

Fortpflanzungsvorgänge und Heteromorphismus bei marinen Ceratien

sowie vergleichende Bemerkungen über Kernteilung und Chromosomenverhältnisse bei der Radiolarienart *Aulacantha scolymantha* H.

Von

A. Borgert¹⁾ (Bonn).

(Hierzu 8 Textfiguren.)

1. Die Mitose und ihr Verhältnis zur Amitose bei *Ceratium* und bei *Aulacantha*.

Als ich seinerzeit (1910) über die Kernteilungsvorgänge bei marinen *Ceratium*-Arten berichtete, hatte ich zu meinem Bedauern nicht die Möglichkeit, zum Vergleich die Süßwasserart *Ceratium hirundinella* heranzuziehen. Zwar lag damals bereits eine Arbeit von LAUTERBORN (1895) über die Kern- und Zellteilung bei letzterem Objekt vor, aber, da dieser Forscher für die von ihm untersuchte Form manches anders schilderte, als ich es bei den mir zur Verfügung stehenden *Ceratium*-Arten sah, so hätte ich mich doch gern mit eigenen Augen überzeugt, ob wirklich wesentliche Unterschiede im Ablauf der Teilungsprozesse bei den einander nahestehenden Formen des Süß- und Meereswassers festzustellen seien. Nach den Angaben und Abbildungen LAUTERBORNS mußte es, wie gesagt, so scheinen.

So weiß uns LAUTERBORN in seiner Arbeit über *Ceratium hirundinella* nichts von dem Auftreten eines Knäuelstadiums zu berichten; eine Spaltung der Kernsegmente soll fehlen; dazu kommt die offen gebliebene Frage, ob Schleifenbildung der Chromosomen im Stadium der Äquatorialplatte besteht. Ferner mußte der im Vergleich zu

¹⁾ Nach Abschluß des Manuskripts erkrankt, konnte ich die Korrekturen leider nicht selbst erledigen. Herrn Dr. WURMBACH, der sich dieser Arbeit freundlichst unterzog, danke ich vielmals für seine Mühewaltung. D. Verf.

den meerbewohnenden Arten auf LAUTERBORNS Zeichnungen äußerst locker erscheinende Bau der Äquatorialplatte sowie der Tochterplatten auffallen und gegenüber den marinen Formen eine wesentlich geringere Chromosomenzahl bei der Süßwasserart annehmen lassen. Endlich ist aus der Arbeit LAUTERBORNS nicht ersichtlich, ob die von ihm untersuchte Art ebenfalls jenes „Nebenkörperchen“ besitzt, das von mir bei Meeresceratien aufgefunden und bei diesen, soweit untersucht, überall angetroffen wurde.

Als dann im Jahre 1921 GÉZA ENTZ auf Grund eigener Untersuchungen uns über den Verlauf der Mitose bei *Ceratium hirundinella* berichtete, zeigte sich, daß die Angaben LAUTERBORNS mannigfacher Ergänzung und Berichtigung bedurften, daß die Vorgänge der Kernteilung bei der genannten Süßwasserform in allen wesentlichen Punkten die gleichen sind, wie ich sie für *Ceratium tripos* und andere marine *Ceratium*-Arten festgestellt hatte — vielfach im Gegensatz zu JOLLOS (1910), der etwa gleichzeitig mit mir dieselben marinen Ceratien zum Gegenstand der Untersuchung machte¹⁾.

So bestätigte GÉZA ENTZ für sein Objekt das Vorkommen des Fadenknäuels mit Längsspaltung der Segmente (vgl. seine Taf. 13 Fig. 8 und 9), das weder LAUTERBORN noch auch JOLLOS bei *Ceratium* gefunden hatten. Er sah die Äquatorialplatte mit ihren Doppelfäden (vgl. seine Fig. 10) und die Stadien, die auf dem Wege über die Querteilung der Fadenpaare zur Ausbildung der Tochterplatten führen (Fig. 11—16). GÉZA ENTZ kommt auch hinsichtlich der Chromosomenzahl zu einem dem meinen ähnlichen Ergebnis. Hatte ich die Zahl der Kernsegmente für *Ceratium tripos* im ungeteilten Mutterkern im Maximum auf etwa 200 geschätzt²⁾, so meint GÉZA ENTZ sie für *Ceratium hirundinella* nach seinen Schnittpräparaten etwas höher, d. h. auf 264—284 angeben zu dürfen. Unerklärt blieb aber auch bei GÉZA ENTZ die Frage nach dem Vorhandensein oder Fehlen des „Nebenkörperchens“.

Von Interesse war es für mich, zu sehen, daß HANS SCHNEIDER im Verlaufe seiner 1924 veröffentlichten Untersuchungen über die Kernteilung bei *Ceratium tripos* bis ins einzelne die gleichen Verhältnisse wieder fand, die ich seinerzeit beschrieben hatte. Auch

¹⁾ Auf die Verschiedenheit unserer Befunde habe ich bereits früher im einzelnen hingewiesen. Vgl. BORGERT, A. (1911). Eine neue Form der Mitose bei Protozoen, nach Untersuchungen an marinen Ceratien. In: Verhandlungen des 8. Intern. Zoologen-Kongresses zu Graz 1911, p. 408—418.

²⁾ Die Chromosomenmenge wechselt, worüber an späterer Stelle noch weiteres zu sagen sein wird.

in der Centriolenfrage besteht Übereinstimmung in unseren Resultaten. Den Angaben von JOLLOS (1910) gegenüber, daß *Ceratium* ein besonderes Teilungsorganell besitzt, verhält auch BĚLAŘ (1926) sich ablehnend³⁾.

Nur in einer Frage geht SCHNEIDERS Ansicht und die meine auseinander, indem das gleiche Bild von uns verschieden gedeutet wird. Es handelt sich dabei um die Paarigkeit der Chromosomen, die im lockeren Knäuel sowie auch in den anschließenden Stadien zu beobachten ist. SCHNEIDER nimmt Zusammenlagerung je zweier Chromosomen an, einen Vorgang, den ich ebenfalls in Betracht gezogen hatte. Nähere Prüfungen und Erwägungen führten mich jedoch einen anderen Weg, so daß ich die Erscheinung als Folge eines Spaltungsprozesses erklärte.

Der letzteren Deutung hatten sich auch GÉZA ENTZ sowie BĚLAŘ angeschlossen.

Ich möchte auf diesen Gegenstand noch einmal zurückkommen, nachdem ich kurz über einige eigenen Beobachtungen an *Ceratium hirundinella* berichtet habe.

Hatten mich meine Untersuchungen an *Ceratium tripos* bezüglich der Doppelchromosomen zu der einen Auffassung geführt, so wurde durch SCHNEIDERS abweichende Auffassung der Wunsch in mir rege, zu sehen, ob vielleicht eine Nachprüfung der Chromosomenverhältnisse bei *Ceratium hirundinella* mich zu einer anderen Deutung der Vorgänge veranlassen würde. Als ich in neuester Zeit diese in der Umgebung von Bonn fehlende Form erhalten konnte, ergriff ich gern die Gelegenheit zu ihrer Untersuchung.

Das Material von *Ceratium hirundinella*, das mir Herr Privatdozent Dr. WURMBACH freundlichst zur Verfügung stellte, war von ihm im August 1926 bei Marburg in den Teichen von KÖHLERS Grund gefischt worden, wo die Art nach WURMBACHS Angabe zeitweilig in außerordentlicher Menge auftritt. Als Fixierungsmittel war mit gutem Erfolg ZENKERSCHE Flüssigkeit, zur Färbung Alaunkarmin verwendet worden.

Nach allem was ich sah, scheint mir *Ceratium hirundinella* ein recht günstiges Objekt zu sein, um den feineren Strukturverhältnissen des *Ceratium*-Kernes nachzugehen. Leider fand ich in dem Material nur ganz bestimmte, und immer wieder die gleichen Kernzustände, so daß ich beispielsweise das von GÉZA ENTZ beobachtete wichtige Stadium des lockeren Knäuels mit paarigen Kernsegmenten,

³⁾ Vgl. hierzu die Ausführungen bei SCHNEIDER (vgl. p. 308—310). Desgleichen bei BĚLAŘ (vgl. p. 336 u. 337).

das nach den gegebenen Abbildungen die größte Ähnlichkeit mit dem entsprechenden Kernzustand bei den marinen Formen hat, nicht zu Gesicht bekam und ich das Tochterplattenstadium nur ein einziges Mal zu untersuchen Gelegenheit hatte. Auch das Ruhestadium, in dem der Kern von *Ceratium* mehr oder minder locker punktiert erscheint, wurde nicht aufgefunden; aber über diese Kernphase ist ja schon wiederholt berichtet worden, allerdings, wie mir scheint, ohne die Ansichten völlig zu klären. Ich glaube kaum, daß die Dinge so liegen, wie GÉZA ENTZ (1921, p. 425 und 426, Textfig. A bis D) sie darstellt.

