Blepharoplast, Caryosom und Centrosom.

Ein Beitrag zur Lehre von der Doppelkernigkeit der Zelle.

Von und S. von Prowazek,

Institut für Infektionskrankheiten Institut für Schiffs- u. Tropenkrankheiten
Berlin. Hamburg.

(Hierzn 8 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

- I. Die Doppelkernigkeit der Protistenzelle als Hauptkern und kinetischer Kern.
 a) Die Anffassung von Schaudenn und uns.
 - b) Die Auffassung von Goldschmidt und Poroff.

Max Hartmann.

II. Kinetischer Kern der Protozoen und Centrosom. Homologie des Centrosoms. III. Zur Funktion der kinetischen Zellkerne. Literaturscreichnia

Einleitung.

Die theoretischen Vorstellungen über den Aufban der Protistenzelle und der Zelle überhampt, haben in der letzten Zeit vornehmlich durch zwei sehr wichtige Feststellungen eine wesentliche Bereicherung erfahren: einerseits durch die Chromidienlehre von R. Hærwio und andererseits durch die theoretischen Untersnchungen von SCHAUDINS über die Kernduplizität der Protistenzelle, die sich zum Teil an, wenn auch nur ähnlich geartete Vorstellungen von Bürschux (1891). Hærwio (1892) und vor allem Lutyrasnoss (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 zugehörende, 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 znm Chromatin des Zellkernes nennt Hebtwig dieses dritte Struktnrelement Chromidium and 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 anftretenden Chromidien (physiologisch wirksame, regulative Chromidien) bei Polystomella, Centropyxis und Chlamydophrys sich die Geschlechtskernsnbstanz, von der die Bildung der Geschlechtskerne ausgeht, von dem eigentlichen Stoffwechselkern trennt und besondere. sog. Geschlechtschromidien darstellt. Diese Geschlechtschromidien nannte Goldschmidt (1904) Sporetien, während Schaudinn (1905) and andere (Hartmann, Winter) den Ausdruck generative Chromidien gebranchen. Derartige Geschlechtschromidien wurden in der Folgezeit bei verschiedenen Protozoen nachgewiesen, so bei den Flagellaten (Bodo lacertae Prowazek 1904), manchen Gregarinen und neuerdings hei Mastigamöhen (Goldschmidt 1907).

Bei Plasmodiophora bleibt in Gegensatz zu den Rhizopoden das Geschlechtskernchromatin auf den stark verkleimerten, sodann auf einen feineren, mitotischen Kernteilungsmodus umgearbeiteten Kern beschränkt, während das funktionell tätige Chromatin in dem Protoplasma ein vergetatives Chromidium bildet (Prowazzki 1906)

Um den Unterschied zwischen Geschlechtskern und vegetativem Chromatin seiner morphologischen Mystik zu entkleiden, braucht man sich nnr vorzustellen, daß für das Individualgetriebe der Zelle eine beständig abbanbare, aber spezifisch konstante Menge des nnn 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 deuen wie von einem Kristallstäubehen in der Mutterlauge weitere Differenzierungen abermals ihren Ausgang nehmen können. Oder man kann es sie auch nnugekehrt so vorstellen: Durch den Lebensprozef in der Zelle, zu dem eine spezifisch konstante Menge Chromatin nötig ist, die zugleich zur generartiven Erhaltung der Zelle dient, kann der Chromatin nötig ist, die

matingehalt 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 inden, die Fähigkeit der Reproduktion aber verlieren. Eine Hyperchromatosis der Zellen durch Schädigungen, wie z. B. Hunger, wird vielfach durch die daranf folgenden Conjugationsprozesse korrigiert. Natürlicherweise ist in den Geschlechtschromidien gleichsam in nnee vegetativ wirksames Chromatin gleichfalls enthalten, wie es ja ans jenem bervorgeht. Einwände, die in diesem Sinne erhoben worden sind, treffen also nicht so sehr die hier sküzsierte 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 Häntungs- und Exkretprodukte des Kernes enthalten und im Protoplasma sich in bräumliche Massen verwandeln" (v. Paowazks 1905 p. 360).

Wenden wir nun unsere Anfinerksamkeit der Lehre von der Zweikernigkeit der Protozoenzelle zu. Schaudens hat in seinem programmatischen Vortrag bei der Zoologenversammlung in Breslau (1905) auf einen zweiten, anders gearteten Kerndualismus der Protozoenzelle hingewissen, der leider von mehreren Seiten, so besonders von Goldschmidt (1904) und Goldschmidt n. Pofoff (1907) mit dem oben auseinandergesetzten doppelten Chromidienbegriff verwechselt worden ist.

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

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 Haupt kern bezeichnen wollen, ein mit der Saumgeißel in Zusammenhang stehendes Kerngebilde der Blepharoplast vor, von dem auf entwicklungsgeschichtlichem Wege der Nachweis erbracht worden ische Beschen wir ist. West in des die Reidelbe (Ab)

Biepharoplast 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 ans Hartmann.

zweikernig. Beide Kerne unterliegen der Reduktion und es findet eine Doppelbefruchtung statt — es entstehen zumichts wei Syncaryen, die dann miteinander zu einem Amphicaryon, einem gleichsam inein and ergeschachtelten Doppelkern, verschmelzen. Das Amphicaryon besitzt dann einen Innenkörper ('aryosom) sowie beripheres Chromatin neben Kernsaft und der bekannten achromatischen Substanz. Der Innenkörper besteht aus Plastin und Chromatin. Dieses Amphicaryon ist aber omnipotent, es kann nach Verlust des Biepharoplasts blieb.

Wie verhalten sich nun die beiden Kerne den oben näher besprochenen somatischen, funktionellen und den geschlechtlichen Chromidien und Chromidiahnetzen gegenüber? Es ist ohne weiteres klar, daß bei die Kerne, da sie beide einerseits an der Doppelbefruchtung eitliehemen, 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. Anch 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 Rnheznstände übergehen und sog. Schleimcysten, die von Minchin auch bei Trypanosoma grayi1) beobachtet worden sind, bilden, stößt der Blepharoplast Teile seiner Substanz ab. Diese Chromatinbestandteile sind mit den Chromidien apoplastischer Natnr zn vergleichen. Das Geschlechtschromatin muß dagegen auf den eigentlichen Blepharoplastkern, der ja an der Doppelbefruchtung teilnimmt, beschränkt bleiben. Analoge Stadien durchläuft der Hauntkern. 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 Macronuclens der Ciliaten entspreche, nicht richtig ist.

