

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Blepharoplast, Caryosom und Centrosom.

Ein Beitrag zur Lehre von der Doppelkernigkeit der Zelle.

Von
Max Hartmann, und **S. von Prowazek,**
am am
Institut für Infektionskrankheiten Institut für Schiffs- u. Tropenkrankheiten
Berlin. Hamburg.

(Hierzu 8 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

I. Die Doppelkernigkeit der Protistenzelle als Hauptkern und kinetischer Kern.

a) Die Auffassung von **SCHAUDINN** und uns.

b) Die Auffassung von **GOLDSCHMIDT** und **POPOFF**.

II. Kinetischer Kern der Protozoen und Centrosom. Homologie des Centrosoms.

III. Zur Funktion der kinetischen Zellkerne.

Literaturverzeichnis.

Einleitung.

Die theoretischen Vorstellungen über den Aufbau der Protistenzelle und der Zelle überhaupt, haben in der letzten Zeit vornehmlich durch zwei sehr wichtige Feststellungen eine wesentliche Bereicherung erfahren: einerseits durch die Chromidienlehre von **R. HERTWIG** und andererseits durch die theoretischen Untersuchungen von **SCHAUDINN** über die Kernduplizität der Protistenzelle, die sich zum Teil an, wenn auch nur ähnlich geartete Vorstellungen von **BÜTSCHLI** (1891), **HERTWIG** (1892) und vor allem **LAUTERBORN** (1896) anschließen.

Die Chromidienlehre von R. HERTWIG besagt, daß in zahlreichen Protozoenzellen wie vor allen bei Helizoen und vielen Rhizopoden neben den wichtigen Zellbestandteilen — Kern und Protoplasma — eine der Organisation der Zelle notwendig zugehörnde, mit Kernfarbstoffen darstellbare Masse vorkommt, die genetisch aus dem Chromatin des Kernes abstammt, „indem Teile des letzteren austreten und in das Protoplasma geraten“. Wegen der großen Verwandtschaft zum Chromatin des Zellkernes nennt HERTWIG dieses dritte Strukturelement Chromidium und die von ihm gebildeten Netze Chromidialnetze (R. HERTWIG 1902). SCHAUDINN (1903) konnte weiterhin den Nachweis erbringen, daß neben den selbst in pathologischen Zuständen der Zelle auftretenden Chromidien (physiologisch wirksame, regulative Chromidien) bei *Polystomella*, *Centropyxis* und *Chlamydomorphys* sich die Geschlechtskernsubstanz, von der die Bildung der Geschlechtskerne ausgeht, von dem eigentlichen Stoffwechsellkern trennt und besondere, sog. Geschlechtschromidien darstellt. Diese Geschlechtschromidien nannte GOLDSCHMIDT (1904) Sporetien, während SCHAUDINN (1905) und andere (HARTMANN, WINTER) den Ausdruck generative Chromidien gebrachten. Derartige Geschlechtschromidien wurden in der Folgezeit bei verschiedenen Protozoen nachgewiesen, so bei den Flagellaten (*Bodo lacertae* PROWAZEK 1904), manchen Gregarinen und neuerdings bei Mastigamöben (GOLDSCHMIDT 1907).

Bei *Plasmodiophora* bleibt in Gegensatz zu den Rhizopoden das Geschlechtskernchromatin auf den stark verkleinerten, sodann auf einen feineren, mitotischen Kernteilungsmodus umgearbeiteten Kern beschränkt, während das funktionell tätige Chromatin in dem Protoplasma ein vegetatives Chromidium bildet (PROWAZEK 1905a).

Um den Unterschied zwischen Geschlechtskern und vegetativem Chromatin seiner morphologischen Mystik zu entkleiden, braucht man sich nur vorzustellen, daß für das Individualgetriebe der Zelle eine beständig abbanbare, aber spezifisch konstante Menge des nun einmal physiologisch wichtigen Chromatins notwendig ist, daß aber die Zelle über die Normmenge hinaus noch Chromatin zur Verfügung hat, das weiterhin für eine generationsweise Erhaltung jenes Individualgetriebe genügt. Das letztere Chromatin stellt die Kernsubstanzmenge der Geschlechtschromidien dar, von denen wie von einem Kristallstäubchen in der Mutterlauge weitere Differenzierungen abermals ihren Ausgang nehmen können. Oder man kann es sich auch umgekehrt so vorstellen: Durch den Lebensprozeß in der Zelle, zu dem eine spezifisch konstante Menge Chromatin nötig ist, die zugleich zur generativen Erhaltung der Zelle dient, kann der Chro-

mingehalt der Zelle über das Normalmaß hinaus vermehrt werden. Dieses Chromatinplus kann entweder in Form von Chromidien ins Plasma übertreten oder im Kern zurückbleiben, und zwar noch im Stoffwechselgetriebe Verwendung finden, die Fähigkeit der Reproduktion aber verlieren. Eine Hyperchromatosis der Zellen durch Schädigungen, wie z. B. Hunger, wird vielfach durch die darauf folgenden Conjugationsprozesse korrigiert. Natürlicherweise ist in den Geschlechtschromidien gleichsam in nuce vegetativ wirksames Chromatin gleichfalls enthalten, wie es ja ans jenem hervorgeht. Einwände, die in diesem Sinne erhoben worden sind, treffen also nicht so sehr die hier skizzierte Einteilung, sondern rühren an gewisse Schwierigkeiten des allgemeinen Differenzierungsproblems.

Die vegetativen Chromidien wären weiter in funktionell tätige oder autoplastische Chromidien und in apoplastische Chromidien zu unterscheiden „die gewissermaßen Hantungs- und Exkretprodukte des Kernes enthalten und im Protoplasma sich in bräunliche Massen verwandeln“ (v. PROWAZEK 1905 p. 360).

Wenden wir nun unsere Aufmerksamkeit der Lehre von der Zweikernigkeit der Protozoenzelle zu. SCHAUDINN hat in seinem programmatischen Vortrag bei der Zoologenversammlung in Breslau (1905) auf einen zweiten, anders gearteten Kerndualismus der Protozoenzelle hingewiesen, der leider von mehreren Seiten, so besonders von GOLDSCHMIDT (1904) und GOLDSCHMIDT u. POPOFF (1907) mit dem oben auseinandergesetzten doppelten Chromidienbegriff verwechselt worden ist.

Im folgenden sei daher im Anschluß an SCHAUDINN dieser letztgenannte Kerndualismus und seine Verbreitung bei den Protozoen weiter durchgeführt. Im Anschluß daran soll dann versucht werden, diesen Kerndualismus auch auf die Metazoenzelle auszudehnen, wo wir von den Centrosomen den Nachweis zu erbringen hoffen, daß sie Abkömmlinge dieses 2. Zellkernes sind.

I. Die Doppelkernigkeit der Protistenzelle als Hauptkern und kinetischer Kern.

a) Die Auffassung von Schaudinn und uns.

SCHAUDINN ist zu seinen Vorstellungen durch die neueren Feststellungen an der Trypanosomenzelle geführt worden und knüpfte

in einem gewissen Sinne an früher bereits von anderen Forschern geäußerte Vorstellungen an (LAUTERBORN).

In der Trypanosomenzelle kommt neben dem eigentlichen Kern, den wir mit dem indifferenten Namen Hauptkern bezeichnen wollen, ein mit der Saumgeißel in Zusammenhang stehendes Kerngebilde der Blepharoplast vor, von dem auf entwicklungsgeschichtlichem Wege der Nachweis erbracht worden ist, daß er ein zweiter Kern ist, der die gleiche Zahl von Chromosomen und auch einen besonderen Teilungsapparat besitzt (Fig. 1). Die Trypanosomenzelle ist

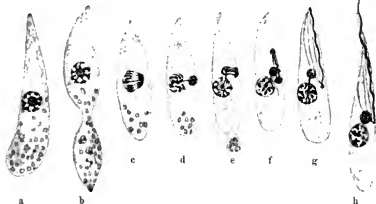


Fig. 1.

Entstehung des Blepharoplasten und der Saumgeißel bei *Haemoproteus noctuae*.
Nach SCHAUDINN aus HARTMANN.

zweikernig. Beide Kerne unterliegen der Reduktion und es findet eine Doppelbefruchtung statt — es entstehen zunächst zwei Syncaryen, die dann miteinander zu einem Amphicaryon, einem gleichsam ineinandergeschachtelten Doppelkern, verschmelzen. Das Amphicaryon besitzt dann einen Innenkörper (Caryosom) sowie peripheres Chromatin neben Kernsaft und der bekannten achromatischen Substanz. Der Innenkörper besteht aus Platin und Chromatin. Dieses Amphicaryon ist aber omnipotent, es kann nach Verlust des Blepharoplasten einen neuen Blepharoplast bilden.

Wie verhalten sich nun die beiden Kerne den oben näher besprochenen somatischen, funktionellen und den geschlechtlichen Chromidien und Chromidialnetzen gegenüber? Es ist ohne weiteres klar, daß beide Kerne, da sie beide einerseits an der Doppelbefruchtung teilnehmen, während des Lebens aber andererseits zweifelsohne

funktionell tätig sind, beide „Modifikationen“ von Chromatin enthalten müssen. Der Blepharoplast steht zu der Saumgeißel in nahen Beziehungen und scheint mit den lokomotorischen Funktionen der Zelle irgendwie in Zusammenhang zu stehen. Auch bei der Agglomeration der Flagellaten spielt er zweifelsohne eine Rolle, da diese Protisten stets mit den blepharoplastführenden Enden agglomerieren. Unter ihm bildet sich oft eine Vacuole aus, die besondere osmotisch wirksame Stoffe enthalten dürfte. Sobald die Flagellaten in Kulturen, die jahrelang fortgezüchtet werden können (im Institut für Schiffs- und Tropenhygiene sind zweijährige Halteridiumtrypanosomenkulturen vorhanden), in ein sog. Depressionsstadium verfallen oder sobald sie wie bei *Herpetomonas* in Ruhezustände übergehen und sog. Schleimcysten, die von MICHIX auch bei *Trypanosoma grayi*¹⁾ beobachtet worden sind, bilden, stößt der Blepharoplast Teile seiner Substanz ab. Diese Chromatinbestandteile sind mit den Chromidien apoplastischer Natur zu vergleichen. Das Geschlechtschromatin muß dagegen auf den eigentlichen Blepharoplastkern, der ja an der Doppelbefruchtung teilnimmt, beschränkt bleiben. Analoge Stadien durchläuft der Hauptkern, der mit der Produktion der sog. Chromatingranula in Zusammenhang zu bringen ist. Aus dem Gesagten geht jedenfalls klar hervor, daß die Auffassung von GOLDSCHMIDT (1904), nur der Hauptkern sei allein der Geschlechtskern, der Blepharoplast dagegen ein rein vegetativer Kern, der den vegetativen Chromidien anderer Protozoen resp. dem Macronucleus der Ciliaten entspreche, nicht richtig ist.

