

# Zoologischer Anzeiger

herausgegeben

von Prof. Eugen Korschelt in Marburg.

Zugleich

Organ der Deutschen Zoologischen Gesellschaft.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

XLIX. Band.

28. Mai 1918.

Nr. 11/13.

## Inhalt:

- |  |   |
|--|---|
| <p><b>I. Wissenschaftliche Mitteilungen.</b></p> <p>1. Doflein, Beiträge zur Kenntnis von Bau und Teilung der Protozoenkerne. (Mit 2 Figuren.) S. 289.</p> <p>2. Doflein, Teilung und Tod der Einzelligen. S. 306.</p> <p>3. Meyer, Die biologische Bedeutung der Nucleolen. S. 309.</p> | <p>4. Delachaux, Neue Süßwasserharpacticiden aus Südamerika. (Mit 9 Figuren.) S. 315.</p> <p>5. Schiche, Vorstudien zu biologischen Beobachtungen an <i>Amiurus nebulosus</i> Les. (Mit 6 Figuren.) S. 336.</p> <p>6. Enderlein, Psyllidologica IV. (Mit 9 Figuren.) S. 344.</p> <p><b>II. Personal-Nachrichten.</b> Nachruf. S. 352.</p> |
|--|---|

## I. Wissenschaftliche Mitteilungen.

### 1. Beiträge zur Kenntnis von Bau und Teilung der Protozoenkerne.

Von F. Doflein (Freiburg i. Br.).

(Mit 2 Figuren.)

Eingeg. 20. Februar 1917.

#### 1. Die Kernteilung von *Polytomella agilis* Ar.

Im vorigen Jahr teilte ich schon einige Beobachtungen über den Kernbau und die Kernteilung von *Polytomella agilis* mit<sup>1</sup>. Seither konnte ich in die Kernteilungsvorgänge dieser Phytomonadine weitere Einblicke gewinnen, welche für unsre Auffassung der Protozoenkerne bedeutungsvoll sind. Diese neuen Beobachtungen habe ich in einer ausführlichen Arbeit niedergelegt, welche in den Zoologischen Jahrbüchern erscheinen wird. Da jedoch die Kriegsverhältnisse das Erscheinen umfangreicher Arbeiten in periodischen Zeitschriften außerordentlich verzögern, sehe ich mich genötigt, die Hauptresultate meiner Untersuchung an dieser Stelle kurz darzustellen, da sie die Voraussetzung für das Verständnis der anschließenden Mitteilungen bilden.

Schon in meiner erwähnten ersten Mitteilung über *Polytomella* hatte ich einige wichtige Beobachtungen über den Kernbau dieser Art beschrieben. Trotz der relativ hohen systematischen Stellung von *Polytomella*, als einer Phytomonadine, entspricht ihr Kern-

<sup>1</sup> F. Doflein, *Polytomella agilis*. in: Zool. Anz. 47. Bd. 1916. S. 273.



bau einem Typus, welcher bei den niederen Protozoen, besonders bei Mastigophoren und Rhizopoden, weit verbreitet ist.

Der Kern von *Polytomella* ist ein kugeliges Karyosomkern, dessen Chromosomensubstanz im Ruhekern in feinen Körnern (Fig. 1a) der Kernmembran angelagert ist, während das kugelige Caryosom die Mitte des Kernbläschens einnimmt. Ich konnte beobachten, daß sich aus der Chromosomensubstanz im Außenkern Chromosomen bilden, oft ohne daß das Karyosom eine wesentliche Änderung erfahren hätte. Die Berechtigung, die im Außenkern auftretenden Gebilde als Chromosomen zu bezeichnen, fand ich in ihrem Auftreten in bestimmter Zahl. In sehr vielen Exemplaren fand ich je 5 Paare von solchen Bildungen im Außenkern (Fig. 1b u. c). Ich bin jetzt zu der Überzeugung gekommen, daß die Paare durch eine vorzeitige Teilung aus 5 Chromosomen entstanden sind. Sie werden bei der Anaphase in zwei Gruppen von je 5 Tochterchromosomen zerlegt, so daß also jeder Tochterkern 5 Chromosomen erhält. Nur durch die Prüfung sehr zahlreicher Präparate kam ich zur klaren Erkenntnis dieses Verhaltens, da der Vorgang manche zeitlichen Verschiebungen zeigt. Es kann offenbar die Spaltung der Chromosomen zu den verschiedensten Zeiten der Prophase, Metaphase bis Anaphase erfolgen.

Ich hebe noch einmal nachdrücklich hervor, daß die Chromosomen bei *Polytomella* sicher ohne wesentliche Beteiligung der Karyosoms-substanz aufgebaut werden. Das scheint eine gemeinsame Eigentümlichkeit der Karyosomkerne vieler Protozoen zu sein. In vielen Untersuchungen über Protozoen wird allerdings Entstehung der Chromosomen aus der Karyosoms-substanz beschrieben. Prüfen wir die betreffenden Arbeiten genauer, so müssen wir feststellen, daß ein Beweis für Entstehung von Protozoenchromosomen aus dem Karyosom niemals in exakter Weise geführt worden ist. Vielfach ist nur von der angeblichen Chromatinsubstanz des Karyosoms die Rede, auf welche das Chromatin des sich teilenden Kernes zurückgeführt wird. In allen diesen Arbeiten ist der Chromatinbegriff kritiklos angewandt; die Abbildungen deuten auf wenig vollkommene und klare Präparate hin und beweisen die Herkunft des Chromatins aus dem Karyosom nicht. So können wir diese Angaben außer acht lassen; Abstammung von Chromatin der Teilungsspindel bei Protozoen aus dem Karyosom müßte erst bewiesen werden.

Dagegen kennen wir jetzt eine Anzahl sorgfältig beschriebener Formen, bei denen die Chromosomen oder die nicht in solche verteilte, ihnen entsprechende Substanz dem Außenkern entstammen und keinerlei nähere Beziehungen zum Karyosom haben. Das ist

für *Vahlkampfia* (durch v. Wasielewski u. Kühn), für *Trypanosoma* (durch Kühn u. v. Schuckmann), für *Pyxidicula* (durch Doflein), für *Euglena* (durch Tschenzoff u. frühere Autoren) bewiesen. Außerdem habe ich bei einer Reihe von andern Protozoen aus verschiedenen Gruppen entsprechende Beobachtungen gemacht, die noch nicht