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

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

¹) Ein Schüler von mir, Herr Berliner, hat auch bei der den Trypanosomen nahestehenden Chrithidia (falschlich meis Herpetomonas genannt) aus dem Darm von Nepa eineren derartige Cysten gefunden.
M. Harwars.

bezäglich des Färbevermögens weibliche Charaktere zur Schat trägt (Prowazset 1904 aps. 45 ilb. Auf Grund einer Besichtigung der Präparate aus Kulturen von japanischen Rinderpiroplasmen, die dem einen von nus (Parowazse) Herr Dr. Mivanna in Densenblo Kenkindjo in Tokio in liebenswürdiger Weise demonstriert hatte, möchte er annehmen, daß beim Übergang der großen, runden Kulturmen in die beweglichen Flägellaten wie bei Herpetomons sich ganz ähnliche Prozesse abspielen, wobei sehr viele Formen degenerferen und angrunde gehen (Mivanna 1907). Schließlich sei im Sinne des oben angedeuteten Antagonismus darauf hingewiesen, daß man in en tötigten Kulturen der Leishm ann Donovankörper des Käla-Azar anch Flagellaten, die nur Blepharoplasten besitzen, findet (Fig. 2).

Noch anffallender ist das Auftreten dieser hanytkernlosen Flagellatenformen im Darm der Schaffansdiege (Melophogue) und bei der (fri- hindia (fälschlich meist Herpetomonas genannt) aus dem Darm von Nepa cinerca (Beautsen uned.). Als Gegenstück hierzu bei Metazoensellen dürften die apyrenen Spermatozoen (Pygoero Mxvss 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 missen wir nus die Frage vorlegen, ob bei allen Protozoen wirklich zwei selbständige Kerne nachgewiesen worden sind? Zweifelsohne sind zweikernig die Purumoeba eilbardi, die Acanthocystiden,



Fig. 2.
Flagellatenform von
Leishmania donocani
(Kalaazarparasit) ohne
Hauptkern, nur mit
Blepharoplast.
5 Tage alte Kultur.

die Trypanosomen, Halteridien, Piroplasmen (vgl. das Schema Fig. 3), die Gattung *Protessoma* (Vogelmalaria) (Навтмакк 1907b) und auf gewissen Stadien die menschlichen Malariaparasiten.

Auf Grund der entwicklungsgeschichtlichen Untersnehungen unß man ferner annehmen, das bei den meisten anderen Protisten nur ein gleichsam in ein an der ge schachteltes Amphicaryon orrkommt und daß mit dem Biepharoplast der Trypanosomen, dem Centralkorn der Acanthocystiden (Schaudens 1896), dem Centralkorn bei Gymnosphoeru (Sasakai 1893), dem Nebenkern der Porunocöde (Schaudens) 1996) etc. das sog. Caryosom oder der Innenkörper der übrigen Formen zu vergleichen ist. Genetisch geht auch der Blepharoplast der Trypanosomen aus dem Curyosedes Amphinucleus hervor. SCHAUDISN konnte ferner bezüglich des Caryosoms der Oxyrviks 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 Ozgrribt anach Ksyssatzz eine Art vom Membran zu besitzen, desgleichen das Caryosom einer neuen, pathogenen Ambe, die der eine von uns (Hartmans) näher untersacht hat.⁵)

Bezüglich des Aufbaues der Carvosome 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 Nucleolarsubstanz nenne, weil ich sie mit der Substanz der echten Nucleoli tierischer Gewebe identifiziere und 2. dem Chromatin. Die Nucleolarsubstanz 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 Carvosom 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 Kerp. es teilt sich in selbständiger Weise und bildet oft einen komplizierten Teilungsapparat aus (Plasmodiophora, Entosiphon,

jöbe Art steht der harmlosen Entannoche coll sehr nahe, unterscheidet sich sichen von ihr dirarb die Bewegung, das stark angebildete Ecopianan, den Rut des Kernes (Centriol) und die Kernteilung. Mit der von Vizzacz (1907) seben beschriebenen Entanoche tetragona scheint sie nach dessen Beschreibung der vegetativen Formen (ein habe hälser um solche gefunden) nicht identisch zu sein. Falls dies richtig ist, schlage ich für sie den Namen Entanoche africana vz., die Dysauteriefalb, hei denen ich sie gefunden habe. aus Sülwwastfich sammen.

Entamocha 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-

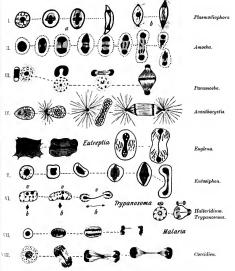


Fig. 3. Schema der Doppelkerne und ihrer Teilung bei verschiedenen Protisten.

tiven (b) insofern als im ersten Falle das Caryosom sich sebbständig hantelförmig zerteilt, im letzteren Falle ans sich zwei Centrosomen und eine Centralspindel hervorgehen läßt, während sein Chromatin an dem Aufban der Chromosomen tellnimmt (Pawoxazza 1905a). Bei der Ameeda limax teilt sich nach Vahukant (1905) das Chromatin des Caryosoms in zwei Teile und bildet die sog. Polkörper, zwischen denen die achromatische Substanz als breite, ionmenförmige Verbindungsbrücke mit Rädigen Differenzierungen liegt. In der Mitte entsteht eine Aquatorialplatte an IK östen des Chromatins der Polkörper, aus der die drei sich später teilenden Chromosomen entstehen (Schema III). Ahnlich sind die Vorgänge bei kleinen Amöben, die der Amoeda limaz (Vahukannye) nahestelen, aber doch gut charakterisierte Formen darstellen.) Von Wichtigkeit ist, daß hierbei noch ein Centralkorn (Centriol) im Caryosom eingeschlossen ist (Fiz.4 ab. Bei der Teilung reit ist sky maßakst das Centriol (b) und

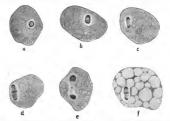


Fig. 4. Kernteilung von Amoeba froschi n. sp. (a-e) und Amoeba lacertae n. sp. (f). Vergr. 1000 X.