Das Stadium des dichten Knäuels mit wirr durcheinandergeschlungenen dünnen Chromatinfäden, das GÉZA ENTZ offenbar nicht zu Gesicht bekommen hat, fand ich sehr oft. Ich hatte es auch bei *Ceratium tripos* angetroffen (1910, p. 9), sah es bei der Süßwasserart aber in besonders schöner Ausbildung. Die Chromatinfäden erweisen sich als zusammengesetzt aus aneinandergereihten kleinen Kügelchen, zeigen also den bekannten perlschnurartigen Bau. Nucleolen sind in der Ein- oder Mehrzahl vorhanden. In Fig. 1 habe ich diesen Kernzustand dargestellt; allerdings habe ich mit Rücksicht auf die Deutlichkeit des Bildes davon Abstand genommen, die einzelnen Kügelchen der Fäden anzudeuten. Auch mit glattrandig gezeichneten Kernsegmenten gelingt es nicht ganz leicht, das wirre Durcheinander der Fäden einigermaßen überzeugend wiederzugeben.

Nicht minder wohlausgebildete Strukturen kamen mir von dem anschließenden Kernzustand vor Augen. Die Fäden sind dicker geworden, sie zeigen glattere Ränder. Die Fadenenden lassen gruppenweise eine annähernd parallele Anordnung erkennen; da aber die Richtung dieser Fadengruppen in den verschiedenen Gebieten des Kernes eine ungleiche ist, so kommen einzelne, sich zum Teil kreuzende Systeme zustande, die je nach der Ausgestaltung im Einzelnen ein wechselndes Bild entstehen lassen.

Dieses Stadium ist dargestellt in Fig. 2 und 3. In Fig. 2 ist die Richtung der einzelnen Systeme nicht so gleichartig wie in Fig. 3, wo ein ziemlich einheitlicher im wesentlichen paralleler Verlauf der Fäden erkennbar ist. Im übrigen waren die Bilder, die mir unter dem Mikroskop begegneten, so klar, daß sich der Verlauf

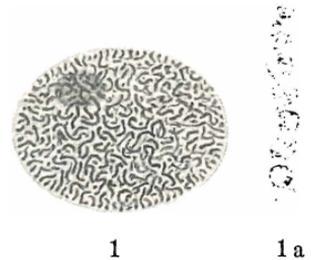


Fig. 1. *Ceratium hirundinella*. Hämalaun. Dichter Fadenknäuel, Kernmembran nicht sichtbar. Vergr. 1200 \times .

der einzelnen Fäden größtenteils mit dem Zeichenapparat leicht und sicher wiedergeben ließ. Auch in dieser Phase sind die Nucleolen in gleicher Weise wie vorher erhalten.

Verglichen mit *Ceratium tripos*, besteht kein wesentlicher Unterschied. Ich habe seinerzeit darauf verzichtet, von dieser Art ein stärker vergrößertes Bild der Kernphase zu geben, HANS SCHNEIDER bringt jedoch (1924, Taf. 13, Fig. 1) die Abbildung eines ähnlichen Kernstadiums der genannten marinen Art. Die Figur SCHNEIDERS zeigt deutlich die Fadengruppen oder -bündel mit ihrem verschiedenem Verlauf in den einzelnen Kerngebieten. Die unter Umständen weit durchgeführte Parallellagerung der Kernfäden hat noch nichts mit der Bildung der tonnenförmigen Äquatorialplatte zu tun; genau wie bei den untersuchten marinen Ceratien folgt nach GÉZA ENTZ auch für *Ceratium hirundinella* das lockere Knäuelstadium mit den längsgespalteneu oder — wie H. SCHNEIDER für *Ceratium tripos* annimmt — den paarig zusammengelagerten Chromatinfäden.



Fig. 2. *Ceratium hirundinella*. Chromatinfäden in Verlagerung zur Äquatorialplatte begriffen. Vergr. 1200×.



Fig. 3. *Ceratium hirundinella*. Dasselbe Stadium wie Fig. 2.

Ich selbst war, wie ich schon bemerkte, leider nicht in der Lage, jene nun folgenden bedeutungsvollen Zwischenphasen des Kerns von *Ceratium hirundinella* zu beobachten, die unter günstigen Verhältnissen vielleicht eher, als bei *Ceratium tripos* möglich war, Anhaltspunkte für die Frage nach der Entstehung der Paarigkeit der Chromosomen hätten bieten können. Die erneute Umlagerung, während der die Doppelfäden sich bilden, bringt die Entwicklung jener Phase, in der wir den aufgelockerten Knäuel vor uns haben. Die durch einen schmalen Spaltraum getrennten Fadenenden jedes Paares haben sich auf diesem Stadium unter gleichzeitiger Verkürzung und Dickenzunahme zu einem rundlichen Ballen formiert, dem eine Kernmembran als äußere Hülle fehlt und in dem die Fadenpaare ohne Ordnung durcheinander gelagert sind (vgl. GÉZA ENTZ, vgl. Fig. 8 und 9).

Wie dieses Stadium, so zeigt auch der weitere Verlauf der Vorgänge bei *Ceratium hirundinella* im Vergleich mit den Erscheinungen bei den Meeresceratien keine wesentlichen Besonderheiten. Dies

kann zunächst einmal für das Äquatorialplattenstadium (vgl. GÉZA ENTZ, Fig. 10), aber in gleicher Weise auch wohl bezüglich der Bildung der Tochterplatten und der Rekonstruktion der Tochterkerne gesagt werden. GÉZA ENTZ begnügt sich infolgedessen unter Hinweis auf die marinen Arten mit wenigen kurzen Bemerkungen (vgl. p. 424) und einer Anzahl von Zeichnungen (Fig. 11—20).

Aus der Reihe dieser Stadien habe ich bei *Ceratium hirundinella* nur noch ein einziges selbst beobachten können; in Fig. 4 habe ich es zur Darstellung gebracht. Es handelt sich um jene Kernphase, die uns die Tochterplatten einige Zeit nach ihrer Trennung zeigt. Ein hellerer schmaler Raum, in den die Kernfäden von beiden Seiten hineinragen, scheidet die beiden Chromosomenmassen von einander.

An den Polflächen, wo die Begrenzung eine scharfe ist, weisen die Tochterplatten eine grubenartige Einsenkung auf. An der antapicalen, also dem Vorderhorn abgewendeten Seite, ist diese am tiefsten und am deutlichsten ausgesprochen. Chromosomenpaare, deren nebeneinander gelagerte Fadenstücke sich durch ihre gleiche Länge und ihren parallelen Verlauf als zueinandergehörig erweisen, sind in diesem Falle nicht mehr zu unterscheiden, vielmehr sehen wir

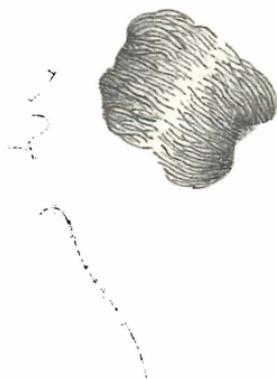


Fig. 4. *Ceratium hirundinella*. Tochterplattenstadium. Vergr. 800 \times .

die meist gekrümmten oder geschlängelten Chromatinfäden einzeln für sich, und nur in ihrer Gesamtheit in gleicher Richtung, verlaufen. In dem Trennungsgebiet zwischen den beiden Chromosomenmassen, ist eine äußerst zarte, von Platte zu Platte ziehende Faserung bemerkbar. Der perlschnurartige Bau der Kernfäden ist hier wieder gut zu erkennen. Auf die Wiedergabe dieser Einzelheit wurde bei der geringen Größe der Abbildung auch in diesem Falle verzichtet.

