als Anlage zu erkennen (d–f). Vergr. 65 500 ×.

Abb. 5. Längsschnitt durch einen Kinetoplasten. Die gestreckten DNS-Fibrillen sind an zwei 'basement plates' befestigt (➤). Vergr. 40 500 ×.

Abb. 6. Längsschnitt durch einen Kinetoplasten kurz vor der Teilung. Der Vorderpol ist stark verbreitert. Vergr. 40 500 ×.

Abb. 7. Längsschnitt durch einen sich teilenden Kinetoplasten. Die Teilung beginnt an der vorderen 'basement plate', die sich bereits durchgetrennt hat (⟶). Vergr. 40 500 ×.

Abb. 8. Längsschnitt durch einen Kinetoplasten in einer späteren Phase der Teilung. Die DNS ist geteilt, die Mitochondriumsmembranen fast ganz durchgetrennt (⟶). Vergr. 31 200 ×.

Abb. 9. Teilung des Kinetoplasten in Querschnitten. Die DNS-Fibrillenstruktur wird auf einer Seite eingebuchtet (➤) (b, c), bis sie schließlich vollständig durchgetrennt wird (d–f). Anschließend wird auch noch das Mitochondrium durchgetrennt (⟶). Vergr. 42 000 ×.

Abb. 10. Längsschnitt durch Kinetoplast und Golgi-Zone mit abgeschnürten Vesikeln, die zum Teil von einer Doppelmembran umgeben sind (➤). Vergr. 26 300 ×. Inset: Lysosom, das aus einem 'multivesiculate body' entstanden ist. Vergr. 40 000 ×.

Abb. 11. Querschnitt durch die Pellicula. Unter den Pellicula Tubuli liegen manchmal vereinzelte weitere Tubuli (➤). Vergr. 68 000 ×.

Abb. 12. Golgi-Apparat mit vielen Golgi-Vesikeln, sER und einem mvb. Vergr. 77 200 ×.

Abb. 13. 'Peroxisome-like organelles' in der Nähe einer Golgi-Zone. Vergr. 33 000 ×.

Abb. 14. 'Peroxisome-like organelle' mit kristallinem Innenkörper (➤) in der Nähe des Golgi-Apparates. Vergr. 40 000 ×.

Abb. 15. Bakterienähnliche Mikroorganismen ohne Zellwand im Cytoplasma. Mitochondriumsäste lagern sich an die Mikroorganismen an (⟶). Vergr. 31 700 ×.

Abb. 16. Bakterienähnliche Mikroorganismen sind von einem lytischen Hof umgeben und durch Mitochondriumsäste verbunden. Auch ER kann an die Mikroorganismen angelagert werden (➤). Vergr. 50 000 ×.

Abb. 17. Bakterienähnlicher Mikroorganismus mit einer ca. 140 A dicken Zellwand (●), die von zwei Membranschichten umgeben ist. Die innere Schicht besteht aus tubulären Elementen (⟶), die äußere bildet eine flache Zisterne (➤) Vergr. 92 000 ×.

Abb. 18. Bakterienähnlicher Mikroorganismus, der von angelagerten glatten Membranen (⟶) umgeben ist, ebenso von Mitochondriumsästen. Vergr. 66 400 ×.

Abb. 19. Gruppe von drei Mikroorganismen mit dicker Zellwand, die z. T. von gemeinsamen Membranhüllen (●) umgeben sind. Vergr. 48 000 ×.

Abb. 20. Längsschnitt durch eine promastigote Kulturform. Der Kinetoplast liegt in einem erweiterten Mitochondriumsfeld. Die IFS der freien Geißel ist nur als dunkler Strang (⟶) rudimentär vorhanden. Vergr. 15 400 ×.

Abb. 21. Längsschnitt durch eine Kulturform, mit dem Kinetoplasten auf der Höhe des Kerns. Vergr. 15 100 ×.

Abb. 22. Gruppe von längsgeschnittenen Kulturformen. Vergr. 14 600 ×.

Abb. 23. Längsschnitt. Der Kinetoplast liegt kurz vor dem Kern, der Golgi-Apparat seitlich des Reservoirs. Der Kern enthält ein großes Endosom sowie peripher und zentral verteiltes Heterochromatin. Vergr. 39 000 ×.

Abb. 24. Der kurz vor dem Kern liegende Kinetoplast liegt in einem erweiterten Mitochondriumsfeld, das nur wenig tubuläre Cristae (→) aufweist. Auf der dem Basalkörper zugewandten Seite liegt über der DNS-Scheibe eine diffuse Platte (➤). Vergr. 39 000 ×.

Abb. 25. Querschnitt durch den Kinetoplasten. Vergr. 45 800 ×.

Abb. 26. Längsschnitt durch den Kinetoplasten. Die DNS-Struktur liegt in einem Mitochondriumsfeld, das von Membranen durchzogen ist. Vergr. 41 000 ×.

Abb. 27. Längsschnitt durch einen Kinetoplasten kurz vor der Teilung. Die Teilungsebene (➤) ist bereits zu erkennen. Auf der posterioren Seite der DNS liegen tubuläre Cristae (→). Vergr. 50 400 ×.

Abb. 28. Längsschnitt durch einen sich teilenden Kinetoplasten. Die DNS ist bereits geteilt, liegt aber noch im gemeinsamen Mitochondrium. Vergr. 42 200 ×.

Abb. 29. Längsschnitt durch eine sich teilende Kulturform. Vergr. 20 400 ×.

Abb. 30. Golgi-Apparat, bestehend aus 6 flachen Zisternen und abgeschnürten Vesikeln. Vergr. 102 000 ×.

Abb. 31. Querschnitt auf der Höhe des Reservoirs, das zwei Geißeln enthält. Die IFS liegt rudimentär als osmiophiler Körper vor (➤). Vergr. 37 500 ×.

Abb. 32. 'Multivesiculate bodies' zusammen mit einer 'peroxisome-like organelle'. Vergr. 52 000 ×.

Abb. 33. Längsschnitt durch Kinetoplast, Golgi-Zone und ein Mitochondriumsfeld, das von Membranen durchsetzt ist (vielleicht Vorstufe eines Lysosoms). Vergr. 30 000 ×.

Abb. 34. Golgi-Zone mit ER, Vesikeln und Lipidvakuolen. Vergr. 43 600 ×.

Abb. 35. Längsschnitt durch cercoplasmatische Formen, die mit der Geißel ans Enddarmepithel (Ee) der 'pyloric region' angeheftet sind. Vergr. 8300 ×.

Abb. 36. Querschnitt durch cercoplasmatische Formen, die ans Enddarmepithel (Ee) angeheftet sind. Zwischen den angehefteten Geißeln treten Desmosomen auf (➤). Vergr. 11 600 ×.

Abb. 37. Kern mit wenig Heterochromatin der Peripherie entlang; zentral größere Heterochromatinschollen. Vergr. 43 600 ×.

Abb. 38. Euchromatischer Kern während der Teilung. Zentral ist ein Bündel von ca. 20 'spindle microtubules' (smt) sichtbar, an der Peripherie des Kerns zwei einzelne (➤). Vergr. 36 000 ×.

Abb. 39. Längsschnitt durch eine cercoplasmatische Form. Zwischen Kern und Kinetoplast liegt die Golgi-Zone. Vergr. 15 000 ×.

Abb. 40. Der sich teilende Kern ist stark verlängert und in der Mitte eingeschnürt. Mehr oder weniger parallel verlaufende Mikrotubuli (➤) sind sichtbar, ebenso Teile des Endosoms. Vergr. 21 700 ×.

Abb. 41. In einer späteren Phase der Teilung tritt das Heterochromatin wieder auf. Der Kern ist fast durchgeschnürt, vereinzelte Mikrotubuli sind noch sichtbar (➤). Vergr. 25 000 ×.

Abb. 42. Längsschnitt durch die Anheftungsstelle der Geißel ans Enddarmepithel (Ee). Das Axonem und die IFS enden in der 'intraflagellar area' (ia), die eine flockige Struktur aufweist. Die Geißel ist mit einer hemidesmosomalen Bindung ans Enddarmepithel angeheftet (●). An dieser Stelle sind Pinocytosebläschen sichtbar (⟶). Zwischen Geißel und Reservoirmembran werden Desmosomen gebildet (➤). Vergr. 41 500 ×. Inset: Desmosomen treten auch zwischen angehefteten und freien Geißeln auf. Vergr. 74 500 ×.

Abb. 43. Die Geißelstrukturen (Axonem und IFS) enden in der 'intraflagellar area' (ia). Am Ende der beiden zentralen Fibrillen ist manchmal ein Knopf sichtbar (➤). Vergr. 90 000 ×.

Abb. 44. Bei der Anheftungsstelle der Geißel sind Pinocytosebläschen sichtbar (⟶). Größere Blasen mit membranartigen Einschlüssen (●) entstehen vermutlich durch das Verschmelzen kleinerer Bläschen. Vergr. 25 600 ×.

Abb. 45. Schrägschnitt durch die Anheftungsstelle der Geißel ans Enddarmepithel (Ee), wo viele Pinocytosebläschen (●) vorhanden sind. Vergr. 37 000 ×.

Abb. 46. Längsschnitt durch Kinetoplast und Geißelbasis. Auf der posterioren Seite der DNS-Scheibe sind tubuläre Cristae (➤) vorhanden. Vergr. 61 000 ×.

Abb. 47. Querschnitt durch den anterioren Zellteil. Das Cytoplasma enthält ein stark ausgebildetes Mitochondrium mit tubulären Cristae und kugeligen Einstülpungen der inneren Mitochondriumsmembran (→). Vergr. 36 500 ×.

Abb. 48. Querschnitt durch eine angeheftete Geißel, die mehrere Axoneme und IFS enthält. Vergr. 23 900 ×.

Abb. 49. Leicht seitlich hinter dem Kinetoplasten liegt der Golgi-Apparat mit abgeschnürten Vesikeln verschiedener Größe sowie 'multivesiculate bodies' (mvb). Vergr. 57 000 ×.

Abb. 50. Seitlich des Kinetoplasten liegt eine aus langen Zisternen bestehende Golgi-Zone. Vergr. 41 700 ×.

Abb. 51. Golgi-Zone zwischen Kern und Kinetoplast mit vielen Golgi-Vesikeln, mvb (➤) und ER (→). Vergr. 31 500 ×.

Abb. 52. Querschnitt durch opisthomastigote Formen in der 'pyloric region' des Enddarms. Neben freien Geißeln sind auch die langgezogenen posterioren Zellteile von angehefteten cercoplasmatischen Formen getroffen (●). Vergr. 24 000 ×.

Abb. 53. Schrägschnitt durch eine opisthomastigote Form. Der Kern ist langgestreckt, die Geißel verläuft im Reservoir durch die ganze Zelle. Die Mitochondriumsäste sind dünn, aber dicht mit tubulären Cristae besetzt. Vergr. 22 500 ×.

Abb. 54. Querschnitt durch den Golgi-Apparat, der aus wenigen kurzen Zisternen und einigen abgeschnürten Vesikeln (➤) besteht. Vergr. 69 000 ×.

Abb. 55. Querschnitt mit 4 Kernanschnitten. Der Kern ist oft verzweigt oder in einzelne Teile zerfallen. Vergr. 31 700 ×.

Abb. 56. Längsschnitt durch den Kinetoplasten, der aus drei DNS-Scheiben zusammengesetzt ist. Auf der posterioren Seite der DNS liegen tubuläre Cristae (➤). Vergr. 50 000 ×.

Abb. 57. Querschnitt mit zwei Kernen (oder Kernstücken). Das Flagellum besitzt neben dem Axonem bereits eine voll ausgebildete IFS. Vergr. 41 300 ×.

Abb. 58. Längsschnitt durch Übergangsformen. Durch Rückwanderung des Kinetoplasten an das posteriore Zellende (⟶) entstehen aus promastigoten Ausgangsformen die opisthomastigoten Formen. Der Kern beider Formen ist gestreckt. Vergr. 17 600 ×.

Abb. 59. Längsschnitt durch den Kinetoplasten einer Übergangsform, die zu einer cercoplasmatischen Form wird. Die oberste der drei DNS-Scheiben wächst aus (⟶), während die beiden unteren Scheiben zusammenschmelzen. Vergr. 54 000 ×.

Abb. 60. Längsschnitt durch den Kinetoplasten einer Übergangsform. Die oberste DNS-Scheibe wächst zum scheibenförmigen Kinetoplasten der cercoplasmatischen Form aus (⟶). Die beiden unteren Scheiben sind schon stark zusammengeschmolzen. Neben tubulären Cristae treten auch kugelige oder scheibenförmige Cristae (➤) auf. Vergr. 62 000 ×.

Abb. 61. Gruppe von choanomastigoten Kulturformen von *Crithidia luciliae*. Die Flagellaten sind mit ihren Geißeln aneinandergeheftet (●). Vergr. 8800 ×.

Abb. 62. Heterochromatischer Kern mit einem dichten Mitochondriumsnetz. Vergr. 26 500 ×.

Abb. 63. Der heterochromatische Kern enthält ein großes Endosom. Der scheibenförmige Kinetoplast liegt seitlich des Kerns. Auf der anterioren Seite der DNS-Scheibe ist eine diffuse Platte zu erkennen (➤). Vergr. 31 000 ×.

Abb. 64. Das Mitochondrium enthält manchmal neben tubulären Cristae (➤) auch lamelläre Einstülpungen der inneren Membran (●) sowie kugelige oder scheibenförmige Cristae (→). Vergr. 30 000 ×.

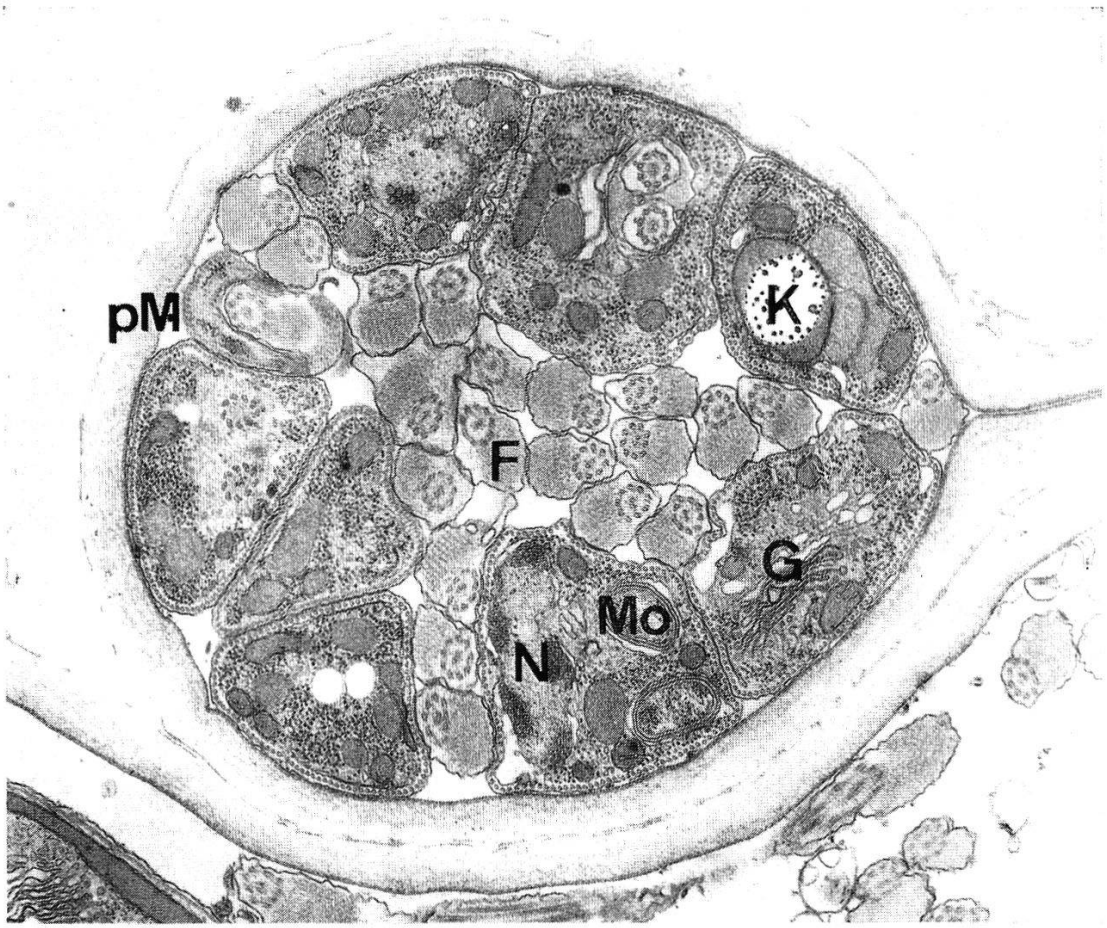
Abb. 65. Querschnitt durch eine freie Geißel, deren IFS (➤) nur rudimentär als osmiophiler Strang neben dem Axonem zu erkennen ist. Vergr. 72 000 ×.

Abb. 66. Zwei Flagellaten sind mit ihren Geißeln durch eine hemidesmosomale Bindung an einen Festkörper (⟶) angeheftet. Zwischen der Geißel und der Reservoirmembran werden Desmosomen (⇄) gebildet. Vergr. 38 400 ×.

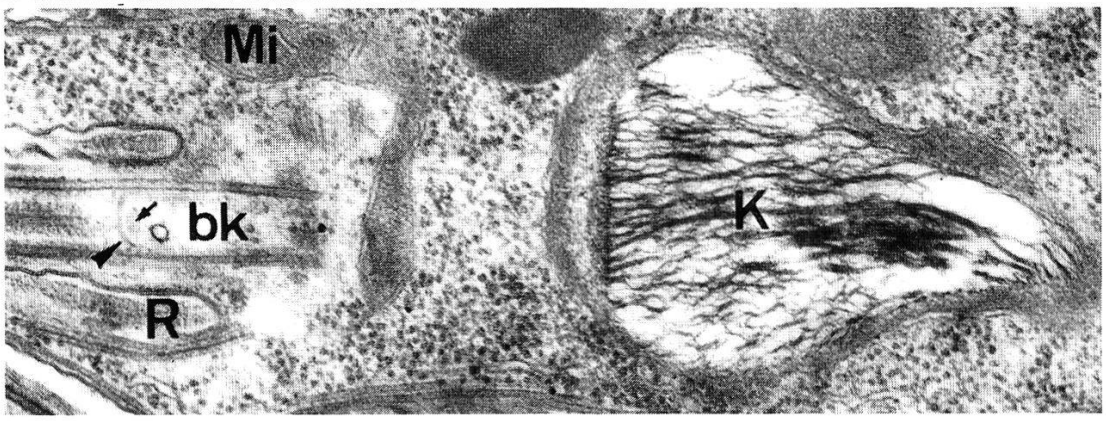
Abb. 67. 'Multivesiculate body' und rER neben einem Mitochondrium mit vielen tubulären Cristae. Vergr. 44 200 ×.

