

(Aus dem pflanzenphysiologischen Institut der tschechischen Universität in Prag.)

## **Cytologische Untersuchungen an *Plasmodiophora Brassicae* WORON.**

Von

**P. F. Milovidov.**

(Hierzu 6 Textfiguren und Tafel 1—3.)

---

Als ich die Untersuchung an *Plasmodiophora* begann, hatte ich anfangs bloß die Absicht, die Entwicklung des Chondrioms aufzuklären. Doch stieß ich im Laufe meiner Arbeit auf einige Details des Kernbaus, die, wie es mir scheint, verdienen veröffentlicht zu werden, insbesondere weil in der wissenschaftlichen Literatur gerade in bezug auf den Kernbau recht verschiedene Meinungen vorhanden sind. Ausführlich habe ich nur diejenigen Arbeiten zitiert, die sich mit der *Plasmodiophora* selbst beschäftigen. Arbeiten, die andere *Plasmodiophoraceae* betreffen, erwähne ich bloß teilweise und nur beiläufig an den entsprechenden Stellen. Diese Arbeiten sind in das bibliographische Verzeichnis am Ende des Artikels eingetragen.

---

Es ist mir eine angenehme Pflicht hier Herrn Prof. B. NĚMEC meinen herzlichen Dank für das Interesse, welches er stets meiner Arbeit erwiesen, auszudrücken.

---

### **Historisches.**

Der Erreger der Kohlpflanzenhernie ist von M. WORONIN entdeckt und *Plasmodiophora brassicae* genannt worden.

WORONIN (1878) hat in vivo den Entwicklungscyclus der *Plasmodiophora* untersucht und bewiesen, daß die Anschwellungen der

Wurzeln verschiedener Kohlarten durch Myxamöben, die die Wurzelzellen füllen und später in Plasmodien zusammenschmelzen, hervorgerufen werden. Ein solches Plasmodium zerfällt später in eine große Zahl von Sporen, die anfangs durch einen Zwischenstoff verbunden sind. Unter ihnen hat WORONIN auch doppelte, biskuitähnliche Formen, die seiner Ansicht nach, durch den Zusammenwuchs zweier einfacher Sporen bei ihrer Bildung entstehen, gefunden.

WORONIN hat das weitere Schicksal der Sporen beobachtet und ziemlich ausführliche Bilder gegeben, obwohl er leider nichts über die Bedingungen ihrer Keimung mitgeteilt hat. Nach WORONIN kriecht beim Keimen eine spindelförmige Myxamöbe aus der Spore, die am vorderen Ende des Körpers mit einer langen Cilie versehen ist, aus. Die Bewegung dieser Myxamöben geht mittels der Cilie vor sich, außerdem können die Amöben auch kriechen. Dabei strecken sie ein fadenförmiges Pseudopodium, mittels welchem sie sich an irgendeinen Gegenstand ansetzen, aus, ziehen diesen Fortsatz wieder ein, stülpen einen anderen, der sich an den Gegenstand anknüpft, aus usw.: „... die Myxamöbe macht, ohne Übertreibung, wirkliche Schritte“ (Taf. 34 Fig. 52) (S. 565—566). Ältere Amöben sind auch zu einfachen amöboiden Bewegungen fähig. WORONIN hat keine unmittelbare Ansteckung der Wurzeln mit Myxamöben beobachten können, aber auf Grund seiner Experimente schließt er, daß sie durch die Wurzelhaare vorgeht. WORONIN hat junge Kohlsämlinge in die Erde, in welcher sich Stücke von stark verfaulten Anschwellungen befanden, gepflanzt. Nach einiger Zeit entwickelten sich auf den Wurzeln kleine Geschwülste, die auf Kontrollpflanzen, die mit destilliertem Wasser begossen wurden, nie beobachtet werden konnten. In einem anderen Experimente zog WORONIN jüngere Pflanzen in einem mit *Plasmodiophora*-Sporen enthaltendem Wasser gefülltem Uhrglas, worauf in den Wurzelhaaren und Zellen des Epiblems Plasmodien gefunden wurden.

WORONIN hat bei *Plasmodiophora* außer einer Menge von Öltröpfen noch Stärkekörner, von denen, seiner Meinung nach, das Plasmodium sich ernährt, gefunden. Ferner beobachtete er die Plasmodienbewegung und ist geneigt ihr Herüberkriechen aus einer Zelle in die andere zuzulassen, was die Erklärung für die Infektionserweiterung in den Wurzeln gibt. Nach WORONIN ist das Plasmodium ein echter Parasit. Er hält es auch für möglich, einige pathologische Neubildungen bei Tieren mit der Anwesenheit von den *Plasmodiophora*-ähnlichen Plasmodien zu erklären. Er hält ferner die

*Plasmodiophora* für einen echten Myxomyceten, nähert sie aber den Chytridiaceen, was auch die meisten gegenwärtigen Forscher tun.

V. WISSELINGH (1898) hat mittels mikrochemischer Reaktionen die Anwesenheit des Chitins und die Abwesenheit von Cellulose in den Membranen der *Plasmodiophora*-Sporen bewiesen.

NAWASCHIN (1899) hat ferner an fixiertem Material ausführlich die Entwicklungsgeschichte der *Plasmodiophora* studiert. Seine Untersuchungen müssen als außerordentlich genau und gewissenhaft betrachtet werden. Er unterscheidet zwei Entwicklungsstadien der *Plasmodiophora*: das vegetative und das sporenbildende. Im Laufe des ersten Stadiums, das durch die Amöben, deren Lage, Aussehen und Struktur NAWASCHIN ausführlich beschreibt, vertreten wird, geschieht die Teilung der Kerne mittels des von ihm entdeckten Prozesses, der später den Namen „Protomitosis“ erhalten hat. Bei diesem Prozeß verteilt sich das Chromatin als Ring mit unklar differenzierten Chromosomen zwischen den Tochterkernen, während die Kernkörperchensubstanz sich amitotisch teilt. NAWASCHIN läßt die Teilung der Amöben mittels der Sprossung zu, womit er die Anwesenheit einer zuweilen bedeutenden Anzahl der Amöben in einer Zelle erklärt. Die Amöben verschmelzen später in ein Plasmodium; es kann aber zwischen ihnen noch lange die Anwesenheit des Cytoplasmas der Wirtszelle mit Stärkekörnern bewiesen werden. So liegt, nach NAWASCHIN, diese Stärke nicht in dem Plasma der *Plasmodiophora* und wird von ihr nicht verdaut. Die Bildung des echten Plasmodiums ist nur in späteren Stadien infolge einer Resorption oder einem Durchriß dieser Cytoplasmahäutchen möglich. Noch vor dem Zusammenfließen zu einem Plasmodium gehen Veränderungen in den Amöben vor sich, der Nucleolus verkleinert sich und beginnt sich anders als gewöhnlich zu färben, nämlich nicht rot, sondern violett bei der Dreifärbung nach FLEMMING. In einem fertigen Plasmodium, das sich in eine Kugel zusammenzieht, spielen sich daraufhin nach NAWASCHIN merkwürdige Veränderungen ab: der Nucleolus verschwindet vollständig, die Menge des bis dahin beinahe unsichtbaren Chromatins wächst und es tritt nun in Form zahlreicher Körner und Fäden auf. Beim Beginn der eigentlichen Sporenbildung vergrößert sich das Plasmodium dank der Bildung von Vakuolen, zwischen welchen sich die Kerne verteilen. In den Kernen gehen die weiteren Veränderungen vor sich: ihr Volum vergrößert sich, die Chromatinfärbung wird wieder schwächer, im Cytoplasma erscheinen auch zahlreiche Körner, die sich chromatinähnlich färben, die Kerne verlieren ihre Konturen und das ganze Plasmodium

scheint von einer Menge der feinsten körnigen Fibrillen durchzogen zu sein. In sehr vorsichtiger Form spricht NAWASCHIN den Gedanken aus, daß in diesem Stadium eine völlige Auflösung des Kerns und die Vermischung seiner Teilchen mit denen des Cytoplasmas möglich wären. Er fügt aber hinzu, daß das Verschwinden des Kerns auch von der außerordentlichen Buntheit des Gesamtbildes auf den Präparaten abhängen kann.

Kerne, die später im Plasmodium erscheinen, haben das Aussehen von mitotischen Figuren, die denen der höheren Pflanzen gleich sind. Übrigens hat NAWASCHIN bei der *Plasmodiophora* auch Centrosomen bemerkt<sup>1)</sup>. Ferner hat er das Spalten der Äquatorialplatte und die Bildung der Tochterkerne beobachtet und auf die simultane Teilung der Kerne in den Plasmodien hingewiesen. Er hat auch wiederholte Mitosen in ihnen bemerkt und seine Aufmerksamkeit auch auf die kleinere Dimension der mitotischen Figuren gerichtet: „Es ist anzunehmen, daß die simultane Kernteilung in dem Plasmodium wiederholt stattfinden muß; denn es lassen sich außer den dem auf der Fig. 12 abgebildeten Plasmodium ähnlichen Fällen auch solche öfters beobachten, wo die Kerne bzw. Mitosen, viel zahlreicher und von bedeutend kleineren<sup>2)</sup> Dimensionen sind“ (S. 418). Es ist ein Irrtum, daß die Feststellung dieser Tatsache gewöhnlich PROWAZEK zugeschrieben wird (s. z. B. WINGE, S. 3, COOK, S. 350, COOK u. SCHWARTZ, 1930, S. 284 u. 295 usw.). PROWAZEK hat die Anwesenheit von zwei Mitosen nur bestätigt und sie als zwei generative Teilungen definiert. Ferner hat NAWASCHIN die mitotische Teilung des Kernes in den infizierten Wirtszellen beobachtet und die Verbreitung der Infektion dadurch erklärt, daß die Amöben sich bei der Teilung zwischen den Tochterzellen verteilen, nicht aber dadurch, daß sie aus einer Zelle in die andere herüberkriechen. Aus der Vermehrung der Stärke in den angesteckten Zellen, aus dem dauernden Aufbewahren ihres Cytoplasmas und ihres Kernes, der lange seine Teilungsfähigkeit behält, schließt NAWASCHIN, daß in den ersten Entwicklungsstadien der *Plasmodiophora* eine echte Symbiose vorhanden ist, die nur später in einen Parasitismus seitens der *Plasmodiophora* übergeht. Er hat keine zweikernige Zellen beobachtet. NAWASCHIN hat die spätere Kerndegeneration der Wirtszelle beschrieben: ihre Hypertrophie, den

<sup>1)</sup> s. S. 418. Folglich ist die in der Literatur beständig vorkommende Behauptung, daß NAWASCHIN hier keine Centrosomen gesehen hat, falsch.

<sup>2)</sup> Von mir gesperrt.

Übertritt zahlreicher erytrophiler Körner in die Kernhöhle, Verminderung oder gar vollständigen Chromatinverlust usw.

PROWAZEK (1902, 1905) hat den Entwicklungszyclus der *Plasmodiophora* mittels der Vitalfärbung und an fixiertem Material studiert. Er hat die Beweise von NAWASCHIN über die wabige Struktur des Amöbencytoplasmas und über das Nichtverdauen der Stärkekörner in den Plasmodien bestätigt. Nach PROWAZEK besteht der Innenkörper des Amöbenkernes aus zwei Substanzen: aus Chromatin und Achromatin; zuweilen behält er in sich das ganze Chromatin des Kernes. Große Aufmerksamkeit widmet PROWAZEK dem sog. „Chromidialstadium“, im Laufe dessen eine bedeutende Menge von Chromatin in das Plasmodiumcytoplasma übergeht, während aus dem Rest sich Geschlechtskerne bilden. PROWAZEK bestätigt auch die Angaben von NAWASCHIN über die wiederholten Mitosen in den Plasmodien, über die geringere Größe der Figuren bei der zweiten Teilung und die Anwesenheit der Centrosomen. Er stellt den Begriff zweier generativer Teilungen auf. Nach diesen Teilungen zerfällt das Plasmodium in längliche oder sichelförmige, später sich abrundende Sporenanlagen, die PROWAZEK den Sichelkörpern der Sarkosporidien vergleicht. Nach PROWAZEK schmelzen die abgerundeten Teile (Sporogameten) in eine Zygote zusammen. Einer der Zygotenkerne verfällt der Reduktionsteilung, indem er eine ungleiche Zahl von Reduktionskörper absondert, während die zwei überbliebenen Kerne zum Syncarion zusammenschmelzen. PROWAZEK nimmt also an, daß hier Autogamie vorhanden ist. Er beschreibt und stellt verzweigte Körperchen dar, die er als pathologischen Zusammenfluß einiger Sporenanlagen behandelt. Er hat öfters zweikernige Wirtszellen beobachtet. Symbiose kommt ihm hier unwahrscheinlich vor; er hält die *Plasmodiophora* für einen echten Parasit.

FAVORSKI (1910<sup>1)</sup>) bringt neue Tatsachen über die *Plasmodiophora*. Seine Arbeit in russischer Sprache mit einem französischen Résumé geschrieben, ist bedauernder Weise beinahe unbekannt geblieben. Deswegen will ich sie etwas ausführlicher zitieren. FAVORSKI hat auch im vegetativen Stadium Centrosomen bei jungen Amöben von beiden Seiten des ruhenden Kernes gefunden. Diese Centrosomen sind von einem dicht gefärbten Cytoplasma, einem Scheine gleich, jedoch ohne gut sichtbare Strahlen umgeben (Taf. 6 Fig. 21). Auch während der Teilung hat FAVORSKI die Figuren, die NAWASCHIN angibt, jedoch mit Centrosomen, hier gesehen. Außerdem hat er die

---

<sup>1)</sup> Die Arbeit ist im Jahre 1906 vollendet.

Teilungsspindel mit grellen Centrosomen und Chromatinplatten, aber ohne Nucleolen gefunden. So kommt FAVORSKI zum Schluß, daß die vegetative Teilung eine gewöhnliche Caryokinese, jedoch mit Erhaltung der Kernmembran darstellt. Er zitiert analoge Beispiele für höhere Pflanzen (*Phaseolus* nach WAGER), wo außer den gewöhnlichen Teilungen mit Verschwinden des Nucleolus, auch solche vorkommen, wo das Kernkörperchen erhalten bleibt und sich gleichzeitig mit dem Chromatin amitotisch teilt. Sind solche Fälle vorhanden, wo zwei Chromatinteile an den Seiten eines unzertheilten Nucleolus (Fig. 13 von NAWASCHIN), oder im Gegenteil zwei Nucleolen bei einer ungetheilten Chromatinmasse (Fig. 11 b, 14—17) oder gleichzeitig beide Teile (Fig. 18, 19) vorhanden sind, so erklärt sie FAVORSKI als eine unabhängige Teilung des Nucleolus und des Chromatinstoffes. FAVORSKI widmet dem „kernlosen“ Stadium ein besonderes Kapitel, dessen Teil ich in Übersetzung zitiere: „Die Methoden von PIANEZE haben sich auch in diesem Falle als außerordentlich gelungen erwiesen, und dank ihrer ist es mir gelungen dieses interessante kernlose Stadium zu enträtseln. Bei dieser Färbung hatten die Chromatinkörner in dem Kerne eine andere Schattierung<sup>1)</sup>, als die Körner im Protoplasma, was mich zur Überzeugung brachte, daß die Kerne sich stets erhalten, obgleich sie die Hülle verlieren, wenn sie im Begriff sich zu teilen sind. Diese Vorbereitung zur Caryokinese erklärt auch die Kernstruktur in dieser Zeit: aus hellen Bläschen mit Nucleolus (vegetative Stadium) verwandeln sie sich in eine Menge Chromatinkörner ohne jegliche Kennzeichen von Nucleolus: sie befinden sich gerade da im typischen Knäuelstadium (Spirem). Die Centrosomen unterscheiden sich auch dank ihrer Grellheit von allen anderen Körnern. Sie befinden sich auf den entgegengesetzten Seiten jedes Kernes. In keinem anderen Stadium sind sie so grell und von so einer Strahlung umgeben (Taf. 6 Fig. 22).“

„Um zu prüfen, ob ich wirklich dasselbe Stadium, von dem NAWASCHIN geschrieben hat, studiert habe, oder mir nur die Nebestadien vorkamen, in denen auch NAWASCHIN Kerne im Knäuelzustände unterschied, und ob auch wirklich die Färbung von PIANEZE so eine magische Wirkung hatte, habe ich folgendes Experiment ausgeführt. Ich nahm ein Präparat von NAWASCHIN (Dreifachfärbung nach FLEMMING), in welchem man stellenweise gerade das oben beschriebene „kernlose“ Stadium beobachten konnte, löste das Deck-

<sup>1)</sup> Von mir gesperrt.

glas mit Xylol ab, legte das Präparat bis zur Entfärbung in Alkohol und färbte es dann nach PIANEZE. Beim Untersuchen des umgefärbten Präparats fand ich statt des kernlosen Stadiums ganz klare Knäuel mit Centrosomen“ (S. 156—157).

FAVORSKI hat die Experimente von WORONIN über die Keimung der *Plasmodiophora*-Sporen und das Hervorrufen von künstlicher Hypertrophie der Kohlwurzeln wiederholt und ist zur Überzeugung gekommen, daß die Verdickungen der Wurzelhaare auch im destillierten Wasser beobachtet werden können und nicht Plasmodien enthalten, sondern am häufigsten ein *Olpidium*. Die Verdickungen der Wurzeln enthalten nie die *Plasmodiophora*. Beim Keimen der Sporen hat FAVORSKI alle Fälle der von WORONIN dargestellten Amöbenbewegungen gefunden, hat aber neben diesen Amöben noch eine Menge anderer Mikroorganismen verschiedener Typen, Größe und Form, Zoosporen nicht ausgeschlossen, gefunden. Dabei dominiert bald die eine Amöbenart, bald die andere, weswegen es schwierig ist zu einem bestimmten Schluß zu kommen. In reinen Kulturen aber keimen die Sporen nicht. Während „gewöhnlich die Sporen der *Plasmodiophora* genau die gleiche Form von einer regelmäßigen Kugel und auch gleiche Größe haben“, hat FAVORSKI in verfaulten Anschwellungen gefunden „regelmäßige und unregelmäßige Kugeln von ganz verschiedener Größe, Würmern und Gestaltungen verschiedener anderer Formen (Taf. 5 Fig. 4 und Taf. 6 Fig. 25)...“ (S. 169). FAVORSKI behandelt diese Formen als veränderte Sporen, die im Innern faulender Anschwellungen zu keimen beginnen. Sie gehen durch drei Stadien: das Vergrößerungs- und Schwellungsstadium, das Stadium, wo sie eine unregelmäßige Form erhalten und endlich das Stadium des allmählichen Übergangs in junge Amöben. Übrigens gibt er zu, daß auch andere Erscheinungen möglich sind, z. B. „der Tod und die darauf folgenden Veränderungen aller Individuen der *Plasmodiophora* in allen möglichen Stadien, die noch nicht Zeit hatten erwachsene Sporen zu bilden; möglich ist auch eine eilige, mißlungene Bildung der Sporen, die deswegen unregelmäßig wurden“ (S. 172).

