

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Aus dem Pathologischen Institut der Tierärztlichen Hochschule in Berlin.
Direktor: Prof. Dr. NÖLLER.

Die Kernteilung von *Leptomonas fasciculata*
nebst einem Vergleich
mit der Kernteilung bei *Leishmania donovani*.

Von
Martin Schulz.

(Hierzu Tafel 9.)

Neben dem Interesse, das die Trypanosomen als Erreger wichtiger Krankheiten zum Gegenstande beständiger Forschung macht, bilden jene allgemein cytologischen Probleme den Mittelpunkt der Trypanosomidenforschung, die durch die eigentümlichen Kernverhältnisse dieser Flagellatengruppe gestellt sind. Diesen Verhältnissen auf den Grund zu gehen, war die Aufgabe zahlloser Arbeiten, in denen indessen die Verfasser sich leider zu wenig auf das bloße Beobachten und Registrieren der sich zeigenden Bilder beschränkten, um zu einer Vorstellung von Vorgängen erst zu gelangen, nachdem die ganze Reihe von z. B. Kernteilungsbildern von Anfang bis zu Ende lückenlos vorlag, sondern in denen sie sich in Spekulationen über das Wesen der cytologischen Verhältnisse verloren, noch ehe die morphologischen klargelegt waren.

Weit gehen die Meinungen der Autoren über die Deutung der Bilder auseinander, die die Trypanosomiden bei ihrer Vermehrung zeigen; besonders seitdem man Dinge, die früher nach ihrem gemeinsamen morphologischen Verhalten einfach homologisiert wurden, als die verschiedenartigsten Komponenten anzusehen begann. Es muß

deshalb von Wert sein, die Reihe der Teilungsbilder aller Trypanosomiden systematisch zusammenzustellen. Diese Arbeit soll einen Beitrag zur Cytologie der Leptomonaden und Leishmanien geben und erstreckt sich ausschließlich auf die Darstellung der Figuren, die die Kerne von *Leptomonas fasciculata* und *Leishmania donovani* bei ihrer Teilung geben.

Literaturübersicht.

Den Ergebnissen der gesamten früheren Untersuchungen ist kein besonderer cytologischer Wert beizumessen, da sie an trockenfixierten Präparaten ausgeführt sind, deren falsche Strukturbilder die schweren Irrtümer verschuldeten, denen die Forscher bis zur Einführung der Feuchtfixierung verfallen sind. So müssen die Untersuchungen SCHAUDINN'S an *Haemoproteus noctuae* (1904), PROWAZEK'S an *Trypanosoma lewisi* (1904), die von BOSC (1905) und LAVERAN u. MESNIL (1904) an verschiedenen Trypanosomiden beurteilt werden. Zu gleich unsicheren Ergebnissen kamen infolge der Methode der trockenen Fixierung PROWAZEK (1904) bei seinen Untersuchungen an *Herpetomonas muscae domesticae*, PATTON (1909) bei *Herpetomonas lygaei* und bei *Leishmania donovani*, FRANÇA bei Leptomonaden aus dem Milchsaft von Euphorbien, und gleich beurteilt werden müssen die Bilder, die CHATTON und LÉGER von der Kernteilung der Leptomonaden geben.

SALVIN MOORE, BREINL und HINDLE (1908) wandten mit der Feuchtfixierung und einer besonders von ihnen modifizierten Form der Eisenhämatoxylinfärbung eine Methode an, die die Zellstrukturen mit hervorragender Genauigkeit darzustellen gestattete. In mehreren Arbeiten stellten sie bei zahlreichen Arten von Trypanosomiden eine rein amitotische Kernteilung fest, wobei im Außenkern ein Randkörper auftrat, der zu den Teilungspolen anscheinend richtungbestimmende Beziehungen hatte.

ROSENBUSCH (1909), der die Methoden der englischen Forscher in vereinfachter Form anwandte, fand bei Säugetier- und Vogeltrypanosomen einen Kernteilungsmodus, der mit Anschwellung und Auflockerung des Caryosoms beginnt, fortgesetzt wird durch Teilung eines Centriols, unter dessen Einfluß das Caryosom bis zur Bildung einer spitzen Spindel gestreckt wird, in der sich Chromosomen differenzieren und Äquatorial- und Tochterplatten auftreten. ROSENBUSCH glaubte wohl, einzelne Chromosomen erkennen zu können, eine bestimmte Zahl konnte er aber niemals angeben. Eine starke Imprägnierung der Spindeln mit Farbstoff verhinderte in ROSEN-

BUSCH's Präparaten in den meisten Fällen das Auffinden von Teilungsfiguren. Und solche Bilder lagen offenbar KÜHN und v. SCHUCKMANN vor, als sie die Teilung von *Trypanosoma brucei* als Amitose beschrieben. Der Wert ihrer äußerst sorgfältig angewandten Methode ist von HARTMANN u. NÖLLER (1918 p. 362) gewürdigt worden. KÜHN und v. SCHUCKMANN fanden nach dem Auftreten eines sich teilenden Randkörpers eine Streckung und einfache Durchschnürung des Caryosoms, wobei dieses immer abgerundete Enden behält und niemals Spindelgestalt annimmt. Im Gegensatz dazu besitzen in den Abbildungen, die ALEXEIEFF von der Kernteilung bei *Trypanosoma brucei* gibt, die langgestreckten Caryosome Spindelform und haben spitze Pole. Er beschreibt den Teilungsvorgang als Amitose und versucht ihn unterzuordnen unter den Modus, den DANGEARD für Eugleoiden angegeben und als Haplomitose bezeichnet hat. ROBERTSON's Abbildungen (1913) zeigen sehr deutliche Spindeln ohne Differenzierung chromatischer und achromatischer Bestandteile. Nach WENYON (1913) ist die Kernteilung bei Trypanosomiden eine amitotische. Für *Leishmania tropica* stimmen damit überein die Beobachtungen VISENTIN's (1912), daß nämlich die Kernteilung unter dem Einfluß von Centriolen als Amitose verläuft. Als mitotisch beschreibt KUCZYNSKI (1917) die Kernteilung bei einer Reihe von Trypanosomen, und einen ähnlichen Verlauf nimmt nach HARTMANN u. NÖLLER (1917) die Kernteilung bei *Trypanosoma theileri*. Vom Bau des Ruhekerns bekommen hier beide Autoren den Eindruck, als bestünde das Caryosom aus einer homogenen Grundsubstanz, in deren periphere Zone eine dichtere, aus einzelnen Tropfen oder Körnern bestehende Substanz eingelagert ist. SCHUURMANS STEKHOVEN, der 1920 *Trypanosoma brucei* von neuem untersucht, findet eine mitotische Kernteilung und hält ein bei dieser auftretendes Randkörperchen allein für den lokomotorischen Anteil des Kernes; der gesamte Rest ist ihm Chromosomenäquivalent. Eine zusammenfassende Darstellung der Kernteilung bei Trypanosomiden findet sich in „Die tierischen Parasiten der Haus- und Nutztiere“ im ersten Bande von NÖLLER. Es bildet sich hiernach das Caryosom um zu einer spindelartigen Figur mit abgerundeten Polen, welche wie der mittlere Teil der Figur stark färbbar sind. Die Spindelpole spitzen sich dann zu, während sie zugleich an Färbbarkeit abnehmen; es entstehen, indem die Kernmembran verschwindet, eine Äquatorialplatte und aus dieser zwei Tochterplatten, die an den Polen der Teilungsfigur zu Caryosomen neuer Zellen werden. Ähnlich beschreibt NIESCHULZ (1922) den Teilungsvorgang für Vogel-

trypanosomen. Im Caryosom, das sich durch Auflockerung zur Teilung vorbereitet, sieht er vier unregelmäßig geformte, in hellere Substanz eingebettete Chromatinkomplexe liegen und glaubt daraus Schlüsse über den Bau des Caryosoms ziehen zu können.