Abb. 68. Der Kinetoplast teilt sich quer zur Längsachse der Zelle. Die 'peroxisome-like organelles' enthalten oft kristalline Innenkörper (➤). Vergr. 42 500 ×.

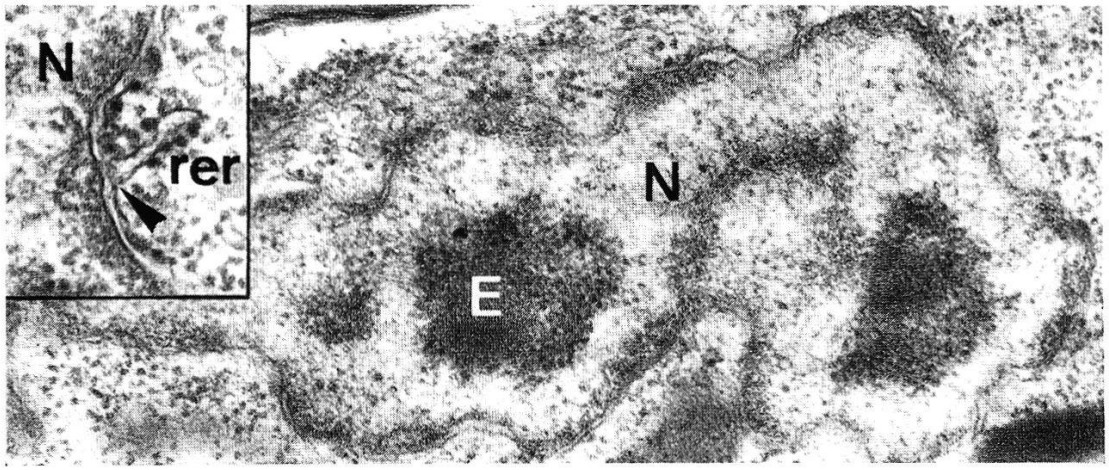
Abb. 69. Schrägschnitt durch eine Zelle in Teilung. Der eine Kinetoplast (Kl) steht kurz vor einer weiteren Teilung, wobei die Teilungsebene (➤) an der Aufwölbung der DNS-Fibrillen zu erkennen ist. Vergr. 37 600 ×.