MAIRE und TISON (1909) haben die meisten Beobachtungen von NAWASCHIN über *Plasmodiophora* bestätigt, haben aber entschieden den von PROWAZEK beschriebenen Zusammenfluß zweier Sporogameten und die darauffolgenden Prozesse der Kernveränderung widerlegt. Weiter „im Gegensatz zu NAWASCHIN“ haben sie zur Zeit der Sporenbildung kein Zusammenfließen der Amöben einer Zelle in ein gemeinschaftliches Plasmodium gefunden, im Gegenteil haben sie z. B.

Plasmodiumkerne in der Metaphase und andere in der Anaphase beobachtet. Hier muß unbedingt ein Irrtum vorhanden sein, denn NAWASCHIN behauptet ebenfalls (S. 416), daß einzelne Amöben, die das Plasmodium bilden, zuweilen nicht zusammenfließen.

Ogleich sie den Verlust des Caryosoms, die Bildung von acht Chromatinmassen und zwei Teilungen im Plasmodium bestätigen, haben sie doch nicht die zwei von PROWAZEK beschriebenen Typen der Kernveränderungen in der Prophase gefunden. Im vegetativen Stadium haben sie spindelförmige Kerne mit Centrosomen und Strahlungen an den Polen gesehen (Taf. 5 Fig. 61) und also die Angaben von FAVORSKI bestätigt. Nach MAIRE und TISON sind die *Plasmodiophora*-Sporen meistens einkernig.

Ausführlicher haben sie die Entwicklungsgeschichte eines anderen Plasmodiophoracee der *Sorosphaera veronicae*, in vielem dem *Plasmodiophora brassicae* gleich, untersucht. Nach Analogie zu den *Sporozoa* unterscheiden sie hier das vegetative Stadium dieser Parasiten unter dem Namen „*phase schizogonique*“ und das reproduktive Stadium „*phase sporogonique*“. Die Amöben nennen sie „*schizontes*“ und die Plasmodien „*sporontes*“. Das Kernkörperchen ist ihrer Meinung nach dem der höheren Pflanzen nicht homolog. Es ist stark basophil und enthält in einigen Stadien das ganze Chromatin des Kerns. Im Kerne, hauptsächlich an seiner Peripherie, ist das Lininnetz in der Form von mehr oder weniger basophiler Körner. In dem Amöbencytoplasma befindet sich eine Anzahl basophiler Körner oder „Chromidien“, die durch das Caryosom gebildet und aus dem Kern herausgekommen sind. Das, was NAWASCHIN auf Fig. 9, 16—18 seiner Tafel abbildet und was VONWILLER für Chondriosomen annimmt, halten also MAIRE und TISON für Chromatinteilchen.

Dank unregelmäßiger Durchschnürung erzeugen die „*schizontes*“ ein- oder mehrkernige Teile „*mérontes*“. Ebenso wie PROWAZEK leiten diese Autoren das Centrosom aus dem Caryosom ab. Bei der vegetativen Teilung nehmen die Kerne zuerst eine elliptische Form mit Centrosomen und Strahlungen an, um sich dann wieder abzurunden; das Lininnetz füllt sich mit Caryosomchromatin und wird dabei klarer. Dann verlängert sich wiederum der Kern, das Chromatin häuft sich am Äquator an, worauf die Kreuzfigur folgt, während die Centrosomen samt den Strahlungen verschwinden.

Beim Beginn der Sporenbildung wird das Cytoplasma basophiler, während das Kerncaryosom in eine Anzahl von in Fäden angeordneten Körner zerfällt. Diese Körner sind acidophil. Später erscheint wieder ein basophiler Nucleolus, während die acidophilen

Fäden wieder basophil werden. Danach erscheinen die Centrosomen mit einer Strahlung. Anfangs ist das Chromatin in ihrer Nähe in zwei durch Fäden verbundene Massen zusammengezogen, dann folgt das Synapsisstadium und noch später verschwindet der Nucleolus und es bilden sich Chromosomen. Darauf folgt die generative Teilung. Die Sporen sind hier zwei- und dreikernig. Bei *Tetramyxa parasitica* haben MAIRE und TISON (1911) kein Chromidialstadium gefunden und meinen deshalb, daß es sich zum Anfang des Schizogenstadiums, (wo sie körnige Massen von unbestimmter Beschaffenheit gefunden haben), „versetzt“ hat. Übrigens lassen die Autoren selbst offen, ob diese Massen degenerierende Amöben darstellen. An diesem Objekt haben sie Unregelmäßigkeiten in der Sporenbildung bemerkt: das Erscheinen von zwei großen einkernigen, zuweilen von zwei zweikernigen Sporen usw. an der Stelle von sich normal bildenden einkernigen Tetraden.

WINGE (1912) ist nicht damit einverstanden, daß bei *Plasmodiophoraceae* die Kerne im Chromidialstadium verschwinden, denn immer ist die Grenze der Kernhöhle zu unterscheiden.

JONES (1928) hat in künstlichen Medien die *Plasmodiophora* aus den Anschwellungen der Kohlwurzel kultiviert und hat ziemlich komplizierte Entwicklungscyclen, die je nach verschiedenen Bedingungen variieren, beschrieben. Der Hauptentwicklungstypus ist folgender. Aus der keimenden Spore kommt entweder eine birnenförmige Gamete, vorn mit einem Flagellum versehen, oder mehrere Gameten heraus. Im ersten Falle kopulieren sie paarweise und bilden eine Zygote, die in eine erwachsene oder eine encystierende Amöbe übergeht. Wenn sich gleichzeitig mehrere Gameten bilden, verschmelzen sie entweder mit ihren gleichen, oder mit einer großen Anzahl nicht abgeteilten Amöben und bilden das Plasmodium. Darauf folgt der Austritt der Chromidien in das Cytoplasma des Plasmodiums, das in Gameten zerfällt. In den Pflanzengewebe findet dieser Autor: Gameten, Zygoten, Präplasmodien, Plasmodien, Knospen (buds), Cysten und Sporen.

Einige Resultate von JONES kommen uns sonderbar vor. Wahrscheinlich wird die Unvollkommenheit seiner Methodik der Grund dazu sein. Um „reine“ Kulturen der *Plasmodiophora* zu erhalten verfuhr er folgenderweise. Kohlwurzelgallen wurden mit Wasser, dann 1—2 Minuten mit Sublimat (0,001) und destilliertem Wasser abgewaschen, auf zwei Tage in Gefäße mit sterilisiertem Wasser gelegt, dann von neuem in eine andere, Deckgläser und steriles Wasser enthaltende, Gefäße umgelegt. Nach einiger Zeit

wurden die Deckgläser herausgenommen, unter dem Mikroskop kontrolliert, die darauf gefundenen Microorganismen wurden mit Osmiumdämpfen oder SCHAUDINN'sche Lösung ohne Essigsäure fixiert und mit Eisenhämatoxylin von HEIDENHAIN gefärbt. Bei dieser Methodik ist es gewiß nicht schwer in den Kulturen die zahlreiche Bevölkerung der Kohlwurzeln zu finden, und vor allem *Olpidium brassicae* (WORONIN, FAVORSKI, NĚMEC, der Verf. dieses Artikels). Zweifellos war das bei JONES der Fall<sup>1)</sup>. Er stellt dar und beschreibt einige Stadien der *Plasmodiophora*, die zweifellos dem *Olpidium* angehören, z. B. Taf. 15 Fig. 38 „encystierendes Plasmodium“ = *Olpidium's Zoosporangium*. S. auch Taf. 6 Fig. 5 von FAVORSKI und Taf. 1 Fig. 14 von NĚMEC (1912) usw.

So ist zu vermuten, daß ein Teil der Entwicklungsstadien, die JONES der *Plasmodiophora* zuschreibt, ihr nicht zugehören. Weder die Abbildungen, noch die Photos, die die Arbeit von JONES illustrieren, geben die Möglichkeit uns irgendwelche Vorstellung über die cytologischen Details zu machen.

Die Beschreibung der Protomitose ist ganz phantastisch, ich will sie ganz zitieren: „After the nucleus has become very large, the karyosome moves to one side, and then escapes from the nucleus<sup>2)</sup>. The karyosome, during this movement, assumes a dumb-bell shape and starts dividing by promitosis. When the karyosome has completely left the nucleus, it undergoes rapid division, by mitosis<sup>2)</sup>, until the plasmodium becomes filled with little nuclei. These nuclei increase in size to form a multinuclear plasmodium. The nuclei become vacuolated, chromidia are distributed around the vacuoles, and collect into new vacuoles to form new nuclei . . .” (p. 318). Auf p. 317 erwähnt der Autor das Kapillitium, das, wie bekannt, die *Plasmodiophora* nicht enthält. Die Plasmodienformen, die JONES auf Taf. 20 darstellt, sind nicht charakteristisch für die *Plasmodiophora*, in die Länge stark gedehnt und verzweigt, was übrigens von den Kulturbedingungen abhängen konnte. Zweifelhafte ist auch, daß das Plasmodium keine Kerne in seinen alten Teilen bildet. Jedenfalls haben viele Autoren, auch wir, im ganzen Plasmodium zerstreute Kerne beobachten können.

HORNE (1930), der meistens mit *Spongospora*, teils auch mit *Plasmodiophora* und *Sorosphaera* gearbeitet hat, hat folgende Tatsache gefunden. In dem somatischen Stadium geht die Teilung durch

<sup>1)</sup> Der Autor selbst erwähnt, daß in seinen Kulturen Bakterien vorhanden waren (p. 315 Abbild. 70).

<sup>2)</sup> Von mir gesperrt.

Caryokinese vor. Dabei bilden sich vier Haploidchromosomen, die sich mit ihren Enden während der Metaphase verbinden und so den Eindruck eines fortlaufenden Ringes um den Nucleolus machen.

HORNE nennt das „chromidiale“ oder „kernlose“ Stadium — Übergangsstadium. Dabei werden die Kerne achromatisch, während in dem Cytoplasma sich stark färbende Chromidien erscheinen. Nach HORNE geht Kernverschmelzung in den Plasmodien vor sich.

Die erhaltenen Kerne sind diploid, enthalten je vier Chromosomen an jedem Pole, beide Gruppen verschieben sich nachher auf eine Seite. Dann folgen die Diakinese und die meiotische Teilungen. Diese beiden werden vor der Sporenbildung zuweilen von einer dritten ergänzt. HORNE findet, daß die Phasen der meiotischen Teilungen der *Plasmodiophora* vollständig gleich mit denen der höheren Pflanzen sind.

COOK und SCHWARTZ (1930) finden keine Centrosomen und Strahlungen bei den vegetativen und generativen Kernteilungen der *Plasmodiophora* und nehmen die Anwesenheit des „kernlosen“ Stadiums an. Nach diesen Autoren geht die Infektion der Pflanzenwurzel mittels der Schwärmsporen, die aus den keimenden Sporen herauskommen und in die Wurzelhaare eindringen, vor sich. Hier wachsen sie zu kleinen Amöben, die sich in Zoosporangien umwandeln, heran. Diese bilden Zoosporen, die kleiner als Schwärmsporen sind. Die Zoosporen dringen in die Tiefe der Wurzelgewebe, kopulieren paarweise und bilden Plasmodien.

## Eigene Untersuchungen.

### Methodisches.

Als Untersuchungsmaterial haben mir die Anschwellungen auf den Wurzeln des Kohlrabi (*Brassica oleracea gongyloides*), welche *Plasmodiophora brassicae* WOR. enthalten, gedient.

Als Fixiermittel nahm ich NAWASCHIN'S Mischung:

1 proz. Chromsäure	15 Teile	} 24 Stunden
Eisessig	1,5 „	
Formol	4 „	

oder die speziellen chondriosomalen Methoden, d. h..

REGAUD IV:

3 proz. K-bichromat	80 Teile	} 4 Tage mit die darauffolgende Post- chromisierung etwa 10 Tage
Formol	20 „	

und NĚMEC II:

1 proz. Chromsäure	50 Teile	} 24 Stunden ohne Postchromisierung, aber mit Fixagenwechsel 1—2 mal.
3 proz. K-bichromat	50 "	
Formol	8 "	

Die Färbung fand mit HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin und nach der Methode von VOLKONSKY oder bloß mit Säurerubin mit Differenzierung in 70 proz. Alkohollösung von Aurantia statt.

NAWASCHIN's Mischung fixiert die Kerne vortrefflich. Sie vernichtet in der Regel die Chondriosomen. Man konnte jedoch in unserem Falle nach 24stündiger Wirkung dieser Mischung öfters sich erhaltene, zuweilen stark deformierte und halb zerstörte Körner oder Stäbchen des Chondrioms beobachten. In dem *Plasmodiophora*-Körper beobachtet man auch oft Körnigkeit verschiedenen Grades, die als Resultat einer unvollständigen Zerstörung ihrer Chondriomelemente erscheinen.

Diese Fixierungsmethode habe ich mit der Differentialfärbung nach VOLKONSKY kombiniert; diese Kombination hat gute Resultate gegeben, indem sie die Möglichkeit gab mit großer Klarheit die Kernveränderungen der *Plasmodiophora*, wie auch der Wirtszellen zu beobachten. Die Farben verteilen sich dabei folgendermaßen. Das Kernchromatin ist blaugrün; sind seine Körner oder Fäden sehr klein und fein, so erscheint die Färbung bläulich, während es in kompakten Massen eher grün erscheint. Die Nucleolen der Kerne der Wirtszellen und die *Plasmodiophora*-Kernkörperchen sind grellrot. Die Centrosomen, die Kernmembran, der dichte Teil der Kernspindel sind ebenfalls rot. Rot sind auch die Körner und Klumpen von unbekannter Natur, die sich oft in den Plasmodien befinden, gefärbt. Bei der vegetativen Amöbenteilung bemerkt man in ihrem Cytoplasma oft Granulationen (vgl. NAWASCHIN) von rotvioletter oder grüner Farbe.

Das Amöbencytoplasma ist gelb rosa, das des Plasmodiums meistens dunkel rosa, kann aber bei der Überdeckung mit polychromem Methylenblau nach UNNA auch grün sein. Die angegebene Verteilung der Farben kann nur in typischen Fällen beobachtet werden, d. h. nur an gelungenen Präparaten. Verschiedene Übergänge (Überdeckungen) bald in rot, bald in grün sind zuweilen möglich. In diesen Fällen aber verbergen sich meistens die Einzelheiten. Sehr gut färben sich die Kerne der Wirtszellen.

Bei der Fixierung nach NĚMEC und REGAUD wird das Chondriom erhalten. Die Chondriosomen der Wirtszellen erhalten sich vorzüglich, die der *Plasmodiophora* deformieren sich oft („Ringe“ =

Bläschen), zuweilen sind sie ganz unsichtbar. Bei der Färbung nach VOLKONSKY werden die Chondriosomen leuchtend rot, die Stärkekörner dunkel- oder hellblau, das Kernchromatin blaugrün, die Kernkörperchen rot. Bei dieser Chondriosomenmethode werden die *Plasmodiophora*-Kerne zuweilen nur schwach oder ganz unklar sichtbar, besonders in Plasmodien (vgl. N. COWDRY, p. 78 für Myxomyceten). Dagegen sind diese beiden Methoden für die Chondriomdemonstration sehr günstig.

Die Fetttropfen können auf den fixierten Präparaten mit Sudan III gefärbt werden, dabei werden sie während der Xylolbearbeitung nicht gänzlich extrahiert, da die Färbung auch auf großer Fläche, wie bei den Amöben, so auch in den Plasmodien gut gelang. Nach NAWASCHIN und LEWITSKY sind diese Fette in besonderen Cytoplasma-körpern enthalten.

Die Schnitte wurden auf dem Schlittenmikrotom gemacht. Bei der Chondriomuntersuchung waren sie 2—3  $\mu$  dick, bei der Kernuntersuchung 6  $\mu$ .

### Das Chondriom.

(Taf. 1 Fig. 1—10.)

Da die intracellulare Entwicklungsgeschichte der *Plasmodiophora* aus Amöben und Plasmodien besteht, so ist die Kenntnis der Chondriomelemente der anderen Amöben, sowie der Plasmodien der Myxomyceten von Interesse.

Nach VONWILLER (1918, p. 293—294) hat schon GREEFF (1866 bis 1892) bei *Amoeba terricola* und *A. proteus* „Elementarkörper“, die zweifellos Chondriosomen waren, gesehen. ZOJA (1891) erwähnt und stellt bei *Amoeba limax* fuchsinophile Körner dar.

Einiges darüber teilt BENDA mit (siehe bei LEWITSKY).

FAURÉ-FREMIET (1910, 1912) hat bei einer Amöbe, aller Wahrscheinlichkeit nach, *Amoeba gorgonica* verwandten, Mitochondrien, die er „sphérules“ nannte, in vivo beobachtet. Nach ihm färben sie sich mit Osmiumsäure grau, was den Chondriosomen nicht eigen ist. Möglich ist, daß ein Teil dieser Körperchen Lipoidtropfen waren.