Zusammenfassend seien die Ergebnisse, die die Untersuchungen über die Kernteilung der Trypanosomiden bisher gebracht haben, kurz präzisiert.

1. Alle Untersuchungen, die an trocken fixierten Präparaten gemacht wurden, sind ohne cytologischen Wert.

2. Die Kernteilung ist eine primitive Mitose. Mitteilungen über das Vorhandensein eines rein amitotischen Teilungsvorganges beruhen jedenfalls auf Irrtümern oder ungeeigneter Technik.

3. Im Caryosom sind Spindel- und Chromosomensubstanz vereint vorhanden, und die Teilung spielt sich aktiv nur am Caryosom ab ohne Beteiligung des Außenkernes.

4. Bei der Kernteilung tritt eine Sonderung ein von Spindel und eventuell Randkörper gleich lokomotorischem Anteil und der Äquatorialplatte gleich Gesamtheit der Chromosomensubstanz.

5. Es liegen Angaben mancher Autoren vor, daß sie auch in feuchtfixierten Präparaten deutlich einzelne Chromatingebilde sahen. Eine bestimmte und regelmäßig wiederkehrende Anzahl von Chromosomen ist indessen niemals beobachtet worden.

Da es für die Beurteilung der Befunde an *Leptomonas fasciculata* von Wert ist, seien hier noch die Untersuchungen BĚLAŘ's an *Prowazekia josephi* angeführt (1914, 1920). Bei diesem Flagellaten beginnt die Kernteilung mit einer Auflockerung des Außenkerns, wobei in ihm ein wirres Fadenknäuel entsteht, und gleichzeitig das Caryosom sein homogenes Aussehen verliert. Aus der Fadenstruktur entsteht eine Spindel, während das Caryosom in zwei längliche Stücke zerfällt, die der Spindelmitte anliegen. Dann teilt sich jede Caryosomhälfte und es wandert je ein Paar der Stücke an die Spindelpole. Die Spindel streckt sich weiter in die Länge, wird in der Mitte eingeschnürt und schließlich ganz durchtrennt. In den neuen Zellen werden die Spindelreste wieder zu Außenkernsubstanz, während die Caryosomderivate zu neuen Caryosomen werden. Eine Deutung dieser regelmäßig auftretenden Komponenten ist nicht anders möglich, als daß der spindelliefernde Außenkern die lokomotorische, das gesamte Caryosom die idiogenerative Komponente darstellt.

Eigene Untersuchungen.

Material und Technik.

Das Material für die folgenden Untersuchungen lieferten Kulturen von *Leptomonas fasciculata* und *Leishmania donovani*, die nach dem NÖLLER'schen Plattenverfahren im hiesigen Institut gezüchtet wurden. Die Stämme von *Leptomonas fasciculata* sind aus *Culex pipiens* und *Theobaldia annulata* gezüchtet worden. Ihre Wuchsform ist von NÖLLER 1920 beschrieben worden. Zur Herstellung der Präparate dienten ein- bis zweitägige Plattenkulturen, in welchen die Teilungsintensität der Flagellaten oft eine so große ist, daß in den Präparaten von solcher Platte kaum Individuen gefunden werden können, welche den Ruhezustand der Zelle zeigen. In älteren Kulturen fehlen einerseits diese zahlreichen Teilungsfiguren, andererseits nehmen die Flagellaten einen sehr abweichenden Typ an, der weiter unten noch beschrieben wird. Außerdem verwischen hier Granulationen im Plasma und Degenerationsformen die ohnehin schon schwierigen cytologischen Verhältnisse.

Die Präparate wurden hergestellt, indem nach Vorschrift NÖLLER's Deckgläschen auf die Kulturen aufgelegt, mit einer spitzen Pinzette abgehoben und sofort in Sublimatalkohol fixiert wurden. Sind die Kulturen gut bewachsen, und haftet den Deckgläschen eine Flagellatenschicht an, so zeigt sich beim Fixieren sofort ein feiner, weißer Überzug auf dem Deckgläschen. Die Fixationsflüssigkeit wurde teils kalt, teils heiß angewandt. Als die bei weitem zweckmäßigere Methode erwies sich die Fixierung in heißer Sublimatlösung, da sie die klarsten Bilder ergab. Bei kalter Fixierung waren die Ergebnisse nicht immer völlig befriedigend.

Weiterhin wurden die Präparate nach Behandlung mit alkoholischer Eisenalaunbeize mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Nach solchen Präparaten, die aus der Sammlung des Herrn Professor NÖLLER stammen, sind die beigefügten Bilder gezeichnet.

Um zu einer färberischen Unterscheidung der Kernbestandteile zu gelangen, wurden von *Leptomonas fasciculata* eine Reihe Präparate mit Methylblau-Eosin nach MANN u. a. mit dem Biondigemisch nach BĚLAŘ's Vorschrift gefärbt. Beide Methoden waren ungeeignet, Konturen, Geißeln oder den Bau des Plasmas wiederzugeben. Besonders die Kernteilungsbilder waren sehr unklar; und es war sehr schwierig, meist unmöglich, die Bestandteile der Kernteilungsfiguren durch diese Färbungen zu unterscheiden.

Durch die MANN'sche Färbung wurde das Plasma blau gefärbt.

Der Außenkern war als heller Saum erkennbar, das Caryosom war rot. In den Kernteilungsfiguren behielten die Spindeläquivalente die rote Farbe, während die Enden dieser Figuren meist blau waren. Indessen war es gewöhnlich unmöglich, eine bestimmte Grenze dieser Farbunterschiede anzugeben. Bei der Biondifärbung wurden das Protoplasma gelb, die Blepharoplasten blaugrün, die Caryosome teils rotviolett, teils dunkelgrün gefärbt. Am stärksten traten immer die Blepharoplasten hervor, während die Färbung der Caryosome sich sowohl bezüglich des Farbtones wie der Intensität nach dem Mischungsverhältnis der einzelnen Farbstoffe richtete. Die Geißeln verschwanden bei dieser Art der Färbung gänzlich. Zur Darstellung der Kernteilungsverhältnisse und zur färberischen Unterscheidung der Kernteilungskomponenten erschien dieses Verfahren noch weniger geeignet als die MANN'sche Färbung.

Die Abbildungen wurden von der wissenschaftlichen Zeichnerin, Frl. VON BRUCHHAUSEN nach feuchtfixierten und mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten mit ZEISS Apochromat-Imm. 2 mm und Komp. Ok. 12 mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat in Mikroskoptischhöhe gezeichnet. Die Vergrößerung ist eine 2500fache.

I. Die Kernteilung von *Leptomonas fasciculata*.

Die ruhende Zelle.

Ehe ich zur Darstellung der Befunde bei der Kernteilung von *Leptomonas fasciculata* schreite, sei eine kurze Beschreibung der ruhenden Kulturformen vorausgeschickt. Diese weichen je nach dem Alter der Kultur erheblich voneinander ab, und zunächst seien hier die Flagellaten aus jungen Kulturen beschrieben. In den Fig. 1 u. 2 sind die verhältnismäßig kleinen Flagellaten abgebildet. Ihre Gestalt ist im allgemeinen oval; das hintere Ende ist in der Mitte häufig etwas eingezogen, das vordere ist oft ein wenig abgestumpft oder geht spitz in die Geißel über. Das Verhältnis zwischen Längs- und Querdurchmesser der Zelle ist sehr verschieden: manche nähern sich in ihrem Umriß einem langen schmalen, manche einem kurzen gedrungenen Oval. Diese äußere Form des Flagellaten braucht mit seinen Kernverhältnissen in keinem Zusammenhang zu stehen. In der Mitte des Körpers etwa liegt der große, bläschenförmige Kern. Vor ihm, oder bei Formen, die erst vor kurzem aus einer Teilung

hervorgegangen sind, seitlich daneben, liegt der stäbchenförmige Blepharoplast, den meistens eine helle Zone umgibt. Gewöhnlich steht er senkrecht auf der Längsachse der Zelle, liegt oft aber auch schräg zu ihr. Vor dem Blepharoplasten entspringt aus dem Basalkorn die lange Geißel. Zwischen Blepharoplast und Basalkorn, das immer schlecht, oft gar nicht sichtbar ist, bestehen fast immer Verbindungsfäden, die sich mehr oder weniger mit Farbstoff imprägnieren, so daß häufig die Geißel direkt aus dem Blepharoplasten zu entspringen scheint, wie dies FRANÇA für die Leptomonaden als Regel beschrieben hat.