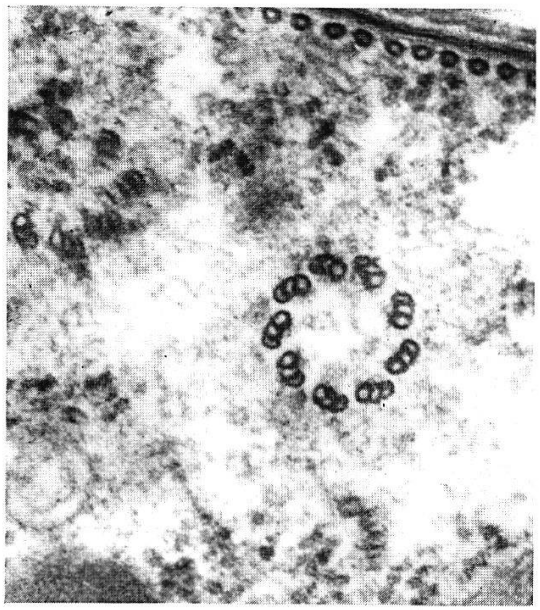
1



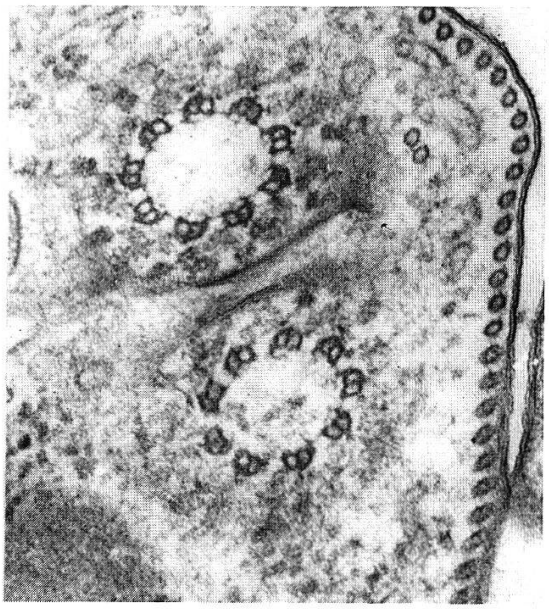
2



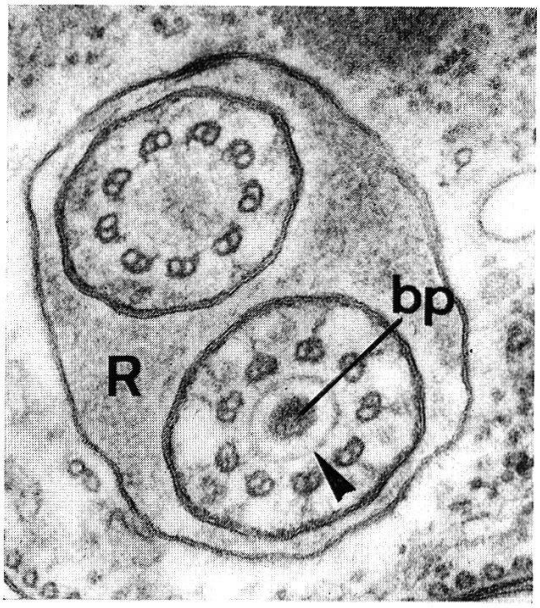
3



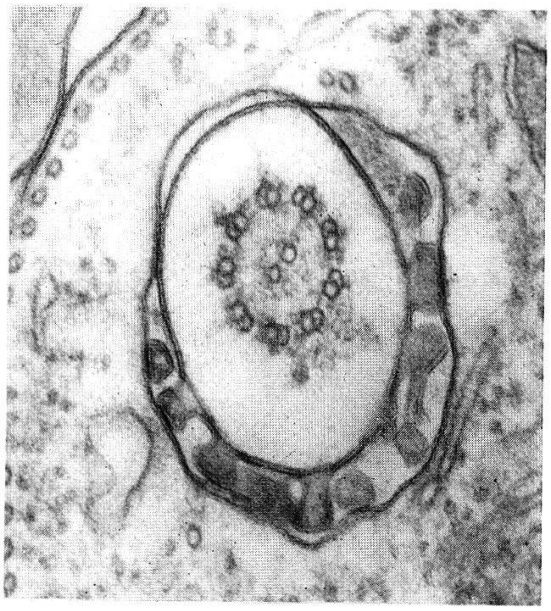
4a



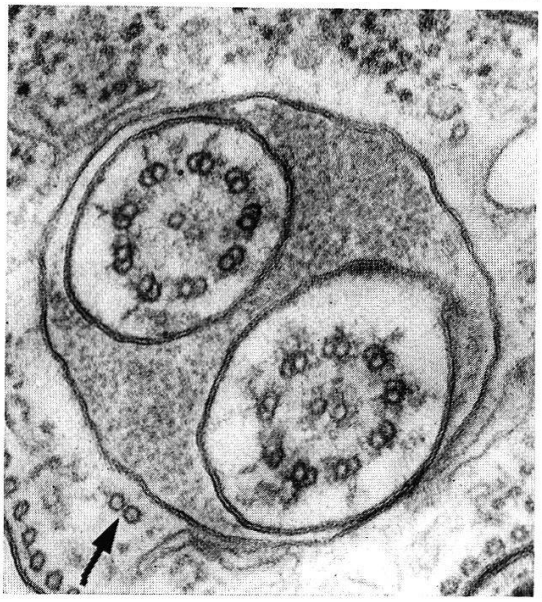
b



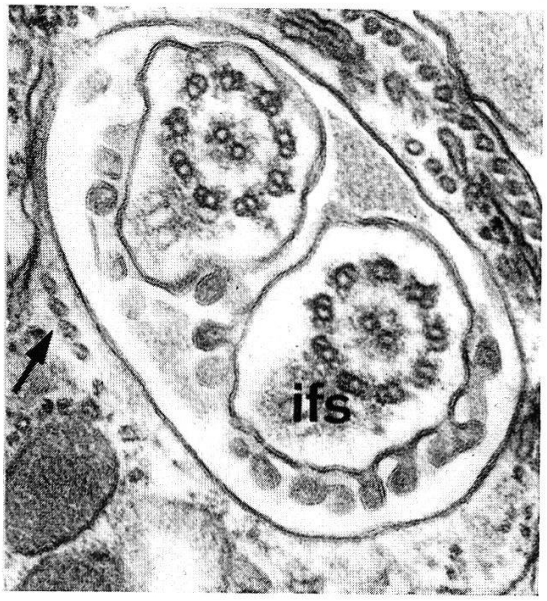
c



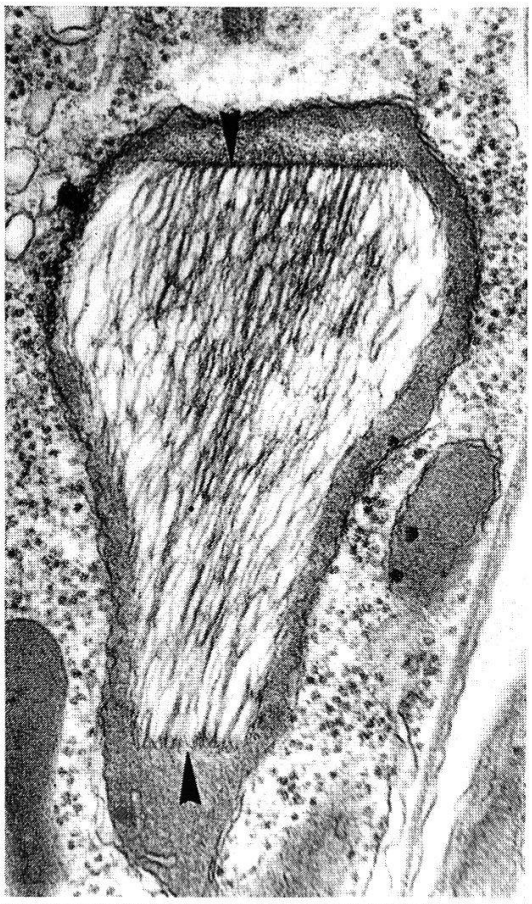
d



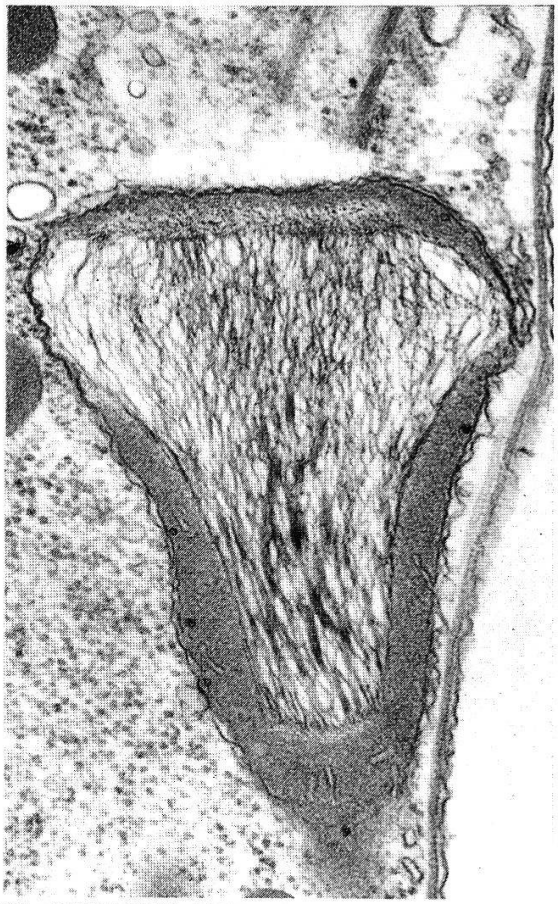
e



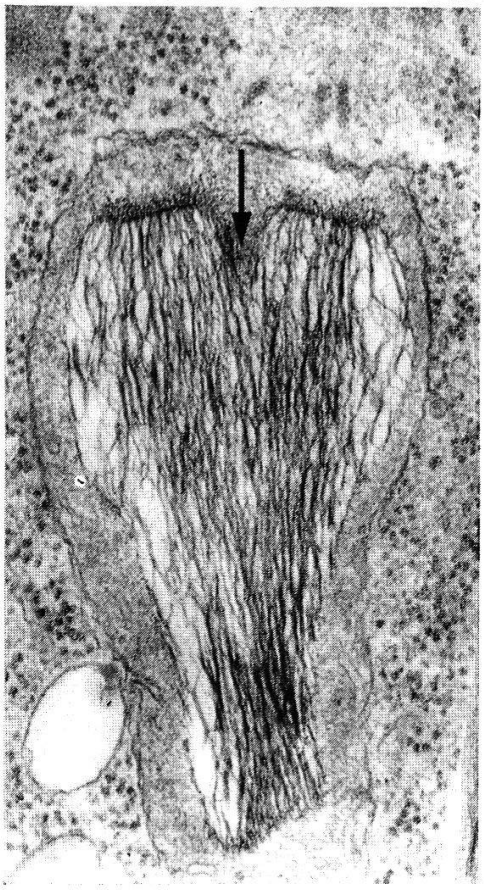
f



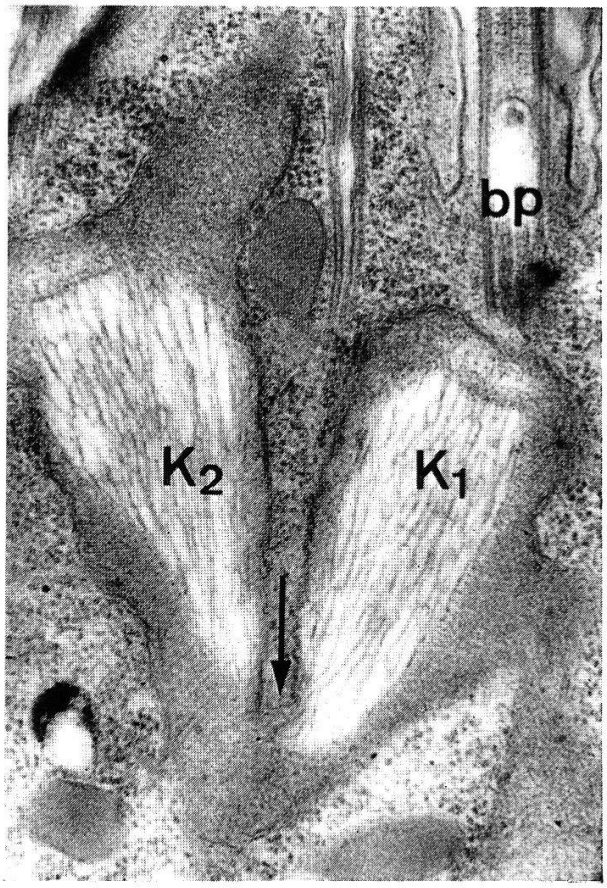
5



6



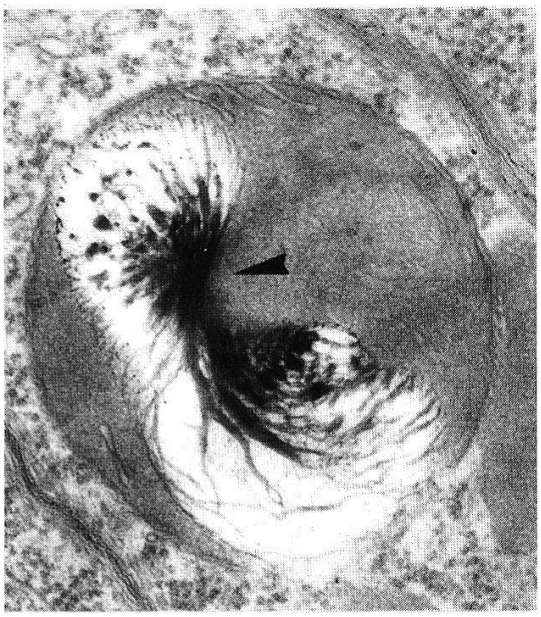
7



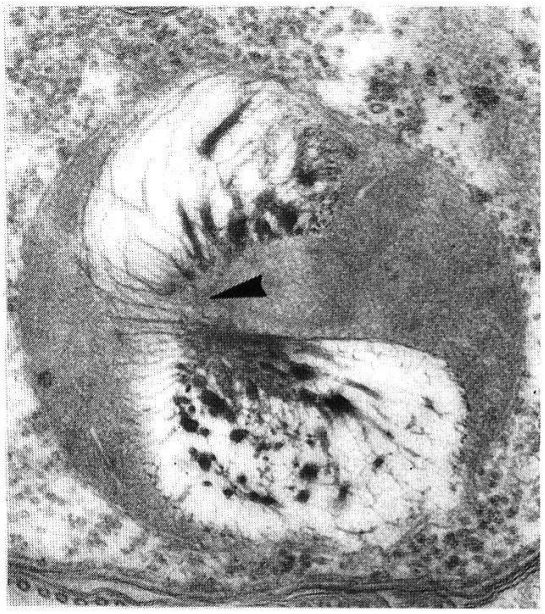
8

9a

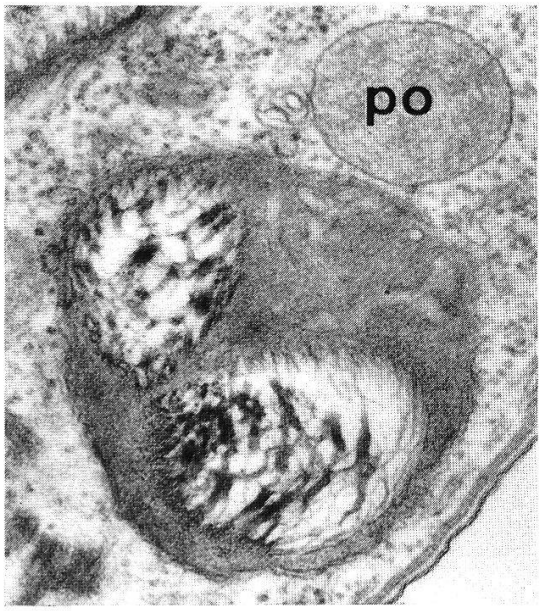
b



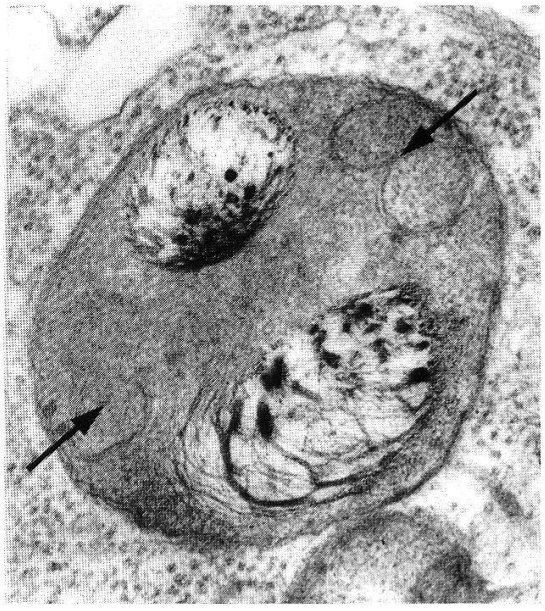
c



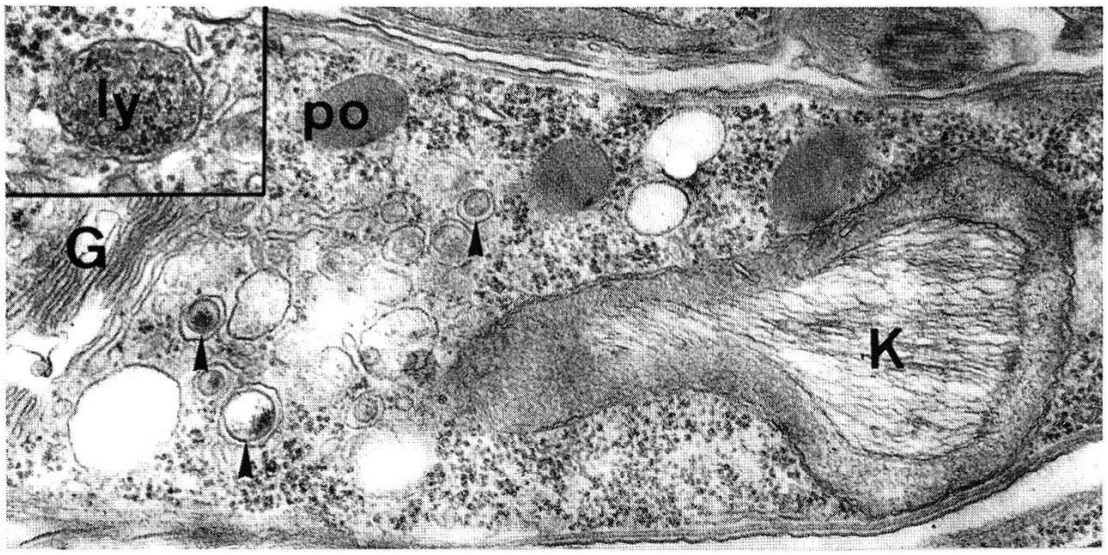
d



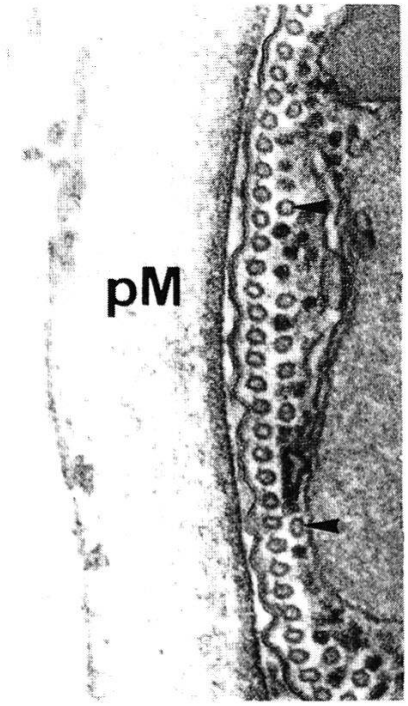
e



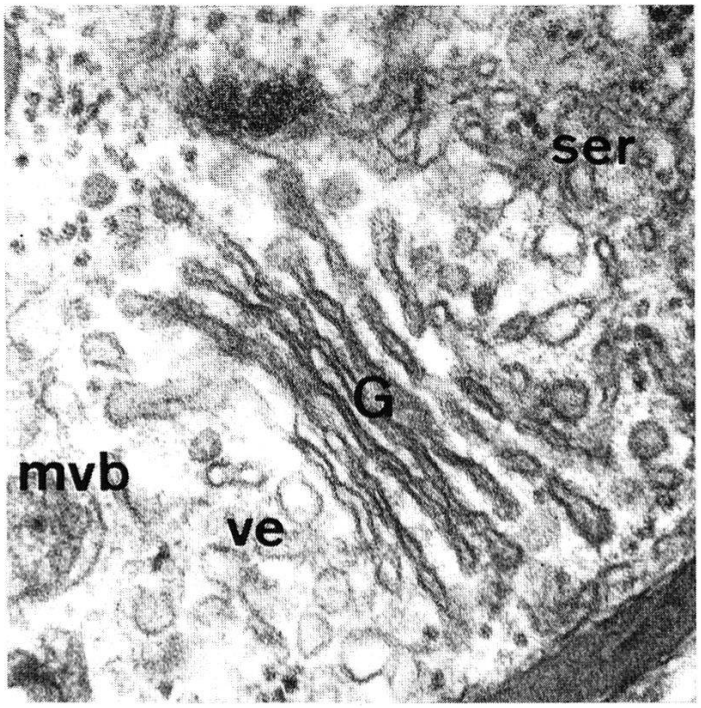
f



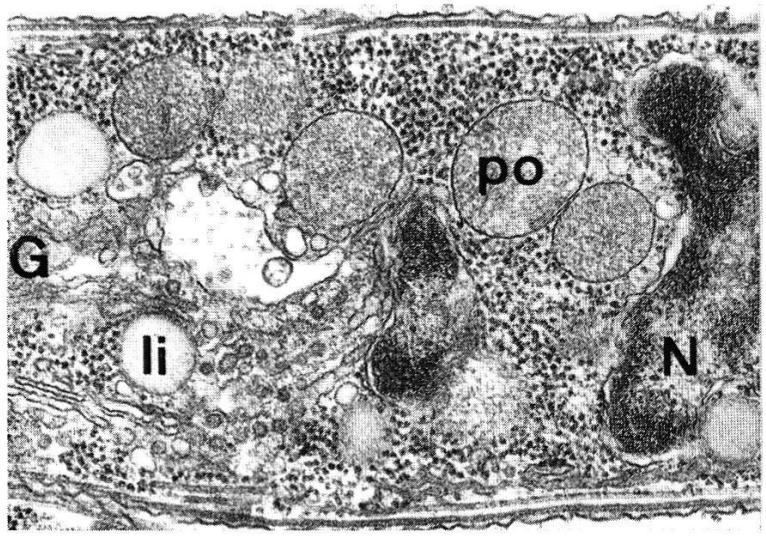
10



11

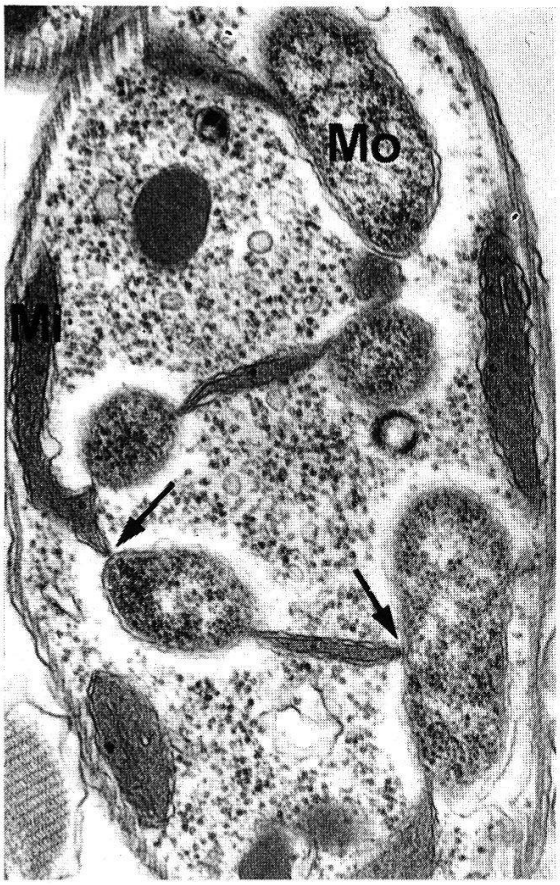


12

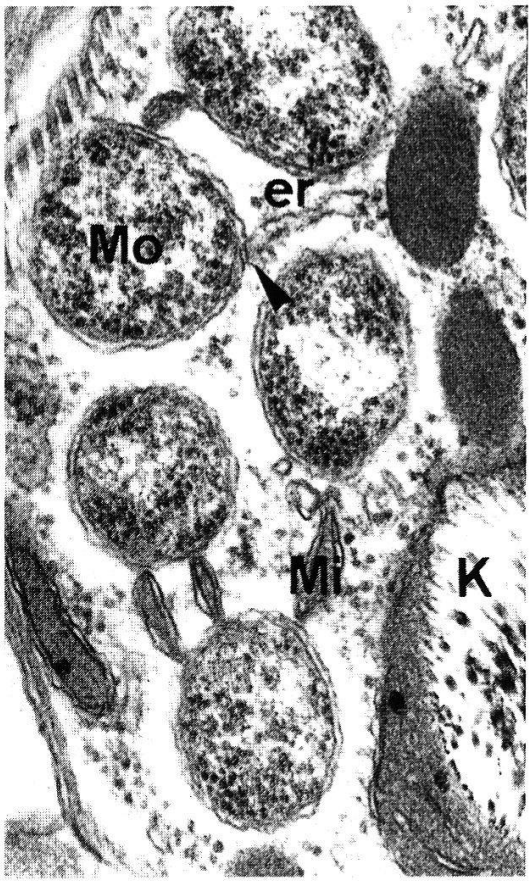


13

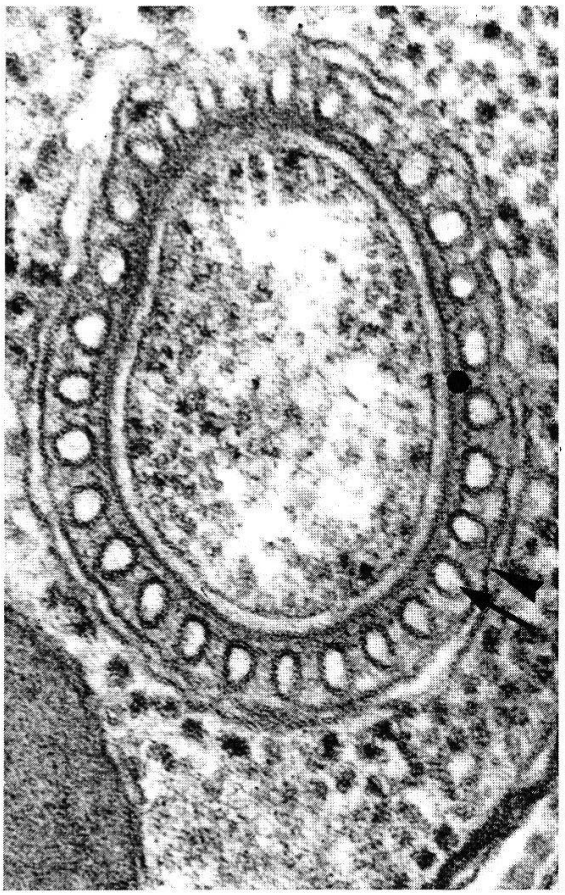
14



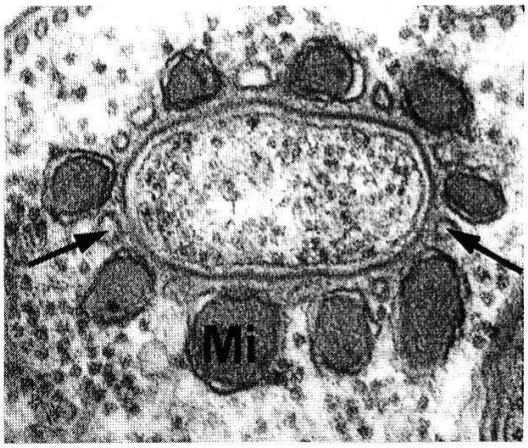
15



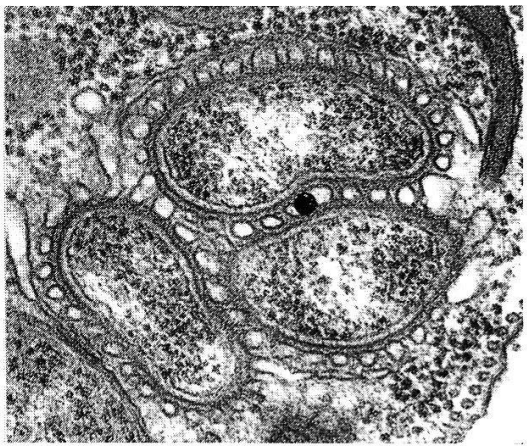
16



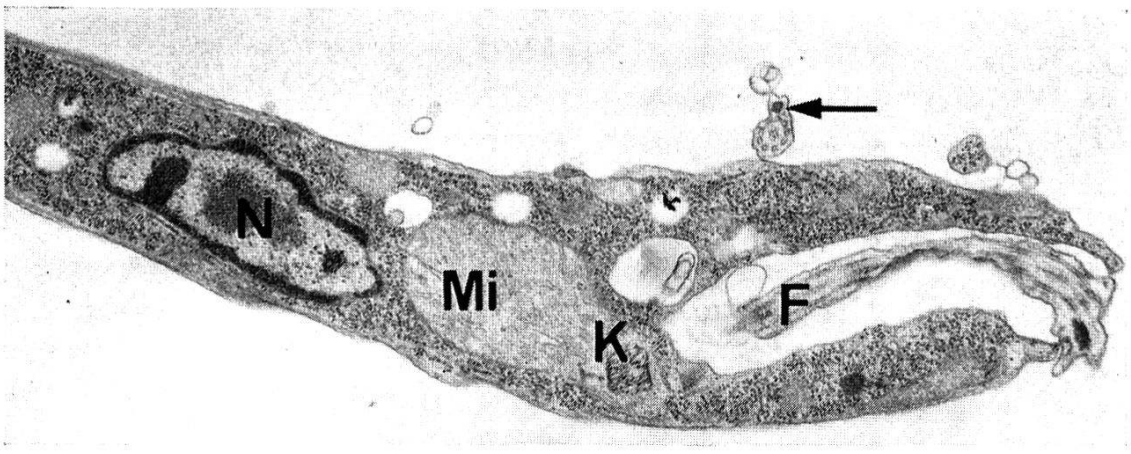
17



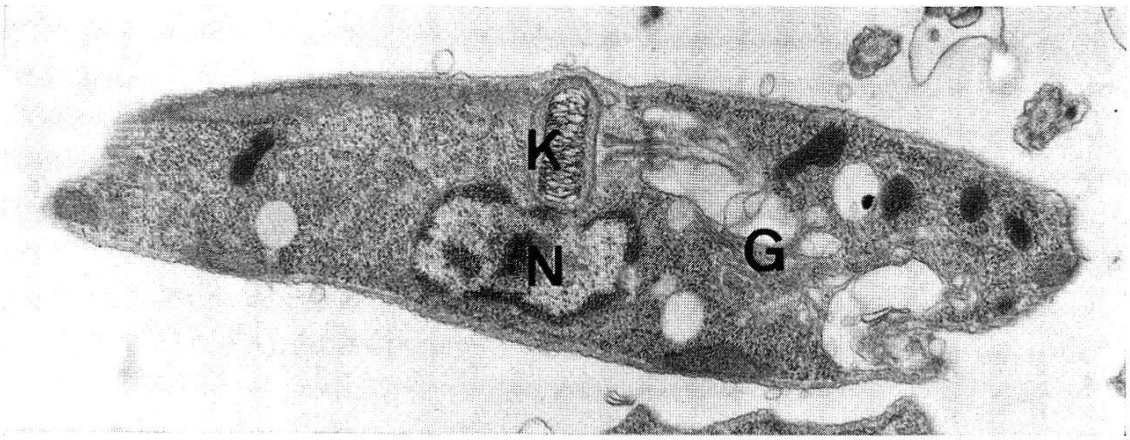
18



19

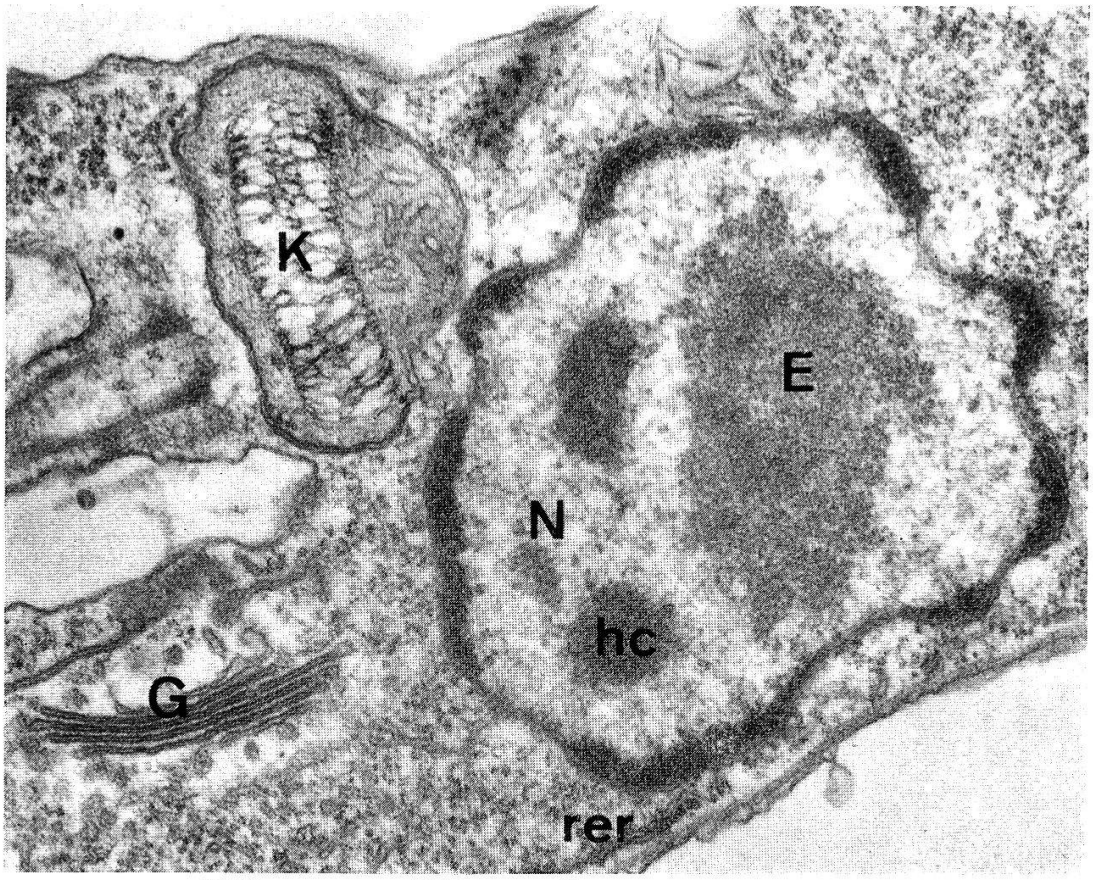


20

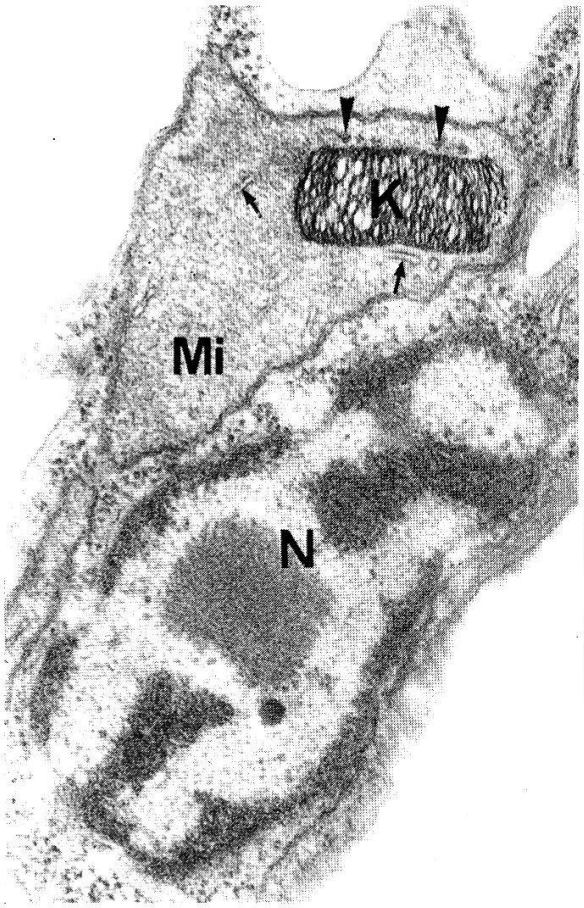


21

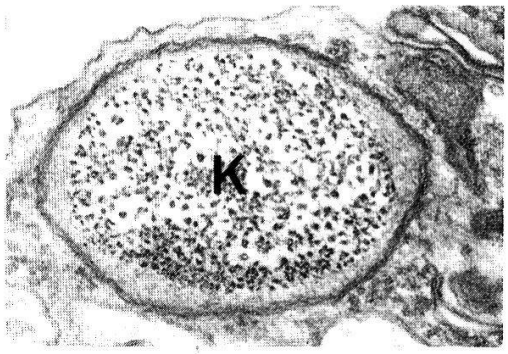
22



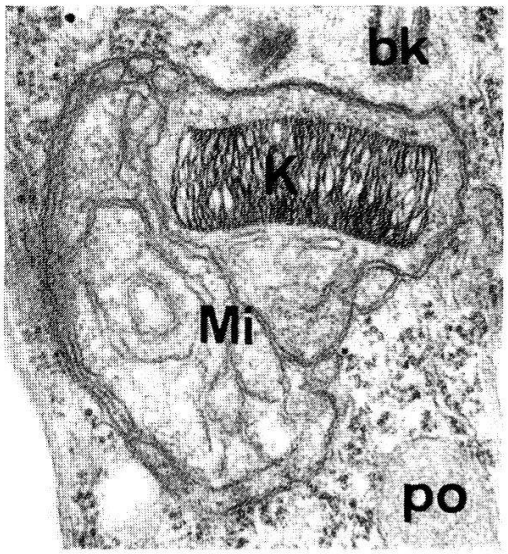
23



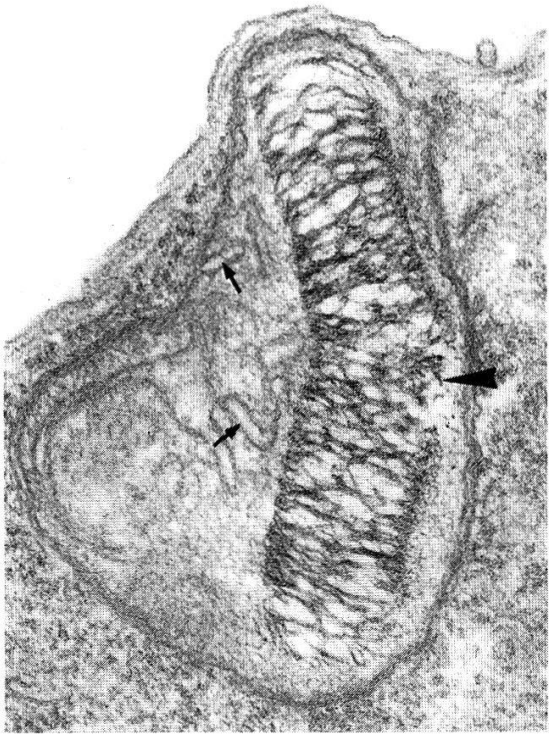
24



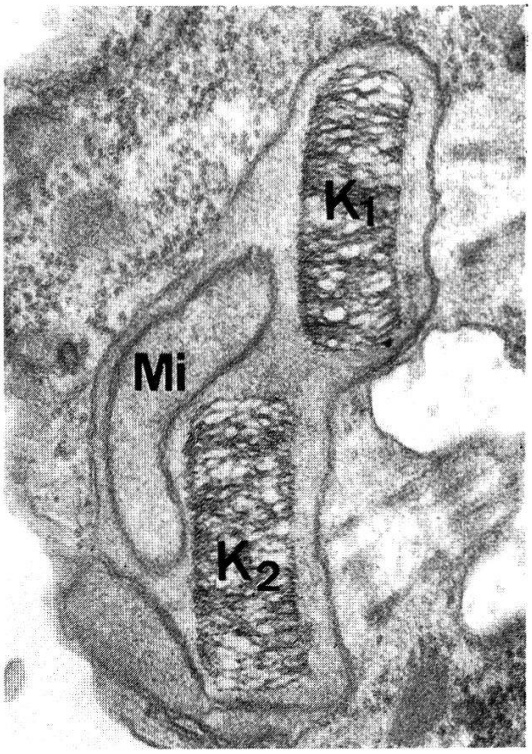
25



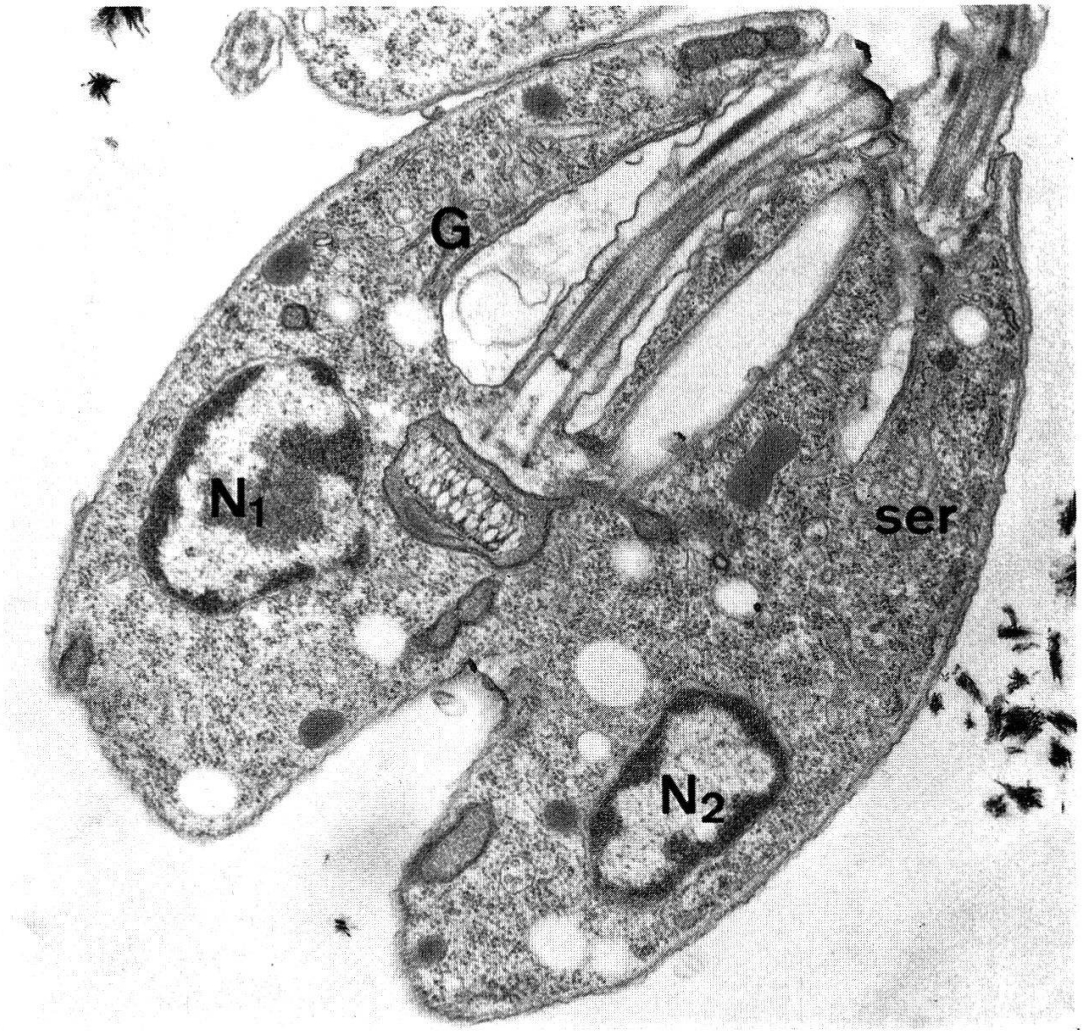
26



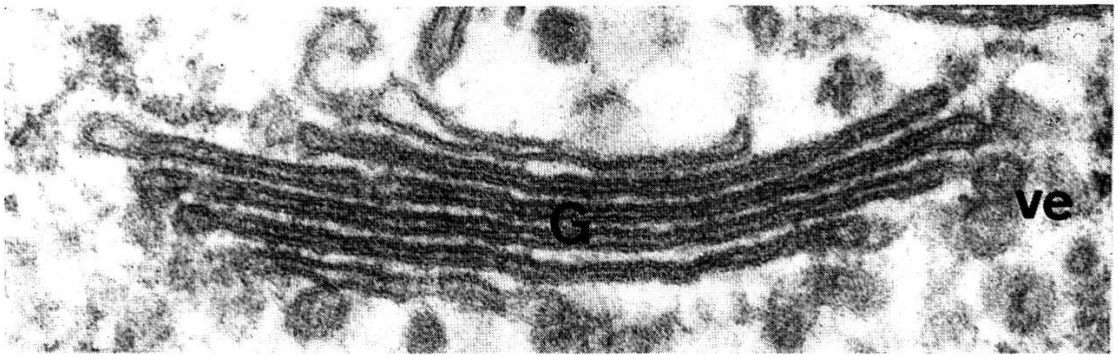
27



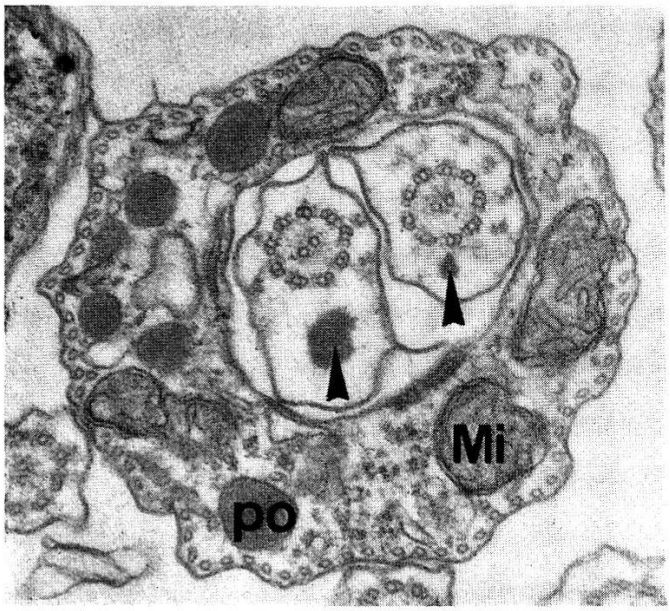