Zusammenfassend kann man daher behaupten: die Trypanosomen sind zweikernige Protistenzellen — beide Kerne nehmen an der Befruchtung teil und enthalten generatives und vegetatives Kernchromatin. Beide können auf gewissen Stadien ihres Lebenszyklus Chromatinteile ins Protoplasma abstoßen und so vegetative Chromidien bilden. Die beiden Kerne stammen von einem Amphicaryon ab.

Beide Kerne können sich wie Antagonisten verhalten. Bei *Herpetomonas* kann bald der Blepharoplastanteil, bald der Hauptkernanteil überwiegen und sich in den großen Ruhestadien dieses interessanten Flagellaten excessiv vermehren. Im Falle der Blepharoplasthyperplasie färbt sich oft das Protoplasma mit dem GIEMSA-Farbstoff lichtblau und die Zelle gewinnt männliche Charaktere, während es bei der Hauptkernhyperplasie in vielen Fällen

¹⁾ Ein Schüler von mir, Herr BERLINER, hat auch bei der den Trypanosomen nahestehenden *Chrithidia* (fälschlich meist *Herpetomonas* genannt) aus dem Darm von *Nepa cinerea* derartige Cysten gefunden.

bezüglich des Färbevermögens weibliche Charaktere zur Schau trägt (PROWAZEK 1904 a pag. 451 ff.). Auf Grund einer Besichtigung der Präparate aus Kulturen von japanischen Rinderpiroplasmen, die dem einen von uns (PROWAZEK) Herr Dr. MIYAJIMA im Densenbio Kenkindjo in Tokio in liebenswürdiger Weise demonstriert hatte, möchte er annehmen, daß beim Übergang der großen, runden Kulturformen in die beweglichen Flagellaten wie bei *Herpetomonas* sich ganz ähnliche Prozesse abspielen, wobei sehr viele Formen degenerieren und zugrunde gehen (MIYAJIMA 1907). Schließlich sei im Sinne des oben angedeuteten Antagonismus darauf hingewiesen, daß man in den östägigen Kulturen der Leishmann-Donovankörper des Kala-Azar auch Flagellaten, die nur Blepharoplasten besitzen, findet (Fig. 2).

Noch auffälliger ist das Auftreten dieser hauptkernlosen Flagellatenformen im Darm der Schafblausfliege (*Melophagus*) und bei der *Chritidia* (fälschlich meist *Herpetomonas* genannt) aus dem Darm von *Nepa cinerea* (BERLINER uned.). Als Gegenstück hierzu bei Metazoenzellen dürften die apyrenen Spermatozoen (*Pygaera* MEYER 1903) angesehen werden, die auch keinen Kern, sondern nur ein Centrosom (homolog dem Blepharoplasten, wie später gezeigt werden soll) besitzen.

Kehren wir nun zu unserer Ausgangsbetrachtung zurück, so müssen wir uns die Frage vorlegen, ob bei allen Protozoen wirklich zwei selbständige Kerne nachgewiesen worden sind? Zweifelsohne sind zweikernig die *Paramoeba eilhardi*, die Acanthocystiden, die Trypanosomen, Halteridien, Piroplasmen (vgl. das Schema Fig. 3), die Gattung *Proteosoma* (Vogelmalaria) (HARTMANN 1907 b) und auf gewissen Stadien die menschlichen Malaria-parasiten.

Auf Grund der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen muß man ferner annehmen, daß bei den meisten anderen Protisten nur ein gleichsam ineinandergeschachtetes Amphicaryon vorkommt und daß mit dem Blepharoplast der Trypanosomen, dem Centrankorn der Acanthocystiden (SCHAUDINN 1896), dem Centrankorn bei *Gymnosphaera* (SASSAKI 1893), dem Nebenkern der *Paramoeba* (SCHAUDINN 1906) etc. das sog. Caryosom oder der Innen-



Fig. 2.

Flagellatenform von *Leishmania donovani* (Kalaazarparasit) ohne Hauptkern, nur mit Blepharoplast. 5 Tage alte Kultur.

körper der übrigen Formen zu vergleichen ist. Genetisch geht auch der Blepharoplast der Trypanosomen aus dem Caryosom des Amphinucleus hervor. SCHAUDINN konnte ferner bezüglich des Caryosoms der *Oxyrrhis marina* (1896 p. 128 ff.) den Nachweis erbringen, daß es sich normal im Innern des Kernes teilt, dagegen unter abnormen Bedingungen in stark verdünntem Seewasser zuweilen aus dem Kern (Amphinucleus) herausrücken und im Protoplasma als zweiter Kern sich selbständig teilen kann.

Das Caryosom besitzt in einigen Fällen in der Tat alle für einen Kern notwendigen Eigenschaften ausgenommen einer Kernmembran, die ja auch sonst nicht in allen Fällen nachweisbar ist, und keine notwendige Eigenschaft des Protozoenkernes ist. Übrigens scheint der Innenkern der *Oxyrrhis* nach KEYSSELITZ eine Art von Membran zu besitzen, desgleichen das Caryosom einer neuen, pathogenen Amöbe, die der eine von uns (HARTMANN) näher untersucht hat.¹⁾

Bezüglich des Aufbaues der Caryosome kann man sich vollkommen der Ansicht von R. HERTWIG anschließen: „In meiner Arbeit über Kernteilung und Befruchtung von *Actinosphaerium* (1898) glaube ich mit aller Sicherheit den Beweis geführt zu haben, daß das, was ich in früheren Publikationen „Nucleoli“ genannt habe, sich aus zwei Substanzen zusammensetzt, 1. eine Substanz, welche ich Nucleolar-substanz nenne, weil ich sie mit der Substanz der echten Nucleoli tierischer Gewebe identifiziere und 2. dem Chromatin. Die Nucleolar-substanz bildet das Substrat, in welchem das Chromatin eingelagert ist — — — etc.“ (R. HERTWIG 1902 pg. 15). Beim *Coccidium schubergi* konnte SCHAUDINN (1900) neben dem Chromatin im Caryosom eine diffuse, schwach lichtbrechende, mit Hämatoxylin wenig färbbare Substanz nachweisen, die die größeren Chromatinbrocken mit einander verbindet und die mit dem Plastin identisch ist. Analog verhalten sich die Caryosome der Vogeltrypanosomen in Kulturen, die Innenkörper der *Plasmodiophora*, *Polytoma*, *Bodo*, *Trichomastix* etc.

Bei der Teilung verhält sich das Caryosom wie ein zweiter Kern. es teilt sich in selbständiger Weise und bildet oft einen komplizierten Teilungsapparat aus (*Plasmodiophora*, *Entosiphon*,

¹⁾ Die Art steht der harmlosen *Entamoeba coli* sehr nahe, unterscheidet sich jedoch von ihr durch die Bewegung, das stark ausgebildete Ectoplasma, den Bau des Kernes (Centriol) und die Kernteilung. Mit der von VIRECK (1907) soeben beschriebenen *Entamoeba tetragona* scheint sie nach dessen Beschreibung der vegetativen Formen (ich habe bisher nur solche gefunden) nicht identisch zu sein. Falls dies richtig ist, schlage ich für sie den Namen *Entamoeba africana* vor, da die Dysenteriefälle, bei denen ich sie gefunden habe, aus Südwestafrika stammen.

Entamoeba buccalis etc.), an dem sich sein Chromatin in Form von Chromosomkörnchen beteiligt. Bei *Plasmadiophora* (vgl. Schema Fig. 3) unterscheidet sich die vegetative Kernteilung (a) von der genera-

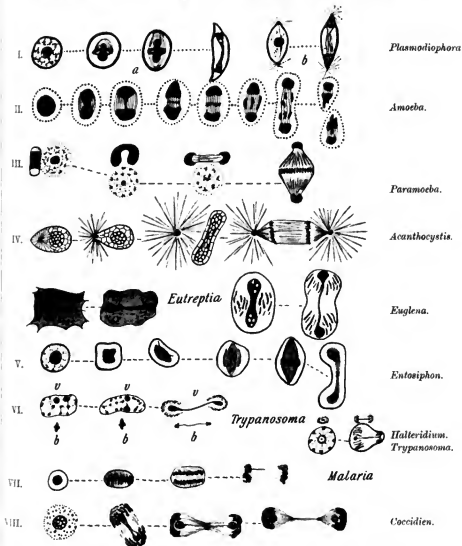


Fig. 3. Schema der Doppelkerne und ihrer Teilung bei verschiedenen Protisten.

tiven (b) insofern als im ersten Falle das Caryosom sich selbständig hantelförmig zerteilt, im letzteren Falle aus sich zwei Centrosomen und eine Centralspindel hervorgehen läßt, während sein Chromatin an dem Aufbau der Chromosomen teilnimmt (PROWAZEK 1905 a). Bei der *Amoeba limax* teilt sich nach VAHLKAMP (1905) das Chromatin des Caryosoms in zwei Teile und bildet die sog. Polkörper, zwischen denen die achromatische Substanz als breite, tonnenförmige Verbindungsbrücke mit fädigen Differenzierungen liegt. In der Mitte entsteht eine Äquatorialplatte auf Kosten des Chromatins der Polkörper, aus der die drei sich später teilenden Chromosomen entstehen (Schema III). Ähnlich sind die Vorgänge bei kleinen Amöben, die der *Amoeba limax* (VAHLKAMPF) nahestehen, aber doch gut charakterisierte Formen darstellen.¹⁾ Von Wichtigkeit ist, daß hierbei noch ein Centriol (Centriol) im Caryosom eingeschlossen ist (Fig. 4 a). Bei der Teilung teilt sich zunächst das Centriol (b) und

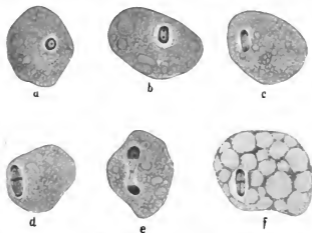


Fig. 4. Kernteilung von *Amoeba froschi* n. sp. (a—e) und *Amoeba lacertae* n. sp. (f). Vergr. 1000 \times .