Das Protoplasma besitzt einen ziemlich grobwabigen Bau, dessen Struktur nach dem Vorderende hin und am Rande an Deutlichkeit häufig abnimmt. Die Wabengröße ist sehr verschieden, und oft finden sich große Räume mit zerrissenen Rändern im Plasma, die den Anschein erwecken, als seien sie durch Zusammenfließen mehrerer Vakuolen entstanden. Hin und wieder liegen in dem sonst feinkörnigen Protoplasma größere, stärker färbare Körner, die in ihrer Anordnung und Verteilung keine Regelmäßigkeit verraten. Der Kern der *Leptomonas fasciculata* besteht aus einer sehr zarten Kernmembran, einem peripheren Kernsafttraum und einem verhältnismäßig großen Caryosom. Rings um die Innenseite der Kernmembran verläuft ein mit Eisenhämatoxylin sich zart grau färbender Substanzbelag, der sich bei einzelnen Individuen bis an den Innenkörper heran erstreckt, so daß der strukturfreie Hof, der diesen für gewöhnlich umgibt, völlig fehlt und der Innenkörper ganz in achromatische Substanz eingebettet zu liegen scheint. Der Innenkörper ist ein kreisrundes Gebilde, das sich im ruhenden Kern ganz gleichmäßig tiefschwarz färbt. Wenn die Intensität seiner Färbung stellenweise nachläßt und heller gefärbte Teile in seinem Innern auftreten, so ist das ein Zeichen dafür, daß die Zelle ihren Ruhezustand noch gar nicht erreicht oder ihn bereits aufgegeben hat.

In Kulturen, die schon längere Zeit wachsen, finden Teilungen nur noch in geringer Zahl statt, und die ruhenden Flagellaten nehmen eine Gestalt an, die von der eben beschriebenen Form sehr abweicht. Diese Flagellaten erreichen nicht die Größe, wie sie die aus frischen Kulturen besitzen. Ihr Zellplasma färbt sich heller und der wabige Bau wird undeutlich. Groß und deutlich bleibt immer der Außenkern, der den Farbstoff gleichmäßiger und stärker anzunehmen scheint als in den Leptomonaden aus jungen Kulturen. Ganz klein und unscheinbar wird der Innenkörper. Dieser behält seine zentrale Lage, bekommt aber häufig eine ovale, verdrückte Form. Immer

deutlich sichtbar bleibt der Blepharoplast, der seine Lage mehr im Vorderende einnimmt. Dadurch bekommt die ganze Zelle eine viel gestrecktere und vorne mehr zugespitzte Form. Diese Altersformen von *Leptomonas fasciculata* sind gelegentlich noch teilungsfähig, denn vereinzelt findet man immer noch Teilungsstadien auf den alten Platten. Diese Teilungsfiguren sind indessen bei der allgemeinen Undeutlichkeit der Strukturen und der geringen Größe dieser Formen in ihren Einzelheiten nicht zu beobachten.

Die Kernteilung.

Bei der Mehrzahl der Flagellaten in den Kulturen von *Leptomonas fasciculata* geht der Verdopplung des Kernes die Teilung des Geißelapparates zwar voraus; doch läßt sich das nicht zur Regel machen, da sich genügend Beispiele dafür beobachten lassen, daß der Hauptkern ganz offensichtlich angefangen hat sich zu teilen, ohne daß am Blepharoplasten Veränderungen wahrgenommen werden können. Als Vorbereitung zur Teilung ist indessen wohl jede Vergrößerung des Kernes, welche durch das veränderte Verhältnis zwischen Kern- und Zellgröße auffällt, und jede Auflockerung des Caryosoms anzusehen. Denn in Kulturen, in denen die Teilungsintensität keine große mehr ist, haben die Flagellaten vor dem Auftreten jener beschriebenen Altersformen, kreisrunde und kompakte Caryosomen. Gewöhnlich sieht man auch, daß da, wo die gleichmäßig undurchsichtige Färbung des Caryosoms durch hellere Bezirke unterbrochen oder sein Zusammenhang gleichsam durch Risse zertrennt ist, der Geißelapparat seine Verdopplung bereits begonnen und oft fast vollendet hat.

Die Auflockerung des Binnenkörpers kann von dessen Zentrum ausgehen, das dann hell erscheint, während der Rand rings herum seine tiefschwarze Farbe behalten hat. Diese Aufhellung dehnt sich vom Mittelpunkt des Caryosoms nach dessen Peripherie hin zunächst gleichmäßig aus, bekommt dann aber eine Yähnliche Form, so daß das Caryosom in 3 Kreissegmente zerlegt wird. Sein endgültiger Zerfall in diese drei Stücke geschieht oft nicht mit einem Male. Häufig sieht man Caryosome, von denen ein Stück losgelöst ist, während die beiden übrigen noch durch einen Rand vom unversehrten Caryosom zusammengehalten werden. So hat in Fig. 9 der von innen her sich ausbreitende helle Raum den Caryosomrand nur erst an einer Stelle durchbrochen. Vielfach sind 2 Teilstücke sichtbar, die aber selten gleich groß sind, meistens vielmehr sehr ver-

schiedene Größe besitzen. Lage und Form beider Teilstücke pflegen so zu sein, daß sie erkennen lassen, wie sie aus dem Caryosom entstanden sind. Ihre Gestalt ist bohnenförmig, und sie liegen sich mit ihren konkaven Seiten gegenüber (Fig. 8), wobei der Zwischenraum zwischen ihnen ein sehr kleiner ist. Kerne, die nur zwei Teilstücke enthielten, welche ein größeres Stück voneinander entfernt lagen, waren nicht aufzufinden. Bestanden schon größere Zwischenräume, so waren niemals 2, sondern immer wenigstens 3 Teilstücke vorhanden. Wo das Caryosom nur in 2 Teile zerlegt zu sein scheint, verrät gewöhnlich einer von beiden durch Einkerbung die Stelle, wo er sich noch einmal teilen wird. In manchen Fällen kann man auch wahrnehmen, daß bei solch einem eingeschnürten Teilstück die beiden Enden in verschiedenen Ebenen liegen, deren Grenze die Einschnürung darstellt, so daß man beim Gebrauch der Mikrometerschraube sofort den Eindruck hat, es hier nicht mit einem, sondern tatsächlich mit zwei übereinander liegenden Teilstücken zu tun zu haben.

In einzelnen Fällen gehen Formveränderungen am Caryosom vor sich, die einen zentralen Ursprung nicht erkennen lassen. Das Caryosom streckt sich oder nimmt ovale Form an. Es buchtet sich an einer oder mehreren Stellen ein, wird nierenförmig oder sieht aus, als ob es an einer Stelle angefressen wäre. Die Zerstückelung des Caryosoms scheint dann von diesen peripheren Defekten aus zu erfolgen. Diese beschriebenen Vorgänge geschehen unter erheblicher Vergrößerung sowohl des Außenkernes wie des Caryosoms. Eine Beteiligung des Außenkernes an den Teilungsvorgängen ist außer dieser Vergrößerung, nachfolgender Streckung und Durchschnürung nicht zu erkennen. Er scheint bei der ganzen Teilung eine mehr passive Rolle zu spielen.