ARNDT (1914) hat in dem Entoplasma der *Amoeba chondrophora* Körner, die er als wichtige Strukturelemente ansieht, beschrieben. ARNDT stellt sie den Mitochondrien von FAURÉ-FREMIET nahe, zeigt aber einige Unterschiede zwischen ihnen (starkes Leuchten im Dunkelfelde u. a.). ARNDT nennt sie „Mitochondrien“, setzt aber absichtlich den Namen in Anführungszeichen, weil er über die Identifizierung mit den echten Mitochondrien nicht sicher ist. Es

ist auch schwer zu sagen, was ARNDT eigentlich beobachtet hat. Aller Wahrscheinlichkeit nach vereinigt er unter dem Namen „Mitochondrien“ sehr verschiedenartige Elemente: Lipoidtropfen (starkes Leuchten im Dunkelfelde, starke Lichtbrechung), Vakuolar-sedimente (ein Teil seiner Caryosomchondrien, die sich in den Vakuolen befinden, z. B. Textfiguren 19, 20, 21, 23) und, endlich, die unzweifelhaften Mitochondrien selbst (Färbbarkeit nach BENDA, jedoch nicht tadellose, Verwandlung in Bläschen beim Drücken, beim Wassereinflusse usw.). Die Eisenhämatoxylin-Färbbarkeit ist auch nicht typisch, so ist in ihnen eine dunklere Mitte und ein hellerer Grund (Fig. 5, 9, 15) zu sehen, auf Fig. 7 und 18 sind sie gänzlich hellgrau.

LEWITSKY (September 1914) hat in der Versammlung der Kiewer Naturforschergesellschaft über die Chondriosomen der Myxomyceten eine Mitteilung gemacht, die bedauerlicherweise ganz unbekannt in der wissenschaftlichen Literatur geblieben ist, bis er seine Arbeit im Jahre 1924 in deutscher Sprache herausgegeben hat.

Voneinander ganz unabhängig haben VONWILLER (April 1918) und N. COWDRY (August 1918), also beinahe gleichzeitig, Arbeiten über die Chondriosomen der Myxomyceten, der erste Autor auch über die der Amöben veröffentlicht.

VONWILLER (1918) hat die Chondriosomen einiger Amöben untersucht und hat sie bei den Myxomyceten ausführlicher unter dem Namen von „Sphäroplasten“ beschrieben. Weil sie in allen Entwicklungsstadien vorhanden sind, hält er sie für ursprünglich vorhandene Protoplasmateile. Im Vergleich mit den Chondriosomen der *Metazoa* hat sie VONWILLER in verdünnter Salpeter- und Essigsäure widerstandsfähiger gefunden und hat das Vorherrschen der Körner über die stäbchenförmigen Elemente unterstrichen. Bei *Aethalium septicum* hat VONWILLER Chondriosomen in allen Entwicklungsstadien demonstriert. In den Sporen sehen sie wie Körner aus, in den Schwärmern wie Körner und Stäbchen, die er für Teilungsstadien annimmt, da einige von ihnen eingeschnürt waren.

In Schwärmern und Myxamöben hat VONWILLER sie auch in vivo beobachtet. In den Myxamöben ist die Zahl der Chondriosomen viel bedeutender als in den Schwärmern. In den Plasmodien sind die Chondriosomen auch in großer Anzahl vorhanden. Bei Anwenden von speziellen Fixier- und Färbungsmethoden (z. B. Osmium-KULL) konnte VONWILLER Chondriosomen von Eiweißkörnern unterscheiden.

N. COWDRY (1918) hat das Chondriom einer ganzen Reihe, etwa 10, Myxomyceten studiert und hat gefunden, daß seine Elemente

morphologisch mit denen der höheren Pflanzen und Tiere identisch sind; meistens sind sie sphärisch, oft verteilen sie sich in Ketten oder Gruppen, besonders bei den Kernen und an der Vakuolenperipherie. Seltener findet man Stäbchen, während Fäden und Ringe nie vorhanden sind. Die Färbung mit Janusgrün gelingt an ausgepreßtem Sporenhalt vorzüglich. Diese Chondriosomen findet man nie in den Vakuolen; sie geben typische Färbereaktionen. COWDRY beweist auch ihre Kontinuität von den Plasmodien bis zu den erwachsenen Sporen, er ist gegen die Annahme ihrer Bildung *de novo* und schreibt ihnen eine große Bedeutung im Leben der Myxomyceten zu. Die Chondriosomen haben  $0,25-0,5 \mu$  im Durchmesser. In den Abbildungen herrschen sphärische Formen vor; es sind aber auch biskuitförmige und stäbchenförmige Gebilde vorhanden. Die Größe dieser letzten ist auf den Abbildungen gegen  $0,9-1,5 \mu$ .

VONWILLER (1919) bestätigt in seiner neuen Arbeit an *Lycogala epidendron* seine frühere Vermutung, die er 1918 für *Aethalium septicum* ausgesprochen hat, nämlich über die Gesetzmäßigkeit der Chondriosomenzahl in einigen Myxomycetensporen. Jede erwachsene Spore der *Lycogala* enthält nach VONWILLER bloß eine einzige Mitochondrie, die dabei größer als im Stadium des Reifens ist. Während der Sporenbildung befindet sich im Plasma eine große Anzahl von kleinen Chondriosomen, in den unreifen Sporen — bloß zwei größere. Anfangs sind sie weit voneinander entfernt, dann näher und endlich berühren sie sich gegenseitig. In erwachsenen Sporen dagegen finden wir als Regel nur eine größere Mitochondrie und bloß als Ausnahme 2 oder 3. Auf Grund dieser Tatsachen und auch dank der Abwesenheit jeglicher Degeneration der Mitochondrien in den jungen Sporen, schließt VONWILLER, daß die Bildung einer großen Mitochondrie in der erwachsenen Spore das Resultat des Zusammenfließens zweier kleineren Chondriosomen ist. Jedenfalls ist diese Erscheinung sehr interessant. Eine gleiche Erscheinung hat VONWILLER auch bei *Trichia persimilis* beobachtet.

LEWITSKY (1924) hat mittels mannigfaltiger, allgemeiner und spezieller Methoden das Chondriom von Myxomyceten sorgfältig studiert und ist zu folgenden Resultaten gekommen. Das Chondriom ist nur durch Körner und kurze Stäbchen vertreten, Chondriokonten sind gar nicht vorhanden, nur zuweilen hantelförmige Gebilde. Die Körner sind  $0,2-1 \mu$  groß, die Hanteln  $2-2,5-3 \mu$  lang. Außer gewöhnlichen Chondriosomen hat LEWITSKY noch ganz winzige an der Grenze der mikroskopischen Wahrnehmung stehende

Körper, die durch verschiedene Übergänge zuweilen mit den Chondriosomen verbunden sind, gefunden und läßt deswegen zu, daß die Chondriosomen mittels der Zerkleinerung sich stark verkleinern können und gar unsichtbar werden und im Gegenteil bis zu einer sichtbaren Größe heranwachsen. LEWITSKY läßt jedoch keinerlei die Möglichkeit ihrer Bildung aus dem Cytoplasma de novo zu, im Gegenteil erklärt er durch seine Hypothese andere Fälle einer solchen fiktiven Bildung „de novo“ (S. 87). Er ist nur gegen die Voraussetzung, daß die Chondriosomen sich stets aus unseren Augen sichtbaren Chondriosomen bilden müssen. Nach LEWITSKY besitzen die Myxomyceten im Vergleich mit den Chondriosomen der somatischen Pflanzenzellen und Tierzellen eine größere Widerstandsfähigkeit gegen den chondriomzerstörenden Reagentien. Dagegen sind sie sehr empfindlich gegen traumatische Beschädigungen.

Was *Plasmodiophora* anbetrifft, so finden wir nur bei VONWILLER (1918, S. 315) einen kurzen Hinweis auf ihr Chondriom. Auf in vivo beobachteten Schnitten hat VONWILLER zwei Körnertypen gefunden, von denen er die größeren für Fetttropfen, die kleineren, blassen für Sphäroplasten, d. h. Mitochondrien, hält. Die letzteren färben sich nicht mit Osmiumsäure. VONWILLER hält die sich violett färbenden Körner, die NAWASCHIN in *Plasmodiophora*-Amöben beschrieben und abgebildet hat (Tafelfig. 16 u. 18), für Mitochondrien.

„Fertigen wir endlich Schnitte von solchem Osmiummaterial an und behandeln sie nach KULL oder nach HEIDENHAIN, so können wir damit das Vorhandensein zahlreicher, punktförmiger, in den Strängen des Plasmanetzes sitzender Mitochondrien oder Sphäroplasten feststellen. Zugleich färben sich auch die Mitochondrien der Wirtszelle. Diese scheinen durchwegs stabförmig zu sein (Taf. 11 Fig. 9).“

---

Ich selber habe gefunden, daß das Chondriom der *Plasmodiophora* viel Gemeinsames mit dem der Myxomyceten und Amöben hat. Die Myxamöben besitzen die Chondriomelemente als Körner und kurze Stäbchen, wobei die ersten vorherrschen. Sie sind in einem wabigen Cytoplasma verteilt, zuweilen umringen sie den Kern (Taf. 1, Fig. 1, 2, 4). Die Größe der Körner ist ca.  $0,5 \mu$  im Durchmesser, die Länge der Stäbchen bis  $1,5-2-2\frac{1}{2} \mu$ . Oft begegnet man bläschenförmigen, im Innern schwach, an der Peripherie stärker gefärbten Körner („Ringen“), die ich für alterierte Chondriosomen halte (Taf. 1 Fig. 3). Außerdem kommen öfters hantelförmige Gebilde vor, die wahrscheinlich Teilungsstadien der Chondriomelemente

(Diaspase) sind. Erwachsenere Amöben enthalten dieselben Elemente, wobei die Zahl der Stäbchen und der Hanteln zunimmt (Taf. 1 Fig. 5 u. 6).

In den durch Zusammenfließen der Myxamöben entstandenen Plasmodien ist die Größe der Chondriosomen etwas verschieden (Taf. 1 Fig. 7 u. 8). Hier findet man oft Teilungsfiguren, nicht selten sind auch an einem Ende zugespitzte Chondriosomen, welche bei der Teilung abgerissene Tochtermitochondrien darstellen, vorhanden. Die Körner haben ca.  $0,25-0,6 \mu$  im Durchmesser, die Hanteln und die Stäbchen sind bis  $2 \mu$  lang. Die Zahl der Chondriosomen in den Plasmodien ist größer als in den vorangehenden Stadien. In einigen Fällen, besonders wenn die Sporen im Begriff sind sich zu bilden, kann man ein charakteristisches Anhäufen der Chondriosomen in den Plasmodien der *Plasmodiophora* zu Gruppen, die bald abgerundet, bald in einer Richtung ausgedehnt sind, beobachten (Textfig. 1). Ich erkläre mir ihre Entstehung durch ein passives Abschieben der Chondriosomen beim Beginn der Sporenbildung, wenn im Plasmodium eine große Anzahl von Vakuolen entsteht und sich Spalten zeigen, die später Sporenanlagen abteilen. Natürlich müssen sich dann die Chondriosomen zwischen den Vakuolen und den Plasmodiumkernen gruppieren. N. COWDRY hat auch gefunden, daß in den Myxomycetenplasmodien die Chondriosomen sich in größerer Anzahl bei den Kernen und um die Vakuolen anhäufen (S. 76).

Beim Zerfallen des Plasmodiums in Sporenanlagen verlängern sich manchmal die Chondriosomen und erreichen die Länge von  $2,5-4 \mu$  (Taf. 1 Fig. 9). Beim Zerfallen in Sporen teilen sie sich vermutlich so, daß ihre Teile in die Tochteranlagen geraten. So enthalten Sporen, die sich bilden, wiederum kurze Stäbchen und Körner von ungefähr derselben Größe, wie vorhin (ca.  $1,5 \mu$  resp.  $0,5 \mu$ ) in einer unbedeutenden Zahl (Taf. 1 Fig. 10). Nachdem die Sporen sich mit einer Membran umhüllten, wird es schwer ihr Chondriom genau zu unterscheiden. Beim Gebrauch der differentiellen Färbung nach VOLKONSKY kann man in fertigen Sporen folgendes sehen: eine doppelkonturierte Membran von heller grünblauer Schattierung, ein etwas weiter von ihr abstehendes in rosa-



Textfig. 1. Kleines Plasmodium oder Teil eines größeren Plasmodiums mit Chondriosomgruppen. Rechts in der Vakuole Vakuolarsedimente.  
REGAUD-HEIDENHAIN.  
Vergr. 1060: 1.

gelb gefärbtes Cytoplasma, einen grün-blauen Kern und in dem Cytoplasma ein rotes Körperchen, das zweifellos eine oder mehrere Chondriosomen, die teils beim Fixieren deformiert wurden, vorstellt. Nach v. WISSELINGH enthalten die Membranen dieser Sporen Chitin, das überhaupt schlecht Fixiermittel durchläßt. In einigen, jedoch seltenen Fällen gibt es zwei Körperchen. Es ist mir nicht gelungen, die genaue Form dieser Chondriosomen in den *Plasmodiophora*-Sporen festzustellen, aller Wahrscheinlichkeit nach ist es ein dickes, kurzes Stäbchen oder ein großes Kügelchen (vgl. VONWILLER).

N. COWDRY hat ebenfalls auf die Verlängerung der Chondriosomen bei der Sporenbildung der Myxomyceten aufmerksam gemacht: „The appearance of the mitochondria has completely changed. Instead of occurring in the form of large spherules they are now considerably smaller, rod-like and sometimes almost filamentous“ (p. 79). „... The conditions in *Badhamia* are identical except for the fact that the mitochondria in the spores are much more numerous and filamentous“ (p. 80).

So kann man in allen Stadien des intracellularen Lebens der *Plasmodiophora* Chondriomelemente in Form von Körnern oder ziemlich kurzer Stäbchen finden. Gleiche Elemente hat man auch bei den Myxomyceten und einigen Amöben gefunden. Die *Plasmodiophora*-Chondriosomen deformieren sich ziemlich leicht. Es ist mir vielfach vorgekommen, ihre Umwandlung in Bläschen (Taf. 1 Fig. 3), ja sogar ihr volles Verschwinden und, was besonders interessant ist, oft auch dann, wenn die der Wirtszellen unverändert blieben, zu beobachten (dieselbe Figur). Das Chondriom der Kohlrabi-wurzelzellen erweist sich als sehr widerstandsfähig, es behält oft nach Anwendung der NAWASCHIN-Mischung, selbst in den kleinen Teilen des Cytoplasmas, die noch die späteren Entwicklungsstadien der *Plasmodiophora* umringen, ein gutes Aussehen. Infolge der engen gegenseitigen Berührung des Wirtszellencytoplasmas mit dem Amöben- und Plasmodienplasma ist es zuweilen ziemlich schwierig zu unterscheiden, wem die oder jene Chondriosome, z. B. Chondriokonte, gehört. Unsere Abbildungen betreffen nur diejenigen Teile, wo ihre Angehörigkeit zu der *Plasmodiophora* genau festgestellt werden konnte.

Es ist schwierig, den Grund der Chondriosomenalteration der *Plasmodiophora* festzustellen: soll sie der Wirkung der Fixage oder traumatischen Beschädigungen zugeschrieben werden? Es ist möglich, daß es in einigen Fällen die Folge der Verteidigungseinwirkung der Wirtszelle, die mit den Amöben kämpft, ist und daß die Alte-

ration des Chondrioms das erste Symptom der Schwächung des Parasiten ist. Es fragt sich nun, ob die Fälle schlechter Fixierung der *Plasmodiophora*-Plasmodien und Amöben („acaryote stage“), von denen ich weiter sprechen werde, nicht auch darauf hinweisen, daß sie pathologisch verändert und krankhaft sind. Wenn es sich erweist, daß die Alteration mit der Wirkung des Fixiermittels verbunden ist, so würde diese Tatsache einen interessanten Gegensatz zu den Myxomyceten, bei denen gerade große Widerstandsfähigkeit gegenüber den Säuren usw. (LEWITSKY, VONWILLER) beobachtet wurde, bieten. Die Alteration des Chondrioms wird zuweilen in den stark durch Bakterien verletzten Wurzeln beobachtet, aber auch hier kommen Fälle vor, wo sich das Chondriom der Wurzelzellen gut erhält.

Oben haben wir gesehen, daß (VONWILLER) NAWASCHIN wahrscheinlich in dem Amöbenplasma Chondriosomen gesehen hat. PROWAZEK (1905, S. 397) hat in dem Amöbencytoplasma „rundliche Granulationen von verschiedener Größe“ gesehen. VONWILLER hat außer den Mitochondrien bei einigen Amöben sog. „kleinste Körner“ gefunden, deren Beschreibung hier im ganzen wiedergegeben sei: „Die einen kennen wir schon: es sind dieselben, die wir bei Vitalfärbung an Nahrungsvakuolen und zerstreut im Plasma fanden. Sie sind vielleicht mit den Eiweißkugeln verwandt. Weit getriebene Brillantkresylblauvitalfärbung zeigt die scheinbar frei schwimmenden Körner oft gruppiert zu mehreren um violett gefärbte Vakuolen. . . Die zweite Art kleinster Körner scheint der Färbung unzugänglich zu sein. Es sind ganz kleine an der Grenze der Sichtbarkeit liegende, oft in Molekularbewegung befindliche, zuweilen kristallartig aufglänzende Körner. Bei Behandlung mit Osmiumsäure scheinen sie erhalten zu bleiben“ (1918, S. 297).

Was die etwas verschiedene Größe der Chondriosomen im Plasmodiumstadium betrifft, so schreibe ich dieser Tatsache keine große Bedeutung zu und bin nicht geneigt, auf Grund dessen die weiten Verallgemeinerungen, wie es z. B. LEWITSKY tut, zu machen. Vor allem begegnet man auch zwischen den Chondriosomen der höheren Pflanzen Elementen verschiedener Länge und Durchmesser<sup>1)</sup>.

Die Größe der Chondriosomen in Plasmodien und Amöben schwankt auch in verschiedenen Grenzen. So gibt COWDRY für Myxomyceten die Größe der Chondriosomen auf 0,25—0,5  $\mu$  (die

<sup>1)</sup> Weshalb muß der Durchmesser entscheidend sein und dabei nur derjenige der Körner?