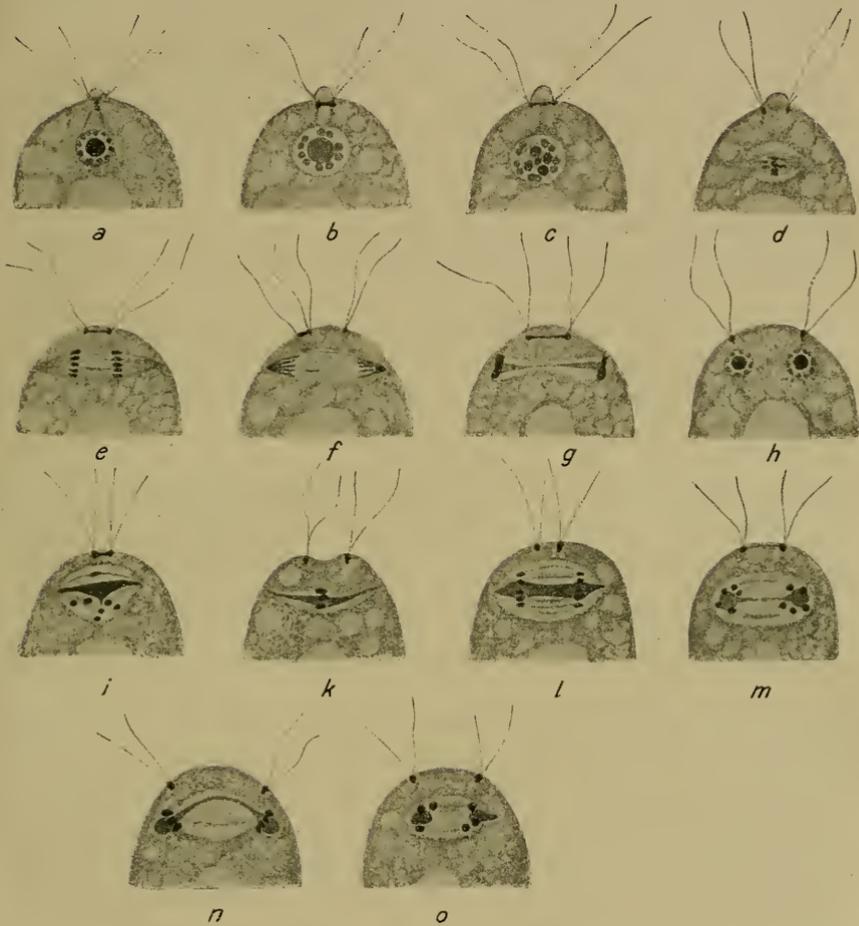


Fig. 1. Kernteilung bei *Polytomella agilis*.

a-h gewöhnliche Teilungsbilder, i-o ausnahmsweise auftretende Bilder.

veröffentlicht sind. Ihnen reiht sich *Polytomella* an. Bei all diesen Formen bleibt das Karyosom während des Teilungsvorganges als einheitliches Gebilde erhalten. Nur *Polytomella* macht eine sogleich zu erörternde Ausnahme im Verhalten des Karyosoms.

Indem das Karyosom bei diesen Formen sich in die Länge streckt, unter Umständen Hantelform annimmt, erweist es sich als

die Bewegungssubstanz im Teilungskern. Ja in vielen Fällen haben wir den Eindruck einer Einwirkung des Karyosoms auf die Kernteilung. Der Karyosomstab oder die Karyosomhantel scheint aus einer zähflüssigen Substanz zu bestehen, die wohl unter Quellungserscheinungen sich in die Länge streckt. Dabei übt sie eine stemmende Wirkung aus, welche wohl auf den Ablauf des Kernteilungsvorganges eine Einwirkung haben muß.

Das Karyosom wäre nach diesen Beobachtungen der Teilungsapparat dieses Typus von Kernen der Protozoen. Es ist wohl nicht mehr nötig hervorzuheben, daß in allen hinreichend genau untersuchten Fällen ein sogenanntes Centriol als wesentlicher Bestandteil des Karyosoms nicht beobachtet wurde. Jedenfalls wurden bei all den genannten Formen Centriole in dem Stadium vermißt, in denen sie nach den Annahmen mancher Autoren eine aktive Rolle spielen müßten.

Meine neuen Beobachtungen an *Polytomella* sind nun geeignet, die Vorgänge am Karyosom und dessen Bedeutung als Teilungsorgan vertiefter aufzufassen und einen andern Teilungstypus, der bei Protozoenkernen sehr häufig vorkommt, zu erklären.

Bei den gewöhnlichen Teilungsbildern, wie sie in Präparaten vorkommen, welche mit wässrigem Eisenhämatoxylin gefärbt sind, scheint das Karyosom von *Polytomella* in der Prophase in Trümmer zu zerfallen. An Stelle des einheitlichen Karyosoms erkennt man eine Gruppe stark färbbarer Klumpen von unregelmäßiger Gestalt und Größe (Fig. 1c).

Diese Gebilde sind es, welche der erste Untersucher der Art Aragao, für aus dem Karyosom entstandene Chromosomen eines zweiten Typus hielt. Meine zahlreichen, verschieden differenzierten Präparate der verschiedenen Stadien bewiesen, daß sie mit solchen nichts zu tun haben.

Während jene von mir als Chromosomen angesprochenen 2+5 Elemente (Fig. 1b u. c) sich durch alle Stadien der Teilung bei allen Färbungen nachweisen lassen, verhalten sich die Karyosomtrümmer verschieden. Sie sind bald heller, bald dunkler gefärbt; bald sind sie deutlich isoliert, bald zu zweien oder mehreren verklebt, manchmal auch sämtlich in eine hellere Grundsubstanz eingebettet. Im Verlauf der Spindelbildung verschwinden sie alle vollkommen.

Bei den früher besprochenen Protozoenformen wie *Vahlkampfia*, *Pyxidicula*, *Euglena* nahmen wir an, daß das Karyosom durch einen Quellungs Vorgang in die Stab- oder Hantelform überginge. Wir gingen dabei von der Tatsache aus, daß das Karyosom, wie die übrigen Bestandteile des Kernes, aus kolloidalen Substanzen besteht.

Solche sind quellbar. Sie ändern mit ihrer Dichte ihren Flüssigkeitszustand. Bei allen Formen, welche ich untersuchte, war die erste Andeutung von Teilungsvorbereitungen durch Vergrößerung des Karyosomes gegeben (vgl. Fig. 1 a, c, b). Ich nehme an, daß dies schon ein Quellungsvorgang ist, verursacht durch Flüssigkeitsaufnahme aus dem Kernraum, vielleicht auch gleichzeitig aus dem umgebenden Protoplasma. Da jeder der beobachteten Kerne sich auch in seinem Gesamtumfang vor der Teilung vergrößert, ist eine Flüssigkeitsaufnahme aus dem Protoplasma wohl stets anzunehmen (Fig. 1 a, b u. c).

Dichtigkeitsänderungen im Protoplasma und in den Kernsubstanzen sind es nun, welche wir mit unsern üblichen Färbungsmethoden am besten erforschen können. Über die chemische Beschaffenheit dieser kolloidalen Substanzen bringt uns der Ausfall der Färbungen mit den meist gebräuchlichen Farbstoffen keine Sicherheit. Dagegen können wir durch sorgfältige Anwendung der Färbungsmethoden und die kritische Beurteilung der Präparate manche Schlüsse über die Dichtigkeit der gefärbten Substanzen ziehen.