M. HARTMANN.

³) Des Ban und die Eutwicklung dieser kleinen Amöben, von denen wir im Insuitrut für Infektionskrankheiben bereits sechs verscheiden Arten geneichtet haben, hat mein Schüler, Herr Niozus, dem ich anch die Zeichunusgen verfanke, genamer unternucht und wird später darüber eingehend berückten. Die ihr abgebilderen Kernteilungsstadien stammen von zwei Arten. Die eine (Fig. 4) hat Herr Prot. Prosocu aus Lobe genüchter; sie soll daher diesem mit die Züchtung der Amöben verdineten Forscher zu Ehren Amoeln frosch inelfen. Die zweite Art lebt parasities im Enddarund er Eilechsen am siel Amöben Gertrag genant.

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 Centrodesmose) anfgelöst, so daß dieses Stadium eine amitotische Kernteilung vortäuscht (e). Bei manchen Formen, z. B. bei einer kleinen Amöbe aus dem Eidechsendarm (Amoeba lacertae n. sp.) bleibt die Centralspindel erhalten (f.). Die weiteren Vorgäuge sind ganz ähnlich wie bei der Vahlakanfechen Form, nur kaun man auch auf späteren Stadien wieder die Centriolen nachweisen (d.)

Wenn man die Kernteilung der kleinen Amöben aus der Linactform der Merkeilung der Plasmoliophora (Typus a) vergleicht, so ergibt sich, daß der Unterschied nur darin besteht, daß hier das Chromatin, das die Äquatorialplatte bildet, dauernd im Anßeukern 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 Centralkorn der Acanthocustis (Schema V), das im Kern entsteht und aus ihm herauswandert. Auch bei den anderen Heliozoen ist das Centralkorn kernähnlich. Das Centralkorn bei Sphaerastrum ist nach Schaudinn dentlich wabig gebaut und besitzt Chromatinkörnehen. 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 znnächst ein wabig gebautes, kernähnliches Gebilde (spongiöses Centrosom R. Herrwig'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 cyklischer Weise, wie es auch bei den Caryosomen mancher Coccidien der Fall ist (SIEDLECKI 1905).

Wie das Centrosom von Actinosphocrium, so ist anch die sog, Sphäre mit Bovax (1909) richtiger Centrosom + Centralspindel genannt], von Noctituce ein kernartiges, chromatinhaltiges Gebilde mit Centrolen (letztere von Ischrava (1894) nnd Calaxus (1894) Centrosome genannt) im Innern. Lavreanons (1896) fand ferner Chromatinreste des Centralsones eis Surivella und Nitachia in Form eines die Centralspindel umgebenden Ringes. Bei den Flagellaten (Schema V) telli sich das Caryosom, das bei Euglena Nucleoloceutrosom genannt worden ist, in zeimlich selbständiger Weise. Vielleicht ist auch hier wie bei den oben

beschriebenen kleinen Ambben ein Centriol und "Centralspindel" noch in dem Nucleolocentrosom eingeschlossen. Bei Entosiphon (Prowazrus 1903) bildet es sogar eine typische intranucleare Spindel ans, die man teilweise mit der Innenkörperspindel der Entamocba Inccaisis (Fig. 5) vergleichen könnte; bei der Betrachtung der Teilung dieser Ambbe kommt man ohne Schwierigkeit zu der Überzeugung, daß hier tatsächlich zwei Kerne gleichsam ineinander geschachtelt worden sind.





Kernteilung bei Entamocha buccalis (τ. Paowazek). Vergr. 1000 ×.



Fig. 6, Entamorba africana n. sp. mit Caryosom und Centriol. Vergr. 1000 X.

Ganz auffällig ist diese Ineinanderschachtelung auch bei der obensone erwähnten neuen Dysenterieamöbe. Hier ist in dem Kern ein großer Innenkörper, euthaltend 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 Bineue Art Kernmembran erhalten (Fig. 6). Abe auch hierspielen sich cyklische Vorgänge am Caryosom ab. Vor der Kerntellung scheint das Centriol aus dem Amphinucleus herauszurteten; doch liegen zu einer sicheren Entscheidung in diesem Sinne noch zu wenig Beobachtungen vor.

Anf 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
algebildet. Bei den Coccidien (Reihe IX) teilt sich das Caryosom
gleichfalls unabhängig von dem übrigen peripheren Chromatin.

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

wiesen

Monorr (1906) konnte bei Adelea zonulo in den Merozoiten neben dem Caryosom ein Chromatinkörnehen wahrnehmen, das Nneleocentrosom nennt; es teilt sich frühzeitig in zwei auseinanderrückende Teile, das Chromatin des Kernes bildet sich zu Chromosomen um. während das Caryosom in der Mitte "stehen blebt, ohne sich diesem oder jenem Tochterkern anzuschließen".

"Das Nucleocentrosom ist also ein ständiges Gebilde in dem Kern. das sich kontinnierlich während der ganzen Entwicklung der Parasiten fortsetzt. Hingegen wird das Carvosom bei ieder 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 karvosomien bildet, die sich in der Folge an der Kernteilung irgendwie beteiligen. Keysselitz konnte in einer noch unveröffentlichten Arbeit 1) über Myzobolus pfeifferi den Nachweis erbringen, daß die grain karvosomien aus dem Carvosom 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 Kngel der Resorption anheimfällt. Das grain karvosomien 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 Carvosomkernes, 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 Anffassung znfolge, wie schon oben betont, ein cyklisches Gebilde, das bezüglich seiner Chromidienbildung im Verhältnis zu dem es nmschließenden Kern in einer anderen Phase (vor der Teilung) pulsiert.

b) Die Auffassung von Goldschnipt und Poroff.

Einen Teil der Zellorganelle, die hier von uns als Homologa der Blepharoplast der Trypanosomen, allgemein als zweite Zellkerne angesprochen wurden, haben kürzlich Golussensuor und Poropry (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) and der vegetativen Chromidien bei den Oocyten von Paludina und Helix nach Popore (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 änßerliche zu sein. Nach der Darstellung von R. Hertwig (1898) entsteht das spongiöse Centrosom von Actinosphaerium dnrch eine Art Kernknospung, indem die verdickten Enden der polar gerichteten Chromatinfäden nach Schwund der Kernmembran ins Plasma übertreten und abgeschnürt werden, worans dann ein wabig gebautes kernartiges Gebilde entsteht. 1) Die Entstehnng der Chromidien bei Paludina nnd Helix, deren Herkunft aus dem Kern wir nicht bezweifeln - haben wir beide doch selbst derartige Vorgänge beschrieben (Prowa-ZEK 1904 b. HARTMANN 1904, 1907) -.. kann jedoch nicht als Kernknospung aufgefaßt werden; hier handelt es sich um eine Art Ausschwitzens des Chromatins, also nm einen Anstritt von Kernsnbstanzen in gelöster Form.