Stäbchen haben die Größe von  $0,9—1,5 \mu$  an. VONWILLER gibt für die Chondriomelemente der Myxomycetensporen die Größe  $0,5—1 \mu$  (Sphären) an.

Ebenfalls für Myxomyceten verzeichnet LEWITSKY die Größen von  $0,2, 0,5, 0,8, 1 \mu$ . Seine hantelförmigen Gebilde sind  $2—3 \mu$ , in den Sporen  $2,5—3 \mu$  lang dargestellt. Bei der *Plasmodiophora* habe ich die gleiche Größe gefunden:  $0,3, 0,5 \mu$ , für die Sphären, und von  $1—2 \mu$  bis  $3—4 \mu$  für Stäbchen. Die Körnergrößen in den Plasmodien sind im ganzen bei COWDRY, LEWITSKY und mir gleich.

Auf Grund des Vorhandenseins der verschiedenen Übergänge zwischen noch bemerkbaren und kaum sehbaren Körperchen<sup>1)</sup>, die mit HEIDENHAIN'schem Hämatoxylin schwarz gefärbt und mit chondriosomalen Fixagen erhalten werden, nimmt es LEWITSKY für bewiesen an, daß Chondriomelemente aus den winzigsten Chondriosomen (nicht de novo!), die unter unserer Gesichtsgrenze liegen, entstehen können<sup>2)</sup>.

Ich habe auch in einigen Plasmodien der *Plasmodiophora*, wie es aus den Abbildungen (Taf. 1 Fig. 8) zu sehen ist, Chondriosomen, zuweilen sehr kleine, oft schwach gefärbte verschiedener Größe gefunden. Es ist sehr wahrscheinlich, daß bei der Vorbereitung zur Sporenbildung die Chondriosomen sich stark teilen (eine große Anzahl von biskuitförmigen Stadien). Das erscheint unbedingt notwendig, da beim Zerfall der Plasmodien in Sporenanlagen ein sehr bedeutender Teil der Chondriosomen verloren geht, indem er bei der Spaltenbildung in die Spalten gerät, wo wir sie bei diesem Prozesse oft gefunden haben. Es ist erlaubt anzunehmen, daß das Plasmodium „sich bemüht“ die Zahl der Chondriosomen zu vergrößern, damit ihrer genügend in jede Anlage gerät, was man auch wirklich beobachtet. Die Chondriosomen teilen sich so schnell, daß sie nicht Zeit genug haben bis zur normalen Größe heranzuwachsen, infolgedessen reduziert sich (wie auch die Kerne bei raschen nacheinanderfolgenden Teilungen kleiner werden) ihre Größe zeitweilig. Übrigens ist es möglich, daß ein Teil dieser Körner nicht Chondriosomen waren. Wir haben keine ganz spezifische Methoden für die Chondriosomen. Beim Fixieren mit sog. chondriosomalen Mischungen und bei Färbung mit HEIDENHAIN'schem Hämatoxylin

<sup>1)</sup> Nach LEWITSKY kommen sie nur in den Plasmodien vor.

<sup>2)</sup> COWDRY hat im Gegenteil für die Myxomycetenplasmodien gefunden, daß „The absence of the really tiny mitochondria, to be seen occasionally in higher forms, should be noted . . . the mitochondria never exceed these limits“ (d. h.  $0,25—0,5 \mu$ ), (p. 77).

oder mit Säurerubin decken wir auch Vakuolarsedimente (précipités vacuolaires) auf, was schon in anderen Fällen zu Fehlern und Verwirrungen geführt hat. Deshalb sind für diese Frage die erwähnten Zitate aus VONWILLER (1918, p. 297) interessant. Ja, große Vakuolarkörnchen unterscheiden wir mit Leichtigkeit (siehe Taf. 2 Fig. 14 und Textfig. 1), aber es ist möglich und sogar sicher (vgl. die alveolare Cytoplasmastruktur der Amöben), daß in dem *Plasmodiophora*-Protoplasma sich auch viel kleinere Vakuolen befinden. Auch kann man degenerativen Zerfall der Chondriosomen in kleine Teile, die für normale Mitochondrien gehalten werden könnten, annehmen. Die kleinsten könnten Cytoplasmakoagula oder Einschlüsse sein.

Ich will über diese Gebilde bei Myxomyceten die Meinung von GUILLIERMOND aus diesem Anlasse zitieren:

„Comme Vous j'ai constaté des grains plus petits que les mitochondries, mais en moins grand nombre. Je les considère non pas comme des mitochondries, mais comme de petits précipités vacuolaires . . . d'ailleurs la plupart des grains décrits . . . comme des chondriosomes en formation sont à peine colorés et représentent les granulations dues à la coagulation du cytoplasme“ (Lettre du 6. avril 1930).

N. COWDRY (p. 87) wie auch GUILLIERMOND und LEWITSKY lassen keine Chondriosomenbildung de novo bei Myxomyceten zu.

Die Anhäufung der Chondriosomen in den Vorbereitungsstadium zur Plasmodienteilung erklärt möglicherweise zum Teil die zuweilen starke Körnigkeit und die Färbbarkeit des Cytoplasmas, der man eine so wichtige prinzipielle Bedeutung in dem sog. „Chromidialstadium“ zuschreibt. Oft finden wir nämlich die Chondriosomenreste in den nach NAWASCHIN oder mit FLEMMING, Pikrinsäure usw. fixierten Präparaten. Gerade diese halbzerstörten Chondriosomen könnten als „Chromidien“ beschrieben worden sein.

Sehr ausdrucksvolle Bilder erhalten wir bei der Färbung von Amöben, Plasmodien und Sporen mit der Methode von VOLKONSKY nach der Fixierung nach REGAUD oder NĚMEC. In Amöben finden wir z. B.: rote Caryosome, rosa gefärbtes Cytoplasma mit gelbem Stich, leuchtendrote Chondriosomen, blaue Stärke und rote Klumpchen unbekannter Natur (zuweilen ist es ein Produkt von Chondriosomenzerfall). In den Plasmodien (Taf. 2 Fig. 14) mit sich mitotisch teilenden Kernen finden wir: auf dem Grund eines rosa gefärbten Cytoplasmas, grünblaues Chromatin, leuchtendrote Chondriosomen und hellrosa Spindeln. Die Färbung der Sporen und ihrer Anlagen

siehe auf Fig. 15—16 derselben Tafel. Manchmal kann man in diesen Stadien außerdem noch kleine, wie Bläschen und Stäbchen aussehende, blau sich färbende Körperchen bemerken. Ob es Stärkekörner oder Körner eines anderen der Stärke nahestehenden Stoffes, die das Plasmodium ausscheidet oder Eiweißstoffe sind, wie man sie in den Amöben findet (z. B. *Amoeba proteus*, VONWILLER 1918, Taf. 11 Fig. 3, wo diese Kügelchen nach der Färbung nach KULL eine blaue Farbe annehmen) oder ob wohl möglicherweise noch anderes vorliegt, kann ich nicht genau sagen. MAIRE und TISON (1909) haben in den Sporen von *Sorosphaera* wie auch von *Plasmodiophora*, *Tetramyxa* und *Ligniera* „granulations colorables en brun acajou par l'iode“, gefunden. Sie sind geneigt, sie als mit dem Glykogen verwandt anzusehen.

### „Kernloses“ Stadium.

Seit der Arbeit von NAWASCHIN wird in der Entwicklungsgeschichte der *Plasmodiophora* beständig erwähnt, es sei ein besonderes Stadium vorhanden, welches durch ein allmähliches Verschwinden des Chromatins aus der Kernhöhle, durch das Erscheinen sich stark färbender Teilchen im Cytoplasma des Plasmodiums und sogar durch volles Verschwinden der Kerngrenzen charakterisiert werden könnte. Den meisten Autoren nach befindet sich dieses Stadium zwischen dem Ende der Protomitose und der Metaphase der ersten generativen Kernteilung in den Plasmodien. Es wird „kernloses“, „chromidiales“ genannt. Obleich ein Teil der Forscher die Existenz eines solchen Stadiums gänzlich abgelehnt hat oder seine Bedeutung beschränkt, bewiesen hat, daß es nicht kernlos ist, immer wieder trifft man seine Beschreibung in der Literatur. Das hat uns bewogen, hier die Resultate eigener Untersuchungen in dieser Hinsicht vorzuführen.

NAWASCHIN, der zuerst auf dieses Stadium gewiesen hat, sprach nur eine vorsichtige Vermutung aus, daß das Kernchromatin sich im ganzen Plasmodium zu verteilen scheint. Er setzt aber hinzu, daß es nicht gelingt, einzelne Stadien dieser vermutlichen Kernlösung festzustellen und daß dieser Effekt vielleicht einfach damit zu erklären sei, daß die Plasmodienkerne wegen der ungewöhnlichen Buntheit des gefärbten Präparates direkter Beobachtung nicht zugänglich sind. Dagegen behaupten schon die späteren Forscher der *Plasmodiophora* und der ihr verwandten Organismen ganz kategorisch das Vorhandensein der Kernlösung und verbinden es mit der Chromidienlehre, die eine Zeitlang große Mode war.

Durch meine Arbeiten mit der *Plasmodiophora* bin ich zur Überzeugung gekommen, daß die Vorstellung über die Kernlösung wie auch über den Übergang des Chromatins in das Cytoplasma und die Neubildung der Kerne aus Chromidien usw., wenigstens in bezug auf *Plasmodiophora* unter dem Einfluß der Chromidienlehre und dank einseitiger Methodik stark übertrieben ist.

Was die Chromidiallehre anbetrifft, so sind jetzt beinahe alle „klassischen Fälle des Erscheinens der Chromidien“ widerlegt oder auf eine andere Weise erklärt worden. So wurde bei *Arcella* und *Chlamydomorphys* bewiesen, daß der Kern sich nicht auflöst, sondern mit einer in Pepsin sich lösenden Stoffmasse, die keine wirkliche Reaktion auf Chromatin (FEULGEN'sche Nuclealreaktion) gibt, maskiert wird. Am häufigsten sind die „Chromidien“ Stoffwechselprodukte bzw. Reservestoffe. Es ist z. B. bei *Eimeria Schubergi* Metachromatin, das übereinstimmende Färbbarkeit mit basischen Farbstoffen hat und deshalb oft für Chromatin gehalten wird, bei *Diffugia* sind es glykogenartige Stoffe, bei *Mastigella vitrea* Parasiten, bei anderen wahrscheinlich auch Mitochondrien (FAURÉ-FREMIET, LEWITSKY usw.). Vgl. anläßlich DOFLEIN (S. 39) und die vernichtende Kritik BĚLAŘ'S (1926), wo er unter anderem sagt: „Die Lehre vom Chromatindualismus steht und fällt mit einer unkritischen Fassung des Chromatinbegriffs, sie ist das posthume Produkt einer naiven Interpretation der histologischen Färbung“ (S. 291 u. w.).

Was nun die Methodik anbetrifft, so sind die Untersuchungen an *Plasmodiophoraceae* bis jetzt nur mit Hilfe alter Methoden vorgenommen worden, die gar nicht mit den Chondriosomen rechneten (Alkohol, Alkohol-Formol, FLEMMING usw.). Die Anwesenheit heiler oder teils zerstörter Chondriosomen in den Präparaten ändert indessen wesentlich die Frage über starke Körnigkeit und Färbungsfähigkeit des Cytoplasmas, die dem Chromatin zugeschrieben worden sind. Andererseits ist es zweifellos, daß die bloße Schwierigkeit, ja sogar die Unmöglichkeit in einem bestimmten Momente das Kernchromatin mit Farbenreaktionen zu beweisen, noch nicht sein Verschwinden beweist. Diese Erscheinung kann von ungenügender Methodik oder von anderen Gründen abhängen.

Was und auf welche Weise wird eigentlich unter dem Namen „chromidiales“ oder „kernloses“ Stadium beschrieben und dargestellt?

NAWASCHIN (1899) schreibt folgendes: „In dem kontinuierlichen Plasmodium aber erscheinen die Kerne vollkommen umgeändert; es läßt sich in denselben kein Nucleolus mehr finden, während die bis

dahin fast unkenntliche Chromatinsubstanz in Form zahlreicher, winziger Körner deutlich auftritt, welche zu unregelmäßig gewundenen Fäden perlschnurartig gebunden zu sein scheinen (Fig. 11 b)“ (S. 416). Darauf vergrößert sich das Plasmodium infolge der Vakuolenbildung: „Zwischen den reichlich gebildeten Vakuolen verteilen sich die Kerne, deren Volum allmählich zunimmt, die Chromatinsubstanz aber sich wiederum immer schwächer zu färben anfängt (cf. Fig. 11 b u. c). Mit dieser Erscheinung geht aber eine auffallende Veränderung des Protoplasmas Hand in Hand, indem dasselbe immer körnchenreicher wird. Da sich stark vermehrenden Körnchen des Protoplasmas sich dabei chromatinartig verhalten, d. h. hellblau färben, bildet das Protoplasma zuletzt einen kontinuierlichen blauen Grund, worauf die ebenso blaukörnigen Kerne, gleichsam verschwommen, kaum erkennbar sind. Nun tritt während dieser Umwandlung des Protoplasmas ein gewisser Moment ein, woselbst die Kerne so gut wie ganz verschwinden; das ganze Plasmodium aber wird durch unzählige, feinste Fibrillen, die aus Körnchen bestehen, in allen Richtungen durchgezogen. Diese Struktur ist von solcher Feinheit und Kompliziertheit, daß ich darauf verzichten mußte, dieselbe durch eine naturtreue Abbildung zu veranschaulichen, obgleich die erwähnte Erscheinung mir von hervorragendem Interesse zu sein schien. In manchen Fällen nämlich konnte ich in der Tat keine Spuren von differenzierten Kernen nachweisen; die Chromatinsubstanz derselben schien sich über die ganze Masse des Plasmodiums gleichmäßig zu verteilen, als ob es sich dabei um wirkliche Auflösung der Kerne und Vermischung ihrer Bestandteile handelte. Merkwürdigerweise fand ich aber an allen meinen Präparaten nur ein und dasselbe Bild wieder, wo das ganze Plasmodium bereits beinahe gleichmäßig fibrillär körnig aussah; es ließen sich einzelne Phasen der vermutlichen <sup>1)</sup> Auflösung der Kerne nicht feststellen. Es muß also dahingestellt sein, ob dieser Vorgang in Wirklichkeit existiert, denn es bleibt auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß die Kerne nur außerordentlicher Buntheit des Gesamtbildes wegen der direkten Beobachtung sich entziehen könnten“ (S. 416—417).

Die Fig. 11 b, die teils den Beginn dieser Erscheinung illustriert, stellt ein hellviolett körniges Plasmodium mit Vakuolen dar. Darin sind einige Kerne mit hellblauem Chromatin, das in Fäden oder Häufchen versammelt sind, zerstreut. Fig. 11 c

<sup>1)</sup> Von mir gesperrt.

stellt gleiche Kerne mit Gruppen von stark gefärbten Körnern und schwach gefärbtes Cytoplasma dar. Zwischen den Kernen sieht man Körner und Streifen, welche die Plasmodiumkerne verbinden und zuweilen als Sterne gelegen.

PROWAZEK (1905) stellt das Chromidialstadium auf Fig. 23, 24, 25 dar, in allen Figuren sind in verschiedener Menge Chromatinkörner in den Kernen, Strahlungen und Körnigkeit im Cytoplasma zu sehen.

FAVORSKI (1910) hat auf den Präparaten von NAWASCHIN bewiesen, daß dieser als kernloses Stadium typische Spiremstadien beschrieben hat. So müßte man glauben, die Frage wäre gelöst.

MAIRE und TISON (1909) beschreiben jedoch und stellen wiederum dieses „Chromidialstadium“ bei *Sorosphaera* dar und zwar auf Taf. 4 Fig. 31—33. Auf Fig. 31 sehen wir ein dunkles Cytoplasma mit Körnigkeit und kleine Kerncaryosomen in den Kernen, die von dem Cytoplasma undeutlich abgegrenzt sind; auf Fig. 32 — kaum sichtbare Körner in den Kernen, ein stark gefärbtes Cytoplasma: auf Fig. 33 von neuem erschienenenes Chromatin und Nucleolen.

Dieselben Autoren stellen dieses Stadium bei *Ligniera radicalis* (1911, Taf. 11 Fig. 32) und bei *Ligniera verrucosa* (Taf. 12 Fig. 43) dar.

Bei WINGE (1912) sind auf Taf. 2 Fig. 36 u. 37 bei *Sorodiscus callitrichis* ziemlich typische Spiremstadien mit Kernmembran und Strahlungen an den Polen unter dem Namen: „Chromatin, das wahrscheinlich zum Teil in das umgebende Cytoplasma übergeht“, dargestellt.

Weiter finden wir Beschreibungen und Abbildungen dieses Stadiums bei den folgenden Autoren:

SCHWARTZ (1910) Tafelfig. 18.

BLOOMFIELD und SCHWARTZ (1910) Tafelfig. 6, 6a, 7 und Fig. 8, 9, 10 bei *Sorosphaera*. Diesen Autoren ist nicht klar, ob die Vakuolen, die man während diesem Stadium beobachtet, Reste vegetativer Kerne sind, oder ob sie sich von neuem im Plasma bilden (p. 38).

SCHWARTZ (1911) Taf. 61 Fig. 11 u. 12 (*Sorosphaera*). Beschreibung p. 795—796.

NĚMEC (1911) stellt bei *Chytridiaceae Sorolpidium Betae* (Taf. 2 Fig. 30, 32) einen Kern ohne Nucleolus dar und mit Chromatinkörnern an der Kernperipherie. Dieses Stadium nennt er nicht „kernlos“.