Je dichter die Kernsubstanzen sind, desto fester haften in ihnen die Farbstoffe, je weniger dicht sie sind, desto heller färben sie sich. Es ist nun sehr zu beachten, daß sich während der verschiedenen Teilungsstadien des Kernes die gleichen Gebilde in ihm verschieden stark färben können. Daraus können wir schließen, daß diese Gebilde, z. B. Chromosomen, Karyosom, Spindelbestandteile während der verschiedenen Kernphasen Veränderungen in der Dichtigkeit erfahren. Diese Erfahrungen macht man bei Anwendung der verschiedensten Farbstoffe. Am klarsten sind aber die Resultate bei Anwendung der Eisenhämatoxylinfärbung, welche sogenannte »fraktionierte Differenzierung« zuläßt, wie sie mit so gutem Erfolg schon Boveri und McFarland bei Metazoenzellen angewandt hatten. Das gilt sowohl von den alkoholischen als auch von den wässerigen Lösungen von Eisenalaun und Hämatoxylin. Durch kombinierte, sehr sorgsame Anwendung der beiden Methoden kann man sehr weit in der Analyse der Kernbestandteile selbst bei sehr kleinen Objekten eindringen.

So gelang es mir, bei *Polytomella* nachzuweisen, daß einzelne der Karyosombrocken sich selbständig in die Länge strecken können, indem sie offenbar allmählich an Dichte verlieren. Dann kommen eigenartig gestreifte Spindeln zustande, in deren Grundsubstanz sich scharfe Längsstreifen bemerkbar machen, welche deutlich auf sich umbildende Karyosombrocken zurückzuführen sind (Fig. 1 d u. i).

Diese Brocken können im Verlauf der Spindelbildung vollkommen verschwinden, wie das mit den unregelmäßig geformten Karyosom-

trümmern stets der Fall ist. So kommt in den meisten Fällen gegen Ende der Teilung eine gleichmäßig dichte, also gleichmäßig gefärbte Spindel zustande, in der von dunkeln Massen nur mehr die Chromosomen erkennbar sind (Fig. 1e u. f).

Aus diesen Beobachtungen schließe ich, daß, während bei Formen wie *Vahlkampfia*, *Pyxidicula* und *Euglena* die ganze Masse des Karyosoms weniger dicht und damit flüssiger wird, bei *Polytomella* das Karyosom zunächst in Stücke zerfällt, die allmählich sich verflüssigen.

Die verflüssigte Masse des Karyosoms, wohl vermischt mit Kernsaft, bildet die Spindel, welche bei dieser Form die typische rhombische Gestalt hat und an beiden Enden scharf zugespitzt ist. In den meisten Präparaten erkennt man in den letzten Stadien der Spindelbildung eine allmähliche Verdichtung der Spindelsubstanz an den Polen (Fig. 1e). Diese färben sich immer dunkler, während die Mitte der Spindel immer heller wird. Man hat also den Eindruck, daß Spindelsubstanz von der Spindelmitte abströmt, an den Polen sich zusammendrängt und verdichtet. Indem aus diesen polaren Verdichtungen die Karyosome der Tochterkerne sich bilden, kehrt die Spindelsubstanz wieder in den verdichteten Ruhezustand zurück (Fig. 1g u. h).

Was die Polarisation der Spindel bedingt, geht aus den Beobachtungen nicht mit Klarheit hervor. Centriole konnte ich ja nicht nachweisen, denen man sonst immer die Verursachung der Polarisation von Kernteilungsspindeln zuschreibt.

Bemerkenswert war, daß die in die Spindel sich einfügenden Karyosomstücke sich, während sie weniger dicht wurden, in die Länge streckten und dabei in die Längsachse der Spindel einstellten. Man könnte also auf die Vermutung kommen, daß die einzelnen Teile des Karyosoms die Tendenz hätten, sich bei der Quellung in der gleichen Weise in die Länge zu strecken, wie das bei *Vahlkampfia*, *Pyxidicula* und *Euglena* die gesamte Substanz des Karyosoms als Einheit tut. Diese Annahme wird gestützt durch eine Beobachtung, welche ich bei *Euglena sanguinea* gemacht habe, und welche wohl auch bei andern *Euglena*-Arten schon erwähnt worden ist. Bei jener Form sah ich oft das Karyosom in eine Anzahl Stücke zerfallen, die sich beim Teilungsvorgang in die Länge streckten, so daß schließlich statt der einheitlichen Karyosomhantel ein Bündel von Stäben die Mitte der Teilungsfigur durchzog.

Ich wurde zu einer solchen Deutung des Karyosomzerfalls und der allmählichen Aufweichung der Trümmer und ihres Übergangs in die Masse der Spindelsubstanz nun besonders durch eine Serie

von Präparaten bestimmt, die in eigenartiger Weise von den bisher beschriebenen Teilungsfiguren abweichen.

Färbte ich statt mit wässerigen mit alkoholischen Lösungen von Eisenalaun und Hämatoxylin, so bekam ich Präparate von einer im allgemeinen zarteren Färbung als mit den wässerigen Lösungen. Die Chromosomen und sonstigen Einzelheiten waren bei beiden Färbungen gleich klar und deutlich. Nur bei der Karyosomssubstanz zeigte sich ein Unterschied. Sie färbte sich auffallend gleichmäßig und besonders in den späteren Stadien sehr stark bei der Anwendung der alkoholischen Lösungen.

In den Stadien der Prophase traten auch in diesen Präparaten deutlich die Karyosomtrümmer hervor. In späteren Stadien waren sie aber vollkommen verschwunden. Statt dessen trat in der Mitte der Spindel ein einheitlicher Strang hervor, welcher in seinem Verhalten vollkommen an das Karyosom von *Vahlkampfia* und *Pycidicula* erinnerte. Hier war offenbar die Substanz des Karyosoms von einer einheitlichen Dickflüssigkeit, welche den Verhältnissen bei den genannten andern Protozoen entsprach (Fig. 1i bis o).

So können wir denn aus den beschriebenen Beobachtungen einige Schlüsse über den Bau und die Beschaffenheit des Karyosoms in Protozoenkernen ziehen. Im Ruhezustand des Kernes stellt er eine dichte, relativ feste Bildung dar, welche während der Teilung weniger dicht wird und sich in die Länge streckt. Durch diese Längsstreckung wird eine Stemmwirkung auf den Kern ausgeübt; falls ein solcher Karyosomstab, der dann später in eine Karyosomhantel übergeht, gebildet wird, bleibt die Substanz dieses Gebildes relativ zähflüssig.

Bei *Polytomella* sahen wir die Verflüssigung bzw. Dichtigkeitsverminderung der Karyosomssubstanz schrittweise vor sich gehen. Die Veränderung kann verschieden schnell verlaufen. Bleibt die Substanz des Karyosoms relativ dicht, also zähflüssig, so bildet sie eine Teilungsfigur, welche dem obigen Typus entspricht, einen Karyosomstab, der in eine Karyosomhantel sich im weiteren Verlauf der Teilung umwandelt (Fig. 1k bis n).