Geschieht die Auflösung des Binnenkörpers von seinem Zentrum aus, so geht mit dem Fortschreiten der Aufhellung und der Vergrößerung seine gleichmäßig runde Form verloren. Das Caryosom wird kantig und eckig, bekommt auf der einen Seite Buchten und wölbt sich auf der anderen wieder weit vor. Und in Caryosomen, deren Auflockerung bereits sehr umfangreich geworden ist, ohne daß der zusammenhaltende Randsaum schon durchtrennt ist, ist zu sehen, daß in den Winkeln und Ausbuchtungen schwarz gefärbte Chromatinstücke liegen, die wie feste Körper einem von innen erfolgenden Drucke nachgebend an die Wand gepreßt werden und diese verbiegen. Die Zahl dieser, im Caryosom scheinbar als feste Körper präformierten Stücke, ist regelmäßig drei (Fig. 5).

Stadien, in denen die Grenzen des Außenkernes verschwinden, lassen sich mit Sicherheit nicht nachweisen. Im Außenkern werden hin und wieder ein oder mehrere Körnchen sichtbar. Sie haben selten die gleich tiefschwarze Färbung wie das Caryosom; gewöhnlich sind sie heller als dieses. Daß diese Körnchen irgendwelche Beziehungen zur Teilung des Caryosoms haben, läßt sich nicht nachweisen. Sie sind überhaupt nur selten vorhanden und finden sich ohne erkennbare Anordnung und ohne Rücksicht darauf, ob der Teilungsvorgang bereits begonnen hat oder nicht. Es erscheint während des ganzen Kernteilungsprozesses kein körperliches Gebilde, welches auf diesen irgendwelchen richtungbestimmenden Einfluß ausübt.

Verbunden bleiben die chromatischen Caryosomderivate durch eine strukturlos erscheinende, mehr oder weniger hellgrau gefärbte Masse, die aus dem Caryosom hervorgeht, zwischen den Teilstücken liegt und diese selten auch wie eine Hülle einschließt. Es ist möglich, daß diese Substanz, wenn einmal der ungefärbte Hof um den Binnenkörper sehr klein geworden oder gänzlich geschwunden ist, ohne Grenze in den achromatischen Innenbelag der Außenkernmembran übergeht. Gewöhnlich aber bleibt der helle Saum, der um das Caryosom herum liegt, als Abgrenzung bestehen.

Im Folgenden rücken nun die Teilprodukte in zentrifugaler Richtung ein Stück auseinander, wobei sich das einzelne Teilstück vergrößert und seine zunächst unebenen und zerhackt aussehenden Ränder glatt und abgerundet werden. Jedes Teilstück bekommt dadurch eine ziemlich ovale Form. Zugleich wird nun die Anordnung der Teilstücke auf der Peripherie eines Kreises aufgegeben, indem sie so hintereinander treten, daß sie auf eine Linie zu liegen kommen. So haben sie sich in den Fig. 12, 13, 14 erst halbkreisförmig, dann auf einen ziemlich gestreckten Bogen, zuletzt auf eine Gerade eingestellt. Jetzt schicken sich die Chromatinelemente zu einer Zweiteilung an. Ob das eine Längs- oder Querteilung ist, das läßt sich bei ihrer kurzen, gedrungenen Form kaum sagen. Sie schnüren sich irgendwo ein, so daß sie die Gestalt einer Semmel bekommen, und teilen sich an dieser Stelle durch. Ob zum Zwecke der Teilung die beschriebene Längsanordnung der Stücke eingenommen sein muß oder ob sie bereits vorher beginnen kann, wie es in manchen Fällen zu sein scheint, geht mit voller Deutlichkeit aus den Präparaten nicht hervor (Fig. 11, 15). Eine Zeitlang bleiben die voneinander getrennten Hälften noch durch einen Faden verbunden, und auch nach dessen Zerreißen bewahren sie

zunächst ihre Lage. Die Teilung der 3 primären Teilstücke erfolgt nicht im gleichen Augenblick. Denn oftmals liegen im Kern 4 oder 5 stark gefärbte Brocken, von denen je 2 durch ihre Form und Lage, häufig auch durch den noch bestehenden Verbindungsfaden beweisen, daß sie von einem primären Caryosomstück abstammen, während der oder die übrigen noch als primäre Teilstücke im Kern liegen, aber durch Einschnürung die Absicht verraten, sich teilen zu wollen.

Sobald nun die 6 sekundären Teilstücke vollzählig vorhanden sind, liegt daher ein Teilungsbild vor, wo sich 3 Paare von Teilstücken so gegenüberstehen, daß sie 2 annähernd parallel verlaufende Reihen bilden (Fig. 16, 17). Das Kernbläschen, das allen Bewegungen seines Inhaltes folgen muß, nimmt in diesem Stadium einen länglich elliptischen Umriß an und kann sogar einer Spindel mit stumpfen Polen ähnlich werden. Wenn dabei jene achromatische Substanz, die die Teilstücke verbindet, wie in Fig. 16 mit der Randschicht des Außenkernes zusammenfließt, ohne von ihr noch abgegrenzt zu sein, so kann das Bild hervorgerufen werden, als sei der gesamte Kern eine Spindel geworden, in deren Längsausdehnung jene beiden Reihen von Caryosomstücken liegen. In dem weitaus größten Teil dieser Stadien bleibt aber die Grenze zwischen Außen- und Innenkern gewahrt, und es läßt sich nicht beobachten, daß die Längsreihen der Chromatinstücken ihre Richtung einmal ändern und senkrecht auf der Längsachse stehen. In einer gewissen Entfernung läuft die Kerngrenze um die innere Teilungsfigur — auch an deren Polen wird diese Entfernung gewahrt — herum und bildet so die mehr oder weniger gestreckte Ellipse. Deren Längsrichtung zeigt zunächst zur Achse der Zelle keine bestimmte Richtung. So decken sich z. B. in Fig. 16 die Längsachse des Kernes und der Zelle, in Fig. 17 und 19 liegen beide schräg übereinander, während sie in Fig. 18 aufeinander senkrecht stehen. In den nächstfolgenden Stadien hört diese Willkür in der Richtung auf, und alle Bewegungen der Teilungskomponenten haben ihre Pole beiderseits der Längsachse der Zelle. Es wandern nun, nachdem der Kern noch weiter in die Länge gezogen ist, je 3 Chromatinstücke in die gegenüberliegenden Kernabschnitte, wobei sich zugleich das Kernbläschen weiter streckt zu einem ganz schmalen, langen Cylinder, dessen Enden abgerundet sind und jene Chromatinelemente enthalten. Deren Wanderung nach den Polen zu erfolgt nacheinander, wobei die beiden Teilstückreihen verbogen und ineinander geschoben erscheinen (Fig. 18, 19). In welcher Weise die Auswahl der Teilstücke erfolgt, welche für den einen und welche für den anderen

Pol bestimmt sind, ist nicht zu erkennen. Sehr häufig findet sich in den Präparaten ein Stadium, in dem an jedem Pol 2 Teilstücke liegen, während sich dazwischen die beiden übrigen befinden (Fig. 18, 20).

Der Außenkern folgt in seiner Gestalt wieder der Form der Teilungsfigur. Denn sobald die chromatischen Bestandteile aus dem Mittelteil des Kernes verschwinden, senken sich hier die Ränder der Kerngrenze ein und der Kern wird erst taillen-, dann hantelförmig (Fig. 18, 22). Eine Auflösung der Kernmembran findet nicht statt; vielmehr bleibt sie während des ganzen Teilungsverlaufes intakt. Es kommen allerdings Figuren vor, die den Anschein erwecken, als sei die Abgrenzung zwischen Kern und Cytoplasma geschwunden. Doch verraten meist diese Bilder dadurch, daß auch ihre sonstigen Elemente färberisch schlecht dargestellt sind, daß dieser Mangel einer Kerngrenze auf schlechtgelungener Färbung überhaupt beruht. Eine Substanzverschiebung im Außenkern scheint aber doch stattzufinden, insofern, als aus dem Mittelteil des Außenkernes bei seiner Verengerung der achromatische Inhalt zum Teil nach den Polen hingedrängt wird, welche dadurch an Umfang erheblich zunehmen.