OSBORN (1911) beschreibt bei *Spongospora subterranea* dieses Stadium folgenderweise: „The formation of the plasmodium is followed by an akaryote condition in which the nuclear matter appears to be scattered throughout the whole plasmodium. The chromatin granules on the network, hitherto a prominent feature, disappear in all the nuclear membrane along the linin threads and there ex-

truded. In the same way the karyosome diminishes in size and is gradually lost (fig. 19), while the protoplasm of the plasmodium . . . becoms filled with deeply staining granules which may be termed chromidia (fig. 7). . . . It will be seen that the sites of the nuclei are not lost to view, but remain as circular areas free from any trace of chromidia and showing up in marked contrast to the surrounding protoplasm. This appearance might at first sight be thought to be suggestive of vacuolation“ (p. 331) und ferner: „It is not easy to trace the development of the new nuclei, but there is evidence that they are constructed de novo, rather than reconstituted on the sites of the old ones“ (p. 331).

SCHWARTZ (1914) bei *Ligniera menthae* Fig. 2, bei *L. bellidis* Fig. 8.

COOK (1928) bei *Ligniera juncei* Taf. 6 Fig. 41—43.

JONES (1928) bei *Plasmodiophora brassicae* Tafelfig. 22, 23, 24 u. 62.

HORNE (1930) bei *Spongospora* bildet „transitional stage“ ab auf Fig. 50—53 der Taf. 15.

COOK und SCHWARTZ bei *Plasmodiophora* (1930) Taf. 19 Fig. 4; Taf. 20 Fig. 12—15.

OSBORN und HORNE finden in Plasmodien der *Spongospora* eine Kernverschmelzung, die der Sporenbildung vorangeht. SCHWARTZ aber leugnet es.

Vergleicht man nun die Beschreibungen und Abbildungen dieses Stadiums bei verschiedenen Forschern, so kommt man zum Schluß, daß ihre Vorstellungen verschieden sind. In der Tat sprechen die einen darüber, als über etwas allgemein Bekanntes und Selbstverständliches, ohne weitere Beschreibungen und Erklärungen hinzuzufügen, andere unterwerfen es einer kritischen Untersuchung und geben eine detaillierte Beschreibung. Auch in der Frage des Verlaufes ist man nicht einig. NAWASCHIN vermutet eine volle Vermischung des Kernstoffes und des Cytoplasmas. PROWAZEK vermutet, daß bloß ein Teil des Chromatins in das Cytoplasma übergeht, während aus dem Rest neue Kerne sich bilden, andere (OSBORN z. B.) vermuten volles Verschwinden der Kerne in den Plasmodien und ihre Bildung de novo an anderen Stellen, noch andere, daß die Kerne sich auf derselben Stelle, wo sie waren, bilden, aber daß sie die Membran verlieren, noch andere — daß auch die Kernmembran sich erhält, während das ganze Chromatin aus dem Kern verschwindet (COOK u. a.). WINGE läßt nur den Ausgang eines Teils des Chromatins in das Cytoplasma zu. Auch der Beginn des Stadiums ist nicht immer klar. So finden

MAIRE und TISON die Chromidien bei *Tetramyxa* schon im Myxamöbenstadium: „Dans le cytoplasma se voient çà et là de petites granulations chromatiques basophiles, qui ne sont autres que des chromidies sécrétrices formées plus ou moins directement par le noyau. On les voit en effet naître au niveau de la membrane nucléaire“ (p. 231). Gewöhnlich aber sucht man dieses Stadium in den Plasmodien vor der Sporenbildung, worauf runde Kerne, die sich zu teilen beginnen, erscheinen (PROVAZEK). Nach MAIRE und TISON (1909, p. 235) geht es der Synapsis voran.

Ich habe auf den Präparaten der nach NAWASCHIN fixierten Plasmodiophoren folgende Bilder gefunden. Die Kerne enthalten unbedeutende Chromatinmengen, die wie Körner und Fäden aussehen und die oft an der Kernperipherie verteilt sind, das Kernkörperchen aber fehlt. Zuweilen waren diese Stadien schlecht gefärbt. Vom vorherrschenden Farbstoff, d. h. Ru-S oder Unna-blau hing es ab, welche Resultate ich erhielt. Im ersten Falle hatte das Chromatin einen violetten Stich und war dabei deutlich (Überdeckung: Ru-S + Unna), das Cytoplasma war intensiv rosa und körnig. Selbstverständlich kamen auch andere Stadien in gleicher Färbung vor.

Bei Überfärbung mit Unna-blau ist das Chromatin dunkel blau-grün, das Cytoplasma hellgrün, ohne blauem Stich, zuweilen ohne Körnung. In diesem Falle sind die Kernhüllen und die Centrosomen häufig undeutlich oder gar unsichtbar, während sie im ersten Falle grell gefärbt sind. Im Gegensatz zu vielfachen Angaben habe ich nie in dieser Entwicklungsperiode der *Plasmodiophora* Stadien mit vermindertem Nucleolus (rotem!) und ohne Chromatin gefunden. Indessen lassen die meisten Autoren das Chromidialstadium gerade bei der Verkleinerung des Nucleolus beginnen und stellen es inmitten einer „leeren“ Kernhöhle oder Vakuole dar. Mit Ausnahme sehr seltener Fälle habe ich keine Stadien gefunden, auf denen man, wenn auch undeutliche Konturen des Kernes und der Chromatinteile feststellen konnte. Andererseits ist es mir gelungen, einen dem oben erwähnten gleichen Effekt (kaum sichtbaren Nucleolus, Abwesenheit des Chromatins, schwache Kernkonturen, Cytoplasmakörnigkeit usw.) in vegetativen Amöben zweifellos festzustellen. Ich habe hier alle möglichen Übergänge von solchen Bildern zu gut fixierten und gefärbten Amöben beobachten können.

Wenn die Stadien der Tochterkerne der generativen Teilung nach HEIDENHAIN gefärbt sind, so ist es auch nicht schwer, sie beim

Beginn ihrer Bildung für Kerne des „Chromidialstadiums“ anzunehmen: um diese Zeit enthalten sie bloß eine einzige Chromatingruppe, die Kernkonturen sind undeutlich, herum sind Reste von Strahlungen. Da die Chromatingruppe schwarz gefärbt und sehr klein ist, ist es leicht sie für einen sich verkleinernden Nucleolus zu halten.

Die Strahlungen sind überhaupt etwas körnig, befinden sich in Plasmodien in einer großen Menge, kreuzen sich miteinander und können den vollen Eindruck von „körnigen Chromidialfäden“ machen. Fig. 23—25 von PROWAZEK stellen unbedingt solche Strahlungen dar, die er jedoch für Chromatinausstrahlungen in das Cytoplasma hält, die aber mit den typischen Strahlungen auf seinen Fig. 13 u. 14 ganz gleich sind.

Auch Telophasen mit großen Strahlungen bei den Centrosomen und mit beinahe unsichtbarem Chromatin von oben beobachtet, können für dieses Chromidialstadium gehalten werden.

Es ist interessant, daß alle die Stadien, welche für „kernlos“ gehalten werden können, in der Regel schlecht fixiert und nicht richtig gefärbt worden sind. Es kommen nie solche Fälle vor, wo man in einem gut fixierten Plasmodium z. B. eine Kernmembran ohne Inhalt sehen könnte. Eine viel deutlichere (grün nach VOLKONSKY sich färbende) Körnigkeit kommt in Amöben vor (vgl. NAWASCHIN, VONWILLER, MAIRE und TISON, NĚMEC, 1911, S. 5), welche ich für zerstörte Chondriosomen oder Secreta halten muß.

Als einer der typischen Züge des beschriebenen Stadiums kann das Erscheinen von Chromatinkörnern oder Chromidien und auch von Vakuolen (leeren Kernhöhlen) angesehen werden. Es erscheint mir, daß einige Autoren gewöhnliche Vakuolen, deren Zahl sich bei der Sporenbildung vergrößert, für Kernhöhlen gehalten haben. So sagen BLOOMFIELD und SCWHARTZ (1910, p. 38): „It seems to us to be uncertain whether the vacuoles seen at this stage are the remains of the vegetative nuclei or whether they are freshly produced in the plasma“. Ich denke ferner, daß die sog. „Chromidien“, wenn auch bloß teilweise, Chondriosomen sein können, die sich bei der Fixierung erhalten haben. Darauf könnte auch ihre Verteilung in Plasmodien hinweisen; vergleichen wir z. B. die folgenden Zeilen von JONES für *Plasmodiophora* und COWDRY'S Angaben für die Chondriosomen der Myxomyceten: „Between these vacuoles, the chromidia, which have been distributed in the cytoplasm, gather gradually into small masses which form nuclei“ (JONES p. 317). „They seem to be rather more abundant near the nuclei and about

the circumference of the vacuoles“ (COWDRY p. 76) oder „The first indication that spore formation is taking place is to be seen in the clumping of the mitochondria“ (p. 79). Ich habe ebenfalls bei der Sporenbildung Mitochondrien in Häufchen gesammelt und zwischen Kernen und Vakuolen verteilt gefunden (s. Textfig. 1).

Ich habe die Entwicklungsgeschichte der *Plasmodiophora* genau verfolgt und alle Hauptstadien bis zum Ende der Sporenbildung gefunden, wobei für ein besonderes „kernloses“ Stadium kein Platz bleibt. In der Tat (Taf. 3 Fig. 1—3) verschiebt sich nach dem Erscheinen der Centrosomen und der Strahlungen (die bei unserer Methode sehr gut zu sehen sind) und des Chromatins der Kerninhalt oft an eine Seite der Membran. Das ist die Synapsis, die sehr demselben Stadium bei den Ascomyceten gleicht. Später verteilt sich das Chromatin in Fäden, Guirlanden, Bänder usw., so stellt es das Spiremstadium und weitere Prophasestadien, die ganz klar bewiesen werden können, vor. Das, was z. B. PROWAZEK als zwei Typen des Caryosomsverschwindens beschreibt und darstellt (Fig. 16—22) und sein Chromidialstadium (Fig. 23 u. 25) ist nichts anderes, als diese Prophasestadien der generativen Teilung (vgl. auch FAVORSKI und MAIRE und TISON). Die Chromatinkörner verteilen sich oft an der Kernperipherie. Zuweilen aber sind es Bänder, die quer geschnitten sind und wie Körner aussehen. In dieser Zeit ist der Nucleolus nicht zu sehen. Das Chromatin ist typisch blaugrün gefärbt und steht im scharfen Kontrast zur roten Kernmembran und den Centrosomen mit Strahlungen an ihren Polen. Dann folgt die Bildung der Äquatorialplatte und die nacheinander folgenden Kernteilungen, die zur Sporenbildung führen. Nach der ersten Teilung folgt die Prophase der zweiten Teilung, deren Elemente kleinere Dimensionen haben, wobei die Tochterkerne statt eine Chromatingrouppe, später ihrer mehrere bilden. Dieses Stadium konnte deshalb den Anlaß geben, diese kleineren Kerne als Resultat einer „Diminution“ der Kerne oder des in ihnen vorhandenen Chromatins zu halten. So können auch die kleineren Kerne in PROWAZEK'S Fig. 24 erklärt werden (vgl. die Größe der Kerne mit den Nachbarkernen!)

Bei COOK und SCHWARTZ auf Fig. 12—15 der Tafel 20 sind die Kerne des sog. „kernlosen“ Stadiums von verschiedenen Größen dargestellt. Sie sind auf Fig. 12 etwa dreimal (in Diameter) so groß, wie auf Fig. 15 bei einer und derselben Vergrößerung. Diese Fig. 15 stellt wahrscheinlich die Tochterkerne mit Chromatinklumpchen an der Peripherie oder die Prophasestadien dar.

WINGE läßt in diesem Stadium nur folgendes zu: „It is true that the chromatin grew less conspicuous and a partial radiation to the plasma cannot be absolutely denied, but the vegetative nuclei never disappear entirely, at all events the cavity of the nucleus can always be discerned“ (p. 3).

So kann man vermuten, daß das sog. „chromidiale oder kernlose“ Stadium ein Sammelbegriff und außerdem auch ein Artefakt ist. Man kann zugeben, daß sich zuweilen verschiedene Entwicklungsstadien der *Plasmodiophora* verschieden und dabei ungenügend fixieren, was bei einer mißlungenen Färbung einige Details des Kerns verbirgt und ein im allgemeinen unklares Bild gibt. Der Grund einer solchen unregelmäßigen Fixierung ist nicht immer klar, je besser das ganze Präparat gelungen ist, desto schwerer aber ist es, solche Stadien zu finden. Die sich eben gebildeten Tochterkerne z. B. fixieren sich in den Plasmodien sehr schlecht und bleiben immer unklar. Es ist interessant, daß COWDRY folgendes bei *Badhamia* gefunden hat: „The nuclei, which were so conspicuous in the plasmodium, can no longer be seen with the aid of mitochondrial methods of staining. Their loss of affinity for iron hematoxylin and other basic dyes calls to mind the condition of affairs in oögenesis of certain animals where there is a temporary disappearance of basophilic chromatic material“ (p. 78).

Ferner ist zu erwähnen, daß MAIRE und TISON (1911) gar kein Chromidialstadium bei der *Tetramyxa* auf diesem Entwicklungsstadium gefunden haben und sich bemühen, es in anderen Stadien zu finden, wohin es sich „versetzt(!)“ haben soll. Gewöhnlich weist man darauf hin, daß dieses Stadium sich zwischen dem Ende des vegetativen Lebens und der Metaphase der ersten Geschlechtsteilung befindet. Gerade hier finden wir eine Reihe von typischen Veränderungen des Kernes: Synapsis, Spiremstadien usw. FAVORSKI hat einwandfrei bewiesen, daß das „kernlose“ Stadium von NAWASCHIN in der Tat das Spiremstadium ist. Es ist bemerkenswert, daß andere Autoren (PROWAZEK, COOK, COOK u. SCHWARTZ u. a.), die gerade diese charakteristischen Stadien der Prophase nicht haben finden können, hier statt dessen kernlose Stadien gefunden haben! Ich zweifle nicht, daß der größte Teil dessen, was unter dem Namen „kernloses Stadium“ oder „Chromidialstadium“, „acaryote stage“ usw. beschrieben ist, normale Stadien der Geschlechtsteilungsprophasen waren, jedoch ungenügend deutlich dargestellt sind.

Beim Studium der Abbildungen anderer Forscher bin ich zur Überzeugung gekommen, daß sie zweifellos einige von diesen Phasen

gesehen, aber sie falsch gedeutet haben. So stellen bei PROWAZEK die Fig. 16, 20—23, 25 zweifellos Prophasen dar, Fig. 19 ist wahrscheinlich die Chromosomenbildung, usw.

Dieses Stadium verdient vor allem den Namen „kernloses“ überhaupt nicht, denn die Anwesenheit des Kerns kann auf guten Präparaten immer bewiesen werden. Im besten Fall könnte man es vielleicht als „achromatisches“ oder „akaryotines“ nennen. Doch sind die Beweise des vollen Verschwindens des Chromatins auch nicht sicher. Seine Vergrößerung und Verkleinerung oder gute und schlechte Sichtbarkeit wird ja auch in vegetativen Stadien und auch bei anderen Kernen beobachtet, aber damit ist noch nicht ein Beweis des Chromatinaustritts gegeben. Dieser Ein- und Austritt des Chromatins kommt mir sehr phantastisch vor. Es wäre eher zuzugeben, daß in einigen Stadien die Kerne sich auf eine Weise infolge der Anwesenheit im Plasmodiocytoplasma sich stark färbender Stoffe (Chondriosomen, Reservestoffe) oder infolge einer schlechten Färbungsfähigkeit des Chromatins, die von der Unvollkommenheit der Methode oder anderen Gründen abhängt, maskieren. DOFLEIN (p. 39) nimmt als gegenwärtigen Zustand der Chromidienfrage an: „Tatsächlich ist aber bei allen den sog. Chromidien eine Herkunft aus dem Kern nicht einwandfrei nachgewiesen, ist sogar vielfach bestritten worden (z. B. von RUMJANTZEW bei *Actinosphaerium*). Den hauptsächlichsten Anlaß, diese Stoffe für Chromatin zu halten, gab vielmehr die übereinstimmende Färbbarkeit mit den basischen Farbstoffen, und diese läßt uns, wie wir früher ausgeführt haben, auf weiter nichts als höchstens auf den sauren Charakter der Substanzen schließen.“

So ist ein Teil dessen, was als „kernloses“ Stadium beschrieben und dargestellt wird, Prophasen der generativen Teilungen, teils aber auch andere schlecht fixierte und gefärbte Entwicklungsstadien: vegetative Amöben mit ruhendem Kern, Telophasen der generativen Teilung, generative Tochterkerne u. a. Die „Chromidien“ aber im Cytoplasma sind nichts anderes als Chondriosomenreste, Excreta oder Secreta.

### Das vegetative Stadium.

(Taf. 2 Fig. 1—10.)

Die Kernveränderungen der Myxamöben bei verschiedenen *Plasmodiophoraceae* sind ausführlich durch andere Autoren beschrieben und dargestellt worden. Die Unterschiede der einzelnen Fälle sind nicht groß. Deshalb will ich diese Prozesse nur beiläufig berühren.

Bei der Färbung nach VOLKONSKY nehmen die Myxamöbenkerne die Farben folgendermaßen an: Die Kernmembranen, die Caryosome und Centrosomen, wo sie sichtbar sind, färben sich rot. Meist kann man im Innern des Kerns nichts mehr unterscheiden. Manchmal aber sieht man im ruhenden Kerne um den Nucleolus ein bläulich-grünes, meistens unvolles Reifchen<sup>1)</sup>. Zuweilen sind nach Radien geordnete, schwach gefärbte Fäden bemerkbar (vgl. NAWASCHIN, PROWAZEK Fig. 3). Wenn der Kern im Begriff ist sich zu teilen, beginnt das Chromatin sich in größerer Menge zu zeigen, hauptsächlich um den Nucleolus herum (vgl. Tafelerklärung Taf. 2 Fig. 11). In diesem Stadium habe ich keine deutlichen Centrosomen gesehen (Taf. 2 Fig. 5 und 11). Das Chromatin sammelt sich in einen Äquatorialring, der den Nucleolus umgibt. Die Kernmembran bewahrt sich scheinbar und die ganze Figur ähnelt der Spindel der mitotischen Teilung (Taf. 2 Fig. 6) mit den Centrosomen an den Polen (vgl. FAVORSKI (Taf. 6 Fig. 20), jedoch dort ohne Kernkörperchen)<sup>2)</sup>. Einige Autoren lassen die Anwesenheit einer Chromatinplatte, und nicht eines Ringes zu, jedoch ist es dann unbegreiflich, wie man das Beisein eines stäbchen förmigen Nucleolus, der im Innern ist und ihn durchsticht, erklären kann (Taf. 2 Fig. 7 u. 10)? HORNE findet hier Chromosomen, die mit ihren freien Enden in einen Ring verbunden sind. In welcher Beziehung die Stadien, die auf Taf. 2 Fig. 6 u. 10 dargestellt sind, zueinander stehen, ist schwer zu sagen. Vielleicht treten sie parallel auf. Übrigens kamen die Kreuzfiguren viel öfter als die vorigen vor.