Was aber vor allem einer Identifizierung des spongiösen Centrosoms mit vegetativen Chromidien im Wege steht, ist das unzweifelhafte Anftreten 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, and 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 anf keinen Fall eine derartige Unabhängigkeit des Centrosoms (richtiger Centriols) von der nmgebenden wabig gebauten, chromatinhaltigen Hülle (Centroplasma) erweisen. Ja gerade die von Goldschmidt und Poporr betonte Unabhängigkeit von Centrosom und vegetativen Chromidien läßt sich gegen ihre Deutung des spongiösen Centrosoms

^{&#}x27;) Auf die ganz ähnliche Entstehungsweise echter Centrosome bei Metazoeueiern 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. Hærwro (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 znrückbleibt, die sogenannte Reduktion des Centrosoms, kann aber gleichfalls nicht als Stütze für die Goldschmidt-Popoff'sche Auffassung herangezogen werden. Denn hier handelt es sich nm Vorgänge, die gerade für die Centrosome (nnd wie wir gesehen haben auch für die Carvosome 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 nm das Abspielen cyklischer Veränderungen am Centrosom. Schon R. Hertwig (1898) and später Boveri (1902) haben gerade anf die volle Übereinstimmung dieser cyklischen Veränderungen bei dem spongiösen Centrosom von Actinosphaerium und den Centrosomen der Metazoen speziell vielen Eicentrosomen, wie bei den Seeigeleiern nsw., 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 Carvokinese von nenem 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 Teilnng eine Reduktion erfährt, macht die Goldschmidt-Popopp'sche Auffassung unhaltbar. Denn in einem Falle wäre dasselbe Gebilde nach diesen Antoren ein echtes Centrosom (die Tochtercentrosomen), im anderen dagegen ein vegetatives Chromidinm (anfängliches Mntter-centrosom).

Die weiteren Gründe, die Goldschmur und Popory für die ehromidiale Natur des Centrosoms von Actinosphaerium ins Feld führen, der Chromatingehalt und die Struktur desselben, sind aber ebenso gut in unserem Sinne verwertbar, da ja anch 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

Northuca, des Nucleolocentrosoms der Flagellaten und der Amoeba limax, swie des Nebenkörpers von Paramoeba eithorali mit dem spongiösen Centrosom von Actinosphaerium darzutun, und somit anch diese Gebilde den vegetativen Kernen zuzzurechnen. Dem ersten Teil des Satzes Können wir vollkommen zustimmen, denn anch wir halten ja, wie oben ansgeführt, all diese Bildungen für bomolog cweite Zellkerne). Da wir aber eben für das spongiöse Centrosom von Actinosphaerium die Unmöglichkeit einer Identifizierung mit einem vegetativen Chromidium einzehend dargetan zu haben glauben, so ergibt sich ohne weiteres die Unrichtigkeit des weiteren Schlusses von Goluschund und Poropp, und erscheint ein eingehender Nachweis für iedes einzehe der erwähnten Geblie überfüßsig: A

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

Einnal ist von Wichtigkeit, daß auch die weiteren Gebilde nuzweifelhaft eine wichtige Rolle bei der Kernteilung spielen. Bei
der Sphäre (Centrosom) von Noetiluea und dem Nebenkörper von
Paramobo tritt ja die centrosomale Natur bei der Kernteilung ohne
weiteres zutage; sie bilden eine Figur, die dem Centrosom - Centralspindel der Metazoen homolog ist (Bovzen 1900). Auch für die
Caryosome (Nucleolocentrosome) tritt ihre centrosomale Bedeutung
besonders in den oben mitgeteilten Fällen (Amoba lacertae, Limazartige Amöben, Entamocha africana) klar hervor, bei denen ein
Centriol im Innern unschgewiesen werden konnte, das einerseits den
Mittelpunkt cyklischer 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 Cytocentrum im Bovzarischen Sinne dar.

Ferner haben wir oben ausgeführt, daß alle diese Bildungen dem Blepharoplasten der Trypansomen unsv. homolog zu setzen und wie dieser als zweite lokomotorische Zellkerne anfzufassen sind. Dieser kann aber auf keinen Fall als rein vegetatürer Kern gedeutet werden (vgl. oben S. 310), wie das frihler Goldschmur (1904) getan hat. Seine Rolle bei der Befruchtung und das Vorkommen vegetatürer Chromidien neben ihm erweist das mit voller Sicherheit. Das gleiche gilt für die übrigen besprochenen Bildungen. So ervor allem betont, daß auch das Carysom (Nneleolocentrosom) der Amöben und Plagellaten einen wichtigen Anteil bei der Befruchtung nimmt, mittin seine Auffessung als trophischer Kernanteil unhaltbarist.

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 angereiht worden waren (Centrosom der Diatomeen und Heliozoen, Carvosom [Nncleolocentrosom] 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 and Popoff vertreten; ia man kann amgekehrt sogar die Kernnatur auf die Centrosome im allgemeinen übertragen. Es stimmt das mit den Anschauungen überein, die in neuerer Zeit SCHAUDINN (1905) angedentet 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 gefnnden haben, dürfte es sich empfehlen, deren Ausdehnung anf die Centrosome etwas näher zu erörtern, zumal bei der von uns oben gegebenen Fassung der Donnelkernigkeit, bisher sich widerstreitende Anffassungen über die Phylogenie der Centrosomen vereinigt werden können. Es ist das um so eher möglich, als durch die große Centrosomenarbeit von Boyrri (1900) sowie die Untersuchungen von Vej-DOVSKÝ und MRÁZEK (1903) auch die Centrosomenfrage eine wesentliche Klärung erfahren hat. Unsere Anfgabe in diesem Kapitel soll daher sein, die Homologie der Centrosomen mit dem bisher besprochenen zweiten Zellkern der Protozoen darzutnn.

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

Im Ban tritt die Ähnlichkeit besonders bei den großen Kicentrosomen (Seeigel, Ascaris, Unio, Bynchelmie) 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 anflockern und eine Struktur erkennen lassen.