¹⁾ Den Ban und die Entwicklung dieser kleinen Amöben, von denen wir im Institut für Infektionskrankheiten bereits sechs verschiedene Arten gezüchtet haben, hat mein Schüler, Herr NAGEL, dem ich auch die Zeichnungen verdanke, genauer untersucht und wird später darüber eingehend berichten. Die hier abgebildeten Kernteilungsstadien stammen von zwei Arten. Die eine (Fig. 4) hat Herr Prof. FROSCH aus Lohe gezüchtet; sie soll daher diesem nun die Züchtung der Amöben verdienend Forscher zu Ehren *Amoeba froschi* heißen. Die zweite Art lebt parasitisch im Enddarm der Eidechsen und sei *Amoeba lacertae* genannt.

M. HARTMANN.

nimmt eine Hantelform an. Das ganze Caryosom wird in zwei Teile zerstemmt, die mit dem Centriol meist verbacken. In der Regel wird hierbei der Verbindungsfaden (Centralspindel oder Centrodosome) aufgelöst, so daß dieses Stadium eine amitotische Kernteilung vortäuscht (c). Bei manchen Formen, z. B. bei einer kleinen Amöbe aus dem Eidechsendarm (*Amoeba lacertae* n. sp.) bleibt die Centralspindel erhalten (f). Die weiteren Vorgänge sind ganz ähnlich wie bei der VAHLKAMP'schen Form, nur kann man auch auf späteren Stadien wieder die Centriolen nachweisen (e).

Wenn man die Kernteilung der kleinen Amöben aus der *Limax*-Gruppe mit der Kernteilung der *Plasmaliophora* (Typus a) vergleicht, so ergibt sich, daß der Unterschied nur darin besteht, daß hier das Chromatin, das die Äquatorialplatte bildet, dauernd im Außekern neben dem Innenkörper vorhanden ist, während es sich bei ersteren nur während der Teilung sondert.

Der Nebenkern der *Paramoeba* (Schema IV) teilt sich als zweiter Kern ebenso selbständig wie das Centrakorn der *Acanthocystis* (Schema V), das im Kern entsteht und aus ihm herauswandert. Auch bei den anderen Heliozoen ist das Centrakorn kernähnlich. Das Centrakorn bei *Sphaerastrum* ist nach SCHAUDINN deutlich wabig gebaut und besitzt Chromatinkörnchen. Es ist den Centrosomen der Echinodermen ähnlich. Nach R. HERTWIG enthält das Centrosom des *Actinosphaerium* auch Chromatin. Dieses ist nach seinem Austritt aus dem Kern zunächst ein wabig gebautes, kernähnliches Gebilde (spongiöses Centrosom R. HERTWIG's), in dem dann ein hantelförmig sich teilendes Centriol auftritt, während gleichzeitig ein großer Teil des ganzen Gebildes abgestoßen und im Plasma aufgelöst wird, ähnlich wie die apoplastischen Chromidien bei den Blepharoplasten der Trypanosomen. Nach der Teilung wächst das Gebilde wieder heran, die Veränderungen vollziehen sich also in zyklischer Weise, wie es auch bei den Caryosomen mancher Coccidien der Fall ist (SIEDLECKI 1905).

Wie das Centrosom von *Actinosphaerium*, so ist auch die sog. Sphäre [mit BOVERI (1900) richtiger Centrosom + Centralspindel genannt] von *Noctiluca* ein kernartiges, chromatinhaltiges Gebilde mit Centriolen (letztere von ISCHIKAWA (1894) und CALKINS (1899) Centrosome genannt) im Innern. LAUTERBORN (1896) fand ferner Chromatinreste des Centrakornes bei *Surirella* und *Nitzschia* in Form eines die Centralspindel umgebenden Ringes. Bei den Flagellaten (Schema V) teilt sich das Caryosom, das bei *Euglena* Nucleolocentrosom genannt worden ist, in ziemlich selbständiger Weise. Vielleicht ist auch hier wie bei den oben

beschriebenen kleinen Amöben ein Centriol und „Centralspindel“ noch in dem Nucleolocentrosom eingeschlossen. Bei *Entosiphon* (PROWAZEK 1903) bildet es sogar eine typische intranucleare Spindel aus, die man teilweise mit der Innenkörperspindel der *Entamoeba buccalis* (Fig. 5) vergleichen könnte; bei der Betrachtung der Teilung dieser Amöbe kommt man ohne Schwierigkeit zu der Überzeugung, daß hier tatsächlich zwei Kerne gleichsam ineinander geschachtelt worden sind.



Fig. 5.

Kernteilung bei *Entamoeba buccalis*
(v. PROWAZEK). Vergr. 1000 \times .

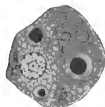


Fig. 6.

Entamoeba africana n. sp.
mit Caryosom und Centriol.
Vergr. 1000 \times .

Ganz auffällig ist diese Ineinanderschachtelung auch bei der oben schon erwähnten neuen Dysenterieamöbe. Hier ist in dem Kern ein großer Innenkörper, enthaltend Plastin, Chromatin und ein Centriol. Während des vegetativen Lebens wird das Chromatin peripher an den Außenkern abgegeben. Es bleibt aber stets das Centriol nebst achromatischer Substanz, sowie die ursprüngliche Kontur des Binnenkörpers als eine Art Kernmembran erhalten (Fig. 6). Also auch hier spielen sich cyclische Vorgänge am Caryosom ab. Vor der Kernteilung scheint das Centriol aus dem Amphinucleus herauszutreten; doch liegen zu einer sicheren Entscheidung in diesem Sinne noch zu wenig Beobachtungen vor.

Auf der schematischen Zusammenstellung in Fig. 3 zeigt Reihe VII das Schema der Trypanosomen, wo tatsächlich eine Zweikernigkeit der Zelle vorliegt. In Reihe VIII wurde der Vollständigkeit wegen der noch nicht genügend untersuchte Teilungsmodus der Malaria abgebildet. Bei den Coccidien (Reihe IX) teilt sich das Caryosom gleichfalls unabhängig von dem übrigen peripheren Chromatin.

Zum Schluß dieser Betrachtung über die Doppelkernigkeit der Protozelle sei hier auf folgende, bis jetzt allerdings noch wenig untersuchte, aber anscheinend sehr wichtige Verhältnisse hingewiesen.

MOROFF (1906) konnte bei *Adelea zonula* in den Merozoiten neben dem Caryosom ein Chromatinkörnchen wahrnehmen, das er Nucleocentrosom nennt; es teilt sich frühzeitig in zwei auseinander-rückende Teile, das Chromatin des Kernes bildet sich zu Chromosomen um, während das Caryosom in der Mitte „stehen bleibt, ohne sich diesem oder jenem Tochterkern anzuschließen“.

„Das Nucleocentrosom ist also ein ständiges Gebilde in dem Kern, das sich kontinuierlich während der ganzen Entwicklung der Parasiten fortsetzt. Hingegen wird das Caryosom bei jeder Schizogonie aus dem Kern expulsiert und in den jungen Merozoiten von neuem gebildet.“ LÉGER (1907) beschreibt neben dem eigentlichen Caryosom der Schizogregarinen gleichfalls ein sich später teilendes Körperchen, das die grain karyosomien bildet, die sich in der Folge an der Kernteilung irgendwie beteiligen. KEYSSELTZ konnte in einer noch unveröffentlichten Arbeit¹⁾ über *Myxobolus Pfeifferi* den Nachweis erbringen, daß die grain karyosomien aus dem Caryosom durch eine Art von Kernknospung entstehen während das größere Caryosom selbst vor der Spindelbildung des Kernes sein Chromatin an die Zelle in Form von Chromidien abgibt, worauf sein Plastin als eine fast farblose Kugel der Resorption anheimfällt. Das grain karyosomien ist vielleicht mit dem sog. Entosom der *Polytoma* und vor allem mit den oben erwähnten Centriolen der *Limax*-Amöben und der neuen Dysenterieamöbe zu vergleichen und stellt, da es immer geteilt und weiter erhalten wird, den generativen Teil des Caryosomkernes, der in den Hauptkern eingefügt ist, dar, während dessen vegetativer Teil zugrunde geht oder sich vor der Teilung in Chromidien auflöst. Der Innenkörper oder Caryosom (zweiter Kern) wäre dieser Auffassung zufolge, wie schon oben betont, ein zyklisches Gebilde, das bezüglich seiner Chromidienbildung im Verhältnis zu dem es umschließenden Kern in einer anderen Phase (vor der Teilung) pulsirt.

b) Die Auffassung von GOLDSCHMIDT und POROFF.

Einen Teil der Zellorganelle, die hier von uns als Homologa der Blepharoplaste der Trypanosomen, allgemein als zweite Zellkerne angesprochen wurden, haben kürzlich GOLDSCHMIDT und POROFF (1907) in ganz anderer Weise gedeutet, indem sie diese Bildungen dem Chromidialbegriff unterordneten und als vegetativen oder somatischen Kernanteil auffaßten.

¹⁾ Dieselbe wird im 11. Band dieses Archivs erscheinen.