Verflüssigt sich die Karyosomssubstanz jedoch sehr rasch, so bildet sich frühzeitig eine typische Spindelfigur, welche viel weniger dicht gebaut ist, als der Karyosomstab und die Karyosomhantel (Fig. 1d bis f). In diesem Fall ist mehr Flüssigkeit aus der Umgebung aufgenommen; die Spindel kann aus relativ sehr zarter Substanz bestehen. Doch schwankt speziell bei *Polytomella* ihre Dichtigkeit, da die Karyosomtrümmer zu verschiedenen Zeiten sich lösen können. Indem nachträglich sich lösende Karyosombrocken sich in die Länge strecken, entsteht eine mehr oder minder stark längsge-

streifte Spindel. Die Längsstreifung entspricht einem Abwechseln zwischen dichteren und weniger dichten Regionen der Spindel (Fig. 1 e).

Unter Umständen ist die Spindel bei *Polytomella* sehr klar und durchsichtig. Stets verdichtet sich aber im Verlauf der Teilung die Substanz an den Polen; man hat das Bild einer dort zusammenströmenden Substanz. Am Mittelteil der Spindel treten dann zuletzt die bekannten charakteristischen Durchreibungsbilder auf, die je nach dem Verlauf des Teilungsvorgangs verschieden aussehen (Fig. 1 g, 1 m).

So haben wir denn bei *Polytomella* alle Übergangsstadien von einer Teilungsfigur, in welcher das Karyosom sich einheitlich streckt und eine dichte Masse bleibt, durch spindelähnliche Gebilde mit den verschieden gestalteten, oft sich in die Länge streckenden Karyosomstücken, bis zu klaren, feingestreiften, an den Polen scharf zugespitzten Spindeln. Auch in den letzteren ist die Karyosomsubstanz das wesentliche Aufbaumaterial, wenn es auch eine sehr starke Änderung seines Dichtigkeitsgrades erfahren hat.

So sind denn die Beobachtungen an den variablen Spindelbildern von *Polytomella* ein Hilfsmittel geworden, um die Teilungsbilder bei andern Protozoen zu deuten, bei denen das Karyosom sehr rasch verschwindet und sich ohne Zwischenstadien in eine rhombische Spindel mit zugespitzten Polen verwandelt. Es ist nochmals hervorzuheben, daß die Variabilität der Spindelformen bei *Polytomella* auf einen gesetzmäßigen Vorgang zurückzuführen ist, auf die Verflüssigung der Karyosomsubstanz, deren zeitliche Verschiebung allein es ist, welche die scheinbare Variabilität bedingt, die in den verschiedenartigen Bildern der Präparate uns entgegentritt.

Möglicherweise spielt auch bei dem Deutlichwerden der verschiedenen Strukturen des Kernes die verschiedene Konservierungs- und Färbungstechnik eine Rolle. Es können bei verschiedenen Konservierungsmitteln die Bestandteile des Kernes einen verschiedenen Grad von Dichtigkeit erlangen und dementsprechend sich verschieden stark färben. Auch die verschiedenen Farbstoffe können verschieden stark in den einzelnen Regionen des Kernes festgehalten werden, und auch bei der Differenzierung verschieden fest haften. In Protozoenarbeiten werden nicht selten bei der gleichen Art verschiedene Typen von Kernteilung beschrieben. So beschreibt z. B. Mulsow, daß bei der Gregarine *Monocystis* je nach der Konservierung bald Kernteilungsstadien mit, bald solche ohne Polplatten auftreten. Auch die verschiedenen Kernteilungsformen, welche bei *Chlamydomorphys* beschrieben wurden, sind wohl auf solche Ursachen zurückzuführen. So kann kritische Anwendung der erörterten Gesetzmäßigkeiten manche schwierige Frage der Cytologie klären helfen.

## 2. Die Zell- und Kernteilung bei *Ochromonas granularis* n. sp.

Um die Vorgänge bei der Teilung dieser Art genau darstellen zu können, mußte ich meine Erfahrungen am Kerne von *Polytomella* erst kurz zusammenfassen. Wir werden sehen, daß diese eine notwendige Voraussetzung für meine Deutung des Kernteilungsvorganges von *Ochromonas* sind.

*Ochromonas* ist eine Gattung der Chrysomonadinen, jener einfach gebauten Mastigophoren mit gelben Chromatophoren, die wir zu den ursprünglichsten Protozoen rechnen. In dieser Gruppe gehört sie wiederum zu den primitiven Formen. Die meisten Arten sind amöboid beweglich und benutzen diese Fähigkeit fast ebenso häufig als die beiden ungleich langen Geißeln, welche am Vorderende des im beweglichen Zustand meist ovalen Körpers sitzen.

Die meisten *Ochromonas*-Arten sind ungenügend charakterisiert. Daher war ich auch genötigt, diese von mir genauer studierte Form mit einem neuen Namen zu belegen (*Ochromonas granularis* n. sp.).

Bisher sind alle Chrysomonadinen noch sehr ungenügend erforscht. Cytologisch genau ist erst eine, noch dazu etwas abseits stehende Form *Rhizochrysis*, genauer untersucht worden. Ich habe über sie einiges im Zool. Anz. 1915 veröffentlicht. Eine eingehende Darstellung erscheint demnächst in den Zoologischen Jahrbüchern.

*Ochromonas granularis* ist eine sehr kleine Form; bei sorgfältiger Präparation liefert sie aber außerordentlich klare Bilder. Ich konnte die Art nach allen Richtungen genau kennen lernen, beobachtete ihre Fortpflanzung im Leben, konnte vielerlei Erfahrungen über ihre Anpassungsfähigkeit an verschiedene Ernährungsweisen, die Cystenbildung usw. sammeln. Alle diese Beobachtungen sollen später in einer zusammenfassenden Arbeit dargestellt werden. An dieser Stelle will ich nur die wichtigsten cytologischen Befunde schildern.