Einen besonderen Hinweis verdient noch das Nebenkörperchen, das, wie ich feststellen konnte, dem *Ceratium hirundinella* in gleicher

Weise wie den marinen Arten der Gattung zukommt, und das trotz seiner oft beträchtlichen Größe weder von LAUTERBORN noch neuerdings von GÉZA ENTZ beobachtet wurde. Es ist dies um so überraschender, als nach der Auffindung dieses Gebildes bei den meerbewohnenden Ceratien es nahe gelegen hätte, zu prüfen, ob das Körperchen auch der in Rede stehenden Süßwasserart zukommt. Zudem hat es hier die gleiche Lage zum Kern, d. h. an der den Hinterhörnern zugewendeten Seite, bei Teilungsstadien oft in nächster Nähe der hinteren Kernplatte, so daß es bei Untersuchung des Kernes eigentlich nur schwer übersehen werden kann. Indem ich Gelegenheit nehme, in Fig. 4 nicht nur den in Teilung begriffenen Kern, sondern auch das umgebende Plasma sowie die Umrisse des Panzers wiederzugeben, kann ich das Körperchen in seiner Lage dicht vor der Einsenkung der hinteren Tochterplatte, mit zur Darstellung bringen. Über die Bedeutung des Körperchens konnte auch hier nichts näheres ermittelt werden.

Endlich möchte ich noch mit einigen kurzen Ausführungen Stellung nehmen zu der von HANS SCHNEIDER aufgeworfenen Frage, ob nicht vielleicht die paarige Gruppierung der Kernfäden, wie sie im Stadium des lockeren Knäuels deutlich zutage tritt und bis zur Ausbildung der Tochterplatten, gelegentlich gar noch später, bestehen bleibt, die Folge einer Zusammenlagerung je zweier Chromosomen statt einer Längsspaltung der einzelnen Fäden ist.

Ich habe bereits bei meinen Untersuchungen an marinen Ceratien (1910, p. 39) die Möglichkeit einer paarigen Zusammenlagerung der Chromosomen für das Stadium des lockeren Knäuels ernstlich erwogen, diese Annahme aber als die unwahrscheinlichere nicht weiter verfolgt, und die Erscheinung als Spaltung gedeutet. Zu der gleichen Auffassung ist dann für *Ceratium hirundinella* auch GÉZA ENTZ (1921) gekommen und ebenso lehnt BĚLAŘ (1926, p. 105) eine andere Erklärung als diese ab¹⁾. Die Mitose von *Ceratium*, so sagt er wörtlich „läßt nicht nur jede Andeutung von Centrosomen und Spindelfasern vermissen, sondern läßt die Querteilung von längsgespaltene[n] Chromosomen als völlig sichergestellt erscheinen“²⁾.

¹⁾ Paarige Chromosomen, von denen angenommen wird, daß sie durch Längsspaltung entstanden sind, wurden auch bei anderen Peridineen, z. B. *Gonyaulax* abgebildet, so schon von GÉZA ENTZ (1909, p. 261, Taf. 9 Fig. 1).

²⁾ Der gesperrte Druck im obigen Citat findet sich in gleicher Weise in der Arbeit von BĚLAŘ.

Natürlich war ich mir bei meiner Deutung im klaren darüber, daß eine Längsspaltung und eine Querteilung der Kernsegmente zu einer Verdoppelung der Chromosomenzahl in den Tochterkernen führen muß. Diese Deutung machte mir jedoch keine Schwierigkeit. Den zur Normalisierung der Chromosomenmenge führende Vorgang sah ich in der amitotischen Teilung, ihr sollte danach für *Ceratium* dieselbe wichtige Bedeutung wie der entsprechende Vorgang bei der Radiolarie *Aulacantha* zukommen, wo eine Verdoppelung der Chromosomenzahl, wenngleich durch etwas andere Vorgänge bedingt, nach meinen Untersuchungen (1900 u. 1909) anzunehmen sein dürfte und ebenfalls neben Mitose auch Amitose uns entgegentritt. Im Falle einer paarigen Zusammenlagerung würden freilich viel einfachere Verhältnisse bestehen, weil alsdann die normale Zahl der Chromatinfäden für die Tochterkerne erhalten bleibt.

Mit der Entscheidung dieser Frage in dem einen oder anderen Sinne steht oder fällt somit alles das, was ich bezüglich der Regulierung der Chromosomenzahl nach eingetretener Verdoppelung ausgeführt habe. Ist meine Wahl zwischen den bestehenden zwei Möglichkeiten die unrichtige gewesen, so muß von vornherein jede Annahme eines ausgleichenden Vorganges verfehlt erscheinen.

Für den Anhänger der Paarungshypothese würden sich die Dinge so darstellen, daß im Anschluß an jenen in Fig. 2 u. 3 hier dargestellten Kernzustand der Übergang in den lockeren Knäuel mit seiner Umlagerung der Chromosomen gleichzeitig die Zusammengruppierung der Einzelfäden zu Fadenpaaren mit sich bringt.

Es ist nicht zu übersehen, daß auch eine zweite Möglichkeit noch besteht, die im Enderfolg ebenfalls eine Verdoppelung der Chromosomenzahl ausschließt. Es handelt sich dabei um die sehr beachtenswerte Äußerung von REICHENOW (1929, p. 214), der mit der Möglichkeit rechnet, daß die Querteilung der paarigen Kernfäden im Stadium der Äquatorialplatte nur vorgetäuscht ist, daß nämlich der Metaphase eine end-to-end-Koppelung je zweier Chromosomen vorausgegangen sein könnte.

Aber diesen beiden, im Falle ihrer Richtigkeit das Problem vereinfachenden, Deutungen scheinen mir insofern Bedenken entgegenzustehen, als sie uns nicht in die Lage versetzen, über die Ursache anderer Erscheinungen, wie z. B. den Wechsel der Chromosomenzahl, befriedigenden Aufschluß zu geben.

Von wiederum anderer Seite wird die Möglichkeit ins Auge gefaßt, daß bei bestehender Verdoppelung der Chromosomenzahl nachträgliche Verschmelzung der Chromosomenpaarlinge die zahl-

erhöhende Wirkung einer Längs- und Querteilung aufhebe. In diesem Sinne spricht sich GÉZA ENTZ (vgl. p. 425) aus.

Ich wüßte allerdings keinen Zeitpunkt während der Mitose anzugeben, wann etwa dieser Vorgang sich abspielen könnte, denn bis zur Rekonstruktion der Tochterkerne sehen wir die Fäden unverändert gesondert vor uns, von Verschmelzungserscheinungen ist nichts zu bemerken. Oder sollte etwas derartiges später noch im fädig gebauten Ruhekern auftreten? Wenn man in Betracht zieht, daß das Aussehen dieses Stadiums sehr wechselnd ist, daß die Chromatinteile bald dicht liegen, bald ansehnliche Durchsichten zwischen den Fäden bestehen, so könnte man vielleicht an eine solche Möglichkeit denken. Eine Beobachtung, die auf eine paarige Verschmelzung der Fäden zu irgendeinem Zeitpunkt hindeuten würde, wurde jedoch nicht gemacht; ich halte auch solche nachträglichen Verschmelzungsvorgänge für ausgeschlossen.

Schon bei der Untersuchung der Fortpflanzungsverhältnisse von *Aulacantha* hatte ich mich mit ähnlichen Fragen auseinanderzusetzen¹⁾. Bei diesem Objekt führt nach meiner Deutung der Befunde im Falle der Mitose eine zweimalige Längsspaltung der Chromosomen zu einer Verdoppelung ihrer Zahl²⁾, so daß das gleiche Ziel erreicht wird wie bei *Ceratium* durch eine Längs- und eine Querteilung der Kernsegmente. BĚLAŘ (vgl. p. 71 und 72) steht der Annahme einer zweimaligen Spaltung der Chromosomen bei *Aulacantha* mit Skepsis gegenüber, er möchte entweder nach der ersten Spaltung eine Wiedervereinigung der Hälften annehmen oder aber in der zweiten Längsteilung eine Vorbereitung zur nächsten Mitose sehen, doch sagt er selbst, daß „diese beiden Deutungsversuche den Resultaten der BORGFRTSchen Arbeit gegenüber etwas gezwungen erscheinen“.