28



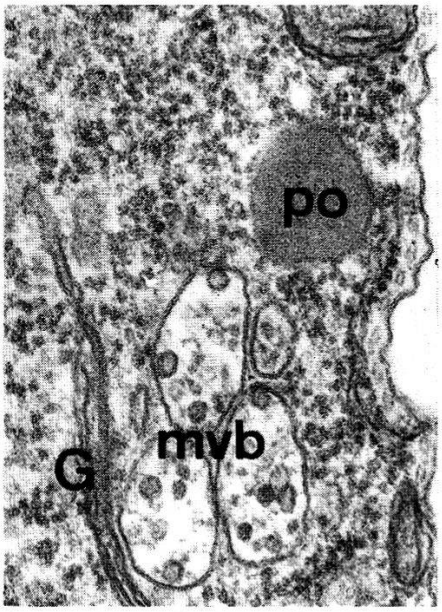
29



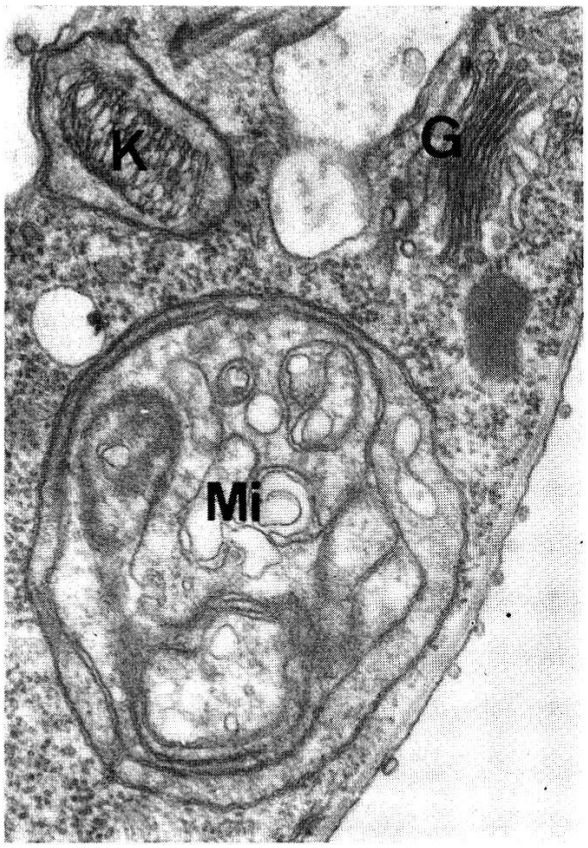
30



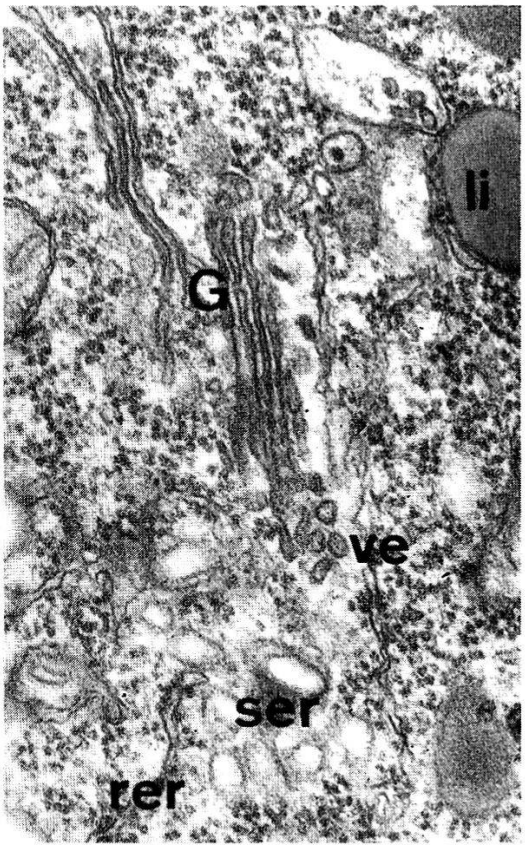
31



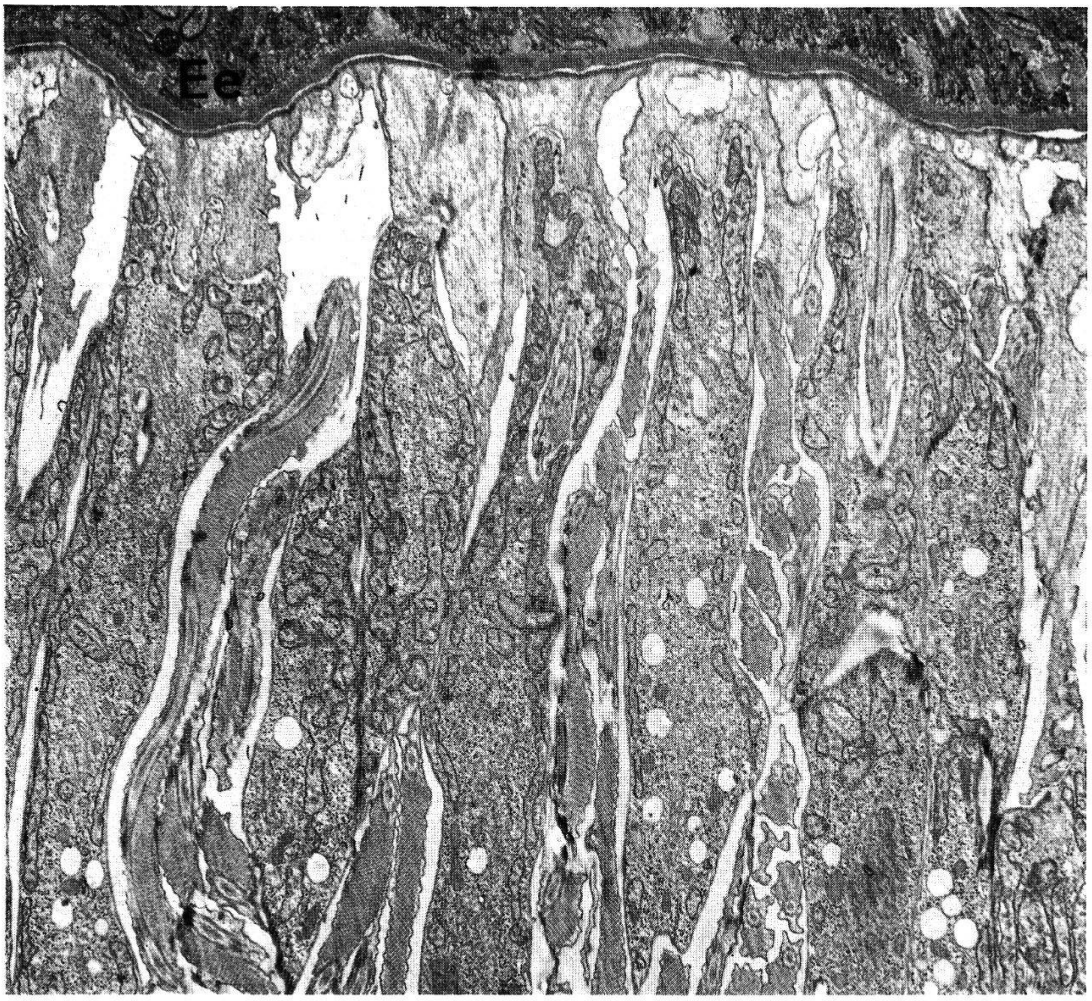
32



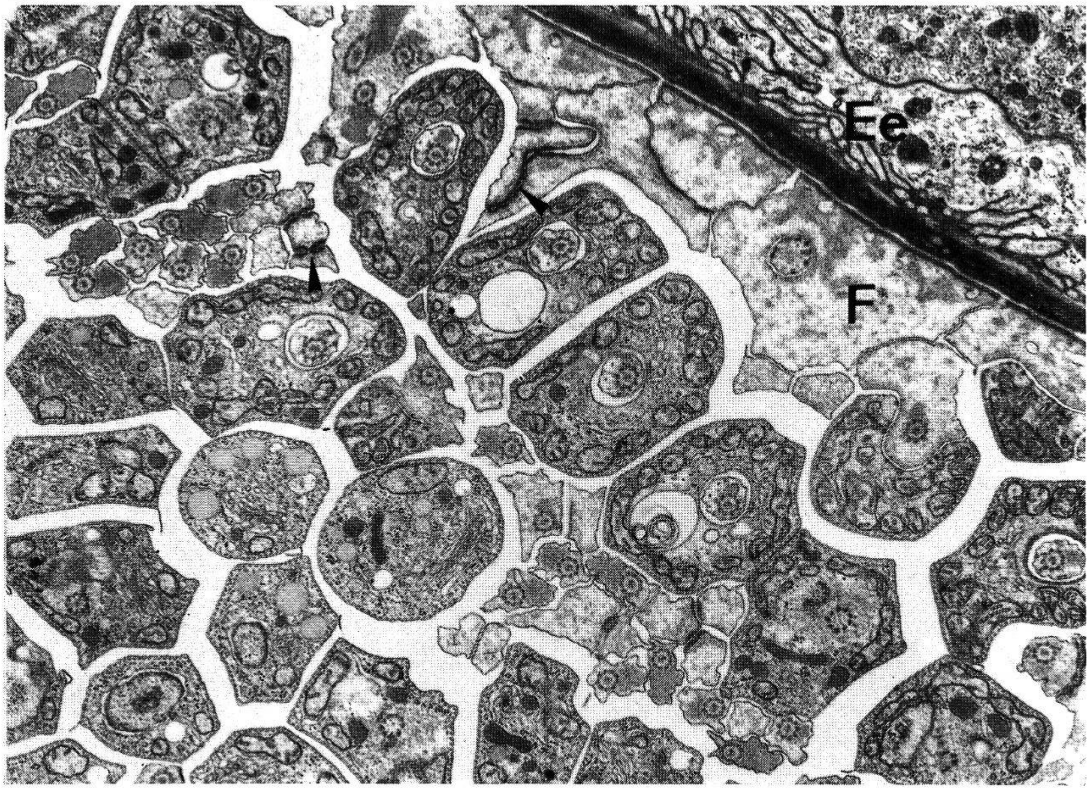
33



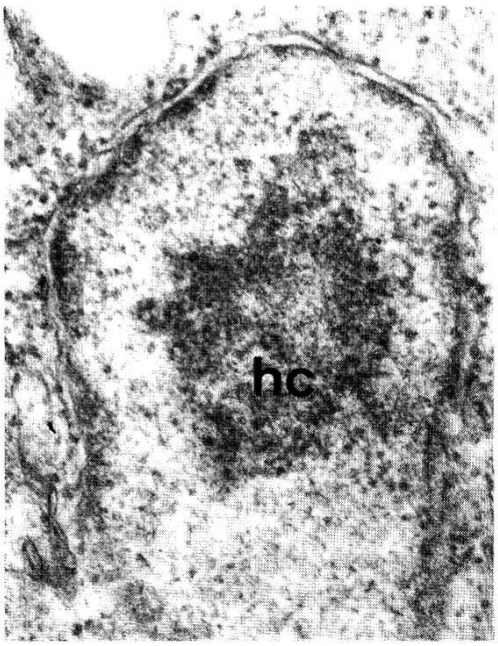
34



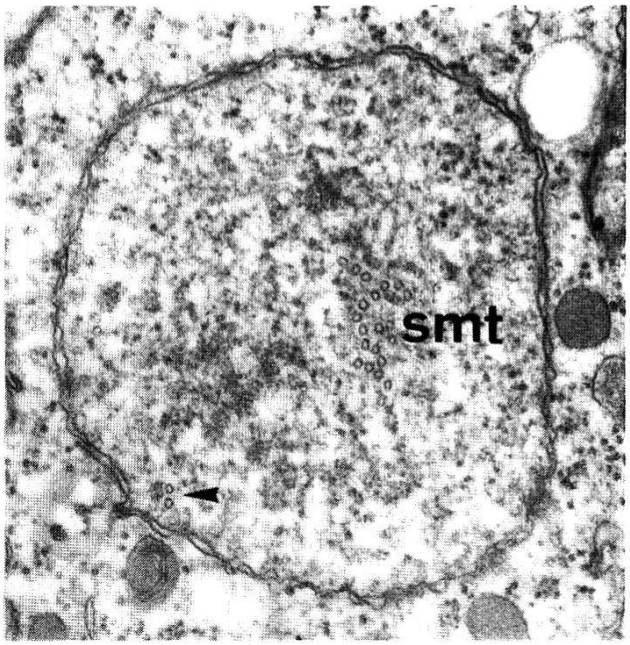
35



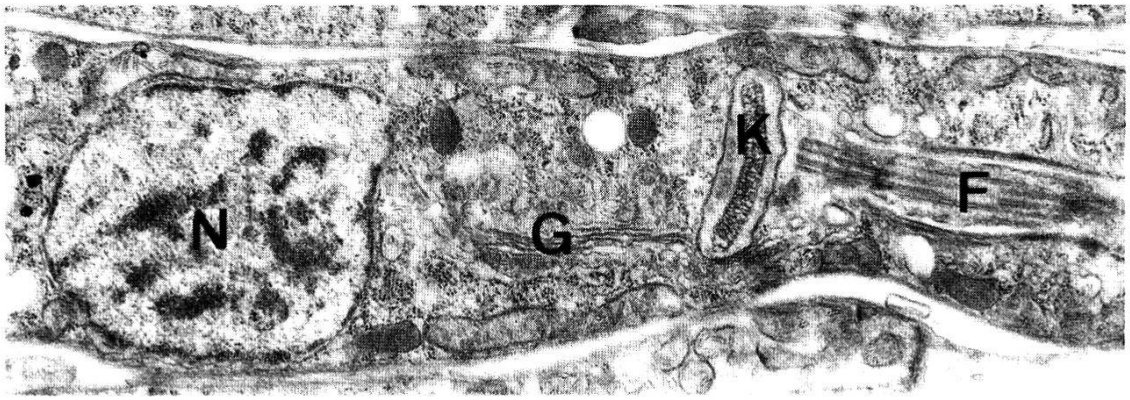
36



37

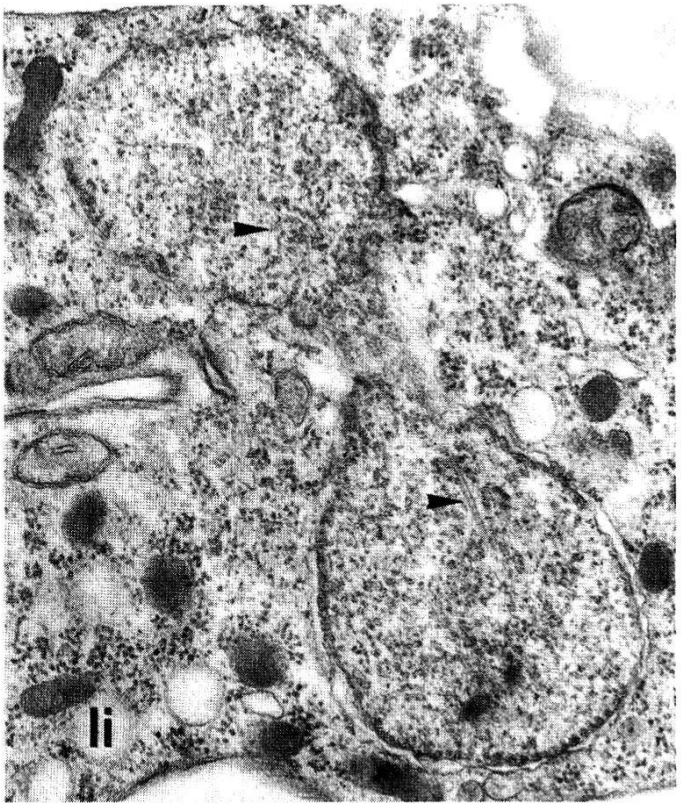


38

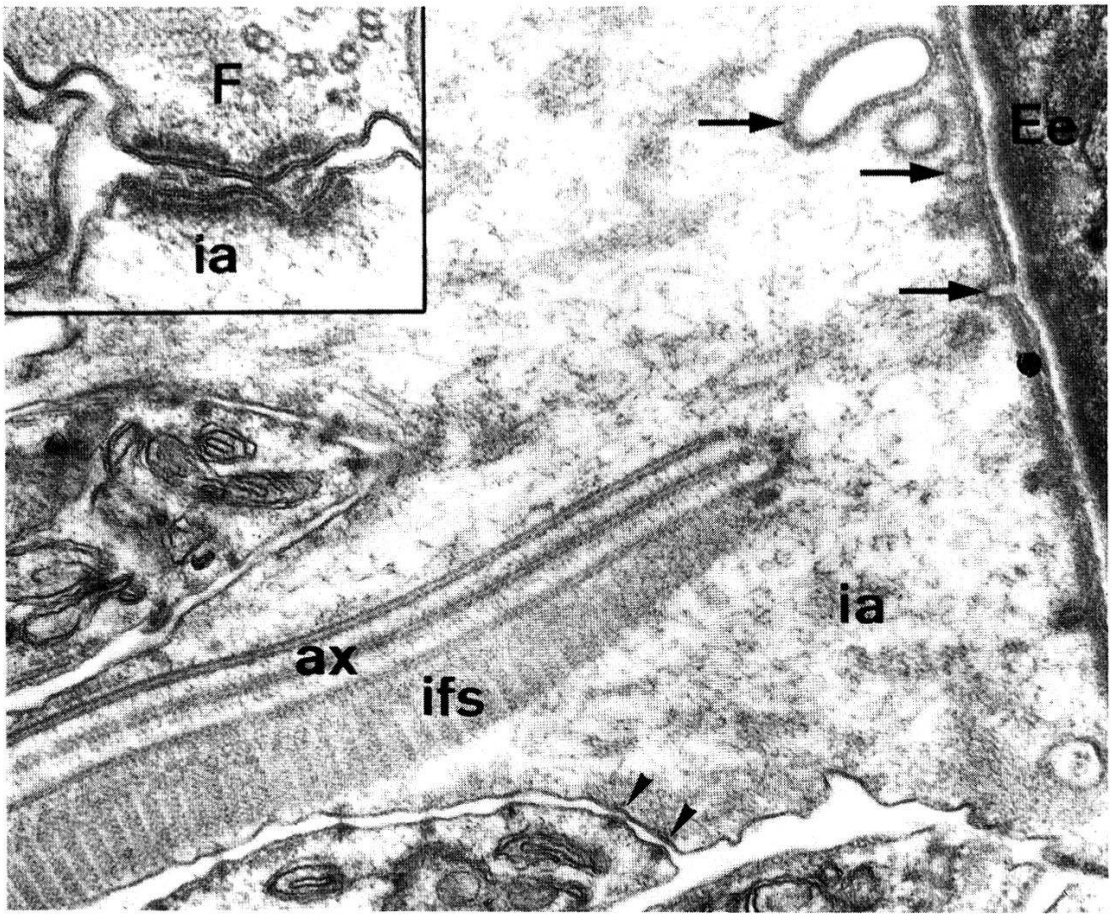


39

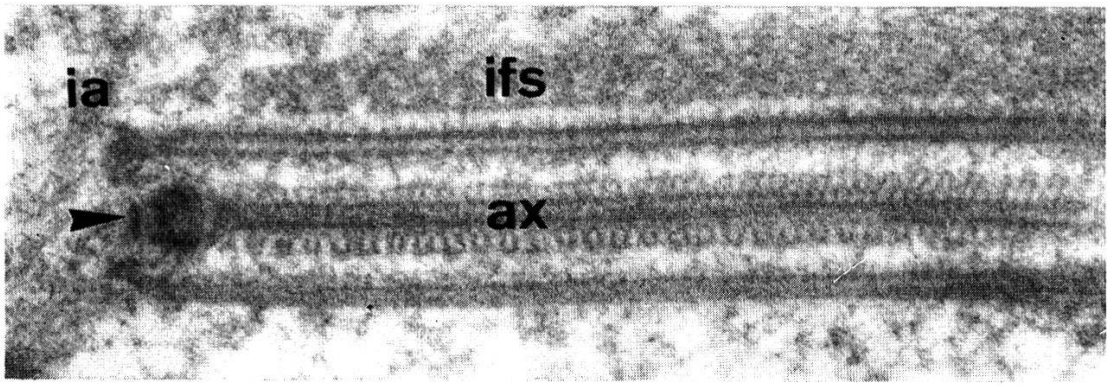
40



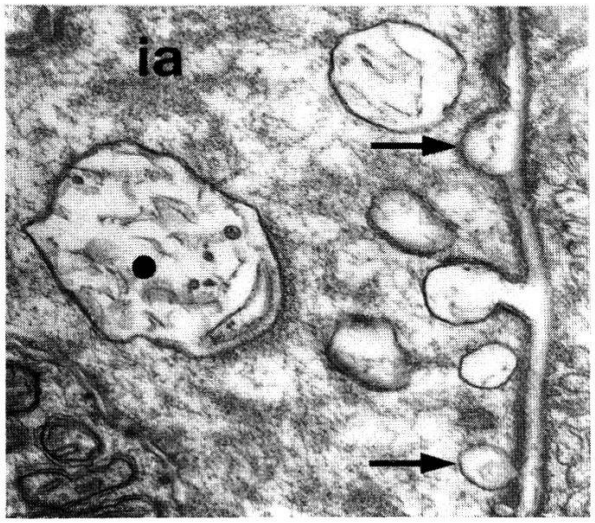
41



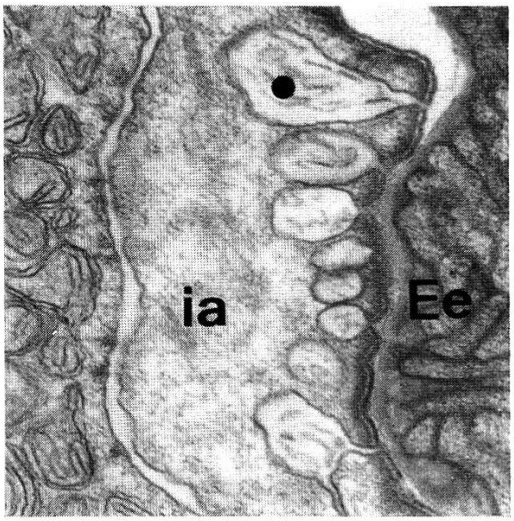
42



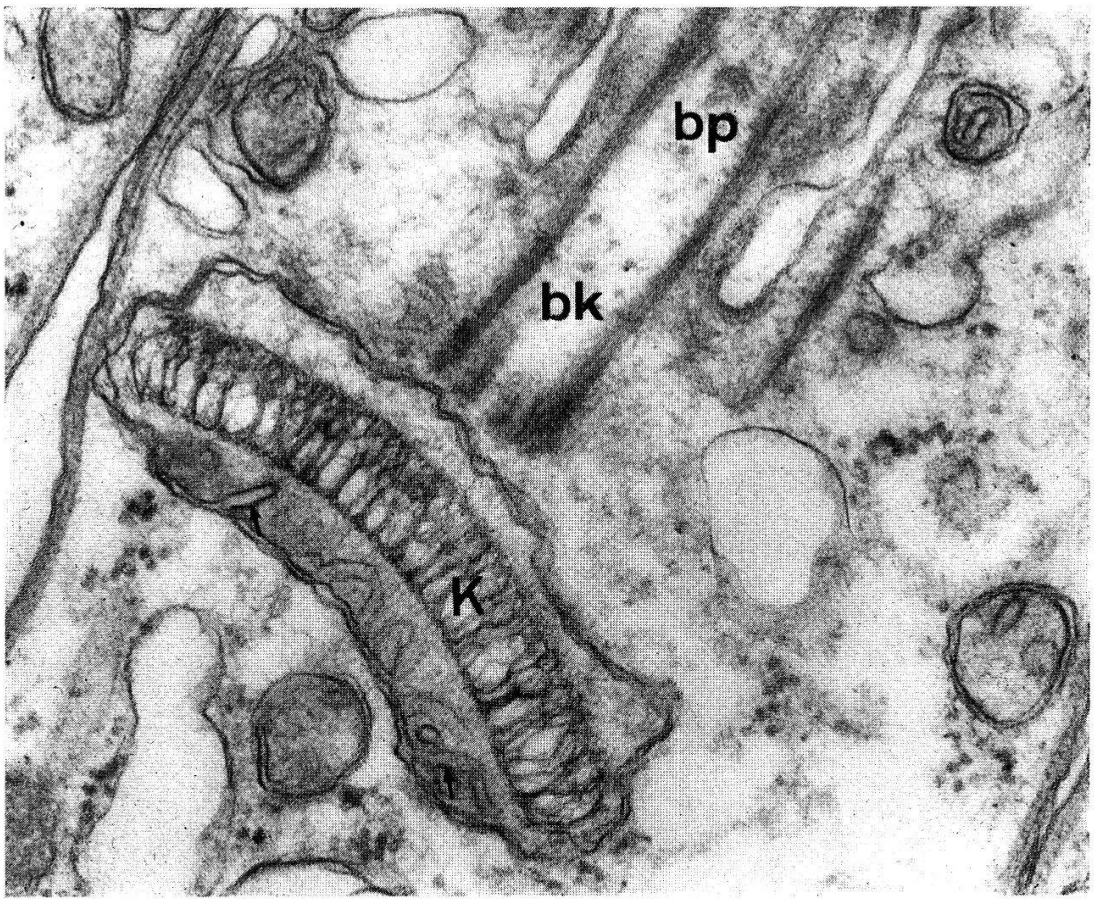
43



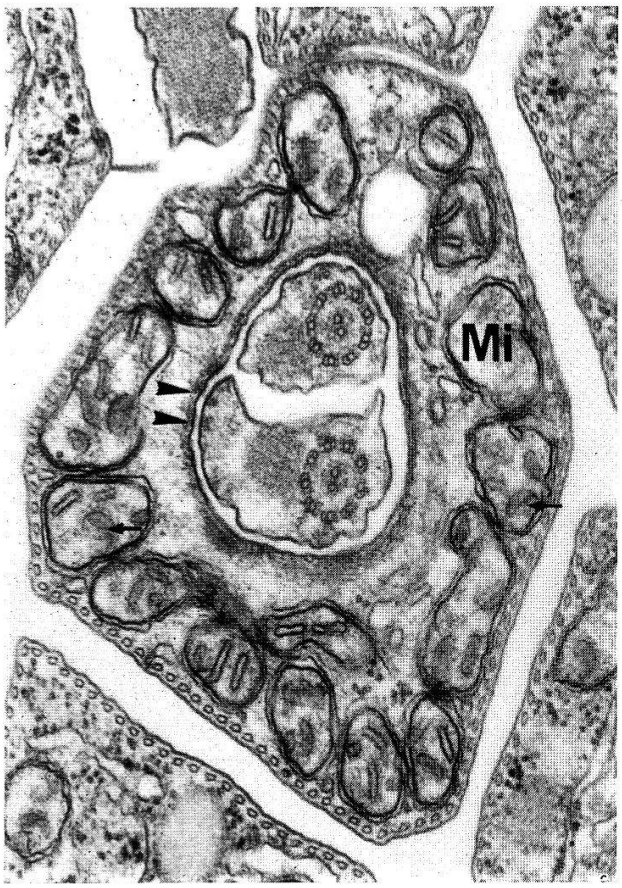
44



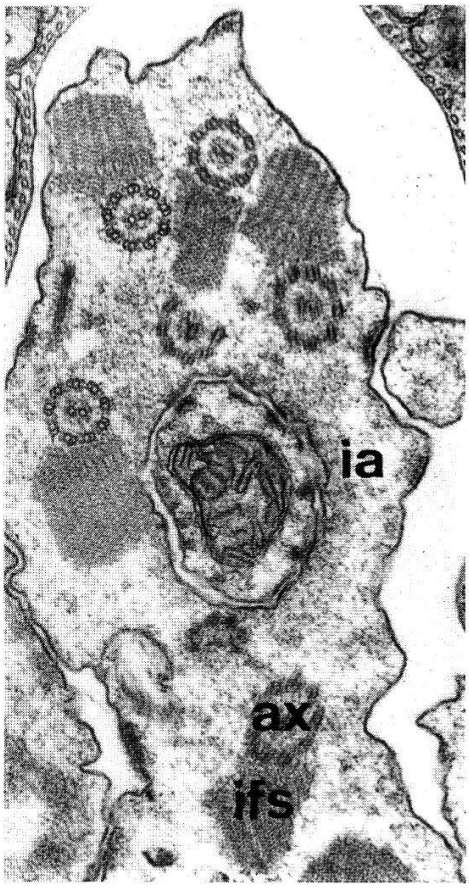
45



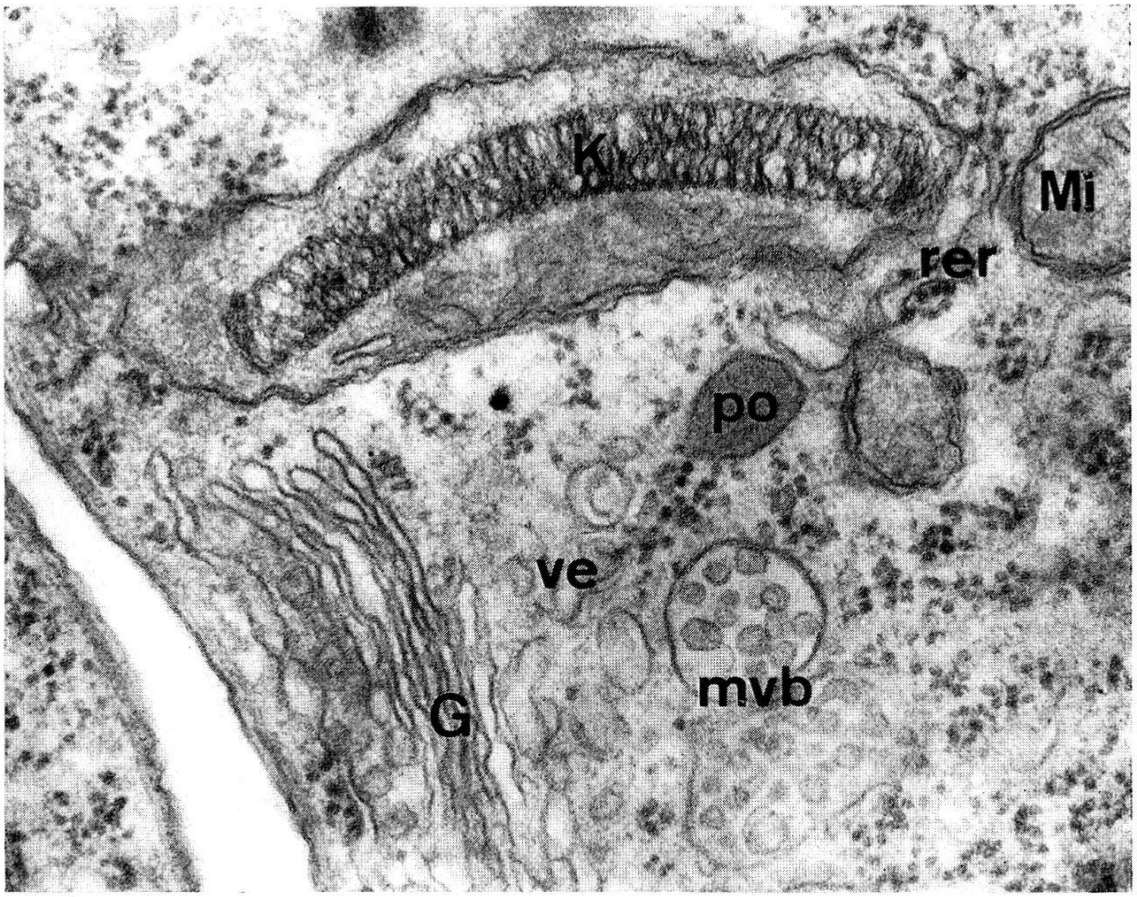
46



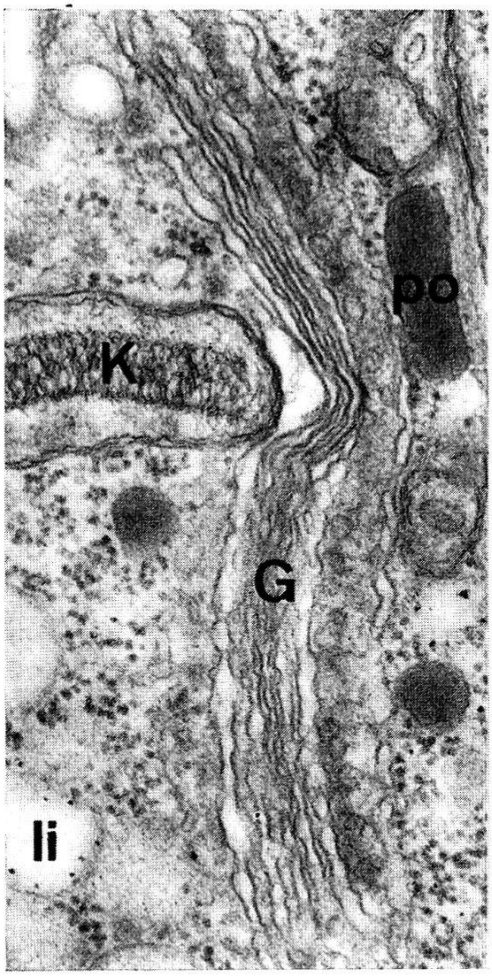
47



48

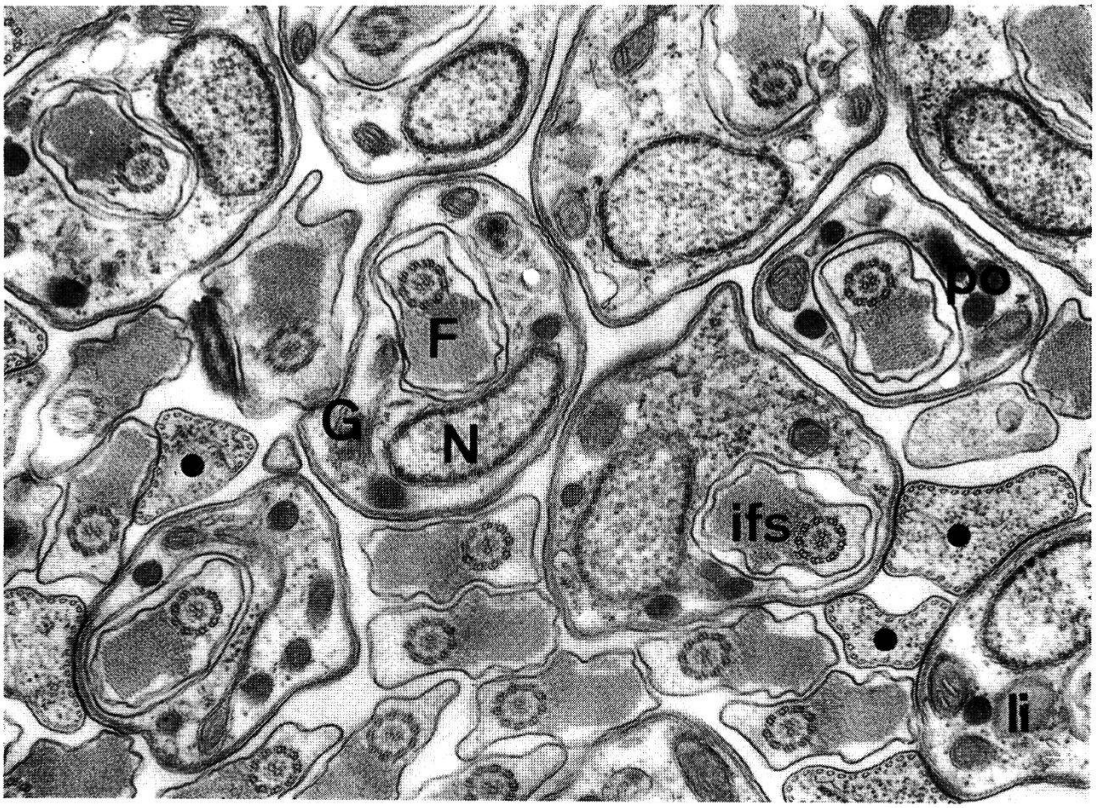


49

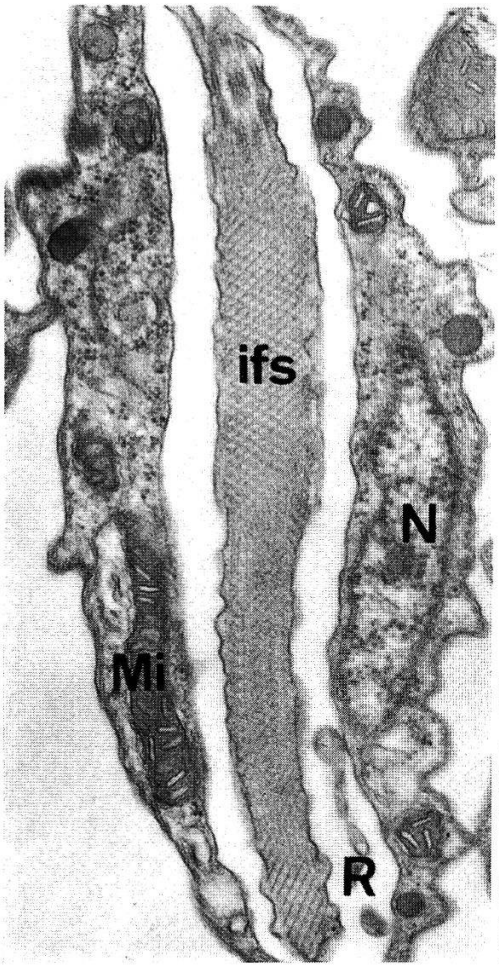


50

51

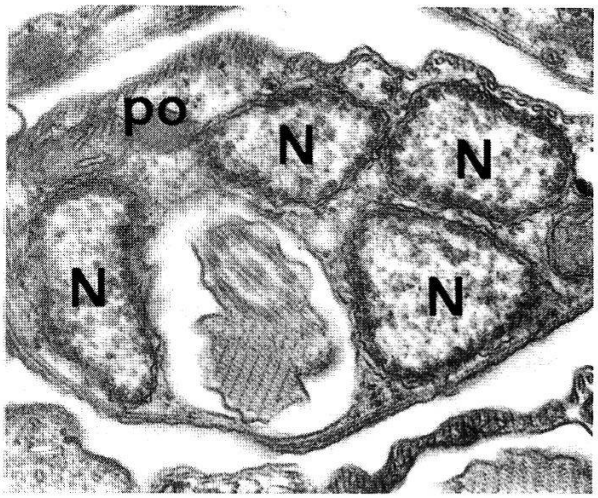


52

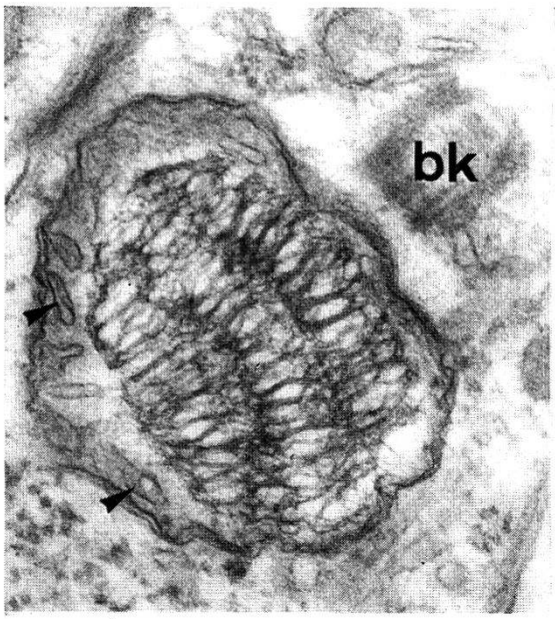


53

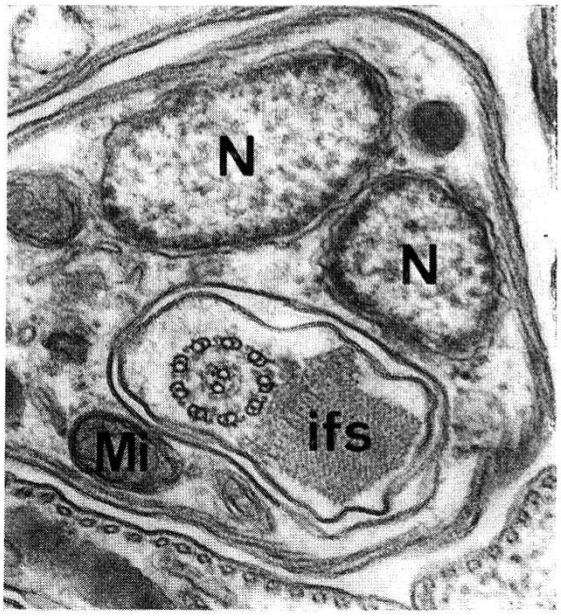
54



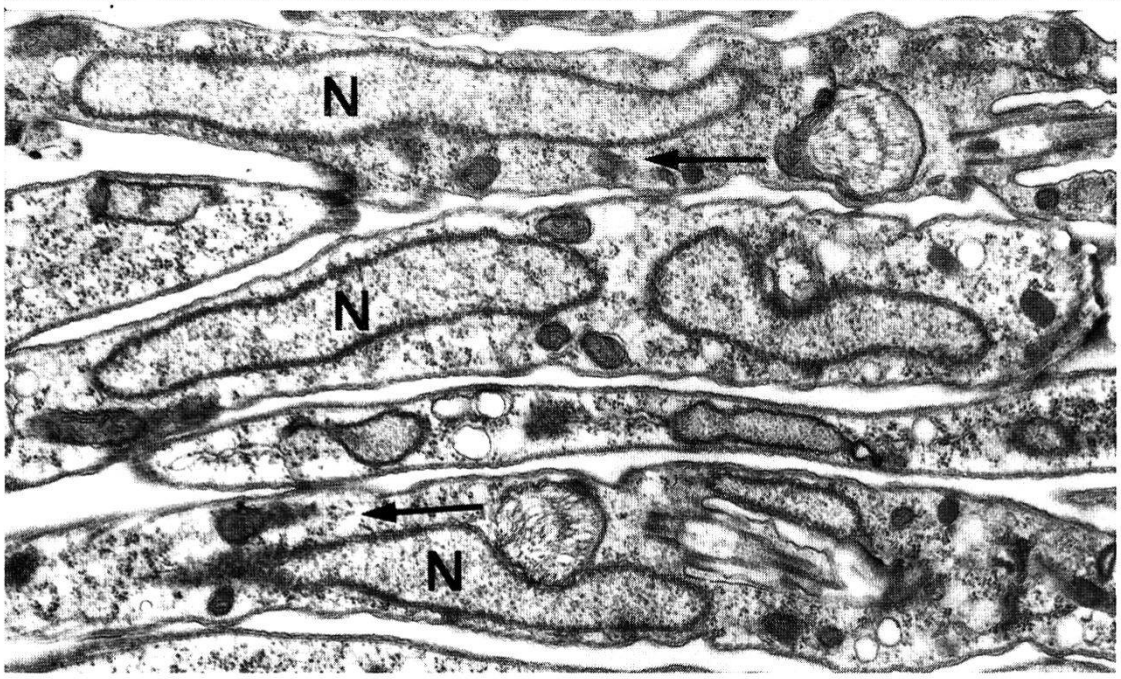
55



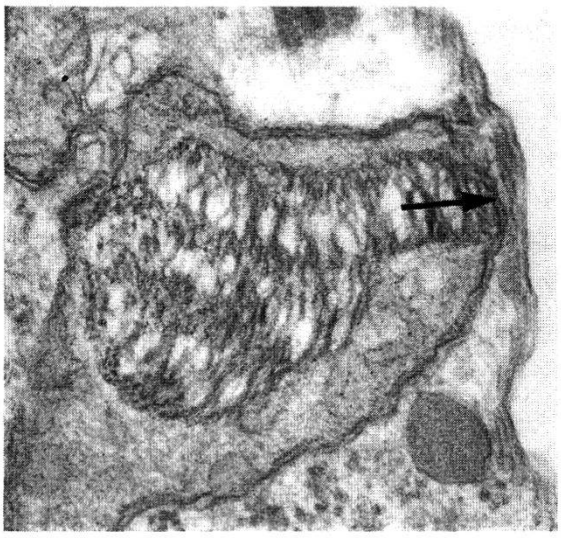
56



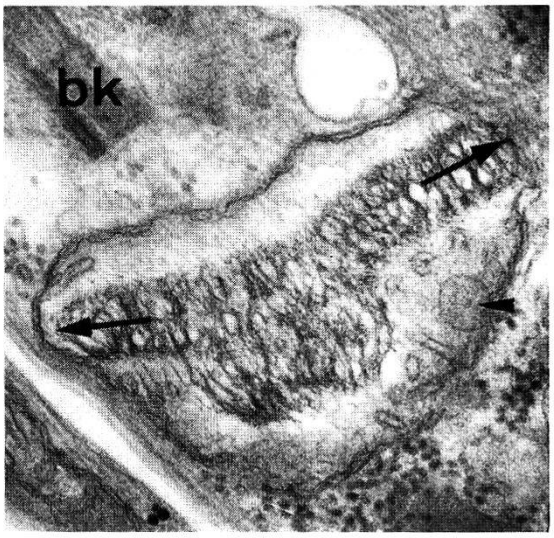
57



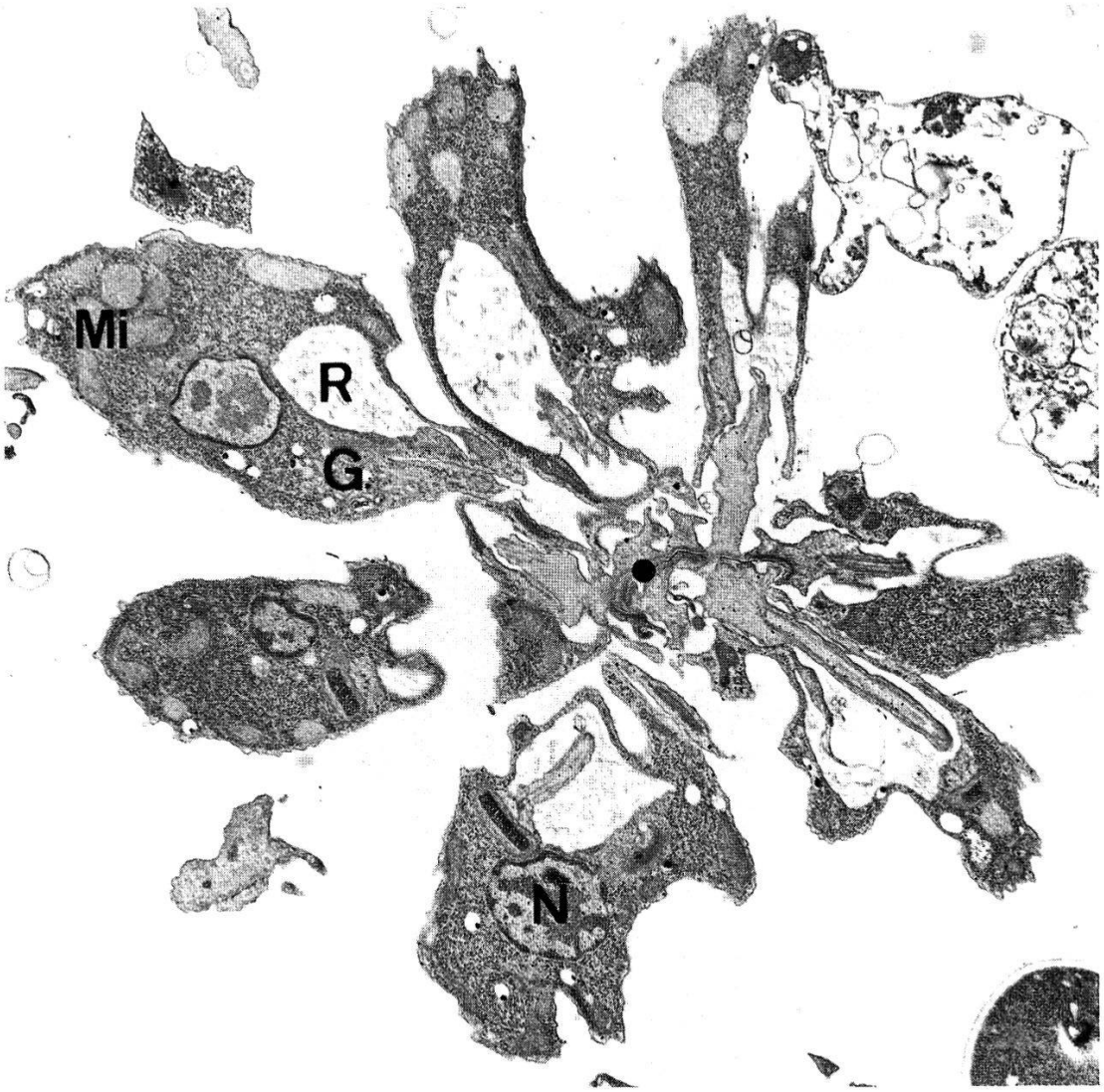
58



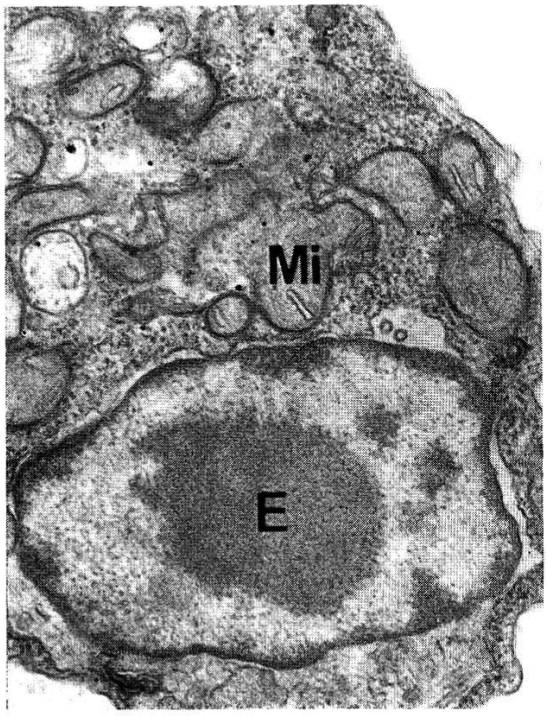
59



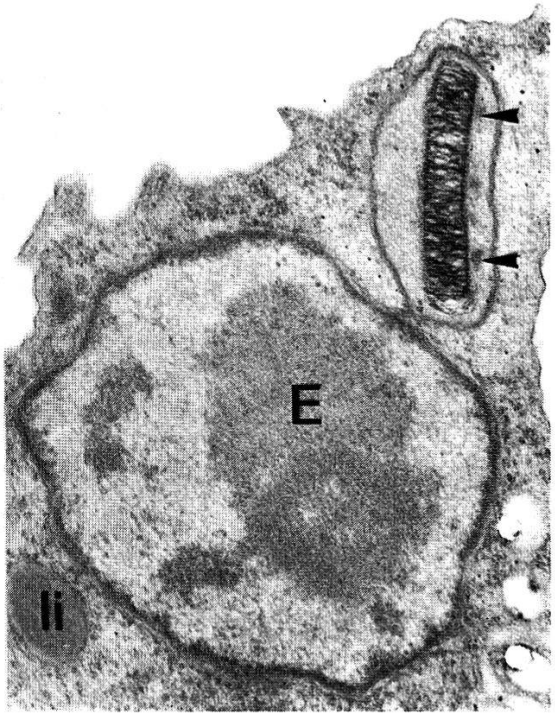
60



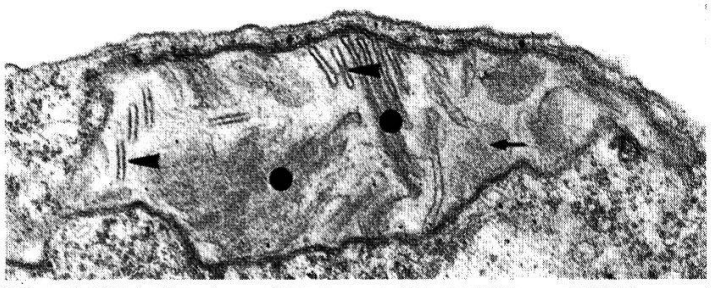
61



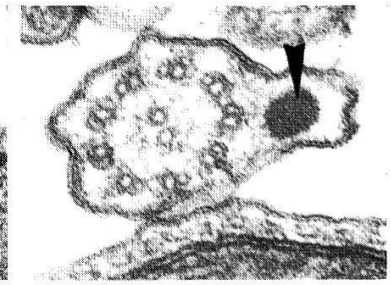
62



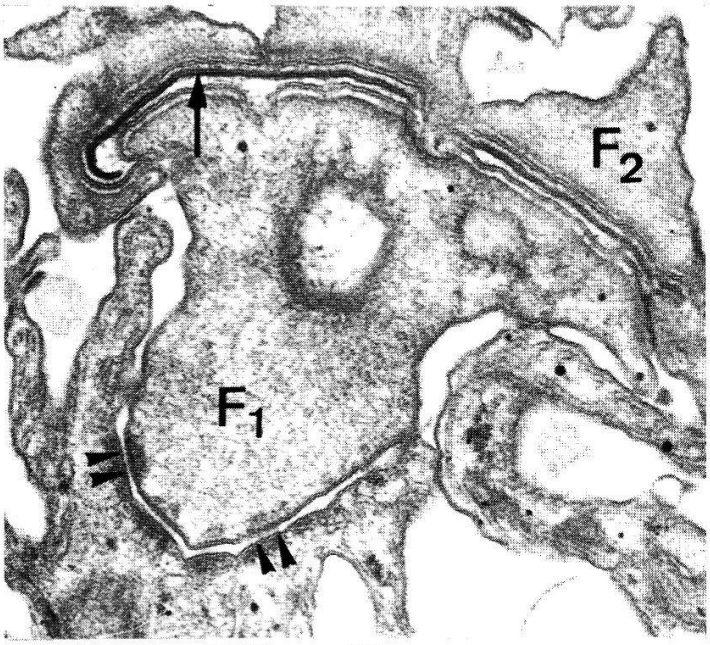
63



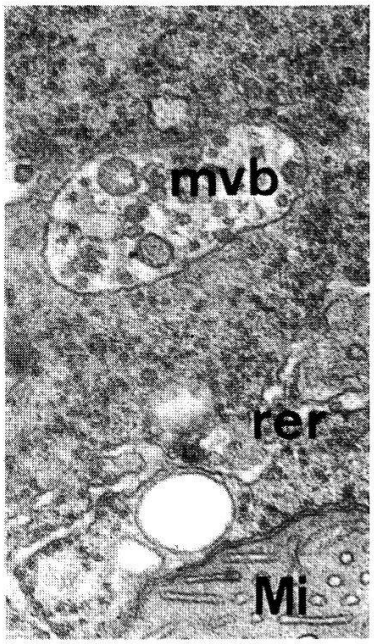
64



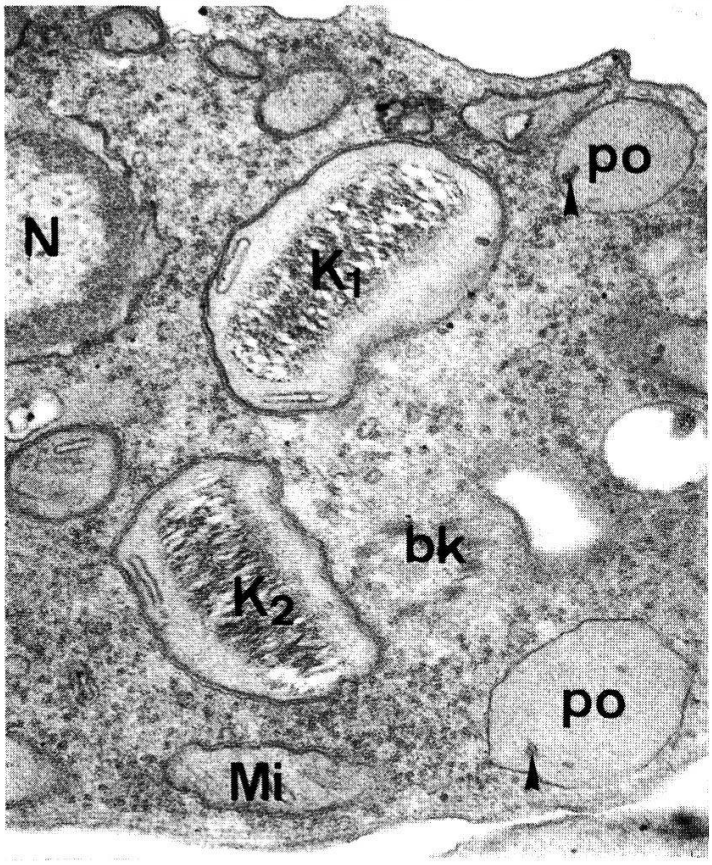