Der Kern von *Ochromonas granularis*, am Vorderende des Körpers gelegen, ist bläschenförmig, kugelig (Fig. 2a). Er ist ein typischer Karyosomkern, wie er offenbar allen niedersten Protozoen gemeinsam ist. Die Mitte des Kernes nimmt ein kugeliges, dichtes, homogenes Karyosom ein. Der Außenkern ist von Kernsaft erfüllt, durch den man achromatische Radien von der Membran zum Karyosom ziehen sieht. Die Kernmembran ist dünn, aber deutlich (Fig. 2a). An der Kernmembran liegt eine Anzahl stark färbbarer Körner. Diese enthalten, wie aus den Teilungsstadien des Kernes hervorgeht, das Chromatin. Ich nehme an, daß das Chromatin im ruhenden Kern von *Ochromonas granularis* stets in dieser Körnerform enthalten ist. Bei andern Protozoen mit Karyosomkernen sieht man an Stelle dieser

Körner einen gleichmäßigen Belag von färbbarer Substanz der Kernmembran innerlich anliegen. Bei solchen Formen bilden sich während der Prophase der Kernteilung aus dieser gleichmäßigen Masse Chromatinkörner. Bei einigen Arten konnte ich beobachten, daß bei rasch aufeinander folgenden Teilungen die Chromatinkörner in

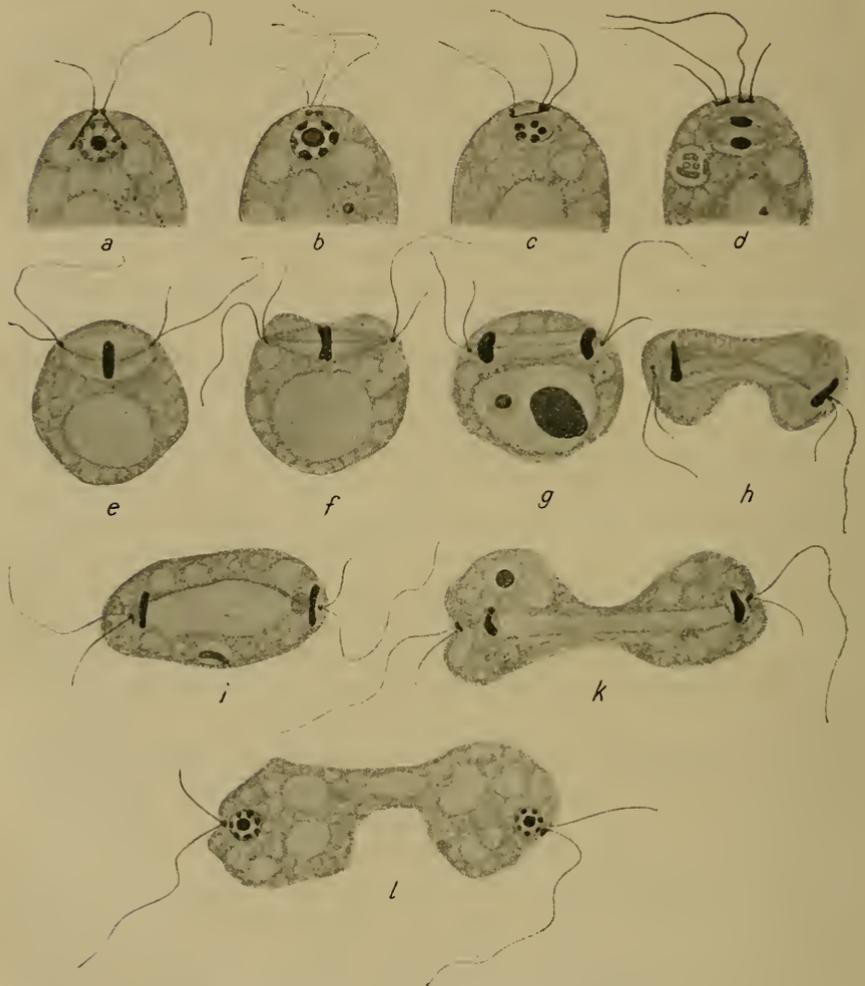


Fig. 2. Kernteilung bei *Ochromonas granularis*.

der Telophase nicht in die gleichmäßige Chromatinmasse zurückverwandelt wurden, sondern als solche in die neue Prophase eingingen.

Da meine *Ochromonas*-Kulturen meist in lebhafter Vermehrung sich befanden, wäre es nicht ausgeschlossen, daß sämtliche beobach-

tete Individuen in der Prophase standen. Das scheint mir aber nicht wahrscheinlich, da ich auch in Kulturen mit ganz wenig Teilungen bei allen Individuen die randständigen Körner fand.

In der Prophase treten weniger und größere Randkörner auf; es ist anzunehmen, daß sie durch Verschmelzung der kleineren Chromatinkörner des Ruhezustands entstanden ist. Schließlich sind es ihrer nur mehr 4—6.

Unterdessen ist das Karyosom größer geworden und färbt sich heller (Fig. 2 b). Damit hat sich der kernsafterfüllte Raum des Außenkernes verkleinert. Es ist also wohl auch hier eine Quellung des Karyosoms unter Aufnahme von Kernsaft und Abnahme der Dichtigkeit erfolgt. Was nun weiter mit dem Karyosom geschieht, ist nicht mit aller Sicherheit zu verfolgen. Manchmal wird es sehr groß und zeigt einige Vacuolen im Innern, manchmal füllt es als nur ganz zart färbbare Masse fast den ganzen Innenraum des Kernes aus (Fig. 2 c).

Ich nehme an, daß es in ähnlicher Weise verflüssigt wird wie das Karyosom in dem einen Teilungstypus bei *Polytomella*. Auch hier verschwindet es in den Präparaten zwischen den noch deutlich hervortretenden Chromatinbrocken.

Dann muß seine Substanz sich bipolar anordnen. Denn in den nächsten Stadien sehen wir an Stelle des Karyosoms eine an beiden Polen abgestumpfte Spindel sich durch den Kernraum erstrecken (Fig. 2 d). Während dieser Veränderungen hat der Kern einen ovalen Umriß angenommen. Es liegt nahe, zu vermuten, daß die Kernmembran durch die sich ausdehnende Karyosoms substanz in die Länge gestreckt wird.

In den folgenden Stadien kommt es zur Bildung einer an beiden Polen scharf zugespitzten Spindel von rhombischem Umriß (Doppelkegel). Sie besteht aus sehr gleichmäßiger, ziemlich hell gefärbter Substanz. Die Spindel geht allmählich von der Rautenform in eine langgestreckte Form über. Sie ist manchmal fein längsgestreift, durch ihre Mitte sieht man in einzelnen Fällen einen feinen Längsstrang ziehen (Fig. 2 e u. f).

Während sie sich nun mehr und mehr in die Länge streckt, entsteht zwischen zwei spitzen Polkegeln ein cylindrisches Mittelstück. Dieses verlängert sich mehr und mehr, während die Polkegel kleiner werden. Der Spindelcylinder ist anfangs sehr homogen und färbt sich mittelstark. Wir können daraus auf eine gleichmäßige und mittlere Dichte seiner Substanz schließen. Er scheint dichter, zähflüssiger zu sein, als die ihm vorausgehenden Doppelkegelstadien (Fig. 2 g).

Streckt sich der Spindelcylinder weiter in die Länge, so wird die Substanz in seinem Innern wieder weniger färbbar, während der Cylindermantel seiner Oberfläche sich ziemlich stark färbt. Durch die Achse des Spindelcylinders sieht man in manchen Präparaten einen feinen Längsfaden verlaufen (Fig. 2g). Die Bilder erinnern außerordentlich an die entsprechenden Stadien, welche ich bei *Pyxidicula* und *Rhixochrysis* beschrieben habe.