Darauf folgen die Anaphasen: die Tochterchromatinringe verschoben sich zu den Polen, während der rote Nucleolus sich zu einer dicken stäbchenförmigen Gestalt ausdehnt. Hier waren manchmal auch Strahlungen wahrnehmbar. Das Chromatin läßt sich auf den Enden dieses Nucleolus, der sich allmählich verschnürt, nieder (Taf. 2 Fig. 8 u. 9). So sind die Tochterkerncaryosomen durch einen Teil (den roten) des Nucleolus mit einer blaugrünen Chromatinkappe darauf dargestellt. So geschieht es, daß zum

<sup>1)</sup> Nach COOK nimmt das Caryosom die Färbung des Chromatins an.

<sup>2)</sup> MAIRE und TISON (1911) haben bei *Molliardia triglochimis* gleiche Figuren, die sie den sporogenen Mitosen nähern, gefunden, aber sie unterscheiden sich durch Anwesenheit der Kernmembran, durch geringere Kernspindelentwicklung und durch größere Anzahl von Kernplattenelemente. HORNE findet im Gegenteil im ersten Fall (vegetative Teilung) 4, im zweiten 8 Chromosomen.

Schluß der Kernteilung das Chromatin den Nucleolusstoff umgibt, was noch bei NAWASCHIN auf seiner Fig. 14, 16—18 dargestellt ist. Ist man sich dessen bewußt, so muß man a priori vermuten, daß das Chromatin nach jeder vegetativen Teilung sich in unmittelbarer Nähe vom Nucleolus befindet oder vielleicht später mit ihm verschmelzt. Möglich ist es, daß das Chromatin sich später im Innern des Nucleolus, von seinem Stoff maskiert, befindet und erst später wieder an die Oberfläche herauskommt (Taf. 3 Fig. 1 u. Taf. 2 Fig. 1 u. 5). Die von mir auf Taf. 2 Fig. 1, 2, 4 dargestellten Figuren, d. h. bald spindelförmigen, bald runden Kerne mit Caryosomen, Centrosomen und Strahlungen habe ich öfters auch bei Amöben beobachtet. Möglich, daß sie zuweilen schon dem Anfange des sporenbildenden Stadiums zugeschrieben werden müssen, denn der Beginn des generativen Stadiums ist durchaus nicht mit der Verschmelzung in ein gemeinsames Plasmodium verbunden. Sehr häufig habe ich Zellen gefunden, in denen verschiedene Stadien und dabei bald vegetative, bald generative sich befinden. Die Grenzen zwischen Amöben und Plasmodien sind manchmal gar nicht zu sehen. So wurden z. B. in einer Zelle außer dem Wirtskerne noch gefunden: Amöben mit ruhenden Kernen, Sporen und Plasmodien, deren Kerne mit Chromatinnetz versehen waren und die strahlende Centrosomen an den Polen haben. In einem anderen Falle lagen nebeneinander Stadien von Prophasen der generativen Teilungen und Sporen; in einem dritten — Amöben und Sporen usw.

Die Form der Amöben ist rundlich oder polygonal. Zuweilen konnte man etwas wie Teilung der Amöben, die noch mit Cytoplasmabrücken verbunden sind, beobachten. Ich kann aber nicht beweisen, daß diese Brücken nicht dem Wirtszellencytoplasma gehören (Textfig. 2, 3).



Textfig. 2. Verschiedene Amöbenformen: 1. rundliche; 2. polygonale; 3. unregelmäßige. Schematisiert.

### Sporenbildung.

(Taf. 3 Fig. 1—19 u. Taf. 2 Fig. 14 u. 15.)

Dieses Stadium ist mit dem Erscheinen einer großen Chromatinmenge, hauptsächlich um den Nucleolus herum, verbunden (Taf. 3 Fig. 1). Einer der charakteristischen Momente ist hier die Synapsis, die der bei den *Ascomyceten* ziemlich ähnlich ist (vgl. z. B. GUILLIERMOND 1905, Taf. 12 Fig. 94—96, 125; 1911, Taf. 4 Fig. 2—5; hier auch andere Stadien). Ähnliche Stadien sind sehr gut bei MAIRE und TISON (1909) für *Sorosphaera* auf Taf. 5 Fig. 36—38 dargestellt. In diesem Stadium ist der Nucleolus nicht oder nur schwach zu sehen. Nach HORNE kann man schon in diesem Stadium acht zu einer Seite des Kernes verschobene Chromosomen unterscheiden. Darauf folgt das am häufigsten vorkommende Stadium der Chromatinkörner und Bänder, die verschiedenartig verteilt sind (Taf. 3 Fig. 6, 7, 9). Diese Figuren sind auch von früheren Forschern für der *Plasmodiophora* verwandte Organismen mehr oder weniger genau beschrieben worden. Später kann man die Chromosomenbildung verfolgen, obwohl ich nicht imstande war, ihre Zahl festzustellen. Darauf dehnen sich die Kerne in die Länge, auf den Polen erscheinen rotgefärbte Spindelfasern und Strahlungen und die Chromosomen bilden eine Äquatorialplatte. Taf. 3 Fig. 4 stellt wahrscheinlich das vorhergehende Stadium dar. Später sehen wir eine typische Figur mit noch nicht gespalteter Platte, Spindel und grellen Strahlungen an den Centrosomen. Die Chromosomenplatte spaltet sich darauf und die Tochterchromatingroupen, von einem etwas verlängerten Centrosom mit Strahlung begleitet, gehen zu den Polen (Taf. 3 Fig. 13—14). In diesem Stadium scheint die Kernmembran unterschieden werden zu können und zuweilen ist die ganze Figur gekrümmt, wie es schon PROWAZEK bemerkt hat. Die Centrosomenstrahlungen können beinahe in allen Teilungsstadien unterschieden werden, bald treten sie deutlich vor, bald bleiben sie in dem gefärbten Cytoplasma etwas verborgen. Sie erscheinen uns als etwas körnige Schatten oder Ranken, die in großer Menge im Cytoplasma sich verflechtend durchlaufen. Ihre Zweige scheinen oft an den Enden verdickt zu sein. In den Anaphasen und Telophasen scheinen oft die Kerne miteinander durch Fäden verbunden zu sein, die bei genauerem Forschen aber sich als Strahlungsbogen erweisen (vgl. Fig. 24 von PROWAZEK).

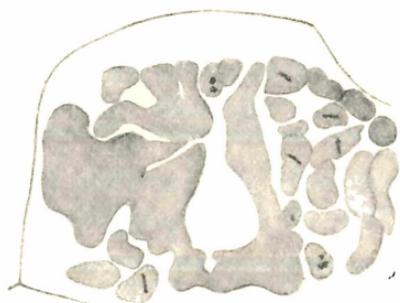
Die Tochterkerne haben eine sehr charakteristische Form: sie sind etwas ausgedehnt und sind mit einem schnabelförmigen Centro-

somenrest und mit Strahlungen, die wie Fächer auseinandergehen, versehen. Bei einer doppelten Färbung (nach VOLKONSKY) ist das Chromatinkügelchen im Innern des Kernes blaugrün, liegt meistens auf einer Seite der Kernmembran (Taf. 3 Fig. 17), später aber sind im Kerne meistens an der Peripherie einige Chromatinkörner deutlich zu sehen (vgl. MAIRE und TISON, 1909). Das verlängerte Centrosom ist grellrot, die Nucleolen sind nicht zu merken. Diese Kerne liegen in Plasmodien, die sich stark zu vakuolisieren beginnen. Es ist schwer sie in diesem Stadium mit Chondriomethoden zu beweisen. COWDRY weist für das entsprechende Stadium der Myxomyceten an: „The nuclei have reappeared. They are spherical and stain diffusely. It is difficult to distinguish any nucleoli within them“ (p. 79). Später zerfällt das Plasmodium in Sporenanlagen. Aller Wahrscheinlichkeit nach folgt dieser Teilung die Prophase der zweiten Teilung, da ich hier Phasen, die den Fig. 1—10 Taf. 3 entsprechen, jedoch mit kleineren Elementen, gesehen habe; dementsprechend sind auch die Teilungsfiguren kleiner, die Äquatorialplatte ist hier in der Projektion doppelt so klein ( $0,75 \mu$  statt  $1,5 \mu$ ) als wie bei der ersten Teilung. Die Anaphasen sind häufig halbmondförmig gekrümmt (vgl. derartige Erscheinungen bei den Ascomyceten, z. B. GUILLIERMOND, 1905, Taf. 10 Fig. 7, 8, 9; Taf. 12 Fig. 128; 1911, Taf. 5 Fig. 41; Taf. 4 Fig. 11—14). Diese Teilungen verlaufen oft schon in den Sporenanlagen, die in kleine rundliche Teile zerfallen (Taf. 3 Fig. 15). Zuweilen sieht man Teilungsfiguren, als gehörten sie zur dritten Teilung (vgl. HORNE: „The meiotic divisions are sometimes followed by a third mitosis which immediately precedes spore formation“. Summary)<sup>1)</sup>. Den Teilungen folgt die Sporenbildung. Die Centrosomen und Strahlungen verschwinden allmählich, das Kernchromatin sieht zwei Halbmonden, die einer gegenüber dem anderen im Innern der Kernmembran liegen, oder einem Kreise ähnlich. Der Kern selbst liegt zu Anfang am häufigsten an einem Rande der Spore (Taf. 3 Fig. 19), die bald von einer Membran umhüllt wird. Möglich, daß bei der *Plasmodiophora* auch das Centrosom mit den Strahlungen an der Sporenmembranbildung Anteil nimmt, ebenso wie es bei den Ascomyceten z. B. der Fall ist. Jedenfalls sehen einige Bilder in beiden Fällen

<sup>1)</sup> COOK und SCHWARTZ haben keine dritte generative Teilung bei *Plasmodiophora* gefunden. Die Äquatorialplatten aber unterscheiden sich untereinander an Größe. So stimmen die Größen der Äquatorialplatten (in der Projektion) auf ihre Fig. 17—19 und Fig. 23 der Tafel 20 mit unseren Messungen, d. h. ca.  $1,5 \mu$  resp.  $0,75 \mu$  überein. Auf Fig. 24 sind sie aber noch kleiner und betragen ca.  $0,5—0,6 \mu$ .

auffallend gleich aus (z. B. GUILLIERMOND, 1904, Taf. 14 Fig. 20, 21; Taf. 15 Fig. 32; GUILLIERMOND, 1911, Taf. 10 Fig. 31, 32; MAIRE und TISON, 1911, Taf. 10 Fig. 22; unsere Taf. 3 Fig. 17, 18<sup>1)</sup>).

Während der ganzen Dauer der Geschlechtsteilung persistieren also die Centrosomen und die Strahlungen, die deutlich von den Chromatinkörnern durch ihre Färbung zu unterscheiden sind. Wie wir gesehen haben, ist die Chromatinmenge in verschiedenen Stadien sehr verschieden, färbt man nun die Präparate bloß mit Eisenhämatoxylin, so kann man diese Chromatingruppe für einen sich verkleinernden Nucleolus halten. Das Chromatin soll aber gänzlich in das Plasma „abgegangen“ sein. Die Kernmembran (rot) ist undeutlich während den Metaphasen, merkbar in den Anaphasen und gut sichtbar in den früheren Prophasen. In diesem Cyclus ist es mir schwierig, noch einen besonderen Platz für das „kernlose“ Stadium anzuweisen.

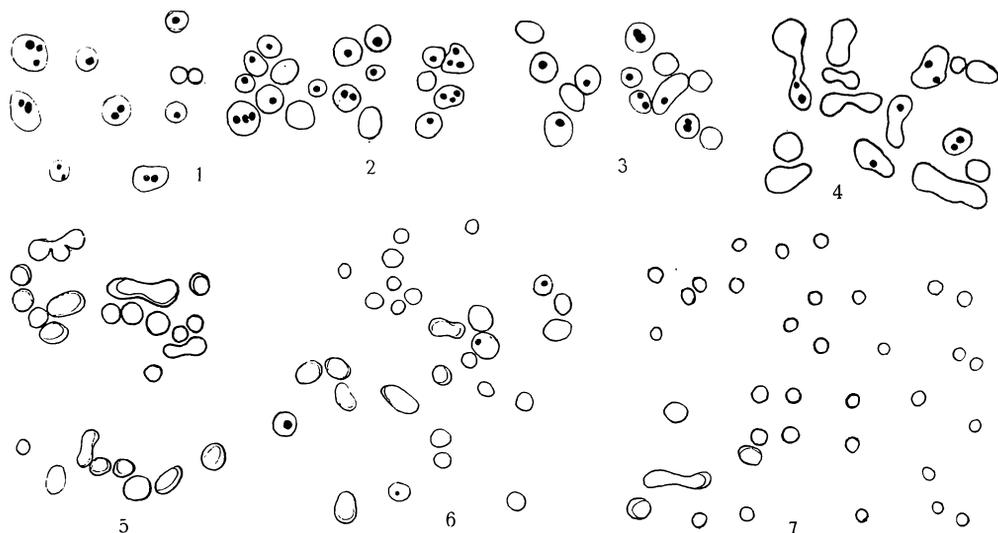


Textfig. 3. Zerfall des Plasmodiums in Sporenanlagen von unregelmäßiger Form. Sich teilende Kerne (Äquatorialplatte) sind zu sehen. Schematisiert. REGAUD-HEIDENHAIN. Vergr. 1060:1.

(Textfig. 3), zuweilen sind sie verlängert und verkrümmt, aber jedenfalls den Sichelkörpern von Sporozoen, wie es PROWAZEK und MAIRE und TISON beschreiben, gar nicht gleich. Dieser Zerfall geht von einem Rand oder von verschiedenen Seiten allmählich vor sich, so daß das Plasmodium auf einer Stelle schon in Sporen geteilt, auf einer anderen aber bloß in größere Teile und dann wieder gar nicht geteilt ist. Nach MAIRE und TISON aber „... la formation et l'évolution des sporontes sont suffisamment synchroniques pour que la cellule se remplisse de spores en une seule fois“ (1909, p. 239).

<sup>1)</sup> Vgl. auch die Ähnlichkeit der Prophasenfiguren, die Anwesenheit der Centrosomen mit Strahlungen, die Verkrümmung der Teilungsspindel, zuweilen die Membranaufbewahrung, die Anwesenheit der Klumpen im Cytoplasma, auch die Chromosomenzahl (oft acht bei den Ascomyceten) usw.

Diese Teile des Plasmodiums enthalten einige Kerne und teilen sich wiederum durch Ritze, runden sich allmählich ab (Textfig. 4 u. 5) und sich endlich mit Membranen umhüllend, verwandeln sie sich in Sporen. Nach VONWILLER (1919) geschieht es ähnlich bei der Myxomycete *Lycogala epidendron*. Er beschreibt die Sporenbildung in diesem Fall folgenderweise. „Schnitte aus einem Sporangium (Textfig. 3) im Stadium der Sporenbildung zeigten teilweise noch unverändertes Plasmodium. Dann folgen Zonen eines etwas stärker färbbaren Plasmas mit zunehmender Gruppierung in Stränge und

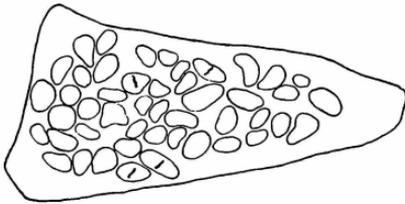


Textfig. 4. 1—3 Sporenanlagen, 4—7 mit Membran gehüllte Sporen. Man sieht zwei- und mehrkernige Bildungen und Sporen unregelmäßiger Form von verschiedener Größe. Vergr. 1060:1. Schematisiert.

größere vielkernige, rundliche Ballen und darauf eine neue Zone mit sich nur wenig färbendem Plasma, die aus Zellballen mit nur noch wenigen Kernen zusammengesetzt ist, aus welchen zuletzt die einkernigen Sporen hervorgehen, die sich alsbald mit der charakteristischen Hülle umgeben. In allen diesen Zonen finden wir im Plasma zahlreiche Sphäroplasten von sehr kleinen Dimensionen besonders reichlich in der stark färbbaren Zone“ (1919, S. 11). Man kann die Bildung von zweikernigen Sporen oft beobachten, zuweilen sind beinahe alle Sporen in der Zelle zweikernig, aber man hat bis jetzt noch keinen Grund, in ihnen ein Produkt der Verschmelzung von einkernigen Stadien zu sehen. Man kann in den Präparaten unmittelbar beobachten, daß die vielkernigen Plasmodien-

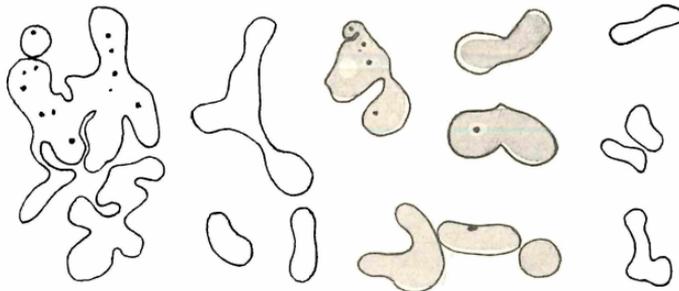
teile allmählich in Partien mit kleinerer Anzahl von Kernen zerfallen. Zuweilen sind ihrer 4, 3, 2, öfters aber 1 (vgl. Textfig. 4<sub>1,2</sub> und Taf. 2 Fig. 15). Schon WORONIN hat doppelte biskuitförmige Sporen gefunden, PROWAZEK hat zweikernige Sporen beobachtet,

MAIRE und TISON (1911, Taf. 10 Fig. 22) stellen bei *Tetramyxa* solche Sporen neben den normalen dar.