Im Innern des Centrakons liegt wie beim Blepharoplast und Carysoom das Centralkorn oder Centrol. Der Unterschieid der Metazoencentrosome gegenüber den Blepharoplasten der Trypanosomen und der homologen Gebilde anderer Protozoen besteht nur in dem Fehlen der chromatischen Substanz bei den ersteren. Immerhin sind anch hier Chromatinelemente beschrieben worden, die segenannten Archoplasmaschlefen, Hrusavas (1891). Ob diese Gebilde Jedoch als das in Rückbildung begriffene Chromatin des zweiten lokomotorischen Kernes oder aber ob sie nach Golbenstungt (1904) nuter die vegetativen Chromidien zu zählen sind, muß vorderhand unentschieden beiben. Uns scheint die letztere Alternative als die wahrscheinlichere in Anbetracht der starken Differenzierung, die der zweite Zellkern bei der Metazoenselle als Centrosom gewonnen hat.

Dagegen findet sich bei den Centrosomen der Protozoen, wie wir sehon gesehen haben, noch nurweifelhalter Chromatinghalt, so beim spongiösen Centrosom von Actinospherium, ferner bei der Sphäre (Centrosom) von Noctiluca, in geringerem Grade und in deutlicher Rückbildung bei den Centrosomen der Diatomeen nach LAUTER-BONS. Wir können also sehon bei den lokomotorischen Kernen der Protisten die Rückbildung des Chromatingelnältes konstatieren. Hier wäre noch an die interessanten, oben mitgeteilten Befunde von KYNSEKLTZ bei Myzofokus pfelipfer iz aerimenr, wonach von dem ursprünglichen zweiten Kern (Caryosom) schließlich nur ein Centrosom (ress. Centroli) fürig bleibt.

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

nuclens (Centronucleus Bovers) wieder hervor, in den wenigen Fällen, wo es bei Metazoen in den Hanptkern hineingeraten war, resp. kann es nach Zugrundegehen des alten Centrosoms aus dem Hanptkern wieder repariert werden. Es ist dies besonders bei verschiedenen Polycladen-Eiern der Fall (Theysonzoon, SCHOCKARIT 1901, Prostecerius, Gérard 1901) und wie hier hinzugefügt werden kann, bei den Oocyten von Astervias, bei welchen in ähnlicher Weise wie bei Actinospharnium das Centroson vom Kern abgeschnütz 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 Hanptkern gesondertes, dauerndes Organ darstellt - nm 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 Amphinnclens 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 Ansstoßen des Blepharoplasten beobachtet, während der andere an Proteosoma und menschlichen Malariaparasiten Beobachtungen gemacht, wonach derselbe wieder in den Hauptkern hineinrückt (HARTMANN 1907b). Aber selbst wenn das erstere der Fall sein sollte, dürfte es sich wohl doch nicht um eine eigentliche Neubildnng 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 dnrch 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 Amphinucleus - dentlich ein Cytocentrum (Centriol) im Hauptkern zurück, nur ist es geringer ausgebildet als die Hälfte, die der Blepharoplast mitbekommen hat. Wie oben anseinandergesetzt worden ist, ist der Amphinncleus omnipotent. Bei der Fortpflanzung teilen sich die beiden Kerne unabhängig voneinander, der Blepharoplast

Letzteres ist fraglos bei Spermatocyten von Ascaris megalocephala der Fall, wo Brauer (1893) die Centrosome innerhalb der Kerne gefunden hat.

in der Regel zuerst. Nun haben nenerdings Faasca und Athlas (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 zicht dun hier die Rolle von Centrosomen übernimmt, während das Centralkorn des Hauptkerns rückgebildet ist. Wir haben demnach innenhalb 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 Centralkorns, beim lokomotorischen Kern der Verlust der chromatischen Substang.

Einen ganz wesentlichen Vergleichspunkt bildet weiterhin die Tatsache, daß an den Centrosomen der Metazoen und den homologen Organen der Protistenzelle (Blepharoplast und Caryosom) sich cyklische Vorgänge abspielen. Für die Centrosomen der Metazoen sind dieselben von verschiedenen Forschern (BOVEBI, VON ERLANGER 1898 etc.). besonders eingehend von Boveri (1900) geschildert und erörtert worden; ferner für ein außerordentlich günstiges Objekt, das Rynchelmis-Ei, in klarer Weise von Veydovsky und Mrázek (1903). Nach letzteren bestehen diese cyklischen Veränderungen in einem gesetzmäßigen Ineinandergreifen von centripetalen und centrifugalen Strömungen, wodurch periodisch die Struktur und Substanz des Centrosoms auf- und abgebant wird und nur das Centriol als konstantes Element zurückbleibt, als Centrum dieser komplizierten Stoffwechselumsätze. Ganz ähnliche Vorgänge finden sich bei den Carvosomen der Protozoen, so bei Coccidien, Amöben, Muxobolus 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. Heretwo die cyklischen Veränderungen beschrieben (vgl. oben S. 319). Und ähnliche Vorgänge finden sich auch bei den Blepharoplasten der Trypanosomen nach vos Psowazek (1905) bei Trypanosomen Gerisi und Fürzborok (1906) bei den Flagellaten von Käha-Azar.

Die gesetzmäßig verlaufenden cyklischen 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 Plastinsubstanz der lokomotorischen Kerne, das Centriol bleibt nnberührt-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 Anssehen besitzen kann - erforderlich sein, resp. als Auslösnngsreiz dienen mag. Dieser verschiedene Zustand der Hülle (Centroplasma) bei der Teilung ist die Ursache der verschiedenen morphologischen Bilder der Centrosomen und homologen Gehilde der Protozoen. Boyest 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. 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, Carvosome [Amoeba crystalligera], manche Centrosome [Seeigelei]), 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 Bovers, die wir hier abbilden (Fig. 7), mit der oben beschriebenen