Sobald die Caryosomteile an den Enden der Teilungsfigur angelangt sind, rücken sie ganz nahe zusammen, so daß die Grenzen zwischen den einzelnen Stücken recht schmal werden, diese aber trotzdem voneinander getrennt bleiben (Fig. 23, 25). Die äußere Umgrenzung dieser Polfiguren sucht sich dabei abzurunden, und die hellgrau gefärbte, achromatische Substanz liegt nicht nur zwischen den Teilstücken, sondern umgibt diese auch häufig als heller Saum oder sitzt wie eine Kappe auf einer Seite auf (Fig. 29). Die Verbindungssubstanz, die sich von dem einen Tochtercaryosom zum anderen erstreckt, hat zunächst einen geraden und straffen Verlauf. Mit dem Fortschreiten der Rekonstruktion der Tochtercaryosome kollabiert sie völlig (Fig. 24, 25), und wenn man aus ihrer Form so lange den Eindruck gewann, als wäre sie ein derber, elastischer Verbindungsstrang zwischen den beiden Polen, der einem von diesen ausgeübten Zug erheblichen Widerstand entgegensetze, so ergeben die folgenden Phasen das Bild, daß dieser Strang wie eine lockere Girlande zwischen den neuen Caryosomen hängt. Seine Färbbarkeit und Stärke nehmen ab, und der Außenkern, der bisher diese Centrodosome wie eine Röhre umschloß, trennt sich in 2 Teile, von denen jeder ohne Rücksicht auf den Verbindungsstrang eines der Tochtercaryosome einschließt. Ob die Centrodosome dabei weiterhin

von Caryosom zu Caryosom verläuft, wodurch ja die Kontinuität der neuen Kernmembranen an je einer Stelle durchbrochen sein müßte, oder ob der Strang von vornherein nur von einer Kernmembran zur anderen verläuft, ließ sich nicht genau genug erkennen. In einem späteren Stadium jedoch, wie es die Abbildung 23 darstellt, verläuft der Strang zwischen den beiden Kernmembranen. Sein weiteres Schicksal ist zunehmende Abblassung und Auflösung. Er verläuft dann innerhalb der Vakuolenwände, ohne sich von diesen noch erheblich abzuzeichnen. Schließlich verschwindet er ganz; nur an einzelnen Stellen deutet manchmal noch ein dunkler Fleck im Protoplasma an, daß hier einmal ein festes Gefüge seinen Platz gehabt hat.

Nachdem die Kernbläschen sich völlig geschlossen und abgerundet haben, scheinen die Rückbildungsprozesse in ihnen nur langsam zu verlaufen, weil gerade diese Stadien in den Präparaten in sehr großer Anzahl zu finden sind. Die Reihenfolge der Phasen ist ganz reziprok den am Anfang beschriebenen Vorgängen. Wie schon gesagt wurde, drängen sich die Caryosomstücke eng um ein heller bleibendes Zentrum zusammen, doch bleiben ihre Grenzen meist gut erkennbar. In den Kernen, die nur zwei Teilstücke enthalten, zeigen deren Ränder Einkerbungen, die die Grenzen der eigentlichen Teilstücke bezeichnen, und der Gebrauch der Mikrometerschraube beweist, daß an diesen Kerben Teilstücke, die in verschiedenen Ebenen liegen, aneinanderstoßen. Es ist auffällig, wie lange dieser Zustand der drei miteinander durch eine homogene Substanz unter sichtbarer Beibehaltung der Grenzen verbundenen Teilstücken gewahrt bleibt. Denn sehr häufig besteht er noch, wenn die Teilung des Zelleibes bereits vollzogen ist und nur aus der Lage der Tochterzellen zueinander erkannt werden kann, daß hier eben erst die Schlußphasen einer Zellteilung vorliegen und nicht etwa bereits eine neue Teilung begonnen hat.

Sobald die Trennung der beiden Tochterkerne beendet ist, pflegt auch die Teilung von Blepharoplast und Basalkorn abgeschlossen zu sein. Erst während der nun folgenden Längsdurchschnürung des Flagellatenkörpers finden die letzten Umbildungen an den Kernen statt, indem die Caryosome die helle Differenzierung in ihrem Innern verlieren, sich abrunden und ihre völlig zentrale Lage innerhalb des Kernbläschens einnehmen. Es sind aber eben diese letzten Phasen der Kernteilung oft noch lange nicht abgeschlossen, wenn der Zellkörper sich bereits endgültig abgeschnürt hat.

Schließlich sei anhangsweise noch einiges über die Teilung des

Geißelapparates gesagt. Eingeleitet wird sie durch Streckung des Blepharoplasten, der sich darauf in der Mitte einschnürt, aber seinen Zusammenhang behält. Zugleich teilt sich das Basalkorn, dessen Hälften auseinanderrücken, wobei die eine die alte Geißel zu behalten, aus der anderen eine neue herauszuwachsen scheint. Deren Verlauf ist zunächst der alten Geißel parallel, oder sie legt sich ihr eng an, so daß der Eindruck einer Abspaltung schon hervorgerufen werden kann. Das Vorliegen einer Abspaltung erscheint indessen wenig wahrscheinlich, weil das Mißverhältnis in der Länge zwischen der alten und der neuen Geißel ein zu auffallendes ist (Fig. 7—13). Die Tochter-Blepharoplasten schnüren sich dann vollends ab, nachdem die beiden Hälften oft eine stumpfwinklige Stellung zueinander eingenommen hatten (Fig. 31), und jeder Blepharoplast rückt ein Stück in seinen zugehörigen Zellkörper hinein. Auch nach der Teilung der Zelle behalten die Blepharoplasten häufig ihre Lage neben dem Hauptkern eine Zeitlang bei und begeben sich erst später weiter in den Vorderteil hinein, um dort ihren eigentlichen Platz auf der Längsachse des Flagellaten einzunehmen.

Die Formveränderungen der Zelle während des Teilungsvorganges sind durch die jeweils in ihrem Innern vorhandenen Strukturen bestimmt. Die Gestalt der ruhenden Zelle ist am Anfang beschrieben. Diese Gestalt kann auch noch während der Prophasen gewahrt bleiben. Ebenso kann aber auch mit dem Beginn der Kernteilung eine Abrundung der Zelle einsetzen, die mit dem Fortschreiten der Teilung regelmäßig zunimmt, so daß die Zelle kugelrund wird. Mit dem Auseinanderweichen der Tochtercaryosome wird sie queroval. Sobald dann die beiden Geißeln gebildet sind, und die Tochtercaryosome sich abgerundet haben, vollzieht sich die Durchschnürung des Flagellaten in seiner Längsrichtung. Die Grenze, wie die Trennung verlaufen soll, deutet sich manchmal schon vor der Durchschnürung durch eine dunkle Linie an. Jedenfalls nehmen die Vakuolen im Plasma eine Anordnung an, die der Durchschnürung in irgendeiner Weise entgegenkommt.