65



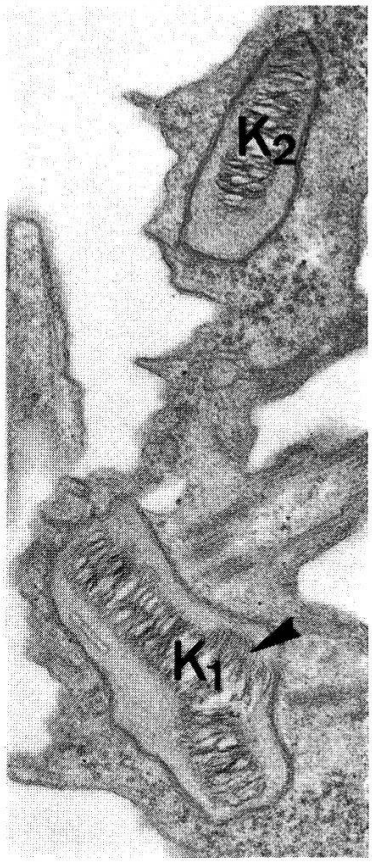
66



67



68



69

VIII. Literaturangaben

ALEXEIEFF, A. (1913). Introduction à la révision de la famille Herpetomonadidae (= Trypanosomidae Doflein 1911). – Arch. Protistenk. *29,* 313–341.

ANDERSON, W. A. & ELLIS, R. A. (1965). Ultrastructure of *Trypanosoma lewisi:* flagellum, microtubules and kinetoplast. – J. Protozool. *12,* 483–499.

ANGELOPOULOS, E. (1970). Pellicular microtubules in the family Trypanosomatidae. – J. Protozool. *17,* 39–51.

BAILEY, C. H. & BROOKS, W. M. (1971). Transmission of the flagellate *Herpetomonas muscarum,* in laboratory cultures of the eye gnat *Hippelates pusio* (Diptera: Chloropidae). – Proc. IVth Int. Colloq. Insect Path. and Soc. Invertebr. Path., Maryland, 60–65.

BAKER, J. R. (1963). Speculations on the evolution of the family Trypanosomatidae Doflein. – Exp. Parasit. *13,* 219–233.

BAKER, J. R. & BIRD, R. G. (1968). *Trypanosoma avium:* Fine structure of all developmental stages. – J. Protozool. *15,* 298–308.

BECKER, E. R. (1923 a). Observations on the morphology and life-history of *Herpetomonas muscae-domesticae* in North American muscoid flies. – J. Parasit. *9,* 199–213.

BECKER, E. R. (1923 b). Transmission experiments on the specificity of *Herpetomonas muscae-domesticae* in muscoid flies. – J. Parasit. *10,* 25–34.

BELLOSILLO, G. (1937). *Herpetomonas muscarum* Leidy in *Lucilia sericata* Meigen. – Philipp. J. Sci. *63,* 285–305.

BERLINER, E. (1909). Flagellaten-Studium. – Arch. Protistenk. *15,* 297–324.