Textfig. 5. Zerteilung des Plasmodiums in Sporenanlagen. Schematisiert.

Auf Fig. 38 einen Körper von unregelmäßiger Form dar, den er „pathologische Verschmelzung mehrerer Cysten“ nennt. Auf Taf. 2 Fig. 12 und auf Textfig. 6 habe ich diese wunderlichen Bildungen mit



Textfig. 6. Gebilde unregelmäßiger Form im Entwicklungszyklus der *Pl. NAWASCHIN-VOLKONSKY*. Vergr. 1200:1. Rechts unregelmäßige Formen aus dem normalen Cyclus, sie sind kleiner und erreichen nicht eine so wunderliche Gestalt, wie die ersten.

Kernen und körnigem Cytoplasma von einer Membran umgeben, dargestellt. Da man verschiedene Übergänge von runden, bald beinahe normalen, bald größeren Sporen zu Körpern sehr unregelmäßiger Form beobachten konnte, so ist es nicht ausgeschlossen, daß wir es mit Teilen von in Sporen zerfallenden Plasmodien, welche einer, wahrscheinlich pathologischen, Encystierung unterworfen sind, zu tun haben (vgl. die Ähnlichkeit der Form der einzelnen Teile und ihre verschiedene Größe in beiden Fällen, Textfig. 3, 4 u. 6). Es ist jedoch auch möglich, daß in einigen Fällen es encystierte (oder mit gewöhnlicher Membran umhüllte) Teile vegetativer Amöben sind, worauf die Übergangsformen und der Charakter ihrer Kerne, zuweilen mit einem Caryosom, weisen. In einigen Zellen liegen

diese Körper neben den Amöben und machen den Eindruck, als schnüre sich ein Teil des Amöbenkörpers ab und umhülle sich mit einer Membran. Jedenfalls scheinen die meisten pathologisch zu sein. Bei doppelter Färbung sehen wir an der Membran oft eine rote Schramme oder Körnchen. Die Membranen werden hell blaugrün, der Inhalt rosagelb mit blaugrünen Körperchen, die übergefärbte Caryosome oder Chromatinteilchen vorstellen. Diese Bildungen lassen sich überhaupt unregelmäßig und schlecht färben.

Auch bei normaler Sporenbildung kommen wunderliche Bildungen ähnlichen Charakters, aber von kleinerer Dimensionen und dabei nicht so ausgebuchtet vor (Textfig. 6, rechts). Das sind die „Involutionen“ sui generis. Wahrscheinlich bilden sich in diesem Falle stellenweise keine Spalten, so daß die Plasmodienteile nicht in regelmäßige runde Teile (Sporen) zerfallen, sondern sich als unregelmäßige rundliche auch in eine Membran gehüllte Körper erhalten. Die Größe der Sporen ist nicht immer gleich<sup>1)</sup>. Es genügt die Abbildungen der Textfig. 4, die beim Zeichnen gleich vergrößert wurden, zu vergleichen, um sich davon zu überzeugen. FAVORSKI hielt offenbar diese unregelmäßigen Bildungen für Sporen, die sich in Amöben verwandeln. Er fand sie aber nur in faulenden Wurzeln; ich dagegen sah sie beständig auch in gut erhaltenen. Die Abbildungen haben wir von verschiedenen Stellen entnommen, bald von einer und derselben, bald von verschiedenen Zellen.

Ich will noch erwähnen, daß wir in den Amöben und besonders in den Plasmodien beständig Klumpen sehen, die mit Eisenhämatoxilin sich schwarz und mit Säurerubin rot färben. Entsprechen nicht diese Körperchen denen, die z. B. GUILLIERMOND bei den Ascomyceten beschrieben hat?

An den Grenzen der Amöben kann man ganz deutlich sehr feine oder dichtere (HEIDENHAIN-schwarz; Ru-S-rot) Hüllen unterscheiden. Möglicherweise sind es Ausscheidungs- oder Degenerationsprodukte des Amöbencytoplasmas, die gewiß nichts gemeinschaftliches mit dem Chromatin haben (vgl. das entgegengesetzte bei MAIRE und TISON, 1911 p. 233 und Taf. 10 Fig. 14—20). Vgl. Niederschlagsmembran von PROWAZEK.

Hypertrophierte Wirtszellen erreichen oft sehr große Dimensionen. Gewöhnlich bleibt ein Kern; zuweilen ist es mir aber vorgekommen auch zweikernige Zellen, wo beide Kerne an verschiedenen Enden der mit Sporen gefüllten Zelle lagen, zu beobachten. MAIRE und TISON

<sup>1)</sup> Vgl. COOK und SCHWARTZ S. 289.

(1909) haben bei *Sorosphaera* sehr oft vielkernige Wirtszellen gefunden. BLOOMFIELD und SCHWARTZ (1910) bringen interessante Fälle der Teilung von 2—4 Kernen der Wirtszelle in der Gegenwart von einigen Amöben.

Die Wirtskerne verändern sich zuweilen in der Weise, daß um den Nucleolus sich ein Hof von großen Dimensionen bildet, während der Nucleolus selbst seine Färbung verliert, statt grellrot orange und blaß wird. Das Chromatin färbt sich im Gegenteil als Regel sehr gut in blaugrün, sogar oft dann, wenn der Kern stark schwillt und sich in einen Sack ohne Nucleolus verwandelt. Oft kann man die Chromatintrabekeln und Körner noch deutlich in den mit den Sporen oder mit anderen *Plasmodiophora*-Amöben erfüllten degenerierten Wirtszelle sehen.

Die Angabe über die Bildung eines Kernes im Kerne, die PROWAZEK (Fig. 2) und MAIRE und TISON (1909) erwähnen, verdient kein Zutrauen; es gibt keine besondere Membran, die den „Hof“ begrenzt, es ist einfach eine falsche Interpretation dessen, was oft an den degenerierenden Kernen beobachtet wird. In den Kernen sind nicht selten mehrere Nucleolen. In anderen Fällen wird auch das Chromatin blaß.

Ich habe einige Fälle der Kernteilung in Wurzelzellen, die mit *Plasmodiophora* angesteckt waren, beobachten können.

Es ist interessant zu bemerken, daß man zuweilen vorzüglich sich erhaltene Chondriosomen in den Resten des Wirtszellencytoplasmas finden kann, sogar dann, wenn sein Kern im Degenerationszustande ist.

### Zusammenfassung.

1. Das Chondriom kann in allen Stadien der intracellularen Entwicklung der *Plasmodiophora* bewiesen werden und stellt Körner und kurze Stäbchen dar. Öfters kommen auch hantelförmige Gebilde vor, die eine Chondriosomenteilung vermuten lassen.

2. Mittels der Chondriosommethode sind in den Plasmodien Elemente verschiedener Größe gefunden worden, die wahrscheinlich dank verstärkter Teilung der Chondriosomen, die keine Zeit haben bis zur normalen Größe zu wachsen, entstanden sind. Möglich, daß ein Teil dieser Elemente den Chondriomelementen nicht angehört.

3. Beim Beginn der Sporenbildung haben, wenn das Plasmodium in Sporenanlagen zu zerfallen beginnt, häufig die Chondriomelemente die bedeutendste Länge. Ein Teil der Chondriosomen kommt während des Plasmodiumzerfalls um, da er nicht in die Anlagen gerät.

4. In diesen Sporenanlagen sehen die Chondriosomen wie Körner und Stäbchen aus.

5. In den reifen Sporen können 1—2 Körper nachgewiesen werden, die wir für Chondriosomen halten.

6. Die Chondriosomen von *Plasmodiophora* sind leicht alterierbar. Das Chondriom der Wirtszelle erhält sich zuweilen sehr lange.

7. Die Anwesenheit eines speziellen „chromidialen“ oder „kernlosen“ Stadiums zwischen der vegetativen und der generativen Periode der *Plasmodiophora*-Entwicklung ist sehr zweifelhaft. Die starke Färbbarkeit der körnigen Bildungen im Plasmodiumcytoplasma wird durch die Anwesenheit von Chondriosomresten oder verschiedener Einschlüsse erklärt. Völliges „Verschwinden“ des Chromatins aus den Kernen in diesem Stadium ist nicht bestätigt. Dieses Stadium verdient darum auch nicht den Namen „kernloses“, denn die Kerne erhalten sich die ganze Zeit. Ihre schwache Sichtbarkeit hat andere Gründe. Ein Teil dessen, was andere Autoren als dieses Stadium beschreiben und darstellten, ist nichts anderes, als schlecht fixierte und gefärbte Stadien der Prophase der generativen Teilung, Telophasen und sogar vegetative Amöben.

8. In den Amöben sind oft Kerne mit beiliegenden Centrosomen und Strahlungen und mit Kernkörperchen vorhanden.

9. In einer und derselben Zelle beobachtet man oft verschiedene dicht nebeneinanderliegende Stadien der vegetativen und der generativen *Plasmodiophora*-Entwicklung.

10. Bei der generativen Entwicklung der *Plasmodiophora* beobachtet man Stadien der Synapsis, der Diakinese(?), des Knäuels. Die Centrosomen und ihre Strahlungen sind klar. Diese ganze Entwicklung bis zur Sporenbildung erinnert an die entsprechenden Entwicklungsstadien der Ascomyceten. Zwischen der ersten und zweiten Teilung befindet sich wahrscheinlich auch die zweite Prophase mit kleineren Elementen.

11. Bei der Sporenbildung zerfällt das Plasmodium in eine verschiedene Anzahl unregelmäßiger Sporenanlagen, diese wiederum in eine Menge von rundlichen Sporen, die sich mit einer Membran umhüllen. Oft variiert die Größe und die Form der Sporen stark, sogar in einer und derselben Wirtszelle.

12. In einigen Wirtszellen sind große Körper unregelmäßiger Form, die der Verf. für pathologisch encystierte Plasmodien- oder Amöbenteile hält, gefunden worden.

13. Im Plasmodium befinden sich öfters Stoffklumpen, die sich mit Ru-S rot und mit HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin schwarz

färben, wahrscheinlich Excreta, Secreta oder Produkte der Chondriom-degeneration.

14. Fetttropfen befinden sich in den Amöben und Plasmodien in großer Menge.

15. Dem Verf. sind Teilungsfiguren infizierter Wirtszellen, auch zweikernige Zellen begegnet.

16. Es gelingt den Wirtszellenkern in Spuren, die sich gut färben, bis zu Ende der *Plasmodiophora*-Entwicklung zu sehen. Die Bildung eines Kernes im Kerne wird nicht bestätigt.

### Literaturverzeichnis.

- 1) ARNDT, A. (1914): Über generative Vorgänge bei *Amoeba chondrophora* n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 34 p. 39—59.
- 2) BĚLAŘ, K. (1926): Der Formwechsel der Protistenkerne. Jena, G. Fischer.
- 3) BLOOMFIELD, J. and E. SCHWARTZ (1910): Some observations on the Tumours on *Veronica Chamaedrys* caused by *Sorosphaera Veronicae*. Ann. of Botany Vol. 24 p. 36—43.
- 4) COOK, W. (1928): The Methods of Nuclear Division in the Plasmodiophorales. Ibid. Vol. 42 p. 347—377.
- 5) COOK, W. und E. SCHWARTZ (1930): The Life-History, Cytology and Method of Infection of *Plasmodiophora brassicae* WORON., the cause of Finger- and -Toe Disease of Cabbages and other Crucifers. Philos. Trans. Royal Soc. London. Series B. Vol. 218 p. 283—314.
- 6) COWDRY, N. (1918): The cytology of the myxomycetes with special reference to mitochondria. Biol. Bull. Vol. 35 N. 2 p. 71—94.
- 7) DOFLEIN, F. — REICHENOW, E. (1929): Lehrbuch der Protozoerkunde 5. Aufl. Jena.
- 8) FAURÉ-FREMIET, E. (1910): Études sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles. Arch. anat. microscop. T. 11.
- 9) FAVORSKI, V. (1910): Nouvelle recherche sur le développement et la cytologie du *Plasmodiophora Brassicae* WORON. (Russisch mit français. Résumé.) Mémoires Soc. Natur. Kieff T. 20 p. 149—183.
- 10) GUILLIERMOND, A. (1904): Recherches sur la karyokinèse chez les Ascomycetes. Revue gén. Botan. T. 16 p. 129.
- 11) — (1905): Remarques sur la karyokinèse des Ascomycetes. Ann. Mycol. T. 3. Nr. 4 p. 343—361.
- 12) — (1911): Aperçu sur l'évolution nucléaire des Ascomycetes. Rev. gén. Botan. T. 23 p. 89.
- 13) HORNE, A. (1930): Nuclear Division in the Plasmodiophorales. Ann. of Botany T. 44 p. 199—230.

- 14) JONES, PH. (1928): Morphology and Cultural History of Plasmodiophora Brassicae. Arch. f. Protistenk. Bd. 62 p. 313—327.
- 15) LEWITSKY, G. (1924): Über die Chondriosomen bei den Myxomyceten. Zeitschr. f. Botan. Bd. 16 p. 65—89.
- 16) MAIRE, R. et TISON, A. (1909): La cytologie des Plasmodiophoracées et la classe des Phytomyxinae. Ann. Mycol. T. 7 p. 226—253.
- 17) — (1910): Sur quelques Plasmodiophoracées. Compt. Rend. Acad. Sc. T. 150 p. 1768—1770. Paris.
- 18) — (1911): Nouvelles recherches sur les Plasmodiophoracées. Ann. Mycologici T. 9 p. 226—246.
- 19) NAWASCHIN, S. (1899): Beobachtungen über den feineren Bau und Umwandlungen von Plasmodiophora brassicae WORON. im Laufe ihres intracellularen Lebens. Flora Bd. 86 p. 404—427.
- 20) NĚMEC, B. (1911): Zur Kenntnis der niederen Pilze. I. Eine neue Chytridiacee. Bull. intern. Acad. Sc. de Bohême T. 16 p. 1—19.
- 21) — (1912): Zur Kenntnis der niederen Pilze. IV. Olpidium Brassicae WORON. Ibid. T. 17 p. 1—11.
- 22) OSBORN, T. (1911): Spongospora subterranea (WALLROTH) JOHNSON. Ann. of Botany Vol. 25 p. 327—341.
- 23) PAVILLARD, J. (1910): État actuel de la protistologie végétale. Progressus rei botanicae T. 3 p. 474—544.
- 24) PROWAZEK, S. (1902): Zur Kernteilung der Plasmodiophora Brassicae WORON. Österr. Botan. Zeitschr. Bd. 52 Nr. 6 p. 213—217.
- 25) — (1905): Über den Erreger der Kohlhernie, Plasmodiophora brassicae WORON. und die Einschlüsse in den Carcinomzellen. Arbeiten a. d. Kais. Gesundheitsamte Bd. 22 p. 396—410.
- 26) SCHWARTZ, E. (1910): Parasitic Root Diseases of the Juncaceae. Ann. of Botany. Vol. 24 p. 511—522.
- 27) — (1911): The Life-history and Cytology of Sorosphaera Graminis. Ibid. Vol. 25 p. 791—797.
- 28) — (1914): The Plasmodiophoraceae and their Relationship to the Mycetozoa and the Chytridiae. Ibid. Vol. 28 p. 227—240.
- 29) VONWILLER, P. (1918): Über den Bau des Plasmas der niedersten Tiere. Arch. f. Protistenk. Bd. 38 p. 279—323.
- 30) — (1919): Über den Bau des Plasmas der niedersten Tiere. II. Lycogala epidendron. Ibid. Bd. 40 p. 1—15.
- 31) WINGE, Ö. (1912): Cytological Studies in the Plasmodiophoraceae. Arkiv för Botanik Vol. 12 N. 9 p. 1—39.
- 32) VAN WISSELINGH, C. (1898): Microchemische Untersuchungen über die Zellwände der Fungi. Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 31 p. 619—687.
- 33) WORONIN, M. (1878): Plasmodiophora Brassicae, Urheber der Kohlpflanzen-Hernie. Ibid. Bd. 11 p. 548—574.

## Tafelerklärung.

### Tafel 1—3.

Alle Figuren sind mit Hilfe des ABBÉ'schen Zeichenapparates (ZEISS) auf der Höhe des Objektes gezeichnet. Hom. Ölimmers. REICHERT  $\frac{1}{12}$ . Die Untersuchungen wurden auch ausgeführt mit Hilfe des Objektives: Apochr. 1,5 mm von ZEISS und Compens. Okularen 20:1 und 30:1. (Vergr. 2400:1 u. 3600:1.)

Die feinsten Strukturen auf den Tafeln 2 und 3 (Strahlungen, Centrosomen, Kernmembran, Cytoplasma, Kernspindeln usw.) wurden etwas zu stark reproduziert.

### Tafel 1.

Chondriom der *Plasmodiophora* BRASS. während ihres intracellularen Lebens.

Okular 12 Comp. ZEISS, Tubuslänge 171 mm<sup>1)</sup>. Vergr. 2400:1. Fixation REGAUD u. NĚMEC. Färbung mit HEIDENHAIN. Nicht alle sichtbaren Chondriomelemente u. Kerne dargestellt.

Fig. 1. Junge zweikernige Amöbe mit Chondriosomen: Körner sind vorherrschend.

Fig. 2. Dasselbe. Der zweite Kern ist nicht zu sehen.

Fig. 3. Bläschenförmige Alteration der Chondriosomen in einer jungen zweikernigen Amöbe. Der zweite Kern ist nicht zu sehen. Am Amöbenrande unveränderte stäbchenförmige Chondriosomen der Wirtszelle.

Fig. 4. Chondriosomen in einer großen vielkernigen Amöbe.

Auf Fig. 1—4 sieht man den alveolaren Bau des Cytoplasmas. Auf Fig. 2 u. 4 Vakuolen.