II. Die Kernteilung bei *Leishmania donovani*.

Ich habe mich in dem bisherigen Teil der Arbeit bemüht, unter Vermeidung jeden Vergleichs und jeder Spekulation über den Mechanismus des Vorgangs eine Reihe von Kernteilungsbildern von

Leptomonas fasciculata wiederzugeben, so wie sie sich in meinen Präparaten fanden. Versucht habe ich indessen, den Bildern eine Reihenfolge zu geben, wie sie im Verlaufe des Kernteilungsvorganges vielleicht nacheinander auftreten werden. Da aber viele Fragen zu beantworten bleiben bezüglich der Deutung und Vollständigkeit dieser Bilderreihe, müßte es von Interesse sein, zu verfolgen, welchen Verlauf die Kernteilung bei den nächsten Verwandten der Leptomonaden nimmt. Zu diesem Zwecke wurde die Kernteilung bei *Leishmania donovani* untersucht in Präparaten, welche in derselben Weise wie diejenigen von *Leptomonas* hergestellt waren aus 2—3 tägigen Kulturen auf NÖLLER'schem Blutagar. Das Plasma der *Leishmania* hat ein etwas dichteres Gefüge als das von *Leptomonas*; es färbt sich gleichmäßiger, hat weniger körnige Einlagerungen, und seine Vakuolen sind kleiner. Die Außenkernzone ist im Verhältnis zur Größe des Innenkörpers breiter, der Innenkörper ist nicht ganz so mächtig. Die Kernteilungsfiguren gestatteten nur schwer eine Differenzierung ihrer Bestandteile, weil sie im ganzen den Farbstoff sehr intensiv annahmen. Die Farbstoffimprägnierung der Spindel ist in den Präparaten immer eine sehr gleichmäßige und besteht nicht, wie es HARTMANN und NÖLLER (1918) für *Trypanosoma theileri* beschrieben haben, in klumpigen oder tropfenartigen Chromatinbelägen. Immerhin sind auch schon in den Bildern, wo die innerhalb der Teilungsfigur vorhandenen Strukturen durch zu viel Farbstoff verdeckt bleiben, deren Umrisse so wesentlich anders als bei *Leptomonas fasciculata*, daß im Innern ebenfalls unmöglich gleiche Strukturen vorhanden sein können.

Die Teilung des Kernes beginnt bei *Leishmania donovani* mit dem Auftreten eines Körnchens im Außenkern (Fig. 34), das mit dem Binnenkörper zunächst durch einen Faden verbunden ist und sich aus ihm loszulösen scheint. Das Caryosom macht dem neuen Gebilde Platz und rückt auf die eine Seite des Kernes. Dieses Körnchen, das nach seinem Verhalten ganz dem Randkörper KÜHN's und von SCHUCKMANN's entspricht, teilt sich, und beide Teilstücke wandern in dem Raum zwischen Kernmembran und Binnenkörper auseinander, indem sie durch einen feinen, färbbaren Faden verbunden bleiben, bis sie sich an zwei Polen des Binnenkörpers gegenüberstehen. Der Verlauf der Desmose ist zuerst bogenförmig, wird dann aber gestreckt und verbindet die beiden Randkörper auf dem kürzesten Wege, so daß der Faden mitten durch das Caryosom hindurchläuft. Dieses hat sich inzwischen aufgelockert und gestreckt (Fig. 35). Es entsteht eine lange, spitze Spindel aus ihm,

deren Pole die Randkörner bilden, indem sie erst den Spindelenden außen anliegen (Fig. 36, 39), dann aber in die Spindel hineinzurücken scheinen (Fig. 37). Es wird dann in der Spindel eine Äquatorialplatte sichtbar, die einen völlig kompakten Bau besitzt und einzelne chromatische Bestandteile nicht erkennen läßt (Fig. 37, 38). Aus ihr entstehen durch Spaltung zwei ebenso gebaute Tochterplatten, welche auseinanderrücken und an den Polen der Spindel mit den Randkörpern verschmelzen (Fig. 40—42). Die Tochtercaryosome bleiben noch eine Zeitlang durch einen Spindelrest verbunden, welcher schließlich kollabiert und nach völliger Rekonstruktion der Tochterkerne aufgelöst wird (Fig. 43).

Dieser Umriß der Kernteilung bei *Leishmania donovani* mag genügen, um in Verbindung mit den beigegebenen Abbildungen zu zeigen, daß der Verlauf sich ganz eng an den Modus anschließt, wie er von vielen Autoren für Trypanosomen beschrieben ist, wo Teilungszentren, achromatische Spindeln, Äquatorialplatte, Tochterplatten auftreten, und daß sich mit den Eigentümlichkeiten der Kernteilung von *Leptomonas fasciculata* wenig Übereinstimmung zeigt.

Betrachtung und Zusammenfassung der Ergebnisse.

Bei *Leishmania donovani* liegen also die ganzen Teilungsverhältnisse sehr klar. Der gesamte Teilungsapparat geht aus dem Caryosom hervor. Die Sonderung seiner Komponenten geschieht hier durch die Bildung einer sehr deutlichen Spindel mit Polkörpern einerseits, und einer Äquatorialplatte andererseits, die einzelne Chromosomen nicht erkennen läßt, sondern eine Zusammenballung der gesamten Chromosomenmasse darzustellen scheint. — Schwierig ist die Deutung der Bestandteile der Kernteilungsbilder von *Leptomonas fasciculata*. Es geht auch hier der ganze Kernteilungsapparat aus dem Caryosom hervor; es ist also das Caryosom aus Plastin und Chromatin zusammengesetzt. Daß jene achromatische, in den Hämatoxylinpräparaten hellgrau gefärbte Substanz, die zunächst zwischen den primären Caryosomfragmenten liegt, dann aber auch deren Teilprodukte verbindet, das Spindeläquivalent darstellt, ist ein Eindruck, der sich bei der Betrachtung der Bilder sofort aufdrängt. Daß jene 3, bzw. 6 Caryosomstücke gleich Chromosomen zu setzen sind, kann sehr wohl zweifelhaft sein, wenn man bedenkt, daß bei den Trypanosomiden eine bestimmte Zahl von Chromosomen mit Hilfe einwandfreier Methoden überhaupt nie beobachtet ist, und daß die Caryosomstücke in der Art ihrer Aufstellung und Bewegung

zum Teil sehr abweichen von dem Modus, den man sonst bei der mitotischen Teilung anderer Protozoen zu sehen gewohnt ist. Es könnten die Caryosomstücke auch für dieselben tropfigen oder körnigen Einlagerungen gehalten werden, mit denen HARTMANN und NÖLLER die Teilungsspindel von *Trypanosoma theileri* durchsetzt finden, die sie aber ausdrücklich nicht als Chromosomen ansprechen, da in einem späteren Stadium diese regellosen Chromatinanhäufungen verschwinden, und eine deutliche Äquatorialplatte auftritt. Einzelne der Bilder, die in der Arbeit von HARTMANN und NÖLLER mitgegeben sind, entsprechen ganz denen, wie man sie in den Präparaten von *Leptomonas fasciculata* findet. Da indessen eine richtige Äquatorialplatte, die sich zur Längsachse des Kernes senkrecht stellt, bei *Leptomonas fasciculata* immer ausbleibt, und das Verhalten der chromatischen Teilstücke seinerseits völlig den Forderungen entspricht, die BĚLAŘ (1920) für Chromosomenäquivalente folgendermaßen formuliert: „Eine Substanz, die im Verlaufe der Teilung in eine bestimmte Zahl von Elementen zerfällt, die ihrerseits einer Zweiteilung unterliegen“, so kann man die Caryosomstücke mindestens als Chromosomäquivalente und, wenn man den Begriff etwas weiter faßt, als Chromosomen bezeichnen.

Zusammenfassend sei jetzt zum Schlusse wiederholt:

1. Die Kernteilung von *Leptomonas fasciculata* ist eine Mitose, die sich am Caryosom ohne aktive Beteiligung des Außenkernes und ohne Auftreten körperlicher Teilungszentren vollzieht.

2. Im Caryosom sind Spindelsubstanz und Chromosomensubstanz zusammen vorhanden. Falls sie nicht schon im Ruhekern getrennt sind, trennen sie sich mit dem Beginn der Teilung sichtbar voneinander.

3. Die Ausbildung einer richtigen Spindel kommt nicht zustande. Es entsteht aber aus dem Caryosom ein Teilungsorgan, das bezüglich seines Verhaltens bei der Teilung der Spindel anderer Flagellaten entspricht.

4. Die chromatische Substanz sondert sich in drei Elemente, die einer Zweiteilung unterliegen, und sich wie Chromosomen verhalten.