Es ist sehr wohl möglich, daß es sich auch bei *Ochromonas* um einen Membrancyylinder handelt, wie ich ihn bei *Pyxidicula* aufgefunden habe. In diesen Stadien ist nämlich die Kernvacuole verschwunden, welche in früheren Stadien noch sehr deutlich war (Fig. 2e). In den Anfangsstadien der Spindelbildung fand ich stets die noch kurze stumpfe Spindel quer in der oval gewordenen Kernvacuole ausgestreckt, deren Wand noch von der sehr verdünnten Kernmembran gebildet wurde (Fig. 2d).

Auch ein Centralstrang war hier, wie bei *Pyxidicula* in manchen Präparaten zu sehen. Wir haben ihn schon oben in den Doppelkapselstadien angetroffen. Es handelt sich wohl wie bei *Pyxidicula* um eine centrale Verdichtung der Karyosoms substanz (Fig. 2 e bis g).

Während der Spindelcylinder sich weiter streckt, wird seine Substanz immer undichter und damit schwächer färbbar. Er liegt oft fast ungefärbt im granulierten Zellplasma. Der Centralstrang ist dann oft verschwunden, der Membrancyylinder auch meist schwach gefärbt (Fig. 2k).

Wenn in der Telophase die Tochterkerne beginnen sich zu rekonstruieren, dann können sehr verschiedenartige Bilder auftreten. Entweder ist der ganze Spindelrest zu einem dünnen Strang geworden, der allmählich in der Mitte durchreißt (Fig. 2h). Enthält er noch mehr Substanz und ist er noch einheitlich geblieben, so kommt es vor, daß er spiralig verbiegt. Ein solches Bild dient sehr als Beleg für die stemmende Wirkung des aus der Spindel entstandenen Karyosomstabes.

Sehr häufig sind schließlich andre Bilder, bei denen offenbar nach der Abwanderung der Hauptmasse der Spindelsubstanz zu den Polen in der Mitte zwischen den sich bildenden Tochterkernen eine Flüssigkeitsvacuole im Plasma sich bildet. Diese Vacuole wird an der Abkuglung oft durch fibrillenähnlich aussehende Reste des Membrancyinders oder der Spindelsubstanz verhindert; sie liegt oft noch lange zwischen den Tochterkernen und wird bei der Plasmateilung auch geteilt (Fig. 2 h u. i).

In den Endstadien der Kernteilung sieht man an jedem Ende der Teilungsfigur neben den chromatischen Bildungen die Spindel-

substanz sich wieder zu je einem kugeligen Gebilde, den Karyosomen der Tochterkerne, ansammeln (Fig. 2 k u. l).

Auch bei dieser Form können wir also das Karyosom als den Teilungsapparat des Kernes ansehen, wobei wir sehr eigenartige Umbildungen seiner Substanz kennen lernten.

Wichtige Ergebnisse brachte aber vor allem die Untersuchung der chromatischen Bestandteile des Kernes von *Ochromonas*. In den meisten Untersuchungen über Protozoenkerne vermißt man eine kritische Auffassung des Chromatinbegriffs. Im allgemeinen wird als Chromatin bezeichnet, was sich mit den üblichen Farbstoffen dunkel färbt. Wir haben aber schon oben bei der Besprechung der Kernteilung von *Polytomella* erörtert, daß der Grad der Färbung der Kernsubstanzen von ihrer Dichte abhängt, welche an der gleichen morphologischen Einheit im Verlauf der Teilungsvorgänge innerhalb weiter Grenzen schwanken kann. Als Chromatin bezeichnete man ursprünglich bei den Kernen von Metazoen die Chromosomensubstanz. Nur die Substanz, deren morphologischen Übergang in die Chromosomen oder deren Entstehung aus den Chromosomen wir beobachten können, dürfen wir als die Chromosomensubstanz und damit als Chromatin bezeichnen.

Wie ich schon oben erwähnte, gehen bei *Ochromonas* die Chromosomen aus den Randkörnern des ruhenden Kernes hervor. Somit hatte ich die Berechtigung, die Substanz der Randkörner oben als Chromatin zu bezeichnen.

Bei *Ochromonas* konnte ich allerdings bisher nicht mit aller Sicherheit nachweisen, daß die Chromosomen ausschließlich aus der Substanz der Randkörner aufgebaut werden. Es ist dies zum Teil dadurch verhindert, daß alle Strukturen außerordentlich klein sind. Es ist immerhin möglich, daß die Kerngerüstsubstanz auch hier, wie das wohl auch bei andern Kerntypen der Fall ist, am Aufbau der Chromosomen teilnimmt.

Die Beteiligung der Karyosoms substanz am Aufbau der Chromosomen kann ich bei *Ochromonas* nicht so sicher ausschließen, wie bei andern Protozoenformen. Bei *Ochromonas* ist nämlich das Karyosom oft ganz oder fast ganz verschwunden, ehe die Chromosomen in ihrer definitiven Zahl und Größe ausgebildet sind.

Bei der Kleinheit der Form ist es sehr schwer, die Chromosomenverhältnisse vollkommen klarzustellen. Immerhin sind die den Chromosomen andrer Kerntypen entsprechenden Gebilde von einer solchen Deutlichkeit in den Präparaten, daß man an ihrer Art und Bedeutung nicht zweifeln kann.

Im Stadium der Äquatorialplatte sieht man quer durch die Mitte

der stets sehr deutlichen Spindel einen dunkel gefärbten Stab ausgespannt (Fig. 2e). Er erscheint meist ganz klar als einheitliche Bildung. Seine Umrisse sind meist sehr scharf, an den Längsseiten geradlinig, an den Schmalseiten abgerundet (Fig. 2e).

Es ist nun die Frage, ob wir in diesem Gebilde ein einziges Chromosom zu erblicken haben. Ich habe vergeblich versucht, die breite Äquatorialplatte durch Differenzierung in Teile aufzulösen.

In manchen Präparaten erkennt man einen schwach angedeuteten Längsspalt, der bei andern Spindeln breiter und deutlicher ist. Man hat durchaus den Eindruck, als werde das einzige Chromosom hier in der Metaphase durch einen Spalt längsgeteilt. Wieder andre Präparate zeigen in diesem Stadium die beiden aus der Äquatorialplatte hervorgegangenen Tochterplatten an den Enden kolbig angeschwollen (Fig. 2f). Schließlich gibt es Spindeln, in denen mehr oder minder deutlich zwei eng zusammengelagerte Paare stabförmiger Bildungen im Äquator der Spindel liegen. Man hat dann durchaus den Eindruck von zwei längsgespaltenen Chromosomen.

Andre Spindeln in meinen Präparaten veranlassen mich, diese Annahme für berechtigt zu halten. In einigen Fällen fand ich nämlich statt des stabförmigen Gebildes zwei ovale Klumpen (Fig. 2d), in andern Spindeln deren vier in regelmäßigen Abständen angeordnet.