BIANCHI, L., RONDANELLI, E. G., CAROSI, G. & GERNA, G. (1969). Endonuclear mitotic spindles in the leptomonad of *Leishmania tropica.* – J. Parasit. *55,* 1091–1093.

BRACK, C. (1968). Elektronenmikroskopische Untersuchungen zum Lebenszyklus von *Trypanosoma cruzi.* – Acta trop. *25,* 289–356.

BROOKER, B. E. (1970). Desmosomes and hemidesmosomes in the flagellate *Crithidia fasciculata.* – Z. Zellforsch. *105,* 155–167.

BROOKER, B. E. (1971 a). Flagellar adhesion of *Crithidia fasciculata* to millipore filters. – Protoplasma *72,* 19–26.

BROOKER, B. E. (1971 b). Flagellar attachment and detachment of *Crithidia fasciculata* to the gut wall of *Anopheles gambiae.* – Protoplasma *73,* 191–202.

BROWN, A. W. A. (1938). The nitrogen metabolism of an insect (*Lucilia sericata* MG.). – Biochem. J. *32,* 895–911.

BRUG, S. L. (1914). *Herpetomonas homalomyiae* n. sp. – Arch. Protistenk. *35,* 119–126.

BURTON, P. R. & DUSANIC, D. G. (1968). Fine structure and replication of the kinetoplast of *Trypanosoma lewisi.* – J. Cell Biol. *39,* 318–331.

CHATTON, E. & ALILAIRE, E. (1908). Coexistence d'un Leptomonas (Herpetomonas) et d'un Trypanosoma chez un muscide non vulnérant, *Drosophila confusa* Staeger. – C. R. Soc. Biol. *60,* 1004–1006.

CLARK, T. B. (1959). Comparative morphology of four genera of Trypanosomatidae. – J. Protozool. *6,* 227–232.

CLARK, T. B. & WALLACE, F. G. (1960). A comparative study of kinetoplast ultrastructure in the Trypanosomatidae. – J. Protozool. *7,* 115–124.

COHEN, S. S. (1970). Are/were mitochondria and chloroplasts microorganisms? – Amer. Scientist *58,* 281–289.