Wenngleich BĚLAŘ (vgl. p. 105 ff.) auch auf die Mitose von *Ceratium* eingeht, und die Vorgänge mit denen bei der Gamogonie von *Aulacantha* in Vergleich stellt, so interessiert hier vor allem doch seine Einstellung zu der Frage, ob Mitose und Amitose hinsichtlich der Beeinflussung der Chromosomenzahl in antagonistischer Beziehung zueinander stehen können. Für *Aulacantha* wie auch für *Ceratium* glaube ich dies annehmen zu dürfen.

¹⁾ Siehe hierzu außer meiner bereits zitierten Arbeit von 1900 und 1909 auch A. BORGERT, 1923, p. 103 ff. Dort ist auch vergleichsweise von der Mitose bei *Ceratium* die Rede.

²⁾ Daß auch eine andere Möglichkeit von mir erwogen wurde, erwähnt BĚLAŘ (vgl. p. 72) richtig.

BĚLAŘ spricht sich bezüglich *Aulacantha scolymantha* gegen eine solche Annahme aus, ja, er möchte sogar (vgl. p. 340 ff.) in den Vorgängen, die ich als direkte Kernteilung bei der genannten Radiolarienart beschrieben habe, gar keine Teilungserscheinung erblicken, vielmehr neigt er der Ansicht zu, „daß es sich um pathologisch veränderte Endstadien einer Mitose handelt“.

Ich kann BĚLAŘ auf diesem Wege nicht folgen. Wenn man sieht, wie am ruhenden Kern ein medianer äußerst schmaler Spalt sichtbar wird; wie die Hauptöffnung bei dem Auseinanderweichen der zunächst noch im ruhenden Zustand verharrenden Tochterkerne und der Streckung der Zentralkapsel sich teilt, wie in der Ebene des Kernspaltes die Zentralkapselmembran durch eine einschneidende Rille ringförmig unterbrochen wird und dabei auf jede Hälfte auch eine Hälfte der Hauptöffnung entfällt, so kann man diese unverkennbar auf eine Teilung der Zentralkapsel zustrebenden Veränderungen schwerlich im Sinne BĚLAŘS deuten. Es kommt auch noch hinzu, daß die in Rede stehenden Zustände zeitweilig überwiegen¹⁾; und ehe ich das Stadium der Mitose überhaupt jemals zu Gesicht bekam, waren mir Bilder der einfachen Kernspaltung etwas durchaus geläufiges; ich hatte sie als Student schon in Kiel in Präparaten meines verehrten Lehrers, Prof. BRANDT, wiederholt aufgefunden, aber damals nie Zustände der Mitose gesehen.

Man wird eben doch nicht in gleich ausnahmsloser Weise wie BĚLAŘ geneigt ist, es zu tun, die Amitose bei Protozoen in die Reihe abnormer Entwicklungsvorgänge verweisen dürfen. (Jedenfalls ist REICHENOW (vgl. p. 230) bereit, für *Aulacantha* die direkte Kernteilung als normalen Vorgang anzuerkennen.) Nach meiner Ansicht hat BĚLAŘ auch manches übersehen, was für die Beurteilung der Verhältnisse bei *Aulacantha* bedeutungsvoll ist. BĚLAŘ weist u. a. darauf hin, daß die Vermehrung oder Verminderung der Chromosomenzahl durch Mitose bzw. Amitose, wie sie von mir geschildert worden ist, nicht in Einklang stehe mit unseren Vorstellungen über die Bedeutung, die die Chromosomen für die Vererbungserscheinungen besitzen. Mir scheint, daß wir zu diesen Fragen in vorliegendem Falle eine andere Einstellung einnehmen müssen, als BĚLAŘ sie vertritt. Halten wir uns gegenwärtig, daß bei der Disintegration des Kernes bei *Aulacantha* je eine einzelne Chromosomenschleife die Grundlage für die Entstehung der Gametenkerne liefert, daß dann zunächst eine beschränkte Zahl von Kernsegmenten in den Teilungsfiguren sichtbar wird und schließlich bei voll ausgebildeten Orga-

¹⁾ Vgl. BORGERT, A. 1909, p. 224.

nismus uns die Chromosomen in ungeheurer Menge entgegentreten, so wird uns die von BĚLAŘ abgelehnte doppelte Spaltung mit ihrer die Zahl stark vermehrenden Wirkung zur Erklärung der Erscheinung vielleicht ganz willkommen sein; darüber hinaus werden wir aber wie gesagt, die Chromosomen von *Aulacantha* in einem anderen Licht sehen müssen, als BĚLAŘ es tut. Etwas weiteres erscheint noch als Notwendigkeit: Dem etwa eintretenden Übermaß in der Zunahme der sich stark vermehrenden Chromosomenmenge muß ein Gegengewicht entgegenstehen, und das meine ich eben in den die Zahl halbierenden Amitosen zu sehen.

Es scheint mir angebracht, auf die Verhältnisse bei *Aulacantha* einzugehen, ehe ich mich der Amitose von *Ceratium* zuwende, weil im letzteren Falle ähnliche Fragen zu klären sind. Auch für *Ceratium*, wenigstens für die von mir untersuchten Arten der Gattung konnte ich neben der Mitose direkte Kernteilung beschreiben und wenn tatsächlich, wie BĚLAŘ bezüglich der Mitose von *Ceratium* bestätigend meint, die zweimalige Teilung der Chromosomen völlig sicher gestellt ist, so werden für dieses Objekt entsprechende Gedankengänge wie bei *Aulacantha* angeregt.

Treten wir diesen Fragen für *Ceratium* näher, so ist zunächst festzustellen, daß über den Bau des ruhenden Kernes eine einheitliche Ansicht noch immer nicht gewonnen ist. In seinem Innern weist der Kern außer dem Nucleolus bzw. den Nucleolen, wie ich die Dinge sehe, zahlreiche Chromatinfäden auf, die in mehr oder minder dichter Lagerung, nebeneinander gleichlaufend, den Kernraum von einer zur anderen Seite durchsetzen. Bei der Betrachtung des *Ceratium* von der Fläche her blickt man auf die Enden der Fäden und erhält so den Eindruck einer bald engen, in anderen Fällen mehr lockeren Punktierung.

HANS SCHNEIDER, der ebenfalls eine solche Kernstruktur erkannt hat — er spricht in diesem Falle von relativer Kernruhe — neigt jedoch der Ansicht zu, daß, sobald Fadenstruktur vorhanden ist, diese schon eine Vorbereitung zur Mitose darstellt und daß die volle Kernruhe durch die Verteilung des Chromatins in Gestalt von getrennten Chromatinkügelchen gekennzeichnet ist, die den Kernraum etwa so auffüllen, wie Schrotkügelchen ein Gefäß¹⁾.

¹⁾ Daß die von H. SCHNEIDER in diesem Falle untersuchten *Ceratium*-Cysten, mit denen auch GÉZA ENTZ sich beschäftigt hat, andere Verhältnisse zeigen als die Kerne der freibeweglichen Ceratien, halte ich für möglich. Auf gewisse Unterschiede weist G. ENTZ (vgl. p. 418) in bezug auf *C. hirundinella* hin. Hier soll die Kügelchenstruktur Cysten wie frei beweglichen Individuen zukommen.

Auch GÉZA ENTZ spricht von einer „aus Kügelchen aufgebauten Struktur“.

Ich kann mich der Ansicht HANS SCHNEIDERS, daß die Fadenbildung Einleitung der Mitose ist, nicht anschließen. Wenn man sieht, wie die Fadenstruktur auch dem sich auf direktem Wege teilenden Kern zukommt (BORGERT, 1910, Taf. 3 Fig. 29 u. 33), wobei eine gelegentliche Verschiedenheit in dem Aussehen der Kernhälften mit partiell durchgeführten sekundären Drehungserscheinungen zu erklären ist, so wird man zu der Auffassung geführt, daß die fädige Anordnung des Chromatins schon eine Eigenschaft des ruhenden Kernes ist. Das gleiche zeigen auch die übereinstimmenden Beobachtungen am Kern von *Ceratium fusus*. Besonders aber spricht noch gegen die Ansicht SCHNEIDERS der Umstand, daß solche mittels Amitose zweikernig gewordenen Ceratien sicherlich nicht vor einer sich damit anbahnenden erneuten Kernteilung, und zwar durch Mitose, stehen. Ich komme auf diese ganze Frage noch einmal im nächsten Kapitel zurück.