Fig. 5 u. 6. Vielkernige Amöben. Ein Teil der Kerne ist nicht zu sehen. Körner und stäbchenförmige Chondriosomen und Figuren ihrer Teilung (Hanteln). Auf Fig. 6 rechts, bei der Zellmembran Reste der Wirtszellechondriosomen oder Sedimente.

Fig. 7. Rechts ein Teil eines großen Plasmodiums kurz vor der Sporenbildung, links ein rundes ihm anliegendes Plasmodium. Eine große Anzahl Chondriosomteilungsfikuren. Nur die Chondriosomen (die Mehrzahl), die ganz genau dargestellt werden konnten, sind bezeichnet. Unten, in der Mitte ein gelblicher Rest des Inhalts der Wirtszelle und die ihm anliegenden, teils deformierten Chondriosomen. Infolge einer optischen Täuschung scheinen einige Chondriomelemente in den Vakuolen zu liegen.

Fig. 8. Teile eines erwachsenen Plasmodiums mit Chondriosomen kurz vor der Sporenbildung. Deren verschiedene Größe.

Fig. 9. Sporenanlagen und ihre Teile mit Chondriosomen. Man sieht verlängerte Formen.

Fig. 10. Sich formierende Sporen (ohne Membran) mit Chondriomelementen.

<sup>1)</sup> Da die normale Tubuslänge bei den REICHERT'schen Mikroskopen 160 mm ist und der Okularring die Höhe von 11 mm hat, so habe ich bei der Arbeit mit dem Zeichenapparat den Ring wegnehmen müssen und den Tubus auf diese 11 mm herausgeschoben.

## Tafel 2.

Entwicklungsphasen der *Plasmodiophora*.  
(Vegetative Teilung 1—10.)

Okular REICHERT 5. Vergr. 1900:1, außer Fig. 14 (6 Comp. Vergr. 1200:1). Tubuslänge 160 mm. Fixation 1—12 NAWASCHIN; 13—16 REGAUD. Färbung nach VOLKONSKY.

Fig. 1. Amöbenkerne mit Centrosomen an den Polen.

Fig. 2. Kerne einer vielkernigen Amöbe mit deutlich sichtbaren Centrosomen und schwacher Strahlung.

Fig. 3. Amöbenkerne ohne Centrosomen.

Fig. 4. Verlängerte Amöbenkerne mit Centrosomen und Strahlungen.

Fig. 5. Erscheinen von Chromatin um den Nucleolus in den Kernen vielkerniger Amöben.

Fig. 11. Das gleiche. Es ist aber möglich, daß diese Figur ein Stadium, welches der Chromatinfädenbildung (Taf. 3 Fig. 6, 7, 9) im Kerne bei der generativen Teilung vorhergeht, vorstellt.

Fig. 6 u. 10. Stadien der Äquatorialplatte der vegetativen Amöbenkernteilung. Auf Fig. 6 Centrosomen, auf Fig. 10 Kreuzfiguren.

Fig. 7. Abgang der Chromatintochterringe zu den Polen der Figur.

Fig. 8 u. 9. Telophasen derselben Teilung. Diaspase des Nucleolus. Auf Fig. 9 ist die Kernmembran undeutlich.

Fig. 12. Abnormale Encystierung der Amöben (?).

Fig. 13. Zweikernige Spore mit Chondriosomen.

Fig. 14. Simultane erste Kernteilung im Plasmodium beim Beginn der Sporenbildung. Nur ein Teil der Mitosen dargestellt. Stadien der Äquatorialplatte. Man sieht ihre Heterogenität (Körner), Centrosomen und Spindeln. Im Cytoplasma die Mitochondrien, oben in der Vakuole Sedimente, auf der Plasmodienperipherie Klümpchen unbekanntes Stoffes.

Fig. 15. Sporenanlagen: vier-, drei-, zwei- und einkernige Teile des Plasmodiums mit den Chondriosomen.

Fig. 16. Sporen mit Membranen, Kernen und Chondriomelementen, meist je zu einem. Rechts unten Spore ohne Membran mit mehreren Chondriosomen.

## Tafel 3.

## Sporenbildung und Vorbereitungsstadien.

Vergr. 1900:1. Fixierung NAWASCHIN. Färbung nach VOLKONSKY.

Fig. 1. Ein Teil des Plasmodiums der *Pl.* mit Kernen und Wirtszellenkern. Erscheinen des Chromatins in den Kernen, zuweilen sieht man den Nucleolus oder dessen Teil. Die Centrosomen, Strahlungen und Kernmembranen sind deutlich zu sehen.

Fig. 2, 3, 5. Das gleiche. Synapsisstadien. Kein Nucleolus. Auf Fig. 5 ist das Cytoplasma in hellgrün überfärbt, infolgedessen die Kernmembranen nicht so gut sichtbar sind. Auf Fig. 3 sind die Strahlungen undeutlich und deswegen nicht dargestellt.

Fig. 4. Dem auf Fig. 10 dargestellten vorangehendes Stadium (?).

Fig. 6, 7, 9. Prophasen der ersten Teilung. Spiremstadium. Chromatin in Spiralbänder und Fäden. Klümpchen unbekannter Natur im Cytoplasma.

Fig. 8. Chromosomenbildung. Schräger Schnitt durch die sich bildende Äquatorialplatte.

Fig. 10. Bildung der Kernspindel und der Äquatorialplatte. Medialschnitt.

Fig. 11. Eins der Stadien, die der Fig. 6 oder 7 entsprechen. Das Cytoplasma rot überfärbt, das Kernchromatin ist ungenügend gefärbt. Die Kernmembranen und Strahlungen sind unklar; Klümpchen.

Fig. 12. Äquatorialplattenstadien der ersten Teilung. Die Größe der Platte ist in der Projektion ca.  $1,5 \mu$ . Gut gefärbte Spindeln, Strahlungen und Centrosome.

Fig. 13 u. 14. Anaphasen derselben Teilung.

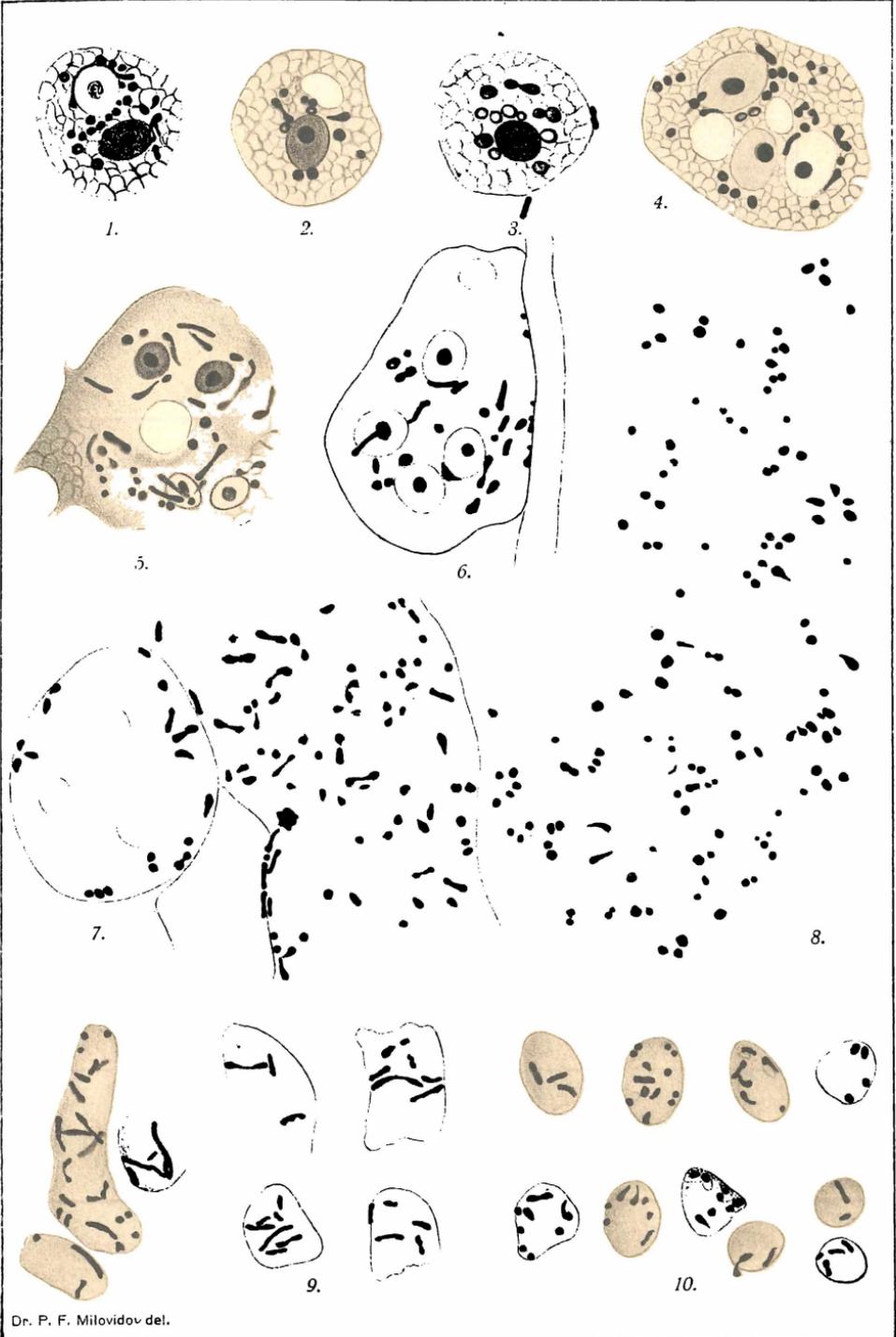
Fig. 15. Stadien der Äquatorialplatte der zweiten Teilung. Teilungen sind auch in den sich abgerundeten Sporenanlagen. Die Projektion ist ca.  $0,75 \mu$ .

Fig. 16. Anaphasen der zweiten Teilung.

Fig. 17. Tochterkerne. Das Chromatin sieht wie ein einziges Klümpchen aus, Centrosomenreste als Schnäbelchen.

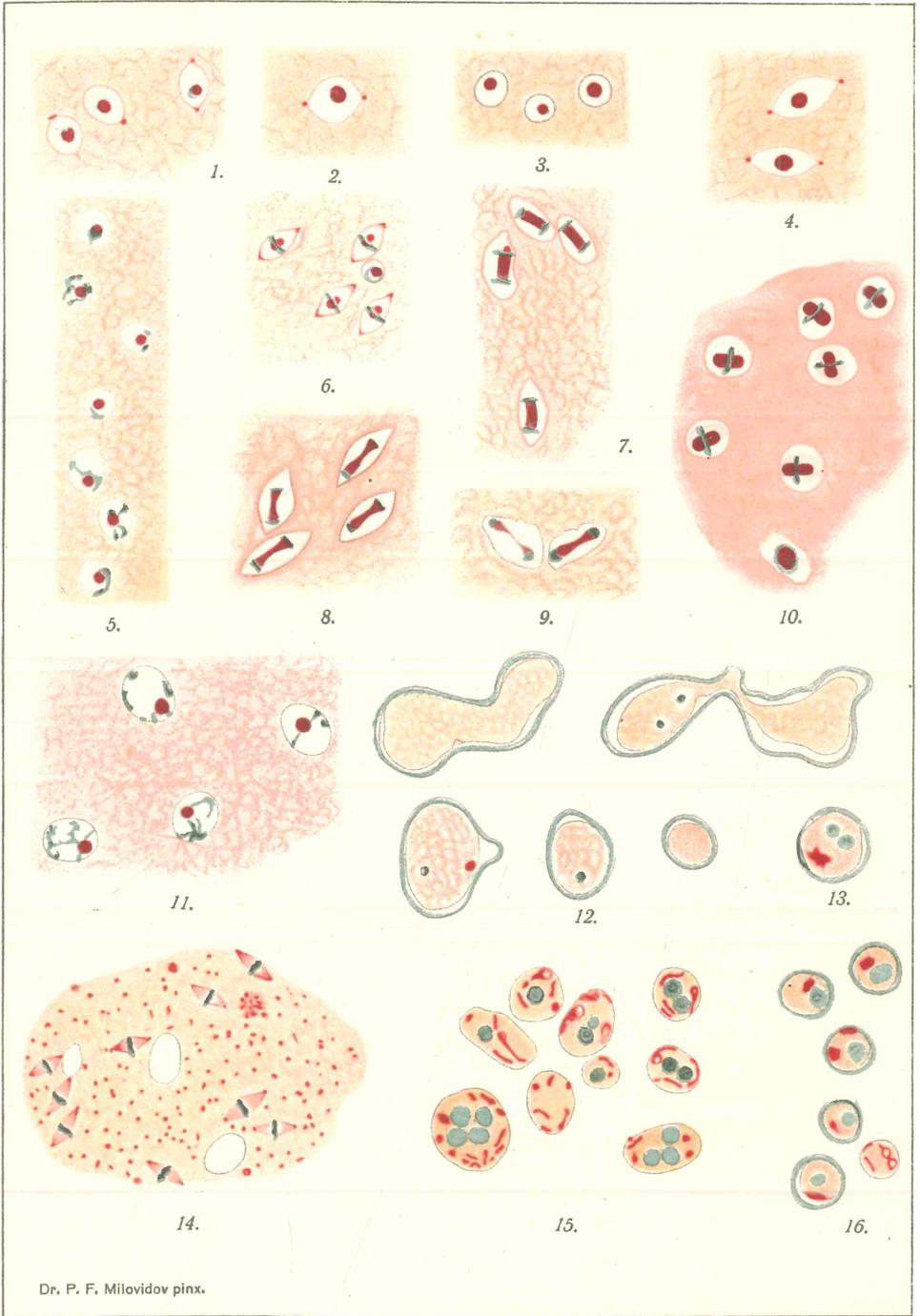
Fig. 18. Sporenbildung.

Fig. 19. Sporen vor der Bildung deutlicher Membran. Das Chromatin ist an den Peripherien der Kernmembran verteilt. Der Nucleus ist nicht zu sehen.

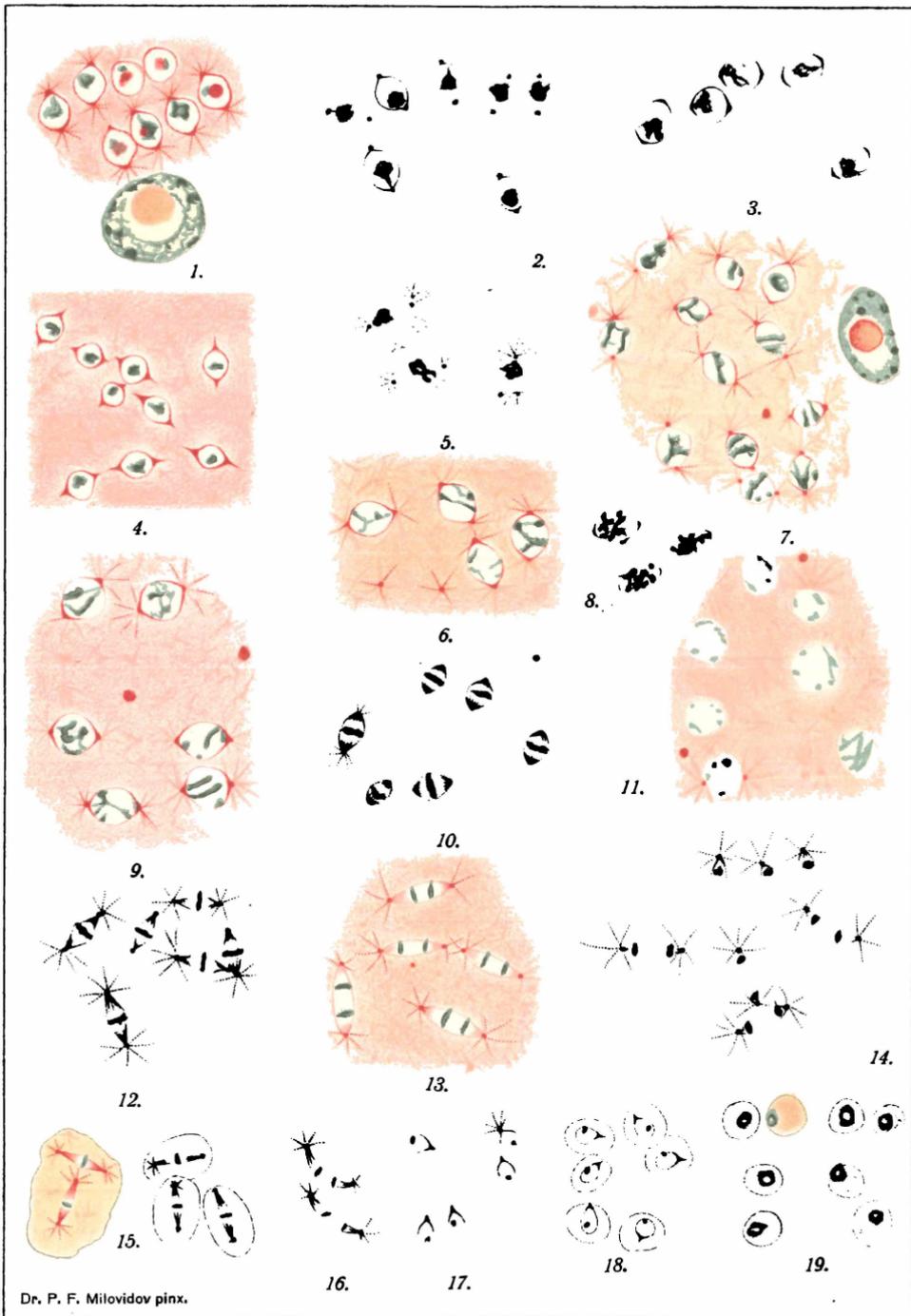


Dr. P. F. Milovidov del.

Milovidov.



Dr. P. F. Milovidov pinx.



Dr. P. F. Milovidov pinx.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1931

Band/Volume: [73\\_1931](#)

Autor(en)/Author(s): Milovidov P.F.

Artikel/Article: [Cytologische Untersuchungen an Plasmodiophora Brassicae Woron. 1-46](#)