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 anf 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 zn 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 Purrhocoris, daß der Achsenfaden, der ja einer Geißel vergleichbar ist, durch eine sogenannte Centrodesmose 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 Trunanosoma lewisi so groß, daß die Homologie sich ohne weiteres aufdrängt. Der Randfaden der undulierenden Membran geht aus einer Art von Centrodesmose hervor, bei der Entstehung sind die Enden sogar deutlich kolbenförmig angeschwollen (Centrosom, Centriol) (Vogeltrypanosomen, Trupanosoma leucisi, Flagellatenformen von Kala-Azar). Ebenso ist es beitder Microgametenbildung von Proteosoma und Halteridium, die ja den Spermatozoen der Metazoen direkt zu vergleichen sind. Die Microgameten entstehen aus Doppelkernen (Hanptkern 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 Centrodesmose (Centralspindel). Auch die Entstehung formbestimmender elastischer Strukturen, der sog. Achsenstäbe etc. bei manchen Flagellaten (Trichomonas, Trichomastix) geschieht in prinzipell 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 Carvsom des Amphinucleus die Strukturen geblüdt werden. Zur Erläuterung diene der Vorgang bei der Teilung von Trichomastis, der insofern von hohen Interesse ist, als hier die Funktion der lokomotorischen Kerne bei der Teilung (Centralspindel im übertragenen Sinne) mit seiner Bedeutung für die Enstehung formbestimmender Strukturen zusammenfällt. Das Chromatin des Caryosoms löst sich auf; die ver mutlich mit dem Centrol in Zusammenhang stehende Rippe (Achsenstab) steine Art von Centralspindel und geht in die Rippe des Tochtertieres über. Die nächste Teilung erfolgt um 90° gedreht wie bei der Spermatogenese von Ideiz i.v. Prowazzen (Fig. 8). Die Basalkörper am Grunde der Geißeln können als Tochtercentriolen des Caryosomkernes aufgefaßt werden und entsprechen somit den Centrosomenkbömmingen bei der Schwanz-

fäden 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. Len-BOSSEK HENNEGUY) gewinnen. Da iedoch über die Entstehung der Basalkörper, sowie über deren Verhalten bei der Teilnng keine genügenden Untersuchungen vorliegen, mag vorderhand die Frage nicht weiter behandelt werden.



Fig. 8. Trichomastix lacertae.
a Habitusbild. b Teilungsstadium.
Nach Prowazer.

In diesem Zusammenhang sei nur noch auf die interessanten Befunde von H. Knäxzlax (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 aufzufasseu sind, die durch wietere Differenzierung den Chromatingehalt verloren haben. Im Gegensatz zur Metazoenzelle fällt bei den Protozoen wie bei allen Zellorganen und Zellvorgängen die ungemeine 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 Cytocentrum 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 Ansbildung des lokomotorischen Kernes bei den Protozoen und dessen verschiedenartige Beteiligung bei der Teilung des Hanptkernes vergleichend betrachtet, so kommt man ohne weiteres zu derselben Anschaunng wie früher schon Bütschli, Hertwig, Lauterborn, Schau-DINN - daß das Centrosom der Metazoen phylogenetisch aus einem zweiten Kern hervorgegangen and bleibendes Organell der Zelle geworden ist. Allerdings kann als phylogenetischer Ansgangspunkt 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 and Polkannen zutage.

Mit der hier vertretenen Fassung der Centrosomenableitung deckt sich, wie ersichtlich, auch die Auffassung, die Boverr (1900) nnd ebenso auch Rich, Herrwig (1898) vertreten haben, wonach das Centrosom nicht aus einem gesonderten zweiten Kern - Hertwig hält zwar auch dies für möglich - sondern ans 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 Carvosom als zweiter lokomotorischer Kern zu deuten sei, der gewissermaßen nur in den Hauptkern eingeschachtelt ist. Somit fallen beide Auffassungen zusammen. Auch die weiteren Anschauungen Hebtwig'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 zn der hier vertretenen Auffassung, sondern sind wohl mit derselben vereinbar. Bei den Chiaten findet sich ehen eine innigere Misching der Amphituncelustelle als dies bei anderen Protozoen mit gesondertem Caryosom der Fall ist. Ob es sich hierbei im einen primitiven, phylogenetisch alteren Zustande handelt, muß vorderhand nnentschieden bleiben. Da bei den lokomotorischen Kernen im Gegensatz zu dem Hanptkern die Plastinsubstanzen überwiegen, so ließe sich sogar die Kinoplasmalehre Strasmunden's nuserer Auffassung der lokomotorischen Kerne und somit der Centrosomenlehre in gewissem Sinne angliedern. Doch wollen wir hierauf, wie überhanpt auf die botanischen Verhältnisse, vorderhand nicht weiter einzehen.

III. Zur Funktion der kinetischen Kerne.

Zum Schluß seien noch einige Bemerknugen zur Funktion der lokomotorischen Kerne gestattet. Sie spielen als Blepharoplaste, Caryssome (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 inmer im Auge behalten, daß es sich hierbei um komplexe Vorgänge lebendiger Organismen und nicht einfach um aus den Teilungsbildern heraus erklärbare mechanische Vorgänge handelt. Wenn man morphologisch die an den lokomotorischen Kernen sich abspielenden Vorgänge betrachtet, so lassen sich zumächst ganz allgemein zweiertel 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 eyklischen Veränderungen der ganzen Kerne.

Bezüglich der Teilfähigkeit und Polarität scheint ans die von Bovern (1900) für die Centrosome geäußerte Auffassung, wonach dieselbe von den Centriolen ansgeht, ganz allgemein für die lokomotorischen Kerne zunzurteffen, also auch für die Biepharoplaste und Carysosme. Denn wir sehen ja, daß in den Fällen, wod de Centriolen dentlich nachzuweisen sind, wie z. B. bei Haemoprotens noctuae (Sciuziums 1904) und den oben angeführten Amöben der Limaz-Gruppe, immer zumächst die Centriolen sich hantelförmig teilen. Die polare Teilfähigkeit muß somit als eine den Centriolen an haften de Eigenschaft betrachtet werden, die vorderhand mechanisch nicht zu erklären ist. Wie sich die Caryosome und Centrosome beim Wachstum albeitig vergrößern und im Plasma anflösen (bei den cyklischen Veränderungen), so müste man mechanisch annehmen, daß sie sich allseitig (mnitipel) teilen. Wie wir aber bei ansern obigen Erörterungen an einer Reihe von Beispielen gesehen haben (Mitose der Limar-Amöben etc., Geißel und Schwanzfadenbildung der Trypanosomen und Spermatozoen, Teilung von Trichomazie zetc.) findet sich stets eine darch die Centriolen eingeleitete zweipolige Teilung (Hantelform, Centralspindel).