5. Eine Anordnung der Chromosomenäquivalente in Form einer Äquatorialplatte d. h. senkrecht zur Teilungsachse in der Mitte zwischen den Teilungspolen, erfolgt nicht.

6. Die Kernteilung bei *Leishmania donovani* ist eine Mitose, bei der sich Randkörper, eine echte Spindel, Äquatorial- und Tochterplatten ausbilden.

7. Bei *Leishmania donovani* fehlen Chromosomen, die einzeln und in bestimmter Anzahl erkennbar sind.

8. Eine gewisse Ähnlichkeit, wenigstens bezüglich der konstanten Chromosomenzahl, besteht zwischen *Leptomonas fasciculata* und *Prowazekia josephi*. Die Vorgänge bei der Teilung sind aber so verschieden, daß sich Analogien kaum aufstellen lassen.

Es ist mir ein Bedürfnis, Herrn Professor Dr. NÖLLER meinen aufrichtigen Dank auszusprechen für das Interesse und die geduldige Unterstützung, die er allezeit meinem Arbeiten entgegenbrachte und für den Platz im Pathologischen Institut, der mir lange Zeit zur Verfügung gestellt war.

Literaturverzeichnis.

- ALEXEIEFF, A. (1911): Haplomitose chez les Eugléniens et dans d'autres groupes de Protozoaires. C. R. Soc. Biol. T. 63 p. 614—617.
- (1912): Notes sur les Herpetomonadidae (= Trypanosomidae DOFLEIN 1911). Arch. Zool. Expér. Gén. T. 9 Sér. 5. Notes et Revue p. XXIX—XXXVIII.
- (1913): Systematisation de la mitose dite primitive. Sur la question du centriole. Arch. f. Protistenk. Bd. 29 p. 344—363.
- BĚLAŘ, KARL (1914): Bau und Vermehrung von *Prowazekia josephi*. Arch. f. Protistenk. Bd. 35 p. 103—118.
- (1920): Die Kernteilung von *Prowazekia*. Arch. f. Protistenk. Bd. 41 p. 308—320.
- BERLINER, E. (1909): Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 15 p. 297—385.
- BOSC, F. J. (1904): Recherches sur la structure et appareil nucléaire des Trypanosomes. Arch. f. Protistenk. Bd. 5 p. 40—77.
- CHATTON, E. et LÉGER, A. (1911): Eutrypanosomes, *Leptomonas* et *Leptotrypanosomes* chez *Drosophila confusa* STAEGER. C. R. Soc. Biol. T. 63 p. 34—36.
- (1911): Sur quelques *Leptomonas* de muscides et leurs *Leptotrypanosomes*. C. R. Soc. Biol. T. 63 p. 120—122.
- CHAGAS, C. (1910): Über eine neue Trypanosomiasis des Menschen. Mém. Inst. Oswaldo Cruz Bd. 1 p. 159—218.
- DOBELL, C. C. (1908): The Structure and Life-History of *Copromonas subtilis* n. g. et n. sp. Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. 52 p. 75—120.
- DOFLEIN, F. (1916): Lehrbuch der Protozoenkunde. 4. Auflage.
- FLU, P. C. (1911): Studien über die im Darm der Stubenfliege (*Musca domestica*) vorkommenden protozoaren Gebilde. Zentralbl. f. Bakt. Bd. 57 Heft 6 p. 522—535.
- FRÄNKEL, C. (1909): Beobachtungen an *Crithidia fasciculata*. Hyg. Rundschau Jahrg. 19 p. 57—58.
- HARTMANN, M. (1911): Die Konstitution der Protistenkerne. Jena.
- u. CHAGAS, C. (1910): Flagellatenstudien. Mém. do Inst. Oswaldo Cruz Bd. 2 p. 64—124.

- HARTMANN, M. u. JOLLOS, V. (1910): Die Flagellatenordnung „Binucleata“. Arch. f. Protistenk. Bd. 19 p. 81—106.
- u. SCHILLING (1917): Die pathogenen Protozoen und die durch sie verursachten Krankheiten. Zugleich eine Einführung in die allgemeine Protozoenkunde. Berlin (J. Springer).
- HINDLE, E. (1909): Life-History of *Trypanosoma dimorphon*. Univ. California Publ. Zool. Bd. 6 p. 127—168.
- JANICKI, C. v. (1915): Untersuchungen an parasitischen Flagellaten. Über den Parasitapparat, über Kernkonstitution und Kernteilung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 112 p. 573—691.
- (1912): Bemerkungen zum Kernteilungsvorgang bei Flagellaten, namentlich an parasitischen Formen. Verh. naturf. Ges. Basel Bd. 23 p. 82—111.
- JOLLOS, VIKTOR (1910): Dinoflagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 19 p. 178—206.
- (1911): Studien über parasitische Flagellaten. Arch. f. Protistenk. Bd. 23 p. 311 bis 318.
- (1917): Untersuchungen zur Morphologie der Amöbenteilung. Arch. f. Protistenk. Bd. 37 p. 229—275.
- KUCZYNSKI, M. H. (1917): Über die Teilung der Trypanosomenzelle nebst Bemerkungen zur Organisation einiger nahestehender Flagellaten. Arch. f. Protistenk. Bd. 38 p. 94—112.
- KÜHN, A. u. SCHUCKMANN, W. v. (1912): Cytologische Studien an Trypanosomen. Zool. Jahrb. Suppl. 14 Bd. 2 p. 329—382.
- LAVERAN, A. u. MESNIL, F. (1900): Sur la mode de multiplication du Trypanosome du rat. C. R. Soc. Biol. T. 52 p. 976—980.
- (1904): Trypanosomes et Trypanosomiasis. Paris 1904.
- LÉGER, L. (1911): Sur la structure et la mode de multiplication de flagelles du genre *Herpetomonas* Kent. C. R. Acad. Sci. T. 134 p. 781—784.
- MINCHIN, E. A. (1909): The Structure of *Trypanosoma lewisi* in Relation to Microscopical Technique. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. 53 p. 755—808.
- NIESCHULZ, OTTO (1922): Zur Kenntnis einiger Vogeltrypanosomen. Arch. f. Protistenk. Bd. 45 p. 241—263.
- NÖLLER, W. (1917): Blut- und Insektenflagellatenzüchtung auf Platten. Arch. f. Schiffs- und Tropenhyg. Bd. 21 p. 53—94.
- (1920): Neuere Forschungen auf dem Gebiete der Trypanosomenzüchtung. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 24 p. 168—172.
- (1922): Die wichtigsten parasitischen Protozoen. in: Die tierischen Parasiten der Haus- und Nutztiere Bd. 1. Berlin.
- NOVY, F. G., MAC NEAL, W. J. and TORNEY, H. (1907): The Trypanosomes of Mosquitoes and Other Insects. Journ. of infect. diseases Vol. 4. p. 223—276.
- PATTON, W. S. (1912): The Morphology and Life-History of *Herpetomonas culicis*. Scient. Mem. by off. of the med. and sanit. dep. of India. Neue Folge Nr. 57.
- (1908): *Herpetomonas lygaei*. Arch. f. Protistenk. Bd. 13 p. 1—18.
- PORTER, A. (1910): The Structure and Life-History of *Crithidia pulicis* n. sp. Parasitic in the Alimentary Tract of *pulex irritans*. Parasitology Vol. 4 p. 237—257.
- PROWAZEK, S. v. (1904): Die Entwicklung von *Herpetomonas*, einem den Trypanosomen verwandten Flagellaten. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 20 p. 440—452.
- ROSENBUSCH, F. (1909): Trypanosomenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 15 p. 263—296.

