

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
Kapitel:	VII: Diskussion
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: 24.01.2026

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

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 Mosquitoextrakt 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. conorrhini* (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 elmassianii* (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 'attachment 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 *Anopheles 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 Grundbau-
plan 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 kinetoplast-
ähnliche 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. Auf-
fällig 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 $0,78 \mu$ Länge zusam-
mengesetzt 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 schlaufen-
artigen DNS-Moleküle ('circles') variiert bei verschiedenen Trypanosomatiden ziemlich stark: $0,27 \mu$ für *T. congolense*, $0,31 \mu$ für *T. equiperdum* (RENGER & WOLSTENHOLME 1971); $0,4 \mu$ für *T. lewisi* (RENGER & WOLSTENHOLME 1970); $0,45 \mu$ für *T. cruzi* (RIOU & DELAIN 1969); $0,73 \mu$ für *C. fasciculata* (RENGER & WOLSTENHOLME 1972); $0,74 \mu$ für *T. mega* (LAURENT & STEINERT 1970); $0,78 \mu$ für *H. muscarum* (persönliche Mitteilung von G. Riou und E. Delain). Diese Unter-
schiede 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 $0,14 \mu$ dicker, scheibenförmiger Kinetoplast.

Bei der Transformation der Kulturform von *H. muscarum* zu «*H. mirabilis*» in der PR des Fliegendarms wird der Kinetoplast von einer $0,25 \mu$ 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 ($0,14 \mu$) 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. oncopheli* (NEWTON 1958), *C. fasciculata* (KUSEL et al. 1967; PAULIN 1969), *Phytomonas elmassianii* (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-

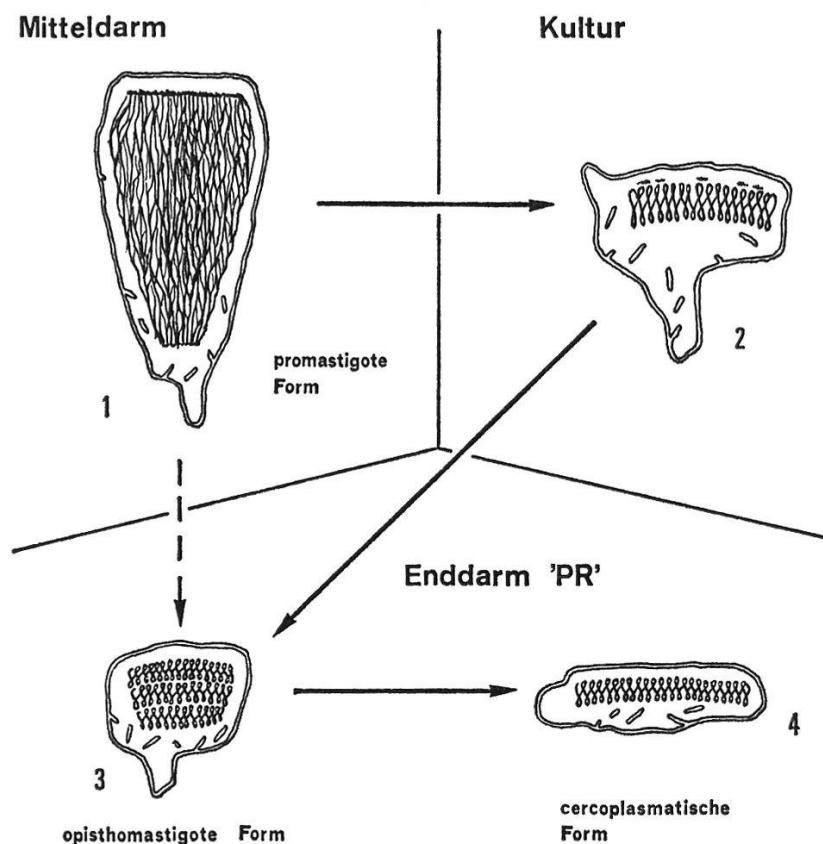


Fig. 4. Kinetoplasttransformationen im Zyklus von *H. muscarum* (inkl. «*H. mirabilis*»). 1 promastigote Form aus dem endoperitrophen Raum des Mitteldarms, 2 Kulturform, 3 opisthomastigote Form von «*H. mirabilis*», 4 cercoplasmatische Form von «*H. mirabilis*». — beobachteter oder experimentell bestätigter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

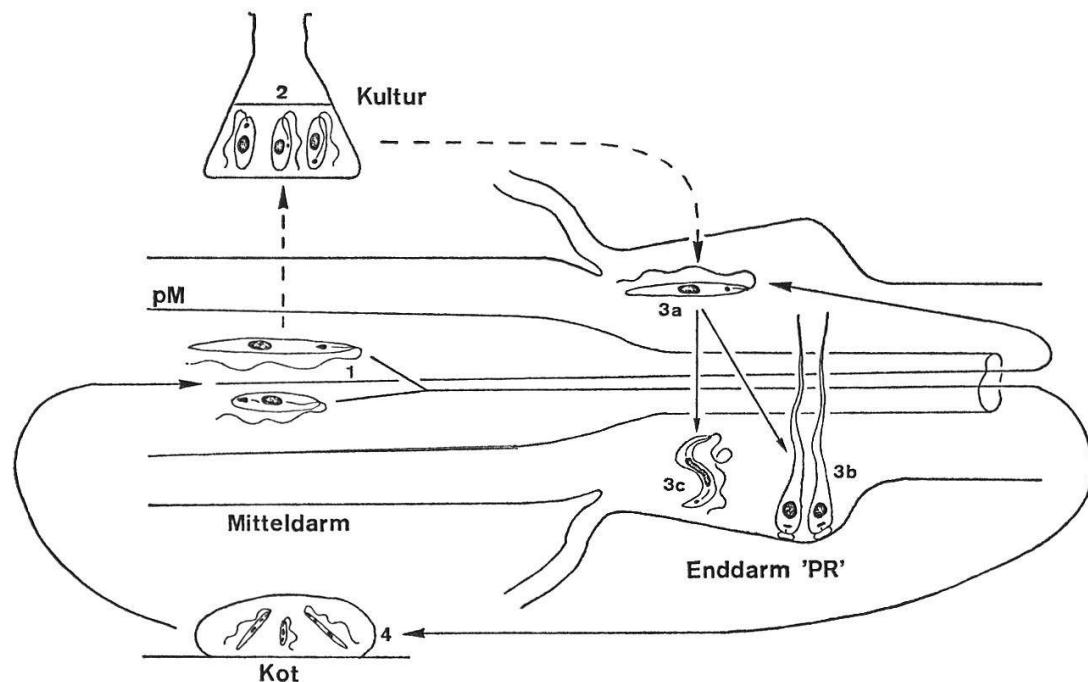


Fig. 5. Zyklus von *H. muscarum* (inkl. «*H. mirabilis*»). 1 promastigote und opisthomastigote Formen aus dem endoperitrophen Raum des Mitteldarms, 2 Kulturformen, 3 «*H. mirabilis*»: a Ausgangsform, b cercoplasmatische Form, c opisthomastigote Form, 4 ausgeschiedene Formen im Kot.

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.