Bezüglich des Teilungsvorganges bei der Amitose habe ich schon früher (1910, p. 18 u. 19) bemerkt, „daß die Teilungsebene stets parallel, nie senkrecht, zur Richtung der Kernfäden verläuft, so daß die letzteren in ihrer vollen Länge . . . einfach nur in zwei Portionen gesondert werden“. Das würde aber bedeuten, daß durch die Amitose für die Tochterkerne eine Halbierung der Zahl der Kernsegmente bedingt wird.

Wenn meine früher geäußerte Ansicht richtig ist — und sie wird auch wohl von anderer Seite vertreten — so sind die Kernfäden, von denen hier die Rede ist, bereits als Chromosomenindividuen anzusprechen, die danach bei *Ceratium* persistierende Gebilde sind. H. SCHNEIDERS Äußerung deutet offenbar in gleicher Richtung, wenn er sagt (vgl. p. 305): „Es ist aber wichtig festzustellen, daß meistens die Chromatinfäden der Kernteilung bei *Ceratium* von einem Teilungsschritt zum andern erhalten bleiben“, nur, daß nach meinen Befunden der neue Teilungsschritt nicht unter allen Umständen eine Mitose ist, sondern auch eine direkte Kernteilung sein kann.

Bedeutungsvoll in diesem Zusammenhang erscheint mir vor allem der Wechsel in der Menge der Kernfäden bei *Ceratium*, der so oft beobachtet und besonders erwähnt wurde, daß an der Richtigkeit der hierauf bezüglichen Angaben wohl nicht zu zweifeln ist. Bald sind die Fäden im ruhenden Kern dicht gelagert, bald wesentlich weitläufiger und mit geräumigen Durchsichten; ich traf auch spätere Kernzustände an, vor allem Äquatorial- und Tochterplatten-

stadien, die einen so starken Rückgang der Chromosomenzahl aufwiesen, daß die betreffenden Individuen kümmerlich und degeneriert aussahen. Die Schwankungen in dieser Beziehung dürften danach weit größer sein, als HANS SCHNEIDER annimmt (vgl. p. 311 ff.).

Ist die gegebene Darstellung richtig, so werden wir kaum um die Annahme einer Herabsetzung der Chromosomenzahl als Folgeerscheinung der direkten Kernteilung bei *Ceratium* herumkommen und der Gedanke, in der Mitose den erforderlichen, dem Absinken der Chromosomenzahl entgegenwirkenden Normalisierungsprozeß zu erblicken, läge nicht ganz fern. Dabei ist allerdings Voraussetzung, daß die direkte Kernteilung überhaupt im Dienste der Fortpflanzung steht.

Wenn ich vorher von der Verdoppelung der Chromosomenzahl durch die Mitose ausging und den Ausgleich in der Amitose suchte, so zeigt die obige Betrachtung, daß der entgegengesetzte Weg nicht minder gangbar ist; auch H. SCHNEIDER (vgl. p. 311) rechnet damit, daß „Amitosen häufig sein mögen und eine gewisse Verschiedenheit der Chromosomenzahl bewirken“.

Jedenfalls liegen die Dinge so, daß REICHENOW (1929, p. 230) im Gegensatz zu BĚLAŘ im Hinblick auf den polyenergiden Kern die Amitose für *Aulacantha* als besonderen hier, neben der Mitose bestehenden Teilungsmodus anzuerkennen geneigt ist. In diesem Falle würde „das Vorkommen von Amitose unseren Vorstellungen von der Notwendigkeit erbgleicher Verteilung der generativen Komponente in keiner Weise widersprechen“.

Wenngleich diesen Forderungen die Amitose von *Ceratium* keineswegs genügen würde, so scheinen uns hier doch so besondere Verhältnisse entgegenzutreten, daß es unter Umständen anderer Maßstäbe als der bisherigen bedarf. Ich denke dabei an die Erscheinung des Formenwechsels, wie sie durch andere Forscher bereits festgestellt worden ist. Was diese Vorgänge betrifft, so möchte ich im folgenden darüber einiges bemerken.

2. Direkte Kernteilung, Knospung, Kettenbildung, Heteromorphismus.

Während die Mitose der Ceratien wegen der bei ihr in Erscheinung tretenden besonderen Vorgänge immer wieder zu neuen Untersuchungen angeregt hat, ist die direkte Kernteilung bei diesen Formen von den Protozoenforschern mehr oder minder unbeachtet gelassen worden. Ganz wenige Autoren nur sind es, die sich mit

der Frage nach dem Verlauf oder gar mit der Klärung der Bedeutung der direkten Kernhalbierung der Ceratien beschäftigt haben. Und doch mögen hier im Hintergrunde noch weitere Fragen stehen, die es lohnen würden, den Dingen im einzelnen nachzugehen. Ich denke vor allem dabei an die am Schluß des vorigen Abschnittes schon flüchtig gestreifte Erscheinung des Heteromorphismus.

Die Verschiedengestaltigkeit der Individuen von *Ceratium tripos* wurde durch LOHMANN (1908) bei der Kettenbildung, durch APSTEIN (1910 a) außerdem auch im Falle der Knospung festgestellt. Von der Knospung soll zunächst die Rede sein.

Unter dem Material, das mir seinerzeit mein Freund APSTEIN für meine Untersuchungen an *Ceratium* (1910) zur Verfügung stellte, befand sich auch ein Glas, das laut der von APSTEIN beigefügten Notiz Stadien der Knospung in reichlicher Menge enthielt. Damals mußte ich äußerer Umstände wegen meine *Ceratium*-Arbeit abschließen, ohne dies Material berücksichtigt zu haben; es sollte spätere Verwendung finden. Bedauerlicherweise ist mir das Gläschen, in dem ich bei der ersten Prüfung vor Jahren interessante Entwicklungszustände gesehen hatte, abhanden gekommen. Unter diesen Umständen muß ich bei den weiteren Ausführungen in erster Linie der Darstellung folgen, die APSTEIN von den Vorgängen bei der Knospung gegeben hat.

Was der genannte Forscher (1910 a u. b, 1911) über die Knospung bei *Ceratium tripos* var. *subsalsa* mitteilte, betrifft im wesentlichen nur den Ablauf der äußeren Vorgänge. Wir erfahren, daß der Kern sich teilt und die eine Hälfte, von einer kleinen Menge Plasma umgeben, aus dem Hohlraum des Skelettes hervortritt. Die ausgetretenen Teile liegen auf der Ventralseite in der Längsfurche des *Ceratiums*. In der Umgebung des nach außen tretenden Kernes sieht man alsdann im Plasma feine Panzerstücke erscheinen, bis schließlich ein ausgebildetes *Ceratium*, nun aber in Gestalt der var. *lata*, zu erkennen ist (siehe Fig. 5). Von 1000 Ceratien zeigten bis 40 Exemplare Kernteilung und bis 14 trugen die Merkmale der var. *lata* in mehr oder minder weit ausgebildetem Zustand. In wenigen Fällen wurden Exemplare von *Ceratium tripos* var. *subsalsa* beobachtet, die als Knospen junge *truncata*¹⁾ statt der *lata* aufwiesen (siehe Fig. 6).