Die Gesamtheit der Beobachtungen spricht also dafür, daß bei *Ochromonas* zwei Chromosomen in der Äquatorialplatte auftreten, welche durch einen Längsspalt geteilt werden.

Das, was an diesen Beobachtungen wichtig und bemerkenswert ist, das ist die Tatsache des Vorkommens von typischen Chromosomen mit Längsspaltung bei einem so niedrig stehenden Protozoon. Bisher war man meist der Meinung, es seien die Teilungen der Kerne niederer Protozoen mehr oder minder einer Amitose ähnlich. In vielen Fällen sind allerdings schon für Protozoen aller Gruppen Chromosomen oder chromosomenähnliche Bildungen beschrieben worden. Daneben gibt es allerdings zahlreiche Angaben, nach denen das ganze »Chromatin« der Kerne als einheitliche Masse auf die Tochterkerne verteilt wird. Auch werden manche Teilungsformen beschrieben, welche eine Annäherung an Amitose darstellen. Von den Teilungsbildern der Macronuclei der Ciliaten können wir hier ganz absehen, da diese oft amitotisch sich teilenden Gebilde einen besonderen Typus repräsentieren und offenbar die Vererbungssubstanz gar nicht oder in sehr veränderter Form enthalten.

Bei den Protozoenkernen, in denen Chromosomen vermißt wurden, sind diese aber vielleicht infolge ungenügender Technik und vielleicht auch infolge Voreingenommenheit der Untersucher über-

sehen worden. Ich habe in der letzten Zeit wiederholt darauf hingewiesen, daß die wenigsten Untersucher die für die Bildung der Chromosomen so wichtigen Stadien der Prophase bei Protozoenkernteilungen beachtet haben. Bei vielen Formen aus allen größeren Gruppen der Protozoen sind aber Chromosomen oder chromosomenähnliche Gebilde beschrieben worden. Nur wurde bisher wenig Wert auf ihre Entstehungsweise, Umbildungen, Spaltungstypus und Nachweis einer etwa konstanten Zahl gelegt.

Nun mehren sich aber neuerdings Beobachtungen über Vorkommen von Chromosomen in konstanten Zahlen bei Protozoen. Kofoid und Swezy haben solche für Trichomonadinen angegeben. Ich bin bei meinen Forschungen der letzten Jahre wiederholt auf sie gestoßen. So ergibt sich denn als vollkommen mögliches Forschungsprogramm die Annahme, daß sich bei allen Protozoen die Kerne mitotisch teilen. Dabei wäre die Mitose als eine Kernteilung zu definieren, bei welcher Chromosomen oder chromosomenähnliche Bildungen im Kern auftreten und sich durch Zweiteilung vermehren. Es wäre durchaus möglich, daß Chromosomen als Träger der Erbsubstanz in allen Protozoenkernen aufzufinden wären. Das wäre für unsre Auffassung der Chromosomen von nicht geringer Bedeutung. Sie wären dann bei allen tierischen und pflanzlichen Organismen die Einheiten der Erbsubstanz, als welche wir sie ja bei den höheren Formen längst anerkennen. Sie wären als notwendiger Bestandteil jedes normalen Kernes zu bezeichnen.

Die Teilung von *Ochromonas granularis* ist noch in einer Reihe von Erscheinungen von besonderem Interesse. Es sind das die Teilungsvorgänge am Basalapparat der Geißeln und ihre Beziehungen zur Kernteilungsspindel.

Die zwei ungleich langen Geißeln von *Ochromonas* entspringen in einem einheitlichen Basalkorn, welches dicht unter der Oberfläche des Vorderendes liegt. Von diesem Basalkorn ziehen in mehr oder minder spitzem Winkel zwei fibrillenähnliche Stränge zum Kern (Fig. 2a). Ihr Verlauf ist wechselnd. Bald enden sie an der Oberfläche des Kernes, bald umfassen sie ihn in dem von ihnen gebildeten Winkel (Fig. 2a). Sie enden oft mit einer kornförmigen Verdickung. Ich halte sie nicht für typische Fibrillen, sondern für Verdichtungen im Plasma. Darauf weist eine gewisse Unbeständigkeit ihres Vorkommens hin. Sie können sehr scharf hervortreten, manchmal haben sie aber verwischte Ränder und gehen allmählich in das umgebende Plasma über. In manchen Präparaten sind sie nicht nachzuweisen oder nur schwach angedeutet.

Bei der Teilung von *Ochromonas* verschwinden diese Stränge

allmählich; manchmal sind sie im Anfang der Teilung noch ziemlich deutlich (Fig. 2 b), meist sind sie aber bald nicht mehr sichtbar. Das Basalkorn dagegen bleibt stets erhalten und spielt während der Teilung eine bemerkenswerte Rolle (Fig. 2 b bis e).

Die erste Andeutung der vorbereiteten Teilung ist eine Streckung und Verdoppelung des Basalkornes. Der Kern ist zur gleichen Zeit noch kaum verändert, höchstens das Karyosom etwas gequollen, die Chromatinkörner des Außenkernes in der Verschmelzung begriffen (Fig. 2 b). Es scheinen also die Teilungsvorgänge an Kern und Basalkorn gleichzeitig zu beginnen.

Nach der Verdoppelung entfernen sich die Basalkörner etwas voneinander; bei ihrer Teilung machen sie ein hantelförmiges Stadium durch, nach der Teilung bleiben sie noch längere Zeit durch einen feinen Faden miteinander verbunden. Basalkörner und Verbindungsstrang sind in den meisten Präparaten sehr dunkel gefärbt, sind also sehr dichte Strukturen (Fig. 2 b bis d).

Wenn das eine Basalkorn sich von dem andern entfernt, folgt ihm die eine der Geißeln. Man findet dann die kurze Geißel in einiger Entfernung von der langen am Vorderende des Körpers; beide entspringen aus den Basalkörnern, welche noch mit ihrem Verbindungsstrang zusammenhängen. Solche zweigeißelige Teilungsstadien sind aber ziemlich selten. Meist verdoppelt sich sehr bald die eine der Geißeln, so daß sehr häufig dreigeißelige Stadien gefunden werden (Fig. 2 b).

Dabei kann sowohl die kurze als auch die lange Geißel sich zuerst verdoppeln. Wie die Verdoppelung zustande kommt, kann ich nicht mit aller Sicherheit angeben, da die neugebildeten Geißeln oft sehr zart, fast unsichtbar oder gar nicht nachzuweisen sind. Es scheint mir aber sehr wahrscheinlich, daß die neuen Geißeln durch Auswachsen vom Basalkorn entstehen. Eine Verdoppelung durch Längsteilung der Geißeln scheint mir nicht wahrscheinlich, da sehr häufig die gleich langen Geißeln nicht nebeneinander stehen. So sieht man in dreigeißeligen Stadien oft eine lange Geißel zwischen zwei kurzen stehen oder umgekehrt (Fig. 2 c). In viergeißeligen Stadien wechseln manchmal lange und kurze Geißeln ab, sehr oft sieht man zwei lange zwischen zwei kurzen (Fig. 2 a), seltener zwei kurze zwischen zwei langen.