Fanktionell erscheint diese polare Differenzierung (Hantelform) für diese Vorgänge, Kerntellung, Geißeblidlung ett. räglos von Wichtigkeit. Für mauche Fälle, wie z. B. die Centralspindel der Bildern der heranwachsenden elastischen Centralspindelfasern auf deren stemmende Wirkung bei der Teilung geschlossen werden (vgl. R. Hiskywis 1895), zumal wenn die Chromosomenkappen dabri den Polen direkt aufsitzen und nicht durch eine Lücke davon getrents sind. Prinzipiell wichtiger als diese ev, rein mechanische stemmende Wirkungsmöglichkeit der Centralspindel scheint uns dar gegen die Anfässung, daß as morphologische Bild in erster Linie der Ausdruck dafür ist, daß in der Zelle polar gerichtete Strömungen oder Bluitliche Prozesse stattfinden.

Gleichfalls als unerklärbare Eigenschaft muß auch die heteropole Teilfähigkeit der Centrosome resp. Centrole angesehen werden, wodurch heterocentrische Kernteilungsbilder zustande kommen (Gollischafter 1905) die durch heterodynamische Wirkung eine inaquale Zellteilung bewirken (Trenantoden etc.). Auch die quantitativ und qualitativ ungleichen Kernteilungen (erbungleiche Teilung) wie sie von Schalunss (1904) für Hemoproteus notwen und Hartmaxs (1904, 1907 a) bei Dieyemiden gefunden wurden, stehen mit einer Heteropolie im Zusammenhane.

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 maserre Betrachtungen haben wir sehon mehrfach auf dieselben him-

gewiesen; sie können zu einer vollen Auflösung der lokomotorischen Kerne im Plasma bis auf das Ceutralkorn und zu einer nachmaligen Rekonstruktion führen. Das ist zweifelles der Ausdruck innigster Wechselbeziehungen im Stoffwechsel zwischen lokomotorischen Kern und nmgebenden Plasma. Daraus muß man aber folgern, daß die lokomotorischen Kerne nicht nur dynamische Funktion besitzen, sondern auch für das Stoffwechselgetriebe der Zelle von wesentlicher Bedeutning sind. In manchen Fällen kann direkt auf ihre trophische Funktion geschlossen werden. Allerdings können die Caryosome etc., wie das besonders von Siedlecki (1905) bei Caruotropha mesnilii 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 Zellteilnng neben der oben besprochenen Einleitung der polaren Teilung in Betracht ziehen. Bei der Kernteilung werden von den beiden Polen ans komplizierte cyklische Stoffwechselumsätze ausgelöst, indem vom Centriol ans centripetale und centrifugale Difussionsströme sich über die ganze Zelle ansbreiten und dadurch die erwähnten morphologischen cyklischen Veränderungen der Kerngebilde hervorrnfen. Notwendigerweise werden damit auch innere und äußere Spannungsänderungen der Zelle verbunden sein, wovou 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 cyklischer Veränderungen an den Centrosomen etc. bei der Mitose ein Gesichtspunkt für eine Bedeutung der lokomotorischen Kerne bei derselben sowie für eine Bedeutung der Mitose überhaunt ge-

¹⁾ Monore dentet in einer in diesem Archiv denmichat erscheinenden Arbeit (et Carysonen in gleichem Sinne; mach unserer Menlung ist die Funktion des Carysonens zu eug gefaßt. Was ohen S. 230 gegen die ähnlichen Ausschauungen von Gounsenzuner und Percerva augstellten wurde, vor allen die Rolle vom Belphänplast, Carysonen und Centrosone bie der Befrechtung, hat auch gegen Monore seine Giltigkeit. Sien eigenes sehr interessunen Beschatungen über Carysonen und Centrosone bie Aggergate sichen dagegen in beter Überräußinnung mit den vom Witterenen Ausbehatungen und der Schaffung eines neuen trophischen Kernes erhlickt, soll bei anberer Gelegenheit zurückgekommen werden.

winnen. Von verschiedenen Autoren (R. Herrwo 1904, HarrMANS 1966) wird bekanntlich der Standpunkt vertreten, daß die
Zellteilung nicht nnr einen Vermehrungs-, sondern zugleich auch einen
Verjüngungsvorgang, eine Reorganisation der Zelle darstellt (durch
Regulierung der Kern-Plasnarelation R. Harrwo's). Diese Reorganisation könnte man sich zum Tell an die gewaltigen Stoffwechselmnästize und innigen Wechselbezielungen zwischen Kernen und
Plasma gebunden denken, die auch bei den cyklischen Veränderungen
der lokomotorischen Kerne stattfinden. Die Mitose wäre nach dieser
Auffassung nicht nur die eleganteste Lösung eines genauen KernTeilungsvorganges, sondern zugleich eine Verjüngung, Regulation
der ganzen Zelle.

Die cyklischen Umsätze können ferner ein Licht auf die Bedentung 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 Anschannngen von Bütschli und Gurwitsch (1904), die neuerdings namentlich von Koltzoff (1906) weiter ausgeführt worden und die Hartmann (1907) auf die hier interessierenden Flagellaten ansgedehnt hat, kann man auf Grund dieses Baues die Geißelbewegung anf die amöboide Plasmabewegung znrückführen, die ja auf Änderungen der Oberflächenspannung im flüssigen Protoplasma beruht. flüssige Plasmahülle der Geißel führt aktiv (durch Änderung der Oberflächenspannung) die Bewegung herbei, der formbestimmende Faden (Centrodesmose) lenkt diese nngeordnete 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 Ansdruck finden, könnten nnn wohl dazu führen, an dem ihm zunächst liegenden Plasma, also besonders in dem Geißelplasma lebhafte 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 Teilnng (Centrodesmose) und die der cyklischen Metamorphosen, können uns somit durch ihr Zusammenwirken die vorwiegend dynamischen Funktionen der Blepharoplaste, Caryosome und Centrosome wenigstens bis zu einen gewissen Grade verständlich machen, ohne mit dem Ausdrack lokomotorischer oder kinetischer Kern einen unklaren Begriff im Sinne des früheren dynamischen Centrums verbinden zu müssen.

Literaturverzeichnis.