Die Kernteilung verläuft bei der Knospung, wie APSTEIN wiederholt betont, unter dem Bilde der Amitose. Es wird dabei auch

¹⁾ Nach KOFOID und ebenso nach APSTEIN durch Autotomie oder unvollkommene Ausbildung zustande gekommene Abweichungen von *C. tripos*.

darauf hingewiesen, daß die Tochterkerne zunächst dicht beieinander liegen, was bei der Mitose nicht der Fall ist; gelegentlich sah APSTEIN noch eine zarte Verbindung zwischen den Kernen bis zur Ausbildung der fertigen Knospe bestehen. Auf den Vorgang der

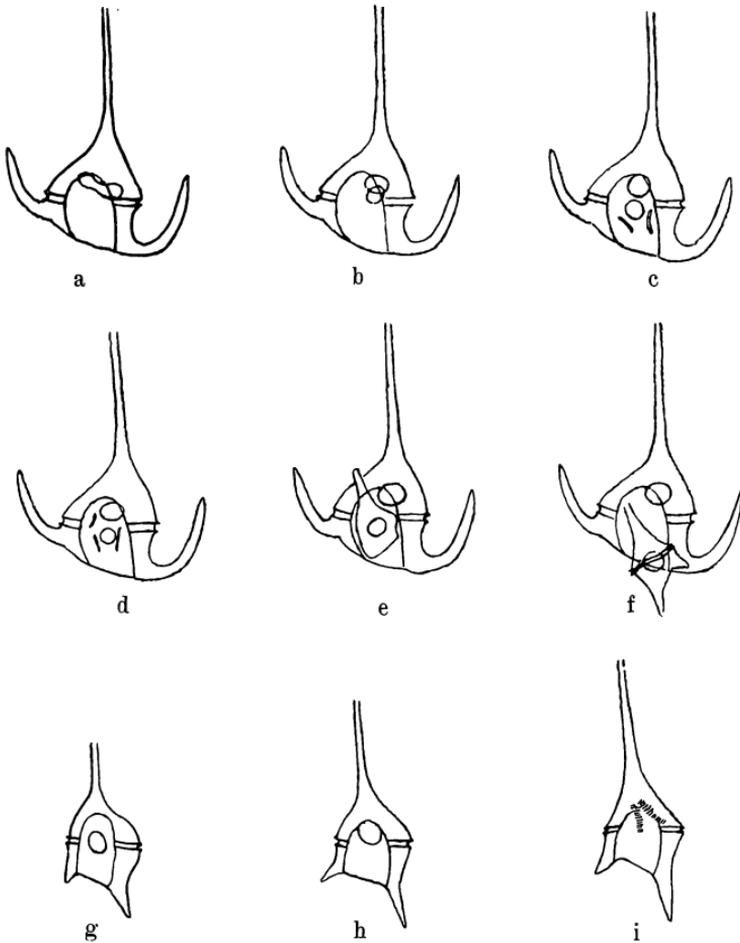


Fig. 5. Entstehung der *f. lata* als Knospe von *Ceratium tripos*. Fig. a—f: Entstehung der Knospe am Mutterindividuum (aus APSTEIN, 1910 b, p. 35), Fig. g, h, i: Weiterentwicklung der losgelösten Knospe und mitotische Teilung derselben (aus APSTEIN, 1911, p. 158, Teil der dortigen Fig. 3).

Kernteilung bei der Knospung selbst geht APSTEIN nicht näher ein, wir erfahren nur (1910 b, p. 34) von einer Längsstreckung und Durchschnürung des Kernes.

Das wechselnde Bild, das die Amitose bei *Ceratium tripos* — abgesehen von der Knospung — darbietet, habe ich (1910) in meiner Arbeit über Kern- und Zellteilung bei marinen *Ceratium*-Arten ge-

schildert und dabei auch den Teilungsmodus unter Längsstreckung — der, allerdings am wenigsten ausgesprochen, die von APSTEIN besonders bemerkte nahe Zusammenlagerung der Tochterkerne in Erscheinung treten läßt —, zur Darstellung gebracht (vgl. Taf. 3 Fig. 30).

HANS SCHNEIDER, der am gleichen Objekt ähnliche Bilder der einfachen Kernzerlegung wie ich beobachtet hat (vgl. p. 303), scheint, wenngleich er mit dem Auftreten von Amitosen bei Fortpflanzungsprozessen auch wohl rechnet, doch mehr geneigt, diese Vorgänge am Kern als vorübergehende Gestaltsveränderungen oder auch als Zerfallserscheinungen vor Absterben der Zelle zu deuten. In bestimmten Fällen mag SCHNEIDER wohl Recht mit seiner Auffassung haben, immerhin erscheint es mir doch nicht ganz bedeutungslos, daß mit der Durchteilung des Kernes, wie meine Abbildungen (vgl. Taf. 3) erkennen lassen, auch eine solche des Nebenkörperchens verbunden zu sein pflegt, nur hatte ich keine Gelegenheit, spätere Stadien zu beobachten, die Aufschluß über die weiteren Schicksale solcher zweikernig gewordenen Individuen hätten bringen können, und es mögen ja auch verschiedene Möglichkeiten bestehen.

Auf jeden Fall dürften die Angaben APSTEINS zunächst das eine erweisen, daß auch der Amitose im Rahmen der Fortpflanzungserscheinungen von *Ceratium tripos* eine bestimmte Rolle zufallen kann, daß eben die Fortpflanzung durch Knospung verknüpft ist mit direkter Kernteilung. Dazu kommt dann aber, wie schon gesagt, noch des weiteren, daß dieser Fortpflanzungsmodus zur Entstehung anders gestalteter Individuen führt.

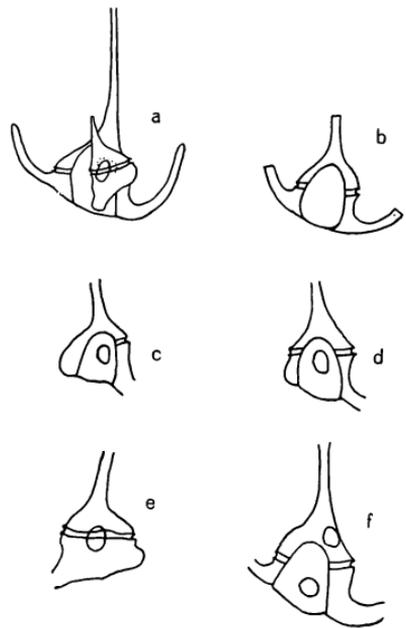


Fig. 6. Entstehung der *f. truncata* als Knospe von *Ceratium tripos* var. *subsalsum*. a Junges Individuum im Zusammenhang mit dem mütterlichen *Ceratium*, b fertiges Individuum, c, d, e, f aufeinanderfolgende Entwicklungszustände. Bei f hat bereits erneute Kernteilung stattgefunden. a, c, d, e, f nach APSTEIN, 1911, p. 158, Fig. 2, Fig. b nach LOHMANN, 1908, p. 270, Fig. 21, IIIa.

So erhebt sich denn mit Dringlichkeit die Frage nach der Natur der formativen Faktoren; sind es äußere Einflüsse der Umgebung, die bei der Gestaltbildung bestimmend mitwirken, oder hat man die Ursache des Heteromorphismus in inneren Erscheinungen und Vorgängen zu suchen?

Ehe ich auf die Erklärungsversuche LOHMANN'S und KOFOLD'S zu sprechen komme, sei des von beiden Forschern beobachteten, bei Kettenbildung in Erscheinung tretenden Heteromorphismus gedacht. Wir sehen uns dabei der Tatsache gegenüber, daß unter gegebenen Verhältnissen Gestaltsveränderung auch bei einfacher Teilung, durch die die Kettenbildung hervorgerufen wird, zutage tritt. Schon an und für sich ist es ja eine bemerkenswerte Erscheinung, daß bei Schizogonie verschieden gestaltete Individuen entstehen; bei *Ceratium* mit seinem eigentümlich asymmetrischen Skelett müssen wir uns aber den Ablauf des Teilungsprozesses und seine Auswirkungen auf die Teilungsprodukte zum näheren Verständnis im besonderen gegenwärtig halten. Ich werde diesen Punkt noch kurz zu berühren haben.

Als LOHMANN (1908) bei Kettenbildung Heteromorphismus für *Ceratium* feststellte, wobei er *Ceratium tripos* als Ausgangsform mit den Formen *lata* oder *lineata* verbunden fand, sah er in den abweichenden Gestalten, zu denen auch *truncata* noch hinzutritt, Temporalvariationen der genannten typischen Grundform, doch gelang es ihm nicht, die Formveränderungen mit der gleichzeitig bestehenden Beschaffenheit des Meereswassers in Übereinstimmung zu bringen. So beobachtete LOHMANN die langhörnigen Formen während der Periode größter innerer Reibung, in der „man eher eine Reduktion der Schwebvorrichtungen erwarten sollte“.

Auch die Tatsache, „daß bei dieser Formänderung regelmäßig zwei Formen entstehen: f. *lata* und *lineata*“, führte LOHMANN zu dem Schluß, daß es sicherlich nicht möglich sei, die Vielgestaltigkeit der *Ceratium*-Formen „einfach als Reaktion auf Änderungen der Tragfähigkeit des Wassers zurückzuführen“.