- ROBERTSON, M. (1911): Transmission of Flagellates Living in the Blood of Certain Freshwater Fishes. Phil. Trans. of Royal Soc. London Ser. B Vol. 202 p. 29—50.
- SALVIN MOORE, BREINL and HINDLE (1908): The Life-History of *Trypanosoma lewisi*. Ann. trop. med. Parasit. Vol. 2 1908 p. 197—220.
- SCHUURMANS STEKHOVEN jr., J. H.: (1919/20): Die Teilung des *Trypanosoma brucei* PLIMMER u. BRADFORD. Arch. f. Protistenk. Bd. 40 p. 158—180.
- VISENTINI, A. (1912): On the Morphology of the *Leishmania* of Italian Kala-Azar. Quart. Journ. of Micr. Sci. Vol. 58 p. 353—372.
- WENYON, C. M. (1913): Observations on *Herpetomonas muscae domesticae* and Some Allied Flagellates. Arch. f. Protistenk. Bd. 31 p. 1—36.
- WERNER, H. (1909): Über eine eingeißelige Flagellatenform im Darm der Stubenfliege. Arch. f. Protistenk. Bd. 13 p. 19—22.
- WOODCOCK, H. M. (1914): Further Remarks on the Flagellate Parasitic of *Culex*. Is there a Generic Type *Crithidia*? — Zool. Anz. Bd. 44 p. 26—33.

Tafelerklärung.

Tafel 9.

Alle Figuren sind mit ZEISS Apochr. Imm. 2 mm und Comp. Oc. 12 mit Hilfe des ABBE'schen Zeichenapparates in Tischhöhe gezeichnet worden. Die Vergrößerung ist 2500 fach.

Fig. 1—2. Ruhende Zellen.

Fig. 3—4. Altersformen.

Fig. 5. Aufgelockertes Caryosom.

Fig. 6—7. Beginnende Zerstückelung des Caryosoms, bei der die Dreiteilung sich andeutet.

Fig. 8. 2 Teilstücke, von denen das rechte scheinbar in zwei Ebenen gelegen ist.

Fig. 9. Der Randsaum des Caryosoms ist erst an einer Stelle durchbrochen. Die Dreiteilung bleibt gewahrt.

Fig. 10—11. Die 3 Teilstücke sind vollzählig vorhanden und weichen auseinander.

Fig. 12—14. Die Teilstücke suchen sich auf eine gerade Linie einzustellen.

Fig. 15. Es sind 5 Teilstücke vorhanden.

Fig. 16—17. Stadium der 2 parallelen Reihen von je 3 Chromatinstücken.

Fig. 18—20. Je 3 Chromatinstücke suchen die Pole der Teilungsfigur zu gewinnen.

Fig. 21—22. Sie sind an den Polen angekommen. Der Außenkern ist noch als Ganzes erhalten.

Fig. 23. Der Außenkern hat sich geteilt. Es läuft ein Verbindungsstrang von einer Membran zur anderen.

Fig. 24—28. Die Tochterkerne runden sich ab. Die Caryosomteile stellen sich um ein hell bleibendes Zentrum herum.

Fig. 29. In einem Tochterkern ist nur ein Caryosomstück sichtbar. Seine Einkerbungen sind die Grenzen der in verschiedenen Ebenen übereinander liegenden 3 Caryosomteile.

Fig. 30—33. Die Dreiteilung des Caryosoms ist auch noch in Phasen deutlich, in denen die Trennung des Zelleibes annähernd vollendet ist.

Leishmania donovani.

Fig. 34. Im Außenkern erscheint ein Randkorn.

Fig. 35. Das Randkorn teilt sich.

Fig. 36—37. Beide Teile liegen an den Polen des sich streckenden Caryosoms

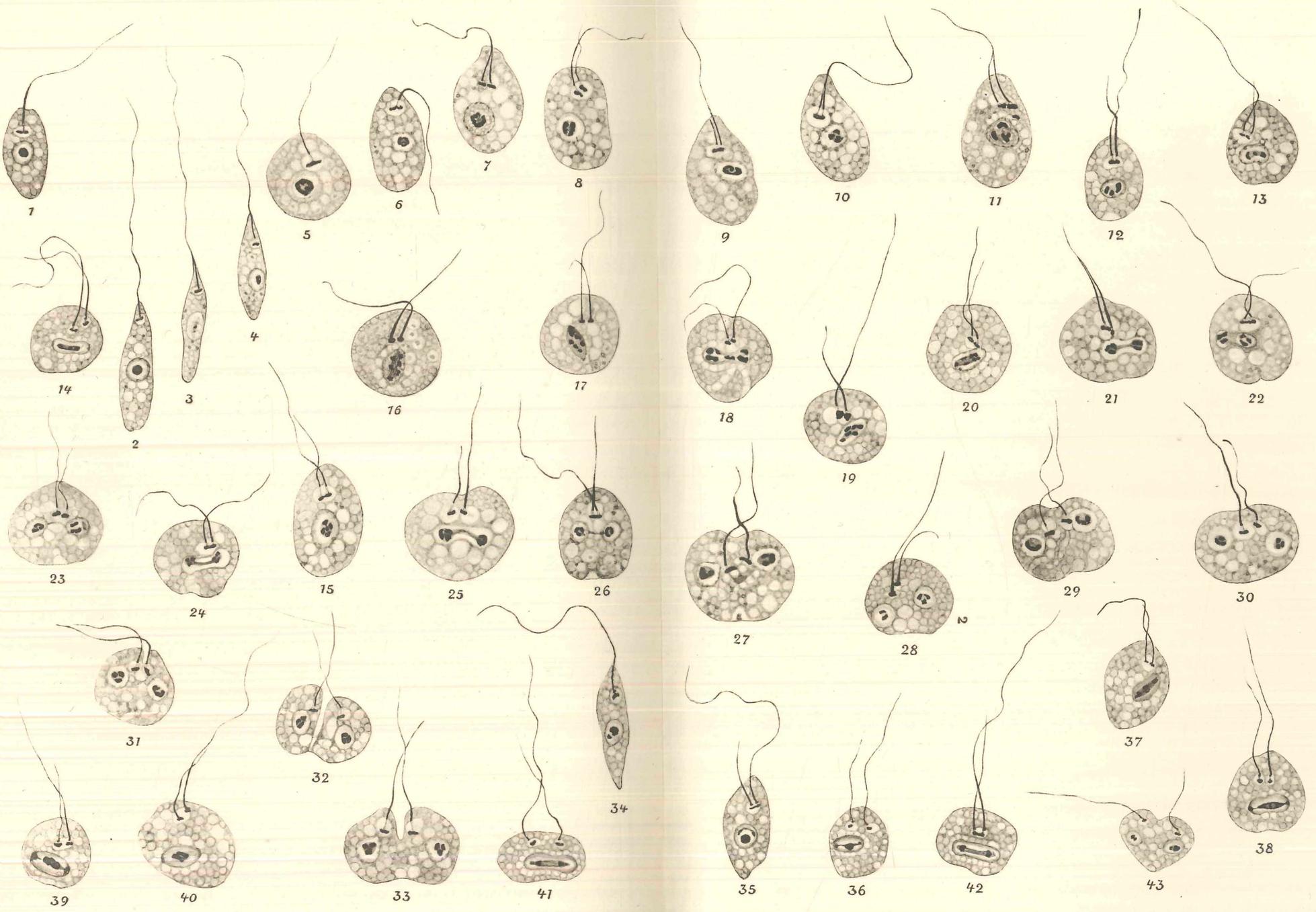
Fig. 38. Im Innern des Caryosoms tritt eine Differenzierung ein.

Fig. 39. Die Polkörper liegen in der Spindel.

Fig. 40. Die Tochterplatten beginnen auseinanderzuweichen.

Fig. 41—42. Die Tochterplatten verschmelzen mit den Polkörpern.

Fig. 43. Die Trennung der Tochterkerne ist vollzogen.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: [49 1924](#)

Autor(en)/Author(s): Schulz Martin

Artikel/Article: [Die Kernteilung von *Leptomonas fasciculata* nebst einem Vergleich mit der Kernteilung bei *Leishmania donovani*. 216-236](#)