Sie gingen dabei von dem Vergleich der Entstehung des spongiösen Centrosoms von *Actinosphaerium eichhorni* nach R. HERTWIG (1898) und der vegetativen Chromidien bei den Oocyten von *Paludina* und *Helix* nach POPOFF (1907) aus. Wohl ist eine Ähnlichkeit bei beiden Vorgängen unverkennbar, da „beide an dem Kernpol des heteropol ausgestalteten Kernes, zu dem die Chromatinschleifen konvergieren, entstehen“. Aber die Ähnlichkeit scheint uns doch mehr eine äußerliche zu sein. Nach der Darstellung von R. HERTWIG (1898) entsteht das spongiöse Centrosom von *Actinosphaerium* durch eine Art Kernknospung, indem die verdickten Enden der polar gerichteten Chromatinfäden nach Schwund der Kernmembran ins Plasma übertreten und abgeschnürt werden, woraus dann ein wabig gebautes kernartiges Gebilde entsteht.¹⁾ Die Entstehung der Chromidien bei *Paludina* und *Helix*, deren Herkunft aus dem Kern wir nicht bezweifeln — haben wir beide doch selbst derartige Vorgänge beschrieben (PROWAZEK 1904 b, HARTMANN 1904, 1907) —, kann jedoch nicht als Kernknospung aufgefaßt werden; hier handelt es sich um eine Art Ausschwitzens des Chromatins, also um einen Antritt von Kernsubstanzen in gelöster Form.

Was aber vor allem einer Identifizierung des spongiösen Centrosoms mit vegetativen Chromidien im Wege steht, ist das unzweifelhafte Auftreten von Centriolen im Innern und seine Funktion als echtes Centrosom bei der Kernteilung. GOLDSCHMIDT und POPOFF sind zwar der Ansicht, die Centriolen, die sie daher folgerichtig Centrosomen nennen, seien unabhängig von dem umgebenden wabigen Gebilde, das sie als Chromidien, wir dagegen mit R. HERTWIG und BOVERI (1900) als Centroplasma deuten, und führen als Grund dafür die Unabhängigkeit der Centrosomen von den Chromidien bei *Paludina* an (POPOFF 1907, Fig. 123), sowie das nachträgliche Schicksal beider Bildungen, nämlich ihre Anflösung im Plasma. POPOFF hat die Unabhängigkeit von Centrosom und vegetativen Chromidien bei *Paludina* mit Sicherheit nachgewiesen. Aber für *Actinosphaerium* und ebenso für die weiteren Fälle (*Noctiluca* usw.) läßt sich auf keinen Fall eine derartige Unabhängigkeit des Centrosoms (richtiger Centriols) von der umgebenden wabig gebauten, chromatinhaltigen Hülle (Centroplasma) erweisen. Ja gerade die von GOLDSCHMIDT und POPOFF betonte Unabhängigkeit von Centrosom und vegetativen Chromidien läßt sich gegen ihre Deutung des spongiösen Centrosoms

¹⁾ Auf die ganz ähnliche Entstehungsweise echter Centrosome bei Metazoen-eiern werden wir später noch zu sprechen kommen.

von *Actinosphaerium* ins Feld führen. Denn bei *Actinosphaerium* können ja ebenfalls vegetative Chromidien vorkommen, wo sie von R. HERTWIG (1902, 1904) beschrieben sind, und die eine der Grundlagen seiner Chromidienlehre bilden. Diese Chromidien haben aber mit dem spongiösen Centrosom ebensowenig zu tun, wie bei *Paludina* die Chromidien mit dem Centrosom; mit anderen Worten: das spongiöse Centrosom von *Actinosphaerium* ist kein vegetatives Chromidinm, sondern ein centrosomales Gebilde.

Die nachträgliche Auflösung des spongiösen Körpers im Plasma, wobei nur das hantelförmig sich teilende Centriol zurückbleibt, die sogenannte Reduktion des Centrosoms, kann aber gleichfalls nicht als Stütze für die GOLDSCHMIDT-POPOFF'sche Auffassung herangezogen werden. Denn hier handelt es sich um Vorgänge, die gerade für die Centrosome (und wie wir gesehen haben auch für die Caryosome und Blepharoplaste) ungemein charakteristisch sind, wie wir besonders seit der tiefgründigen Centrosomenarbeit von BOVERI (1902) und den schönen Untersuchungen von VEJDOVSKÝ und VEJDOVSKÝ u. MRÁZEK (1903) wissen, nämlich um das Abspielen cyklischer Veränderungen am Centrosom. Schon R. HERTWIG (1898) und später BOVERI (1902) haben gerade auf die volle Übereinstimmung dieser cyklischen Veränderungen bei dem spongiösen Centrosom von *Actinosphaerium* und den Centrosomen der Metazoen speziell vielen Eicentrosomen, wie bei den Seeigeleiern usw., hingewiesen. Die weitere Schilderung, die R. HERTWIG von Centrosom von *Actinosphaerium* gegeben hat, wonach „die Tochtercentrosomen, die umgewandelten Centriolen des anfänglichen Centrosoms, im Laufe der Caryokinese von neuem heranwachsen und durch Lockerung zu spongiösen Körpern werden, von denen der eine, welcher zum Richtungskörper gehört, zugrunde geht, der andere sich weiter entwickelt“ (p. 76) und abermals bei der Teilung eine Reduktion erfährt, macht die GOLDSCHMIDT-POPOFF'sche Auffassung unhaltbar. Denn in einem Falle wäre dasselbe Gebilde nach diesen Autoren ein echtes Centrosom (die Tochtercentrosomen), im anderen dagegen ein vegetatives Chromidinm (anfängliches Mutter-centrosom).

Die weiteren Gründe, die GOLDSCHMIDT und POPOFF für die chromidiale Natur des Centrosoms von *Actinosphaerium* ins Feld führen, der Chromatingehalt und die Struktur desselben, sind aber ebenso gut in unserem Sinne verwertbar, da ja auch wir (s. oben S. 315) dieses Gebilde für einen zweiten Kern halten, der jedoch nicht rein vegetativer Natur ist.

Die weiteren Ausführungen GOLDSCHMIDT's und POPOFF's beschränken sich darauf, die Homologie der Sphäre (Centrosom) von

Noctiluca, des Nucleolocentrosoms der Flagellaten und der *Amoeba limax*, sowie des Nebenkörpers von *Paramoeba eilhardi* mit dem spongiösen Centrosom von *Actinosphaerium* darzutun, und somit auch diese Gebilde den vegetativen Kernen zuzurechnen. Dem ersten Teil des Satzes können wir vollkommen zustimmen, denn auch wir halten ja, wie oben ausgeführt, all diese Bildungen für homolog (zweite Zellkerne). Da wir aber eben für das spongiöse Centrosom von *Actinosphaerium* die Unmöglichkeit einer Identifizierung mit einem vegetativen Chromidium eingehend dargetan zu haben glauben, so ergibt sich ohne weiteres die Unrichtigkeit des weiteren Schlusses von GOLDSCHMIDT und POPOFF, und erscheint ein eingehender Nachweis für jedes einzelne der erwähnten Gebilde überflüssig.

Da aber gerade bei manchen dieser Gebilde die Unzulässigkeit der GOLDSCHMIDT-POPOFF'schen Auffassung besonders deutlich hervortreten scheint, mögen noch einige Punkte erörtert werden.

Einmal ist von Wichtigkeit, daß auch die weiteren Gebilde unzweifelhaft eine wichtige Rolle bei der Kernteilung spielen. Bei der Sphäre (Centrosom) von *Noctiluca* und dem Nebenkörper von *Paramoeba* tritt ja die centrosomale Natur bei der Kernteilung ohne weiteres zutage; sie bilden eine Figur, die dem Centrosom + Centralspindel der Metazoen homolog ist (BOVERI 1900). Auch für die Caryosome (Nucleolocentrosome) tritt ihre centrosomale Bedeutung besonders in den oben mitgeteilten Fällen (*Amoeba lacertae*, *Limax*-artige Amöben, *Eutamoeba africana*) klar hervor, bei denen ein Centriol im Innern nachgewiesen werden konnte, das einerseits den Mittelpunkt zyklischer Umänderungen darstellt, andererseits die Teilung einleitet und eine Centralspindel im übertragenen Sinne des Wortes bildet (s. Fig. 4). Danach läßt sich ihre centrosomale Bedeutung wohl nicht in Frage ziehen; sie stellen ein echtes Cytozentrum im BOVERI'schen Sinne dar.

Ferner haben wir oben ausgeführt, daß alle diese Bildungen dem Blepharoplasten der Trypanosomen usw. homolog zu setzen und wie dieser als zweite lokomotorische Zellkerne anzufassen sind. Dieser kann aber auf keinen Fall als rein vegetativer Kern gedeutet werden (vgl. oben S. 310), wie das früher GOLDSCHMIDT (1904) getan hat. Seine Rolle bei der Befruchtung und das Vorkommen vegetativer Chromidien neben ihm erweist das mit voller Sicherheit. Das gleiche gilt für die übrigen besprochenen Bildungen. So sei vor allem betont, daß auch das Caryosom (Nucleolocentrosom) der Amöben und Flagellaten einen wichtigen Anteil bei der Befruchtung nimmt, mithin seine Auffassung als trophischer Kernanteil unhaltbar ist.

II. Kinetischer Kern der Protozoen und Centrosom.

Homologie des Centrosoms.

Schon bei den bisherigen Besprechungen haben wir vielfach Zellgebilde dem Blepharoplasten der Trypanosomen als zweite „lokomotorische“ Kerne homolog gesetzt, die bisher allgemein dem Centrosomenbegriff angereicht worden waren (Centrosom der Diatomeen und Heliozoen, Caryosom [Nucleolocentrosom] der Flagellaten und Amöben). Besonders bei der Zurückweisung der GOLDSCHMIDT-POPOFF'schen Auffassung haben auch wir die centrosomale Bedeutung dieser Gebilde betont. Dieselbe steht jedoch, wie uns scheint, mit deren Kernnatur nicht in Widerspruch, die wir ja übereinstimmend mit GOLDSCHMIDT und POPOFF vertreten; ja man kann umgekehrt sogar die Kernnatur auf die Centrosome im allgemeinen übertragen. Es stimmt das mit den Anschauungen überein, die in neuerer Zeit SCHAUDINN (1905) angedeutet hat, Anschauungen, wie sie, wenn auch in etwas anderer Fassung, früher schon von BÜTSCHLI (1891), RICH. HERTWIG (1892 u. 1898), SCHAUDINN (1896) und LAUTERBORN (1896) geäußert worden sind. Da die wichtigen neuen Gesichtspunkte, die durch SCHAUDINN's Trypanosomenarbeit in die Zellmorphologie hereingebracht wurden, in der cytologischen Literatur, soviel uns bekannt ist, mit einer einzigen Ausnahme (GROSS 1907), noch keine Berücksichtigung gefunden haben, dürfte es sich empfehlen, deren Ausdehnung auf die Centrosome etwas näher zu erörtern, zumal bei der von uns oben gegebenen Fassung der Doppelkernigkeit bisher sich widerstreitende Auffassungen über die Phylogenie der Centrosomen vereinigt werden können. Es ist das um so eher möglich, als durch die große Centrosomenarbeit von BOVVERI (1900) sowie die Untersuchungen von VEJDOVSKÝ und MRÁZEK (1903) auch die Centrosomenfrage eine wesentliche Klärung erfahren hat. Unsere Aufgabe in diesem Kapitel soll daher sein, die Homologie der Centrosomen mit dem bisher besprochenen zweiten Zellkern der Protozoen darzutun.