KOFOLD (1909) beschäftigt sich ebenfalls, und zwar recht eingehend, mit der Frage der Gestaltsveränderung der Kettenindividuen bei *Ceratium*, er erwägt alle ihm möglich erscheinenden Gründe der Erscheinung und weist darauf hin, daß es sich beim Saisondimorphismus nur um allmähliche Umgestaltung unter Auftreten von Übergängen und Zwischenformen handeln könne, während bei den abweichend gestalteten Individuen im Falle der Kettenbildung „Mutationen“ vorlägen, bei denen sprunghafte Änderungen in den

hydrographischen Verhältnissen die Ursache zu ebenfalls sprunghaften Umgestaltungen der Form bildeten. Solche Ursachen lägen beispielsweise auch im Falle der Untersuchungen LOHMANN'S vor, der Kettenbildung nur bei seinen Aquariumsversuchen — nie aber im freien Meer — beobachtet hätte. Die künstlich gestellten abweichenden Lebensbedingungen sollten nach KOFOID hier die Anregung zur Bildung von Mutationen gegeben haben, geradeso wie bei dem von ihm selbst beobachteten Formenwechsel bei *Ceratium*-Ketten unvermittelt am Fundort aufgetretene Änderungen der Beschaffenheit des Wassers der Erscheinung zugrunde lägen.

APSTEIN (1911, p. 160) wendet sich gegen KOFOID'S Erklärungsversuch und seine „Mutationshypothese“. Dabei weist APSTEIN auf Erzeugung verschiedengestalteter Formen hin, wie sie bei *Ceratium* auch durch Knospenbildung zustande kommen, was beweist, daß abweichend gestaltete Individuen ebensogut im freien Meere unter normalen Verhältnissen entstehen.

APSTEIN'S Einstellung zu der Frage der Formveränderungen bei *Ceratium* ist eine ganz ähnliche, wie sie sich bei LOHMANN findet; es klingt aber aus seinen Ausführungen (vgl. p. 161 oben) schon der Gedanke an das Mitwirken innerer Faktoren irgendwelcher Art heraus.

Es dürfte sich erübrigen, bei der Frage nach dem Formwechsel und den bewirkenden Ursachen vergleichsweise auf die Verhältnisse bei *Ceratium hirundinella* einzugehen. Für die Süßwasserart liegen die Dinge so ganz anders als für die marinen Formen: das umgehende Medium zeigt im ersteren Falle viel weitergehende Verschiedenheiten und Schwankungen, vor allem im Zusammenhange mit dem Wechsel der Jahreszeiten, so daß man neben Temporal- auch Lokalvariationen unterscheiden kann. Zu allem übrigen kommt, daß die Fortpflanzungserscheinungen, die für meine Betrachtungsweise von größter Bedeutung sind, auf beiden Seiten ausgesprochene Besonderheiten zeigen, daß z. B. bei *Ceratium hirundinella* Kettenbildung und Knospung vermißt werden und auch Amitose nicht zur Beobachtung gelangte, während andererseits bei der genannten Süßwasserart Befruchtungsvorgänge beschrieben werden konnten, wie sie bei marinen Formen bisher nicht nachzuweisen waren. Ebenso wenig wie im erwähnten Falle vermag ich bei Klärung der vorliegenden Fragen Gewinn zu ziehen aus den bei anderen Protozoen gemachten Beobachtungen über Variabilität.

Bemerkt sei in diesem Zusammenhange nur noch, daß REICHENOW (1929, p. 340) für die veränderten Individuen der *Ceratium*-Ketten

die Frage erwägt, ob es sich in diesem Falle nicht vielmehr um Modifikationen als um Mutationen handle, d. h. um Formen, bei denen die Erbmasse keine Veränderung erfahren habe. Das aber ist gerade der springende Punkt.

Liegen die Verhältnisse nun so, daß die bisherigen Erklärungsversuche für das Zustandekommen eines Formenwechsels bei *Ceratium* nicht ausreichen, so werden wir an der schon oben angedeuteten Frage nicht vorbeigehen können, ob nicht im vorliegenden Falle statt der erwähnten äußeren, vielleicht gewisse innere Faktoren formgestaltenden Einfluß besitzen. Man könnte dabei an die Kern-Plasmarelation denken, oder an die Bedeutung der Kernstruktur bzw. der Chromosomenzahl.

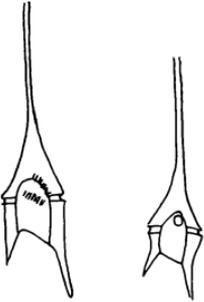


Fig. 7. *Ceratium tripos* var. *subsalsa*, f. *lineata*.

Nach APSTEIN, 1911, p. 158, dortige Fig. 4.

Den Erscheinungen der Umgestaltung im Zusammenhange mit der Frage nach den Kernverhältnissen nachzugehen, liegt für mich um so näher, als meine früheren Untersuchungen über den Kern der Ceratien, deren Resultate vollkommen unabhängig von den hier berührten Problemen des Formenwechsels bei *Ceratium* gewonnen wurden, in jene Richtung weisen, in der ich versuchen möchte, die Ursache der ungeklärten Erscheinung aufzufinden.

Schon APSTEIN macht, ohne aber die Kernverhältnisse in Beziehung zur Formgestaltung zu bringen, Angaben über die Kerngröße; so berichtet er (vgl. p. 158) für die von dem Mutterindividuum stark abweichende f. *lineata*, die bei Kettenbildung von *Ceratium subsalsum* gefunden wurde, daß auffällig an dieser Form „der winzige Kern“ von im Mittel nur $6 \times 13 \mu$ Durchmesser sei, der „dem Volumen nach ungefähr den neunten Teil des Kernes von *Ceratium subsalsum* ausmacht“. Und weiter (p. 159): „Die geringe Kerngröße ist . . . für *Ceratium lineatum* charakteristisch“. Für die durch Knospung entstandenen Formen *truncata* und *lata* wird andererseits von APSTEIN vermerkt, daß der Kern ungefähr die gleiche Größe wie bei *Ceratium subsalsum* besitzt. Der Unterschied in der Kerngröße bei *lata* einerseits und *lineata* auf der anderen Seite gewinnt für APSTEIN in anderem Sinne und zwar dadurch besonderes Interesse, daß APSTEIN (p. 161), ebenso wie LOHMANN (vgl. p. 275) diese Formen für Anisogameten von *Ceratium tripos* var. *subsalsa* hält, die „miteinander konjugieren“. Neben der auftauchenden Frage, ob vielleicht die Abnahme der

Kerngröße im Falle von *Ceratium lineatum* die Ausbildung der Körperform beeinflussen mag, bzw. im Zusammenhange mit dieser Frage erhebt sich die andere, ob der Kernteilungsmodus in der angedeuteten Richtung möglicherweise von Bedeutung ist.

Die Befunde von APSTEIN bei der Knospenbildung, bei der, wie wir sahen, unter amitotischer Kernteilung heteromorphe Individuen entstehen, können wohl auf solche Zusammenhänge hindeuten.

Bei meinen Untersuchungen über die Kernteilung bei marinen Ceratien (1910) glaube ich feststellen zu können, daß die direkte Kernteilung eine Halbierung der Chromosomenzahl für die Tochterkerne im Gefolge hat, und ich sah darin die Normalisierung der Verhältnisse für die folgende Mitose mit ihrer von mir angenommenen doppelten Teilung der Chromosomen. Diese Annahme fordert das Bestehen eines Wechsels beider Kernteilungsarten. Ich meinte, daß die Ergebnisse der mikroskopischen Untersuchung zu einer solchen Vorstellung führen mußten, wenn ich mir auch darüber klar war, daß nicht jeder leicht für eine derartige Auffassung zu gewinnen sein würde. Und doch wird uns durch APSTEINS Resultate die Annahme eines Wechsels der Kernteilungsart bestätigt.

Von größtem Interesse war es für mich, als ich bei APSTEIN (1911, p. 158) die Angabe fand, daß bei den unter Amitose entstandenen Knospen — APSTEIN erwähnt die betreffende Tatsache besonders für *f. truncata* — Mitose auf direkte Kernteilung folgt, dabei bezeichnet APSTEIN es als auffällig, daß er hier „schon Mitosen fand, ehe die Form ganz ausgewachsen war“. Solche Verhältnisse bestehen aber augenscheinlich nicht nur für *f. truncata*, denn die Abbildungen APSTEINS weisen die gleiche Erscheinung auch für die durch Knospung gebildete *f. lata* auf, wie aus der Wiedergabe der APSTEINSchen Zeichnung (siehe Fig. 5 auf S. 332) ersichtlich ist.