DELAIN, E. & RIOU, G. (1969). Ultrastructure du DNA du kinétoplaste de *Trypanosoma cruzi* cultivé *in vitro.* – C. R. Soc. Biol. *268,* 1225–1227.

DRBOHLAV, J. J. (1925). Studies on the relation of insect flagellates to Leishmaniasis. – Amer. J. Hyg. *5,* 580–621.

FANTHAM, H. B. & PORTER, A. (1915 a). Some experimental researches on induced Herpetomoniasis in birds. – Ann. trop. Med. Parasit. *9,* 543–558.

FANTHAM, H. B. & PORTER, A. (1915 b). Some insect flagellates introduced into vertebrates. – Proc. Cambridge phil. Soc. *18,* 39–50.

FANTHAM, H. B. & PORTER, A. (1915 c). Further experimental researches on insect flagellates introduced into vertebrates. – Proc. Cambridge phil. Soc. *18,* 137–148.

FANTHAM, H. B. & PORTER, A. (1916 a). On the natural occurrence of herpetomonads (leptomonads) in mice. – Parasitology *8,* 128–132.

FANTHAM, H. B. & PORTER, A. (1916 b). The significance of certain natural flagellates of insects in the evolution of diseases in vertebrates. – J. Parasit. *2,* 149–166.

FAWCETT, D. W. (1966). An atlas of fine structure. The cell, its organelles and inclusions. – Philadelphia & London: W. B. Saunders Co.

FLU, P. C. (1911). Studien über die im Darm der Stubenfliege, *Musca domestica,* vorkommenden protozoären Gebilde. – Zbl. Bakt., I. Abt. Orig. *57,* 522–535.

FRANCHINI, G. (1922). Protozoaires de muscides divers capturés sur des euphorbes. – Bull. Soc. Path. exot. *15,* 970–978.

FRANCHINI, G. & MANTOVANI, M. (1915). Infection expérimentale du rat et de la souris par *Herpetomonas muscae-domesticae.* – Bull. Soc. Path. exot. *8,* 109–111.