Die Übereinstimmung der Centrosome mit dem zweiten Kern der Protozoenzelle zeigt sich 1. in dem Bau, 2. in der Entstehung, 3. in den zyklischen Veränderungen, 4. in der Funktion.

Im Ban tritt die Ähnlichkeit besonders bei den großen Eicentrosomen (Seeigel, *Ascaris*, *Unio*, *Rynchelmis*) deutlich zutage. Wie ein Zellkern besitzen diese in der Regel einen schönen wabigen Bau. Bei großer Kompaktheit kann allerdings das Centrosom durch seinen reichlichen Gehalt an achromatischen Substanzen (Plastin) vollkommen

homogen erscheinen. Letzteres ist aber auch bei den Blepharoplasten der Trypanosomen die Regel, die nur selten sich anfloekern und eine Struktur erkennen lassen.

Im Innern des Centrosoms liegt wie beim Blepharoplast und Caryosom das Centalkorn oder Centriol. Der Unterschied der Metazoocentrosome gegenüber den Blepharoplasten der Trypanosomen und der homologen Gebilde anderer Protozoen besteht nur in dem Fehlen der chromatischen Substanz bei den ersteren. Immerhin sind auch hier Chromatinelemente beschrieben worden, die sogenannten Archoplasmaschleifen, HERMANN (1891). Ob diese Gebilde jedoch als das in Rückbildung begriffene Chromatin des zweiten lokomotorischen Kernes oder aber ob sie nach GOLDSCHMIDT (1904) unter die vegetativen Chromidien zu zählen sind, muß vorderhand unentschieden bleiben. Uns scheint die letztere Alternative als die wahrscheinlichere in Anbetracht der starken Differenzierung, die der zweite Zellkern bei der Metazoenzelle als Centrosom gewonnen hat.

Dagegen findet sich bei den Centrosomen der Protozoen, wie wir schon gesehen haben, noch unzweifelhafter Chromatingehalt, so beim spongiösen Centrosom von *Actinosphaerium*, ferner bei der Sphäre (Centrosom) von *Noctiluca*, in geringerem Grade und in deutlicher Rückbildung bei den Centrosomen der Diatomeen nach LAUTERBORN. Wir können also schon bei den lokomotorischen Kernen der Protisten die Rückbildung des Chromatingehaltes konstatieren. Hier wäre noch an die interessanten, oben mitgeteilten Befunde von KEYSSELITZ bei *Myxobolus pfeifferei* zu erinnern, wonach von dem ursprünglichen zweiten Kern (Caryosom) schließlich nur ein Centrosom (resp. Centriol) übrig bleibt.

Das Überwiegen der achromatischen Substanz gibt sich übrigens schon bei der Entstehung des Blepharoplasten der Halteridien kund, indem er nach SCHAUDINN zwar die gleiche Anzahl Chromosomen wie der Hauptkern, aber eine größere Menge von Plastinsubstanz mitbekommt. Geht er doch hauptsächlich aus dem Caryosom des Amphinucleus hervor, das durch seinen Reichtum an Plastin ausgezeichnet ist. Während es sich bei der Entstehung des Blepharoplasten aus dem Amphinucleus von *Haemoproteus* um eine Art von Mitose handelt — allerdings eine heteropol angebildete, qualitativ ungleiche Mitose (vgl. Fig. 1) —, so entstehen die kernartigen Gebilde bei Protozoen, die direkt schon als Centrosome angesprochen werden können, wie das Centalkorn der Acanthocystiden, und das spongiöse Centrosom von *Actinosphaerium*, durch eine Art von Kernknospung (vgl. oben S. 318). In ähnlicher Weise tritt aber das Centrosom auch aus dem Amphi-

nuc lens (Centronucleus BOVERI) wieder hervor, in den wenigen Fällen, wo es bei Metazoen in den Hauptkern hineingeraten war, resp. kann es nach Zugrundegehen des alten Centrosoms aus dem Hauptkern wieder repariert werden. Es ist dies besonders bei verschiedenen Polycladen-Eiern der Fall (*Thysanozoon*, SCHOCKAERT 1901, *Prostecerius*, GÉRARD 1901) und wie hier hinzugefügt werden kann, bei den Oocyten von *Asterias*, bei welchen in ähnlicher Weise wie bei *Actinosphaerium* das Centrosom vom Kern abgeschnürt wird.

Hierbei wäre die Frage zu erörtern, ob es sich in diesen Fällen — die ja bei ihrer großen Seltenheit als Ausnahmefälle zu betrachten sind, indem bei Metazoen in der Regel das Centrosom ein vom Hauptkern gesondertes, dauerndes Organ darstellt — um eine tatsächliche Neubildung des Centrosoms handelt, oder ob einfach das ursprüngliche Centrosom auf einige Zeit in den Hauptkern gerückt war, der dadurch wieder zu einem Amphinnucleus geworden.¹⁾ Für beide Fälle muß nach Analogie mit den Verhältnissen beim lokomotorischen Kern der Protozoen diese Möglichkeit zugegeben werden, denn bei den Blepharoplasten scheint beides vorzukommen, so hat der eine von uns bei *Halteridium* ein Anstoßen des Blepharoplasten beobachtet, während der andere an *Protoosoma* und menschlichen Malariaparasiten Beobachtungen gemacht, wonach derselbe wieder in den Hauptkern hineinrückt (HARTMANN 1907 b). Aber selbst wenn das erstere der Fall sein sollte, dürfte es sich wohl doch nicht um eine eigentliche Neubildung von Centrosomen handeln, wie das schon BOVERI 1900, S. 195 ausgeführt hat. BOVERI vertritt dort aus theoretischen Gründen die Ansicht, daß dabei ein latentes Cytocentrum im Kern erhalten war, und spricht demgemäß von einer Reparation (DRIESCH), nicht von einer Regeneration des Centrosoms. Auch diese Vermutung BOVERI's kann durch den Vergleich mit den bei Trypanosomen sich findenden Verhältnissen wesentlich gestützt werden; denn hier bleibt nach den Untersuchungen von SCHAUDINN (1904) bei der Entstehung des Blepharoplasten — dieselbe vollzieht sich ja durch eine Art von Mitose des Amphinnucleus — dentlich ein Cytocentrum (Centriol) im Hauptkern zurück, nur ist es geringer ausgebildet als die Hälfte, die der Blepharoplast mitbekommen hat. Wie oben aneinandergesetzt worden ist, ist der Amphinnucleus omnipotent. Bei der Fortpflanzung teilen sich die beiden Kerne unabhängig voneinander, der Blepharoplast

¹⁾ Letzteres ist fraglos bei Spermatozyten von *Ascaris megaloccephala* der Fall, wo BRAUER (1893) die Centrosome innerhalb der Kerne gefunden hat.

in der Regel zuerst. Nun haben neuerdings FRANCA und ATHIAS (1907) bei *Trypanosoma rotatorium* die interessante Beobachtung gemacht, daß bei der Vermehrung im geißellosen Zustand der Blepharoplast sich teilt, an die gegenüberliegenden Pole des Hauptkerns rückt und hier die Rolle von Centrosomen übernimmt, während das Centriol des Hauptkerns rückgebildet ist. Wir haben demnach innerhalb derselben Gattung den Übergang von dem unabhängig nebeneinander bestehenden Kerndualismus zu den Verhältnissen bei Metazoen, wo der lokomotorische Kern als Centrosom die Regulierung der Teilung des Hauptkerns übernommen hat. Beim Hauptkern der Metazoen findet sich eine Rückbildung des Centriols, beim lokomotorischen Kern der Verlust der chromatischen Substanz.

Einen ganz wesentlichen Vergleichspunkt bildet weiterhin die Tatsache, daß an den Centrosomen der Metazoen und den homologen Organen der Protistenzelle (Blepharoplast und Caryosom) sich zyklische Vorgänge abspielen. Für die Centrosomen der Metazoen sind dieselben von verschiedenen Forschern (BOVERI, VON ERLANGER 1898 etc.), besonders eingehend von BOVERI (1900) geschildert und erörtert worden; ferner für ein außerordentlich günstiges Objekt, das *Rynchelmissis*-Ei, in klarer Weise von VEYDOVSKÝ und MRÁZEK (1903). Nach letzteren bestehen diese zyklischen Veränderungen in einem gesetzmäßigen Ineinandergreifen von centripetalen und centrifugalen Strömungen, wodurch periodisch die Struktur und Substanz des Centrosoms auf- und abgebaut wird und nur das Centriol als konstantes Element zurückbleibt, als Centrum dieser komplizierten Stoffwechselumsätze. Ganz ähnliche Vorgänge finden sich bei den Caryosomen der Protozoen, so bei Coccidien, Amöben, *Myxobolus Pfeifferi* etc. (vgl. oben S. 315 ff.). Unter Coccidien ist durch SIEDLECKI ein besonders klarer Fall bei *Caryotropha* eingehend geschildert worden.

Auch bei dem spongiösen Centrosom von *Actinosphaerium* hat R. HERTWIG die zyklischen Veränderungen beschrieben (vgl. oben S. 319). Und ähnliche Vorgänge finden sich auch bei den Blepharoplasten der Trypanosomen nach VON PROWAZEK (1905) bei *Trypanosoma lewisi* und FÜLLEBORN (1906) bei den Flagellaten von Kála-Azar.

Die gesetzmäßig verlaufenden zyklischen Metamorphosen kennen wir sonst von keinem Zellgebilde; sie sind für die hier besprochenen Bildungen charakteristisch und somit für eine Homologie derselben ebenfalls von Bedeutung.