Ebenso mannigfaltig ist das zeitliche Auftreten der neuen Geißeln; beide neuen Paare können schon vollkommen ausgebildet sein, ehe die Prophase der Kernteilung noch richtig ausgeprägt ist. Manchmal vermißte ich aber noch in späten Stadien der Spindelbildung die eine oder beide neuen Geißeln. Bei der Zartheit und Verletzlichkeit

des Objektes könnte letztere Beobachtung aber auch durch Zufälligkeiten bedingt sein.

Die Unregelmäßigkeit in der Anordnung der zwei Geißelpaare am sich teilenden Organismus stellt eine Bekräftigung der Annahme dar, daß die neuen Geißeln aus dem Basalkorn auswachsen. So muß das Basalkorn oft neben einer langen alten Geißel eine neue kurze bilden und umgekehrt (Fig. 2 d). Nach einigen Beobachtungen scheint es mir nicht unmöglich, daß auch beide alten Geißeln bei dem einen der Basalkörner bleiben, während das andre zwei neue Geißeln bildet.

Die sich trennenden Basalkörner sind meist stabförmig, oft sehen sie hantelförmig aus oder so, als seien sie aus zwei Körnern zusammengesetzt. So scheint es mir nicht ausgeschlossen, daß auch das Basalkorn des ruhenden Organismus aus zwei Einheiten aufgebaut ist (Fig. 2 a).

Wenn die beiden Basalkörner mit ihren fertigen oder unfertigen Geißelpaaren sich getrennt haben, wandern sie am Vorderende des *Ochromonas*-Körpers auseinander. Wenn sie etwa den Abstand erreicht haben, der der Länge der mittlerweile gebildeten Kernspindel entspricht, dann tritt ein sehr eigenartiger Vorgang ein. Beide Basalkörner setzen sich an den Polen der Kernspindel an und bleiben bis zum Ende des Teilungsvorganges mit ihnen verbunden (Fig. 2 a bis i).

Sie sitzen nun wie Centrosomen oder Centriole an der Spitze der Spindelkegel, wandern mit diesen an die Enden des sich streckenden Körpers und gehen an der Seite der sich rekonstruierenden Tochterkerne in die sich trennenden Tochterindividuen ein (Fig. 2 k u. l).

Man sieht aus diesen Beobachtungen, wie leicht andersartige Gebilde des Protozoenkörpers für Centriole gehalten werden können, was auch sicher in manchen Fällen geschehen ist. Die Basalkörper spielen bei *Ochromonas* keine aktive Rolle bei der Spindelbildung. Die Spindel ist aus den eignen Kräften des Kernes fertig gebildet, wenn die Basalkörner zu ihr in Verbindung treten. Ich vermute, daß auch hier Spannungskräfte wirksam sind, welche die festen Gebilde der Basalkörner in die Polregionen der Spindel zwingen. Etwas ähnliches sehen wir beim Centrankorn der Heliozoen nach den Schilderungen von Schaudinn vor sich gehen, wo auch das Centrankorn nachträglich an die Pole der Spindel tritt.

Die Chryomonadinen sind, wie aus dieser Schilderung zu entnehmen ist, außerordentlich interessante Objekte zur Erforschung cytologischer Probleme der Protozoenkunde. Weiteres zur Analyse der Teilungsvorgänge, speziell auch unter Ausnutzung abnormer Stadien, soll die ausführliche Darstellung bringen, die erst später veröffentlicht werden kann.

In Mazedonien, Juli 1917.

## Literatur.

- Aragao, H. de Beaurepaire, Untersuchungen über *Polytomella agilis* n. g. n. sp. in: Memorias do Instituto Oswaldo Cruz Tomo II. Rio de Janeiro 1910. p. 42.
- Doflein, F., Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. VIII. *Pyxidicula operculata* (Agardh). in: Zool. Jahrb. Bd. 39. 1916. S. 585.
- , *Polytomella agilis*. in: Zool. Anz. Bd. 47. 1916. S. 273.
- , *Rhizochrysis*. ibid. Bd. 47. S. 153.
- , Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. IX. *Rhizochrysis*. in: Zool. Jahrb. Bd. 41. 1917.
- Kühn, A., Analyse der Chromatinverhältnisse und der Teilungsmechanik des Amöbenkernes mit Hilfe mehrpoliger Mitosen. in: Zool. Anz. Bd. 45. 1915. S. 564.
- , Über die Beziehungen zwischen Plasmateilung und Kernteilung bei Amöben. ibid. Bd. 48. 1916. S. 193.
- Kühn, A., und v. Schuckmann, W., Cytologische Studien an Trypanosomen. in: Zool. Jahrb. Suppl. XV. 2. Bd. 1912. S. 329. Festschrift für Geheimrat v. Spengel.
- Kofoid, Ch. A., und Swezy, Ol., Mitosis and multiple Fission in Trichomonad flagellates. in: Proc. Americ. Acad. Arts and Scienc. Vol. 51. 1915. p. 289.
- Mulsoy, K., Über Fortpflanzungserscheinungen bei *Monocystis rostrata* n. sp. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 22. 1911. S. 20.
- Schaudinn, F., Über das Centrakorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. in: Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1896. S. 113—130.
- Tschenzoff, B., Die Kernteilung bei *Euglena viridis*. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 36. 1916. S. 137.
- v. Wasielewski, Th., und Kühn, A., Untersuchungen über Bau und Teilung des Amöbenkernes. in: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 38. 1914. S. 243.

## 2. Teilung und Tod der Einzelligen.

Eine Bemerkung zu dem Aufsatz von W. Wedekind  
im Zool. Anz. Bd. 48. Heft 7. 1916.

Von F. Doflein (Freiburg i. Br.).

Eingeg. 10. Mai 1917.

In dem kleinen Aufsatz, den Wedekind unter dem oben angeführten Titel veröffentlichte, glaubte er durch einige geistreiche Bemerkungen die Theorie Weismanns von der Unsterblichkeit der Einzelligen widerlegen zu können. Will jemand für seine Meinung über eine zoologische Theorie Beachtung in Anspruch nehmen, so muß er den Anschein vermeiden, als fehlte ihm die Kenntnis der zoologischen Tatsachen. Herr Wedekind kennt offenbar Protozoen überhaupt nicht, hat wohl niemals solche kultiviert, hat auch die Literatur über diese nicht mit Aufmerksamkeit studiert. Sonst könnte

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: [49](#)

Autor(en)/Author(s): Doflein Franz John Theodor

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis von Bau und Teilung der Protozoenkerne. 289-306](#)