FUGE, H. (1968). Zum Feinbau des Periplasten und der Geißel von *Trypanosoma brucei* und *Trypanosoma gambiense.* – Z. Zellforsch. *89,* 201–211.

FUGE, H. (1969). Electron microscopic studies on the intra-flagellar structure of trypanosomes. – J. Protozool. *16,* 460–466.

GEIGY, R., STEIGER, R. & HECKER, H. (1970). Beiträge zur Pinocytose von *Trypanosoma (Trypanozoon) brucei* Plimmer & Bradford, 1899. – Acta trop. *27,* 271–277.

GLASER, R. W. (1922). *Herpetomonas muscae-domesticae,* its behavior and effect in laboratory animals. – J. Parasit. *8,* 99–108.

GRIMSTONE, A. V. (1959). Cytoplasmic membranes and the nuclear membrane in the flagellate *Trichonympha.* – J. biophys. biochem. Cytol. *6,* 369–378.

GRIMSTONE, A. V. & KLUG, A. (1966). Observations on the substructure of flagellar fibres. – J. Cell Sci. *1,* 351–362.

GUTTERIDGE, W. E. & MACADAM, R. F. (1971). An electron microscopic study of the bipolar bodies in *Crithidia oncopelti.* – J. Protozool. *18,* 637–640.

HILL, G. C., BROWN, C. A. & CLARK, M. V. (1968). Structure and function of mitochondria in *Crithidia fasciculata.* – J. Protozool. *15,* 102–109.

HOARE, C. A. (1921). Some observations and experiments on insect flagellates, with special reference to artificial infection of vertebrates. – Parasitology *13,* 67 pp.

HOARE, C. A. (1924). A note on the specific name of the herpetomonad of the house fly. – Trans. roy. Soc. trop. Med. Hyg. *17,* 403–406.

HOARE, C. A. (1967). Evolutionary trends in mammalian trypanosomes. – Advanc. Parasit. *5,* 47 pp.

HOARE, C. A. & WALLACE, F. G. (1966). Developmental stages of trypanosomatid flagellates: a new terminology. – Nature *212,* 1385–1386.

INOKI, S., OZEKI, Y. & KAMBARA, H. (1971). Ultra-structural changes in the kinetoplast of *Trypanosoma cruzi* during transition of form *in vitro.* – Biken J. *14,* 37–50.

JOYON, L. & LOM, J. (1969). Etude cytologique, systématique et pathologique d'*Ichtyobodo necator* (Henneguy) Pinto (Zooflagellé). – J. Protozool. *16,* 703–719.

KLEINSCHMIDT, A. & SCHLEICH, F. (1951). Über den Feinbau von Trypanosomen. II. Geißeluntersuchungen. – Z. Tropenmed. Parasit. *3,* 42–44.

KUSEL, J. P., MOORE, E. K. & WEBER, M. M. (1967). The ultrastructure of *Crithidia fasciculata* and morphological changes induced by growth in acriflavine. – J. Protozool. *14,* 283–296.

LAURENT, M. & STEINERT, M. (1970). Electron microscopy of kinetoplastic DNA from *Trypanosoma mega.* – Proc. Nat. Acad. Sci. *66,* 419–424.

LAVERAN, A. & FRANCHINI, G. (1913). Infections expérimentales de mammifères par des flagellés du tube digestif de *Ctenocephalus canis* et *d'Anopheles maculipennis.* – C. R. Acad. Sci. *157,* 744–747.

LAVERAN, A. & FRANCHINI, G. (1914). Infections de mammifères par des flagellés d'invertébrés. – Bull. Soc. Path. exot. *7,* 605–612.

LAVERAN, A. & FRANCHINI, G. (1920). Infections expérimentales de chiens et de cobayes à l'aide de cultures *d'Herpetomonas* d'insectes. – Bull. Soc. Path. exot. *13,* 569–576.

LÉGER, L. (1904). Sur les affinités de l'*Herpetomonas subulata* et la phylogénie des trypanosomes. – C. R. Soc. Biol. *56,* 615–617.

LINGARD, A. & JENNINGS, E. (1906). Some flagellate forms found in the intestinal tracts of Diptera and other genera. – London: Adlard and Son.

MACKINNON, D. L. (1910). Herpetomonads from the alimentary tract of certain dung-flies. – Parasitology *3,* 255–270.

MEYER, H. (1968). The fine structure of the flagellum and kinetoplast-chondriome of *Trypanosoma (Schizotrypanum) cruzi* in tissue culture. – J. Protozool. *15,* 614–621.

MEYER, H. & PORTER, K. R. (1954). A study of *Trypanosoma cruzi* with the electron microscope. – Parasitology *44,* 16–23.

MILDER, R. & DEANE, M. P. (1967). Ultrastructure of *Trypanosoma conorhini* in the crithidial phase. – J. Protozool. *14,* 65–72.

MOLYNEUX, D. H. (1969). The fine-structure of the epimastigote forms of *Trypanosoma lewisi* in the rectum of the flea, *Nosopsyllus fasciatus.* – Parasitology *59,* 55–66.

MUEHLPFORDT, H. (1963). Über die Bedeutung und Feinstruktur des Blepharoplasten bei parasitischen Flagellaten. – Z. Tropenmed. Parasit. *14,* 357–398.

MUEHLPFORDT, H. (1964). Über den Kinetoplasten der Flagellaten. – Z. Tropenmed. Parasit. *15,* 289–323.

MUNJAL, D. & NICKERSON, P. A. (1973). Have mitochondria arisen from endosymbiontic microorganisms? – J. sci. indust. Res. *33,* 70–77.

NEWTON, B. A. (1958). Fine structure of the kinetoplast in a trypanosomid flagellate. – IV. Int. Kongr. Elektronenmikr. *2,* 515–517.

NEWTON, B. A. (1968). Biochemical peculiarities of trypanosomatid flagellates. – Ann. Rev. Microbiol. *22,* 109–125.

NEWTON, B. A. & HORNE, R. W. (1957). Intracellular structures in *Strigomonas oncopelti.* I. Cytoplasmic structures containing ribonucleoprotein. – Exp. Cell Res. *13,* 563–574.

NOGUCHI, H. & TILDEN, E. B. (1926). Comparative studies of Herpetomonads and Leishmanias. – J. exp. Med. *44,* 307–337.

NOVIKOFF, A. B. (1967). Enzyme localization and ultrastructure of neurons. – In: «*The Neuron*». Ed. by H. Hydén. Amsterdam, London, New York: Elsevier Publ. Co.

NOVIKOFF, P. M., NOVIKOFF, A. B., QUINTANA, N. & HAUW, J.-J. (1971). Golgi apparatus, GERL, and lysosomes of neurons in rat dorsal root ganglia, studied by thick section and thin section cytochemistry. – J. Cell Biol. *50,* 859–886.

PATTON, W. S. (1909). The life cycle of a species of *Crithidia* parasitic in the intestinal tract of *Tabanus hilarius* and *Tabanus* spec. – Arch. Protistenk. *15,* 333–362.

PATTON, W. S. (1910). Experimental infection of the Madras bazaar fly, *Musca nebulo* Fabr., with *Herpetomonas muscae-domesticae* (Burnett). – Bull. Soc. Path. exot. *3,* 264–274.

PATTON, W. S. (1921). Studies on the flagellates of the genera *Herpetomonas, Crithidia* and *Rhynchoidomonas.* No. 7. Some miscellaneous notes on insect flagellates. – Indian J. med. Res. *9,* 230–239.

PAULIN, J. J. (1969). Ultrastructural observations on the kinetosome cycle of *Crithidia fasciculata* and its significance to other members of the order Kinetoplastida. – Trans. Amer. microsc. Soc. *88,* 400–410.

PAULIN, J. J. & MCGHEE, R. B. (1971). An ultrastructural study of the trypanosomatid, *Phytomonas elmassiani,* from the milkweed, *Asclepias syriaca.* – J. Parasit. *57,* 1279–1287.

PORTER, A. (1909). The life-cycle of *Herpetomonas jaculum* (Léger), parasitic in the alimentary tract of *Nepa cinerea.* – Parasitology *2,* 367–391.

PROWAZEK, S. (1904). Die Entwicklung von *Herpetomonas,* einem mit den Trypanosomen verwandten Flagellaten. – Arb. Gesundh.-Amte *20,* 440–452.

PROWAZEK, S. (1909). Kritische Bemerkungen zum Trypanosomenproblem. – Arch. Schiffs. Tropenh. *13,* 301–308.

RENGER, H. C. & WOLSTENHOLME, D. R. (1970). Kinetoplast DNA of the haemoflagellate *Trypanosoma lewisi.* – J. Cell Biol. *47,* 689 pp.

RENGER, H. C. & WOLSTENHOLME, D. R. (1971). Kinetoplast and other satellite DNAs of kinetoplastic and dyskinetoplastic strains of trypanosomes. – J. Cell Biol. *50,* 533–540.

RENGER, H. C. & WOLSTENHOLME, D. R. (1972). The form and structure of kinetoplast DNA of *Crithidia.* – J. Cell Biol. *54,* 346–364.

REYNOLDS, E. S. (1963). The use of lead citrate at high pH as an eletcronopaque stain in electron microscopy. – J. Cell Biol. *17,* 208–213

RHODIN, J. (1954). Correlation of ultrastructural organization and function in normal and experimentally controlled changes of proximal convoluted tubule cells of mouse kidney. – Dissertation, Karolinska Institute, Stockholm.

RIOU, G. & DELAIN, E. (1969). Electron microscopy of the circular kinetoplastic DNA from *Trypanosoma cruzi:* occurrence of catenated forms. – Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. *62,* 210–217.

RIOU, G., LACOME, A., BRACK, C., DELAIN, E. & PAUTRIZEL, R. (1971). Importance de la méthode d'extraction dans l'isolement de l'ADN de kinétoplaste de trypanosomes. – C. R. Acad. Sci. *273,* 2150–2153.

ROSENBUSCH, F. (1910). Über eine neue Encystierung bei *Crithidia muscae domesticae.* – Zbl. Bakt., I. Abt. Orig. *53,* 387–393.

ROUBAUD, E. (1908 a). Sur un nouveau flagellé, parasite de l'intestin des muscides, au Congo français. – C. R. Soc. Biol. *64,* 1106–1108.

ROUBAUD, E. (1908 b). *Leptomonas mesnili* n. sp.; nouveau flagellé à formes trypanosomes de l'intestin de muscides non piqueurs. – C. R. Soc. Biol. *65,* 39–41.

ROUBAUD, E. (1912). Expériences de transmission de flagellés divers chez les muscides africains du genre *Pycnosoma.* – C. R. Soc. Biol. *72,* 508–510.

RUDZINSKA, M. A., D'ALESANDRO, P. A. & TRAGER, W. (1964). The fine structure of *Leishmania donovani* and the role of the kinetoplast in the leishmania-leptomonad transformation. – J. Protozool. *11,* 166–191.

SANABRIA A. (1966). Ultrastructure of *Trypanosoma cruzi* in the rectum of *Rhodnius prolixus.* – Exp. Parasit. *19,* 276–299.

SANABRIA, A. (1970). Nuevos estudios acerca de la ultraestructura del *Trypanosoma cruzi* en el miocardio del raton. – Acta cient. venez. *21,* 107–118.

SIMPSON, L. (1972). The kinetoplast of haemoflagellates. – Int. Rev. Cytol. 139–207.

STEIGER, R. F. (1973). On the ultrastructure of *Trypanosoma (Trypanozoon) brucei* in the course of its life cycle and some related aspects. – Acta trop. *30,* 64–168.

STEINERT, M. (1964). Le chondriome de *Trypanosoma mega.* Observations *in vivo* et par la réaction cytochimique de la NADH-diaphorase. – J. Cell Biol. *20,* 92–97.

STRICKLAND, C. (1911). Description of a *Herpetomonas* parasitic in the alimentary tract of the common green-bottle fly, *Lucilia* spec. – Parasitology *4,* 222–236.

STRICKLAND, C. & ROY, D. N. (1925). The infection of *Lucilia caesar* with *Herpetomonas.* – Parasitology *17,* 168–169.

SWELLENGREBEL, N. H. (1911). Note on the morphology of *Herpetomonas* and *Crithidia,* with some remarks on physiological degeneration. – Parasitology *4,* 108–130.

SWINGLE, L. D. (1911). The transmission of *Trypanosoma lewisi* by rat fleas (*Ceratophyllus* sp. and *Pulex* sp.) with short description of three new herpetomonads. – J. infect. Dis. *8,* 125–146.

TAYLOR, A. E. R. & GODFREY, D. G. (1969). A new organelle of bloodstream salivarian trypanosomes. – J. Protozool. *16,* 466–470.

VICKERMAN, K. (1969 a). On the surface coat and flagellar adhesion in trypanosomes. – J. Cell Sci. *5,* 163–194.

VICKERMAN, K. (1969 b). The fine structure of *Trypanosoma congolense* in its bloodstream phase. – J. Protozool. *16,* 54–69.

VICKERMAN, K. (1971). Morphological and physiological considerations of extracellular blood protozoa. – In: «Ecology and physiology of parasites: a symposium.» Ed. by A. M. Fallis. – Toronto: University Press.

VICKERMAN, K. (1973). The mode of attachment of *Trypanosoma vivax* in the proboscis of the tsetse fly *Glossina fuscipes:* an ultrastructural study of the epimastigote stage of the trypanosome. – J. Protozool. *20,* 394–404.

VICKERMAN, K. & PRESTON, T. M. (1970). Spindle microtubules in the dividing nuclei of trypanosomes. – J. Cell Sci. *6,* 365–383

WALLACE, F. G. (1966). The trypanosomatid parasites of insects and arachnids. – Exp. Parasit. *18,* 124–193.

WALLACE, F. G. & CLARK, T. B. (1959). Flagellate parasites of the fly, *Phaenicia sericata* (Meigen). – J. Protozool. *6,* 58–61.

WALLACE, F. G. & TODD, S. R. (1964). *Leptomonas mirabilis* Roubaud 1908 in a Central American blowfly. – J. Protozool. *11,* 502–505.

WALLACE, F. G., TODD, S. R. & ROGERS, W. (1965). Flagellate parasites of water striders with a description of *Leptomonas costoris* n. sp. – J. Protozool. *12,* 390–393.

WALLACE, F. G. & HERTIG, M. (1968). Ultrastructural comparison of promastigote flagellates (Leptomonads) of wild-caught Panamian *Phlebotomus sanguinarius.* – J. Parasit. *54,* 606–612.

WENYON, C. M. (1910). Some observations on a flagellate of the genus *Cercomonas.* – Quart. J. micr. Sci. *55,* 241–259.

WENYON, C. M. (1911). Oriental sore in Bagdad, together with observations on a gregarine in *Stegomyia fasciata,* the haemogregarine of dogs and the flagellates of house flies. – Parasitology *4,* 273–344.

WENYON, C. M. (1913). Observations on *Herpetomonas muscae domesticae* and some allied flagellates. – Arch. Protistenk. *31,* 1–34.

WENYON, C. M. (1926). Protozoology, a manual. – London: Baillière, Tindall and Cox.

Summary

Two species of monogeneric insect flagellates, *Herpetomonas muscarum* (*"H. mirabilis"* belongs to the same life cycle) and *Crithidia luciliae* were found in the blowfly *Chrysomyia chloropyga* in East Africa. Infection rates have been determined.

Infective flagellated forms of *H. muscarum* and *C. luciliae* are extruded in the faeces on to the food substrate (meat) and remain there infective for at least 16 hours. Cysts could never be seen in the gut or in the faeces.

Midgutforms of *H. muscarum* as well as *C. luciliae* from the rectal ampoule turned out to be infective, whereas *"H. mirabilis"* from the pyloric region of the hindgut was not infective for clean flies.

H. muscarum and *C. luciliae* have been cultivated in a liquid medium. Feeding cultured *H. muscarum* to clean flies produces a *"H. mirabilis"* infection but never the expected *H. muscarum* infection. Hence it follows that *"H. mirabilis"* is part of the life cycle of *H. muscarum* and not a species of its own.

Infective forms of "H. mirabilis" have not been found. Possibilities for the development of a pyloric region infection are discussed.

The ultrastructure of *H. muscarum* (promastigote midgutform and culture form), *"H. mirabilis"* (cercoplasmatic and opisthomastigote form in the pyloric region) and *C. luciliae* (culture form) has been investigated.

Four different types of kinetoplasts differing in their DNA arrangement can be found in the cycle of *H. muscarum*/*"H. mirabilis"*.

"H. mirabilis" (cercoplasmatic form) and *C. luciliae* are attached with their flagella to the gut epithelium. The flagellum is transformed, and material from the epithelium taken up by pinocytosis. In the cytoplasm of the midgutform of *H. muscarum* bacteria-like organisms can be found. They are associated with organelles (ER, mitochondrium) of the host cell.

Résumé

Deux espèces de Flagellés des Insectes, *Herpetomonas muscarum* (*«H. mirabilis»* appartenant au même cycle) et *Crithidia luciliae* ont été étudiées chez la mouche *Chrysomyia chloropyga.* Les taux d'infection ont été déterminés.

Les formes infectueuses de *H. muscarum* et de *C. luciliae,* qui portent des flagelles, sont déposées avec les excréments sur la viande. Elles restent infectueuses pendant 16 heures au moins. On n'a trouvé de kystes ni dans l'intestin, ni dans les excréments.

Les formes «intestinales» de *H. muscarum* et de *C. luciliae* prélevées dans l'ampoule rectale sont infectueuses pour des mouches non infectées. Ce n'est pas le cas pour les *«H. mirabilis»* prélevés dans la région pylorique de l'intestin postérieur.

H. muscarum et *C. luciliae* ont pu être cultivés dans un milieu liquide. L'infection de mouches non infectées avec une culture de *H. muscarum* provoque une infection du type «*H. mirabilis*», et non *H. muscarum* comme on aurait pu s'y attendre. Il faut donc conclure que «*H. mirabilis*» appartient au cycle de *H. muscarum:* il ne s'agit pas d'une espèce particulière. L'auteur n'a pas trouvé de forme infectueuse de «*H. mirabilis*». Les origines possibles d'une telle infection sont discutées.

H. muscarum (forme «intestinale» promastigote et forme de culture), «*H. mirabilis*» (formes cercoplasmatique et opisthomastigote de la région pylorique) et *C. luciliae* (forme de culture) ont fait l'objet d'une étude ultrastructurelle.

Dans le cycle de *H. muscarum*/«*H. mirabilis*», on rencontre 4 types différents de kinétoplastes avec une disposition différente de l'ADN.

«*H. mirabilis*» (forme cercoplasmique) et *C. luciliae* se fixent de manière analogue à l'épithélium intestinal avec leur flagelle, qui a été modifié. Il y a une absorption par pinocytose de matériel de l'épithélium intestinal.

Dans le cytoplasme de la forme «intestinale» de *H. muscarum* se trouvent des microorganismes bactéroïdes. Elles sont associés avec des organelles (ergastoplasme, mitochondries) de la cellule-hôte.