Die Veränderungen betreffen nur die chromatische und Plasmastanz der lokomotorischen Kerne, das Centriol bleibt unberührt. Diesem haftet die Polarität und Teilfähigkeit an, wobei allerdings

ein gewisser Zustand des umgebenden Centrosoms, Caryosom oder Blepharoplast, — der jedoch bei den verschiedenen Objekten morphologisch ein ganz verschiedenes Aussehen besitzen kann — erforderlich sein, resp. als Auslösungsreiz dienen mag. Dieser verschiedene Zustand der Hülle (Centroplasma) bei der Teilung ist die Ursache der verschiedenen morphologischen Bilder der Centrosomen und homologen Gebilde der Protozoen. BOVERI hat dies 1900 S. 97 etc. schon für die Centrosome eingehend besprochen. Seine Ausführungen können in derselben Weise für die Caryosome (Nucleolocentrosome) und Blepharoplaste gelten. Die dabei auftretenden Teilungsbilder variieren zwischen zwei konstanten Typen, die für die Caryosom- wie die Centrosomteilung gelten. Entweder entsteht bei der Teilung eine echte Centralspindel oder eine hantelförmige Figur. Das letztere dünkt uns der ursprüngliche Zustand, da das Centriol sich stets hantelförmig teilt und wir geneigt sind, die Teilfähigkeit dem Centriol zuzuschreiben. Wenn die umgebende Hülle ganz mit dem Centriol verbacken ist, entsteht das Bild einer mehr amitotischen hantelförmigen Figur (viele Blepharoplaste, Caryosome [*Amoeba crystalligera*], manche Centrosome [Seeigellei]), andernfalls das einer typischen Centralspindel. Wie schon betont, gilt das eben Gesagte für die Centrosome genau in derselben Weise wie für die Caryosome und Blepharoplaste. Die große Ähnlichkeit der Bilder hat auch BOVERI (1900) betont; wie groß diese sein kann, geht z. B. aus dem Vergleich der Teilung der Centrosome von *Diaulula* nach MAC FARLAND und BOVERI, die wir hier abbilden (Fig. 7), mit der oben beschriebenen



Fig. 7 a u. b. Centrosomenteilung von *Diaulula*. Nach MAC FARLAND und BOVERI aus GERWITSCH.

Teilung des Caryosoms der *Limax*-Amöben (Fig. 4) deutlich hervor, wobei in beiden Fällen echte Centralspindeln entstehen.

Die Teilfähigkeit führt uns auf einen letzten Punkt, der die Ableitung der Centrosomen von den Blepharoplasten nahelegt, nämlich auf die volle Übereinstimmung der Beteiligung beider Gebilde bei der Bildung formbestimmender (Achsenstäbe) oder die Bewegung regelnder Strukturen (Geißeln). Am deutlichsten tritt das bei einem Vergleich der Geißelbildung der Trypanosomen mit der Spermatogenese hervor. SCHAUDINN (1905) bemerkt hierzu: „Am meisten Aussicht, den komplizierten Centrosomenapparat der Metazoenzelle als Differenzierung eines zweiten, dem Blepharoplasten vergleichbaren Kernapparates zu erläutern, scheint mir die Betrachtung der Spermatogenesen der Metazoen zu bieten.“ Hierzu liegt auch schon ein eingehender Vergleich in der Literatur vor von GROSS (1906). Er fand bei der Spermatogenese von *Pyrrhocoris*, daß der Achsenfaden, der ja einer Geißel vergleichbar ist, durch eine sogenannte Centrodese gebildet wird, indem das Centrosom (Centriol) sich hantelförmig teilt und dabei der Verbindungsfaden (Centralspindel) zu dem Achsenfaden ausgezogen wird, resp. auswächst. Eine ganz ähnliche Bildung des Achsenfadens hat früher schon von PROWAZEK (1902) für *Helix* angegeben. Wie oben bemerkt, hat GROSS hieraus die Homologie des Centrosoms mit dem Blepharoplasten gefolgert und die Centrosome als zweite lokomotorische Zellkerne aufgefaßt.

In der Tat ist die Übereinstimmung mit der von SCHAUDINN (1904) und von PROWAZEK (1905) beschriebenen Entstehung der Geißel bei *Halteridium* und *Trypanosoma lewisi* so groß, daß die Homologie sich ohne weiteres aufdrängt. Der Randfaden der undulierenden Membran geht aus einer Art von Centrodese hervor, bei der Entstehung sind die Enden sogar deutlich kolbenförmig angeschwollen (Centrosom, Centriol) (Vogeltrypanosomen, *Trypanosoma lewisi*, Flagellatenformen von Käla-Azar). Ebenso ist es bei der Microgametenbildung von *Proteosoma* und *Halteridium*, die ja den Spermatozoen der Metazoen direkt zu vergleichen sind. Die Microgameten entstehen aus Doppelkernen (Hauptkern und Blepharoplast) des Microgametocyten. Bei ihrer allmählichen Loslösung von denselben sind sie an dem freien Ende ebenfalls kolbig angeschwollen. Die Saumgeißel (s. HARTMANN 1907 b Fig. 3) entsteht also gleichfalls durch eine Centrodese (Centralspindel). Auch die Entstehung formbestimmender elastischer Strukturen, der sog. Achsenstäbe etc. bei manchen Flagellaten (*Trichomonas*, *Trichomastix*) geschieht in prinzipiell gleicher Weise wie die der Lokomotionsorgane der Trypanosomen und Spermatozoen; nur daß dort anscheinend in der Regel von dem andern Homologen des lokomotorischen Kernes, nämlich vom Caryosom des Amphinucleus die Strukturen

gebildet werden. Zur Erläuterung diene der Vorgang bei der Teilung von *Trichomastix*, der insofern von hohem Interesse ist, als hier die Funktion der lokomotorischen Kerne bei der Teilung (Centralspindel im übertragenen Sinne) mit seiner Bedeutung für die Entstehung formbestimmender Strukturen zusammenfällt. Das Chromatin des Caryosoms löst sich auf; die vermutlich mit dem Centriol in Zusammenhang stehende Rippe (Achsenstab) ist eine Art von Centralspindel und geht in die Rippe des Tochtertieres über. Die nächste Teilung erfolgt um 90° gedreht wie bei der Spermatogenese von *Helix* (v. PROWAZEK) (Fig. 8). Die Basalkörper am Grunde der Geißeln können als Tochtercentriolen des Caryosomkernes aufgefaßt werden und entsprechen somit den Centrosomenabkömmlingen bei den Schwanzfäden der Spermatozoen. In vielen Fällen bleibt der Zusammenhang der Basalkörper mit dem Caryosom dauernd erhalten (Rhizoplast = Centralspindel). Wie ersichtlich, ließen sich von hier aus auch neue Gesichtspunkte für die vielfach erörterte Homologie der Basalkörper der Metazoengeißelzellen mit Centrosomen (v. LENNOSSEK, HENNEGOUY) gewinnen. Da jedoch über die Entstehung der Basalkörper, sowie über deren Verhalten bei der Teilung keine genügenden Untersuchungen vorliegen, mag vorderhand die Frage nicht weiter behandelt werden.



Fig. 8. *Trichomastix lacertae*.
a Habitusbild. b Teilungsstadium.
Nach PROWAZEK.

In diesem Zusammenhang sei nur noch auf die interessanten Befunde von H. KRÄNZLIN (1907) hingewiesen, die bei Myxomyceten eine merkwürdige Beteiligung der Centrosome resp. Blepharoplaste, die, nebenbei erwähnt, dort vollkommene Kernnatur aufweisen, bei der Bildung der Elateren nachgewiesen hat (Elateroplast).

Aus dem Bisherigen ergibt sich, daß die Centrosomen der Metazoen den Blepharoplasten resp. Caryosomen der Protozoen homolog zu setzen und mithin als ursprüngliche Kerne der Zelle mit vorwiegend „lokomotorischer“ Funktion aufzufassen sind, die durch weitere Differenzierung den Chromatingehalt verloren haben. Im Gegensatz zur Metazoenzelle fällt bei den Protozoen wie bei allen Zellorganen und Zellvorgängen die ungemaine Mannigfaltigkeit der

Ausbildung des zweiten lokomotorischen Kernes auf. Bald ist es ein Blepharoplast der nur lokomotorische Funktion bei der Geißelbildung zeigt, bald beteiligt er sich auch als regulatorisches Cyto-centrum bei der Teilung des Hauptkernes, bald tritt der lokomotorische Kern nur bei der Teilung in Erscheinung und fungiert wie bei Metazoen ausschließlich als Teilungsorgan des Hauptkernes (Centrosom von *Actinosphaerium*). Wenn man die verschiedene Ausbildung des lokomotorischen Kernes bei den Protozoen und dessen verschiedenartige Beteiligung bei der Teilung des Hauptkernes vergleichend betrachtet, so kommt man ohne weiteres zu derselben Anschauung wie früher schon BÜTSCHLI, HERTWIG, LAUTERBORN, SCHAUDINN — daß das Centrosom der Metazoen phylogenetisch aus einem zweiten Kern hervorgegangen und bleibendes Organell der Zelle geworden ist. Allerdings kann als phylogenetischer Ausgangspunkt nicht, wie dies früher geschah, eine Zelle mit zwei gleichen Kernen wie die *Amoeba binucleata* angesehen werden, sondern es müssen von vornherein zwei gegensätzliche Kerne wie bei den binucleaten Flagellaten, *Paramoeba eilhardi*, Acanthocystiden etc. angenommen werden. Noch weniger kann natürlich von dem Kerndualismus der Infusorien, wie das vor allem HEIDENHAIN vertreten hat, ausgegangen werden, eine Ansicht, die schon BOVERI (1895) treffend zurückgewiesen hat. Bei den Infusorien steckt die hier erörterte Doppelkernigkeit in dem Micronucleus und tritt nur bei der Teilung in Form der Centralspindel und Polkappen zutage.