- BOYRH, TH. (1895): Über das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies nebst allgemeinen Betrachtungen über Centrosomen und Verwandes. in: Verh. physik. med. Ges. Würzhurg N.F. Bd. 29.
- (1900); Zelleustudien. Heft 4: Über die Natur der Centrosomeu. Jena.
- BRAUFA, A. (1893): Zur Kenutnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. in: Arch. mikr, Anat. Bd. 42.
- BUTSCHLI, O. (1891): Über die sogenannten Centralkörper 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 Protogon and Metazon. in: Journ. Morph. V. 15.
- ERLANGER, R. von (1888): Zur Kenutnis der Kern- und Zeilteilung. II. Über Befruchtung und erste Teilung des Seeigeleies. iu: Biol. Centralbl. Bd. 18.
- FRANCA, C. et ATHAS, 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 Kalaazar oder trophische Splenomegalie. Arch. f. Schiffsu. Tropenhygiene 1906 Bd. 10 p. 766.
- Gerard (1901): L'ovocyte de premier ordre de prostleceraeus vitatus. in: Cellule. Goldbermidt, R. (1904 a): Die Chromidien der Protozoen. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 5.
- (1904h): Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. in: Zool, Jahrk. Anat. Abt. Bd. 21.
 (1905): Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonimus mirus.
- Ihid. Bd. 21. — (1907): Lebensgeschichte der Mastigamöbeu Mastigella vitrea n. sp. und Masti-
- gina setosa u. sp. in: Arch. Protistenk. Suppl. 1.

 Goldschmer, R. u. Poropy, M. (1907): Die Caryokinese der Protozoen und der
 Chromidialapparat der Protozoen und Metazoenzelle, in: Arch. Protistenk.
- Bd. 8.
 Gaoss, J. (1906): Die Spermatogenese von Pyrrhocoris apterus L. in: Zool. Jahrb.
- Gaoss, J. (1996): Die Spermatogenese von Pytrhocoris apterus L. in: Zool. Jahrb. Auat. Abt. Bd. 23.
 Hartmann, M. (1904): Die Portpflanzungsweisen der Organismen etc., zugleich
- vorläufige Mitteilung über die Dicyemiden, in: Biol. Centralbl. 1904. — (1906): Tod und Fortpflanzung. München.
- (1907): Praktikum der Protozoologie. in: Kisskalt n. Hartmann, Prakt. der Bakt, u. Protozool. Jena.
- (1907 a): Uutersnchungen über den Generationswechsel der Dicyemiden. in: Mén.
 Ac. Sci. Brüssel 1907.
- (1907h): Das System der Protozoeu, zugleich vorlänfige Mitteilung über Proteosoma. in: Arch. Protistenk. Bd. 10.

- HEIDENHAIN, M. (1894): Nene Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. in: Arch. mikr. Anat. Bd. 43.
- HERMANN (1891): Beitrag zur Lehre von der Entstehning der caryokinetischen Spindel, in: Arch. mlkr. Anat. Bd. 37.
 HERTWIG, R. (1892): Über Befruchtung und Conjugation. in: Verh. dentsch. Zool.
- Ges. 1892.
- (1895): Über Centrosom und Centralspindel. in: Sitz.-Ber. Ges. Morph. n. Phys. München 1895.
- (1898): Üher 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.
- Hertwie, R. (1904): Üher physiologische Degeneration bei Actinosphaerinm eichhorni. in: Festschr. Harckel, Jena.
- ISCHIKAWA, C. (1894): Über die Kernteilung bei Noctilnea miliaris. in: Ber. naturf. Ges. Freiburg Bd. 8. KOLIZOP (1906): Studien über die Gestalt der Zelle. I. in: Arch. mikr. Anat. Bd. 62.
- Lauterborn, R. (1896): Untersuchungen über Ban, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig.
- Lagur (1907): Les Schizogrégarines des Trachéates. I. Le geure Ophryocystis. in: Arch. f. Protistenk, Bd. 8.
- MIYAYIMA (1907). in: Philipine Jonrn. scienc. B. Vol. 2 1907.
- Mwvzs (1903): Üher 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 n. Report Nr. VIII. Sleep. Sick. Comm. 22 S. 137.
- Мовогг, Тн. (1906): Untersuchungen über Coccidien. I. Adelea zonula n. sp. in: Arch. f. Protisteuk. 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 hei Palndina vivipara und Chromidien bei Palndina und Helix. In: Arch. mikr. Anat. Bd. 70.
- und Heinx. In: Arch. mikr. Anat. Bd. 00.

 Prowazek, S. (1902): Spermatologische Studien. in: Arh. 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 h): Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Ibid. Bd. 21.
- (1905); Studien über Sängetiertrypanosomen. Ihid. Bd. 22.
 (1905a); Über den Erreger der Kohlhernie Plasmodiophora hrassicae. Ihld. Bd. 22.
- Sassaki (1893). in: Jen. Zeitschr. Naturw. Bd. 28 p. 50.
 Schaudinn, F. (1894): Üher Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung bei Amoeba
- Schaudinn, F. (1894): Uher Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung bei Amoeba crystalligera. in: Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin 1894.
- (1886a): Über den Zengungskreis von Paramoeha eilhardi. in: Ibid. 1896.
 (1896h): Über das Centralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage.
- in: Verh. deutsch. zool. Ges. 1886.

 (1900): Untersuchungen über den Generationswechsel hei Coccidien. in: Zool-
- Jahrb. Abt. Anat. Bd. 13,
 (1903): Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. in: Arb.
- (1903): Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. in: Arb. kais. Gesundheitsamt Bd. 19.
- (1904): Generations- n. Wirtswechsel bei Trypanosoma n. Spirochäte. Ibid. Bd. 20.

- SCHAUDINN, F. (1905): Neuere Forschungen über die Befruchtung hei Protozoen, in: Verh. dentsch. zool. Ges. Breslau.
- Scherker (1901): L'Ovogénèse chez le Thysanozoon brocchi, in: La Cellule XX. Schueren, A. (1905): Über Cillen und Trichocysten einiger Infusorien. in: Arch. Protistenk. Bd. 6.
- SUDLIKKH (1905): Über die Bedentung des Caryosoms. in: Bull. Ac. Sc. Krakau 1905.
 VARLKAMPF, E. (1904): Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Amoeba limax, einschließlich der Züchtung auf künstlichem Nährboden. in: Arch. Protistenk. Bå. 5.
- Vejdowský n. Mrazek (1903): Veränderungen im Cytoplasma während der Reifung nnd Befruchtung der Rynchelmiseier. in: Arch. mikr. Anat. Bd. 62.
- Vierrack, H. (1907): Studien über die in den Tropen erworbene Dysenterie. Beihefte z. Arch. f. Schiffs- u. Tropenbyg. Bd. XI 1907.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical

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