Mit der hier vertretenen Fassung der Centrosomenableitung deckt sich, wie ersichtlich, auch die Auffassung, die BOVERI (1900) und ebenso auch RICH. HERTWIG (1898) vertreten haben, wonach das Centrosom nicht aus einem gesonderten zweiten Kern — HERTWIG hält zwar auch dies für möglich — sondern aus vorwiegend achromatischen Teilen eines einheitlichen Kernes (Amphinucleus, Centronucleus), wie etwa dem sogenannten Nucleolocentrosom (Caryosom) abzuleiten wäre. Denn wir haben ja hier eingehend nachzuweisen versucht, daß auch das Caryosom als zweiter lokomotorischer Kern zu deuten sei, der gewissermaßen nur in den Hauptkern eingeschachtelt ist. Somit fallen beide Auffassungen znsammen. Auch die weiteren Anschauungen HERTWIG's und BOVERI's, die die achromatische Spindelfigur mit den Polkappen der Micronucleusteilung der Infusorien als dem Centrosom gleichwertig erachten, resp. von dieser achromatischen Substanz des Kernes die Centrosomen phylogenetisch ableiten, bilden keinen Gegensatz zu der hier vertretenen Auffassung, sondern sind wohl mit derselben vereinbar. Bei den

Ciliaten findet sich eben eine innigere Mischung der Amphinucleustelle als dies bei anderen Protozoen mit gesondertem Caryosom der Fall ist. Ob es sich hierbei um einen primitiven, phylogenetisch älteren Zustand handelt, muß vorderhand unentschieden bleiben. Da bei den lokomotorischen Kernen im Gegensatz zu dem Hauptkern die Plastinstoffen überwiegen, so ließe sich sogar die Kinoplasmalehre STRASBURGER'S unserer Auffassung der lokomotorischen Kerne und somit der Centrosomenlehre in gewissem Sinne angliedern. Doch wollen wir hierauf, wie überhaupt auf die botanischen Verhältnisse, vorderhand nicht weiter eingehen.

III. Zur Funktion der kinetischen Kerne.

Zum Schluß seien noch einige Bemerkungen zur Funktion der lokomotorischen Kerne gestattet. Sie spielen als Blepharoplaste, Caryosome (Nucleolocentrosome) und Centrosome bei den dynamischen Funktionen unzweifelhaft eine wichtige Rolle, was sich schon aus ihrem morphologischen Verhalten ergibt. Eine tiefer gehende Analyse muß dabei allerdings immer im Auge behalten, daß es sich hierbei um komplexe Vorgänge lebendiger Organismen und nicht einfach nur aus den Teilungsbildern heraus erklärare mechanische Vorgänge handelt. Wenn man morphologisch die an den lokomotorischen Kernen sich abspielenden Vorgänge betrachtet, so lassen sich zunächst ganz allgemein zweierlei Erscheinungen feststellen, die vielfach ineinandergreifen und sich beeinflussen, immerhin aber bei der Analyse getrennt zu betrachten sind: einmal die vermutlich dem Centriol anhaftende Teilfähigkeit und Polarität, und dann die zyklischen Veränderungen der ganzen Kerne.

Bezüglich der Teilfähigkeit und Polarität scheint uns die von BOVERI (1900) für die Centrosome geäußerte Auffassung, wonach dieselbe von den Centriolen ausgeht, ganz allgemein für die lokomotorischen Kerne zuzutreffen, also auch für die Blepharoplaste und Caryosome. Denn wir sehen ja, daß in den Fällen, wo die Centriolen deutlich nachzuweisen sind, wie z. B. bei *Haemoproteus noctuae* (SCHAU-DINN 1904) und den oben angeführten Amöben der *Limax*-Gruppe, immer zunächst die Centriolen sich hantelförmig teilen. Die polare Teilfähigkeit muß somit als eine den Centriolen anhaftende Eigenschaft betrachtet werden, die vorderhand mechanisch nicht zu

erklären ist. Wie sich die Caryosome und Centrosome beim Wachstum allseitig vergrößern und im Plasma auflösen (bei den cyklischen Veränderungen), so müßte man mechanisch annehmen, daß sie sich allseitig (multipel) teilen. Wie wir aber bei unsern obigen Erörterungen an einer Reihe von Beispielen gesehen haben (Mitose der *Limax*-Amöben etc., Geißel und Schwanzfadenbildung der Trypanosomen und Spermatozoen, Teilung von *Trichomastix* etc.) findet sich stets eine durch die Centriolen eingeleitete zweipolige Teilung (Hantelform, Centralspindel).

Funktionell erscheint diese polare Differenzierung (Hantelform) für diese Vorgänge, Kernteilung, Geißelbildung etc. fraglos von Wichtigkeit. Für manche Fälle, wie z. B. die Centralspindel der Micronuclei der Ciliaten etc. kann direkt aus dem morphologischen Bildern der heranwachsenden elastischen Centralspindelfasern auf deren stemmende Wirkung bei der Teilung geschlossen werden (vgl. R. HERTWIG 1895), zumal wenn die Chromosomenkappen dabei den Polen direkt aufsitzen und nicht durch eine Lücke davon getrennt sind. Prinzipiell wichtiger als diese ev. rein mechanische stemmende Wirkungsmöglichkeit der Centralspindel scheint uns dagegen die Auffassung, daß das morphologische Bild in erster Linie der Ausdruck dafür ist, daß in der Zelle polar gerichtete Strömungen oder ähnliche Prozesse stattfinden.

Gleichfalls als unerklärbare Eigenschaft muß auch die heteropole Teilfähigkeit der Centrosome resp. Centriole angesehen werden, wodurch heterocentrische Kernteilungsbilder zustande kommen (GOLDSCHMIDT 1905) die durch heterodynamische Wirkung eine inäquale Zellteilung bewirken (Trematoden etc.). Auch die quantitativ und qualitativ ungleichen Kernteilungen (erbungleiche Teilung) wie sie von SCHAUDINN (1904) für *Haemoproteus noctuae* und HARTMANN (1904, 1907 a) bei Dicyemiden gefunden wurden, stehen mit einer Heteropolie im Zusammenhang.

Die Teilung (wohl meist heteropole) sowie die elastischen Eigenschaften der dabei zustande kommenden Fäden (Central„spindel“) erklären auch die Bedeutung der Blepharoplaste, Caryosome und Centrosome für die Entstehung formbestimmender Stützapparate (Achsenstäbe) und Bewegungsapparate (Geißel) der Zelle.

Wenn wir uns nun den stofflichen Veränderungen zuwenden, die die lokomotorischen Kerne als zweite Eigenschaft aufweisen, so ist vor allem der cyklische Verlauf derselben zu betonen, der sie gegenüber allen andern Umsätzen der Zelle auszeichnet. Im Laufe unserer Betrachtungen haben wir schon mehrfach auf dieselben hin-

gewiesen; sie können zu einer vollen Auflösung der lokomotorischen Kerne im Plasma bis auf das Centralkorn und zu einer nachmaligen Rekonstruktion führen. Das ist zweifellos der Ausdruck innigster Wechselbeziehungen im Stoffwechsel zwischen lokomotorischen Kern und umgebenden Plasma. Daraus muß man aber folgern, daß die lokomotorischen Kerne nicht nur dynamische Funktion besitzen, sondern auch für das Stoffwechselgetriebe der Zelle von wesentlicher Bedeutung sind. In manchen Fällen kann direkt auf ihre trophische Funktion geschlossen werden. Allerdings können die Caryosome etc., wie das besonders von SIEDLECKI (1905) bei *Caryotropha mesnili* geschah, nicht als rein trophische Zellorgane gedeutet werden.¹⁾ Man muß aber auch diese Fähigkeit der lokomotorischen Kerne bei einer Beurteilung ihrer dynamischen Bedeutung bei der Kern- und Zellteilung neben der oben besprochenen Einleitung der polaren Teilung in Betracht ziehen. Bei der Kernteilung werden von den beiden Polen ans komplizierte zyklische Stoffwechselumsätze ausgelöst, indem vom Centriol ans centripetale und centrifugale Difussionsströme sich über die ganze Zelle ansbreiten und dadurch die erwänten morphologischen zyklischen Veränderungen der Kerngebilde hervorufen. Notwendigerweise werden damit auch innere und äußere Spannungsänderungen der Zelle verbunden sein, wovon die letzteren als gesetzmäßig zu denkende Aendernugen der Oberfläche zur Zellteilung führen könnten. Mit diesen ganz allgemein gehaltenen hypothetischen Vermutungen über die weitere Rolle der lokomotorischen Kerne bei der Kern- und Zellteilung muß man sich vorderhand begnügen.

Aber noch in anderer Weise ließe sich aus dem Abspielen zyklischer Veränderungen an den Centrosomen etc. bei der Mitose ein Gesichtspunkt für eine Bedeutung der lokomotorischen Kerne bei derselben sowie für eine Bedeutung der Mitose überhaupt ge-

¹⁾ MOROFF deutet in einer in diesem Archiv demnächst erscheinenden Arbeit die Caryosome in gleichem Sinne; nach unserer Meinung ist die Funktion des Caryosoms zu eng gefaßt. Was oben S. 320 gegen die ähnlichen Anschauungen von GOLDSCHMIDT und POROFF angeführt wurde, vor allem die Rolle von Blepharoplast, Caryosom und Centrosom bei der Befruchtung, hat auch gegen MOROFF seine Gültigkeit. Seine eigenen sehr interessanten Beobachtungen über Caryosome und Centrosome bei *Aggregata* stehen dagegen in bester Übereinstimmung mit den von uns vertretenen Anschauungen. Auf die unserer Meinung nach ebenfalls verfehltene neue Befruchtungshypothese von MOROFF, wonach er den Zweck der Befruchtung in der Schaffung eines neuen trophischen Kernes erblickt, soll bei anderer Gelegenheit zurückgekommen werden.

winnen. Von verschiedenen Autoren (R. HERTWIG 1904, HARTMANN 1906) wird bekanntlich der Standpunkt vertreten, daß die Zellteilung nicht nur einen Vermehrungs-, sondern zugleich auch einen Verjüngungsvorgang, eine Reorganisation der Zelle darstellt (durch Regulierung der Kern-Plasmarelation R. HERTWIG's). Diese Reorganisation könnte man sich zum Teil an die gewaltigen Stoffwechselumsätze und innigen Wechselbeziehungen zwischen Kernen und Plasma gebunden denken, die auch bei den zyklischen Veränderungen der lokomotorischen Kerne stattfinden. Die Mitose wäre nach dieser Auffassung nicht nur die eleganteste Lösung eines genauen Kern-Teilungsvorganges, sondern zugleich eine Verjüngung, Regulation der ganzen Zelle.

Die zyklischen Umsätze können ferner ein Licht auf die Bedeutung der Blepharoplaste etc. für die Geißelbewegung werfen. Die Geißeln bestehen nach neueren Untersuchungen (BÜTSCHLI, PLENGE (1899), v. PROWAZEK (1904b), SCHUBERG (1905), GOLDSCHMIDT (1907) etc.) aus einem elastischen, axialen oder seitlichen formbestimmenden Faden, der von einer Hülle leichtflüssigen Protoplasma umgebenden wird. Nach den Anschauungen von BÜTSCHLI und GURWITSCH (1904), die neuerdings namentlich von KOLTZOFF (1906) weiter ausgeführt wurden und die HARTMANN (1907) auf die hier interessierenden Flagellaten ausgedehnt hat, kann man auf Grund dieses Baues die Geißelbewegung auf die amöboide Plasmabewegung zurückführen, die ja auf Änderungen der Oberflächenspannung im flüssigen Protoplasma beruht. Die flüssige Plasmahülle der Geißel führt aktiv (durch Änderung der Oberflächenspannung) die Bewegung herbei, der formbestimmende Faden (Centrodosome) lenkt diese ungeordnete Bewegung in bestimmte Bahnen und dient zugleich durch seine elastische Eigenschaften als Antagonist dazu.

Die regen Stoffwechselumsätze am Blepharoplasten, die auch in der oben erwähnten Vacuole am Grunde desselben ihren Ausdruck finden, könnten nun wohl dazu führen, an dem ihm zunächst liegenden Plasma, also besonders in dem Geißelplasma lebhaftere Änderungen der Oberfläche herbeizuführen und hierin könnte dann die Funktion des Blepharoplasten bei der Geißelbewegung erblickt werden.

Die beiden hier besprochenen Fähigkeiten der lokomotorischen Kerne, die der polaren Teilung (Centrodosome) und die der zyklischen Metamorphosen, können uns somit durch ihr Zusammenwirken die vorwiegend dynamischen Funktionen der Blepharoplaste, Caryosome und Centrosome wenigstens bis zu einem gewissen Grade verständlich machen, ohne mit dem Ausdruck lokomotorischer oder kinetischer

Kern einen unklaren Begriff im Sinne des früheren dynamischen Centrums verbinden zu müssen.

Literaturverzeichnis.

- BOVERI, TH. (1895): Über das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigelees nebst allgemeinen Betrachtungen über Centrosomen und Verwandtes. in: *Verh. physik. med. Ges. Würzburg N. F.* Bd. 29.
- (1900): Zellestudien. Heft 4: Über die Natur der Centrosomen. *Jena.*
- BRÄUER, A. (1893): Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Ancaris megaloccephala*. in: *Arch. mikr. Anat.* Bd. 42.
- BÜTSCHLI, O. (1891): Über die sogenannten Centrialkörper der Zelle und ihre Bedeutung. in: *Verh. naturhist. med. Ver. Heidelberg N. F.* Bd. 4.
- CALKINS, G. N. (1899): Mitosis in *Noctiluca miliaris* and its bearing on the nuclear of the Protozoa and Metazoa. in: *Journ. Morph.* V. 15.
- ERLANGER, R. VON (1888): Zur Kenntnis der Kern- und Zellteilung. II. Über Befruchtung und erste Teilung des Seeigelees. in: *Biol. Centralbl.* Bd. 18.
- FRANCA, C. et ATHIAS, M. (1907): Recherches sur les Trypanosomes des Amphibiens. II. Les Trypanosomes de *Hyla arborea*. in: *Arch. Inst. Bact. Camara Pestana Tome 1.*
- FÜLLEBORN (1906): Über Kalazar oder tropische Splenomegalie. *Arch. f. Schiffsu. Tropenhygiene* 1906 Bd. 10 p. 766.
- GÉRAUD (1901): L'ovocyte de premier ordre de *prostlecerans vitatus*. in: *Cellule.*
- GOLDSCHMIDT, R. (1904a): Die Chromidien der Protozoen. in: *Arch. f. Protistenk.* Bd. 5.
- (1904b): Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. in: *Zool. Jahrb. Anat. Abt.* Bd. 21.
- (1905): Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des *Zoogonimus mirus*. *Ibid.* Bd. 21.
- (1907): Lebensgeschichte der Mastigamöben *Mastigella vitrea* n. sp. und *Mastigella setosa* u. sp. in: *Arch. Protistenk. Suppl.* 1.
- GOLDSCHMIDT, R. u. POPOFF, M. (1907): Die Caryokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. in: *Arch. Protistenk.* Bd. 8.
- GROSS, J. (1906): Die Spermatogenese von *Pyrrhocoris apterus* L. in: *Zool. Jahrb. Anat. Abt.* Bd. 23.
- HARTMANN, M. (1904): Die Fortpflanzungsweisen der Organismen etc., zugleich vorläufige Mitteilung über die Dicyemiden. in: *Biol. Centralbl.* 1904.
- (1906): Tod und Fortpflanzung. *München.*
- (1907): Praktikum der Protozoologie. in: KISSKALT u. HARTMANN, *Prakt. der Bakt. u. Protozool.* *Jena.*
- (1907a): Untersuchungen über den Generationswechsel der Dicyemiden. in: *Mém. Ac. Sci. Brüssel* 1907.
- (1907b): Das System der Protozoen, zugleich vorläufige Mitteilung über Proteosoma. in: *Arch. Protistenk.* Bd. 10.

- HEIDENHAIN, M. (1894): Neue Untersuchungen über die Centrialkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. in: Arch. mikr. Anat. Bd. 43.
- HERMANN (1891): Beitrag zur Lehre von der Entstehung der caryokinetischen Spindel. in: Arch. mikr. Anat. Bd. 37.
- HERTWIG, R. (1892): Über Befruchtung und Conjugation. in: Verh. deutsch. Zool. Ges. 1892.
- (1895): Über Centrosom und Centrialspindel. in: Sitz-Ber. Ges. Morph. u. Phys. München 1895.
- (1898): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium eichhorni. in: Abh. bayr. Akad. Wiss. Bd. 19.
- (1902): Die Protozoen und die Zelltheorie. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 1.
- HERTWIG, R. (1904): Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium eichhorni. in: Festschr. HAECKEL, Jena.
- ISCHIKAWA, C. (1894): Über die Kernteilung bei Noctiluca miliaris. in: Ber. naturf. Ges. Freiburg Bd. 8.
- KOLTZOFF (1906): Studien über die Gestalt der Zelle. I. in: Arch. mikr. Anat. Bd. 62.
- LAUTERBORN, R. (1896): Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig.
- LÉGER (1907): Les Schizogregarines des Trachéates. I. Le genre Ophryocystis. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 8.
- MIYAYAMA (1907). in: Philippine Journ. scienc. B. Vol. 2 1907.
- MKVES (1903): Über oligopyrene und apyrene Spermien etc. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 61.
- MINCHIN (1906): On the occurrence of encystation in Trypanosoma grayi etc. Proc. Roy. soc. ser. B 79 u. Report Nr. VIII. Sleep. Sick. Comm. 22 S. 137.
- MOROFF, TH. (1906): Untersuchungen über Coccidien. I. Adelea zonula n. sp. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 8.
- PLENGE (1899): Über die Verbindungen zwischen Geißel und Kern etc. in: Verh. naturh. Ver. Heidelberg N. F. Bd. 6.
- POPOFF, M. (1907): Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. in: Arch. mikr. Anat. Bd. 70.
- PROWAZEK, S. (1902): Spermatologische Studien. in: Arch. zool. Inst. Wien Bd. 25.
- (1903): Flagellatenstudien. in: Arch. Protistenk. Bd. 2.
- (1904): Kernteilung bei Entosiphon. in: Arch. Protistenk. Bd. 2.
- (1904 a): Die Entwicklung von Herpetomonas. in: Arb. kais. Gesundheitsamt Bd. 20.
- (1904 b): Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Ibid. Bd. 21.
- (1905): Studien über Säugetiertrypanosomen. Ibid. Bd. 22.
- (1905 a): Über den Erreger der Kohlhernie Plasmodiophora brassicae. Ibid. Bd. 22.
- SASSAKI (1893). in: Jen. Zeitschr. Naturw. Bd. 28 p. 50.
- SCHAUDINN, F. (1894): Über Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung bei Amoeba crystalligera. in: Sitz-Ber. Akad. Wiss. Berlin 1894.
- (1886 a): Über den Zengungskreis von Paramoeba eilhardi. in: Ibid. 1886.
- (1886 h): Über das Centrialkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. in: Verh. deutsch. zool. Ges. 1886.
- (1900): Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. in: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 13.
- (1903): Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. in: Arb. kais. Gesundheitsamt Bd. 15.
- (1904): Generations- u. Wirtswechsel bei Trypanosoma u. Spirochäte. Ibid. Bd. 23.

- SCHAUDINN, F. (1905): Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. in: Verh. deutsch. zool. Ges. Breslau.
- SCHOKARTY (1901): L'Ovogenèse chez le Thysanozoon brocchi. in: La Cellule XX.
- SCHUBERG, A. (1905): Über Cilien und Trichocysten einiger Infusorien. in: Arch. Protistenk. Bd. 6.
- SIEDLECKI (1905): Über die Bedeutung des Caryosoms. in: Bull. Ac. Sc. Krakau 1905.
- VAHLKAMPF, E. (1904): Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von *Amoeba limax*, einschließlich der Züchtung auf künstlichem Nährboden. in: Arch. Protistenk. Bd. 5.
- VEJDOWSKÝ D. MRÁZEK (1903): Veränderungen im Cytoplasma während der Reifung und Befruchtung der Rynchelmiseier. in: Arch. mikr. Anat. Bd. 62.
- VIERBECK, H. (1907): Studien über die in den Tropen erworbene Dysenterie. Beihefte z. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. XI 1907.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [10 1907](#)

Autor(en)/Author(s): Hartmann Max, Prowazek Stanislaus von

Artikel/Article: [Blepharoplast, Caryosom und Centrosom 306-335](#)