Endlich ist auch für *f. lineata* durch APSTEIN (vgl. Fig. 4) (siehe Fig. 7) ein Wechsel von Mitose und Amitose festgestellt worden, also für jene Form, auf deren geringe Kerngröße er besonders hingewiesen hatte.

Es soll nicht unerwähnt bleiben, daß APSTEIN diese Dinge ganz unabhängig von Ausführungen, die den Wechsel von Mitose und Amitose betrafen, auffand; ich vermute, daß seine Arbeit und die meine gleichzeitig im Druck waren.

Für mich sind diese von anderer Seite gemachten Angaben bedeutungsvoll; sie beweisen, daß die Erscheinung, nach der ich immer gesucht hatte, nämlich der von mir schon (1910) postulierte Wechsel von Mitose und Amitose, tatsächlich vorkommt.

BĚLAŘ (1926) bekämpft zwar die Annahme solcher Verhältnisse, die ich seinerzeit schon für *Aulacantha* als möglicherweise bestehend erwogen hatte; ihm erscheinen Gedankengänge, die mit Beziehung zwischen Mitose und Amitose rechnen, unannehmbar (vgl. p. 72 sowie p. 341 und 342). Überhaupt bekennt sich BĚLAŘ (vgl. p. 340) zu der Auffassung, „daß eine amitotische Teilung neben einer Mitose wohl bei keinem Organismus einen vollwertigen Fortpflanzungsmodus darstellt“. Eine normale Kernvermehrung durch amitotische Teilung soll es überhaupt vielleicht nur bei den Macronuclei der Ciliaten geben.

Es ist nun keineswegs müßig, die Frage zu erörtern, ob das, was andere Forscher gleich mir bei *Ceratium* als Amitose bezeichnen, auch tatsächlich als direkte Kernteilung gedeutet werden kann oder muß. Die Dinge ließen sich hier wohl in gewisser Weise, wenn auch nur entfernt, vergleichen mit den Verhältnissen bei *Aulacantha*, wo in ihrem tieferen Sinne die Amitose des polyenergiden Kernes ein Vorgang besonderer Art ist. Dabei bietet bei *Aulacantha* das äußere Bild so ausgesprochen das der direkten Kernteilung dar, daß ich kein Bedenken trage, diesen Ausdruck zur Anwendung zu bringen, ähnlich auch bei *Ceratium*. Ich meine, daß wir einen Kernteilungsmodus, bei dem der Kern im Ruhezustand verharret, d. h. der Kern keinerlei vorbereitende Veränderungen in seiner Struktur erfährt, sobald er zur Halbierung schreitet — also eine einfache Zerlegung in zwei Hälften stattfindet — im einen wie im anderen Falle als direkte Kernteilung bezeichnen müssen, selbst wohl dann, wenn, wie bei *Ceratium*, das Chromatin in Gestalt fädiger Gebilde in Erscheinung tritt und diese fadenförmigen Elemente als persistierende Chromosomen zu deuten sind. Es kommt hier ja ebenso wie bei *Aulacantha* hinzu, daß neben dieser einfachen Kernteilung und in gewissem Gegensatz zu ihr ein anderer als Mitose sich manifestierender Teilungsmodus besteht.

Bei *Ceratium* liegt nach meiner Auffassung die Sache so, daß der Kern, dessen feinerer Bau im Ruhezustand umstritten ist, die eigentliche Netzstruktur mit aufgelösten Chromosomen nie erreicht. Die Kügelchen aus Chromatin, die nach Angaben anderer Autoren im Ruhezustand — ähnlich wie Schrotkügelchen ein Gefäß erfüllen — den Inhalt des Kernraumes bilden sollen, meine ich stets durch achromatische Zwischensubstanz miteinander zu Kernfäden verbunden gesehen zu haben.

Für *Ceratium fusus* scheinen die Verhältnisse in dem Sinne auch dahin geklärt zu sein, daß fadenförmige Chromosomen persistieren,

so daß auch im Ruhezustand des Kernes, wie dies POUCHET und ebenso BÜTSCHLI schon erkannt hatten, die chromatische Substanz bereits in Fäden angeordnet ist, die sämtlich den Kernraum quer, d. h. in der Richtung der kürzeren Achse, durchsetzen¹⁾. Es findet also ein Abbau der Fadenstruktur und eine andersgeartete Verteilung des Chromatins in Gestalt kleiner Massenteile im Kernraum nicht statt, sondern die Kernfäden bleiben als Dauergebilde bis zur Zeit der Kernteilung, sei es Amitose oder Mitose, bestehen.

Haben wir auf der einen Seite die Verhältnisse bei dem bei Knospung unter Amitose zutage tretenden Heteromorphismus geprüft, so müssen wir nun andererseits auch die Fälle der Kettenbildung untersuchen und prüfen, ob sich vielleicht hinsichtlich Kernteilungsart bzw. Kernbau und Chromosomenzahl das Bestehen von Beziehungen zur Formgestaltung als möglich erweist.

APSTEIN (vgl. p. 158) spricht davon, daß Mitose unter Entstehung gleicher Individuen bei Kettenbildung ebenso wie bei nachfolgender Trennung der Individuen (einfacher Schizogonie) vorkomme, er erwähnt dabei LOHMANN, der die Kettenbildung öfter gesehen habe, während er selbst nur über eine einzelne derartige Beobachtung verfüge. Das läßt den Gedanken aufkommen, daß Ketten mit gleichgestalteten Individuen durch Mitose entstehen, Heteromorphismus dagegen vielleicht nur unter Amitose zustande kommt. Es wären dann beide Arten der Kernteilung an der Erscheinung der Kettenbildung beteiligt, aber mit verschiedener Auswirkung hinsichtlich der Gestalt der Individuen.

Fällt uns bei den durch Knospung entstehenden Formen eine schwächere Entwicklung, vor allem der Hörner, auf, so ist das gleiche für die heteromorphen Kettenindividuen zu bemerken, die (abgesehen von der bei Knospung nicht beobachteten f. *lineata* hier wie dort die gleichen Merkmale besitzen und mit gleichen Namen bezeichnet wurden. „Gemeinsam ist“, wie LOHMANN (vgl. p. 272) bezüglich der Ketten schreibt, „allen 3 Nebenformen die Reduktion der Hinterhörner, die bei f. *truncata* einfach gestützt, bei f. *lata* und *lineata* aber zu kurzen spitzen, nach hinten gerichteten Fortsätzen umgebildet werden. Ferner sind alle Formen kleiner als der Typus, die *furca*-ähnlichen Formen sogar ganz erheblich kleiner ($\frac{1}{8}$ — $\frac{1}{10}$ des Volumens des Typus)“.

Gehen wir der Frage bezüglich der Kernteilung nach, so sehen wir, daß über das Vorkommen von Amitose bei Kettenbildung in

¹⁾ Siehe A. BORGERT, 1910, p. 29.

der Literatur jegliche Angabe fehlt, wir wissen sogar noch nicht einmal, ob direkte Kernteilung bei einfacher, d. h. mit Trennung der Individuen verbundener, Schizogonie vorkommt und können nicht sagen, ob etwa in solchem Falle dieser Vorgang unter der gemachten Voraussetzung bei der Nachkommenschaft zu einer Formveränderung und unter Umständen auch Größenabnahme führt. Man darf die Möglichkeit wohl nicht ganz aus den Augen lassen, daß über die Formen *truncata*, *lata* und *lineata* hinaus auch noch andere, zum Teil mit besonderen Namen belegte Ceratien auf typische Arten zurückzuführen sind, bei deren Nachkommenschaft die von mir als wirksam

betrachteten inneren Faktoren umgestaltend in Erscheinung traten.

Die Systematik der Gattung *Ceratium* befindet sich einer nicht ganz leichten Aufgabe gegenüber, sehen wir doch am gleichen Orte die verschiedensten Varianten einer und derselben Grundform auftreten. Ich brauche nur auf die von APSTEIN gegebene Fig. 5 (vgl. p. 159) zu verweisen (siehe Fig. 8), wo der genannte Forscher vier von ihm zu *Ceratium tripos* var. *subsalsa* gestellte Formen im Bilde wiedergibt. Sie stehen hinsichtlich der Ausbildung der Hinterhörner zwischen dem Typus und den erwähnten

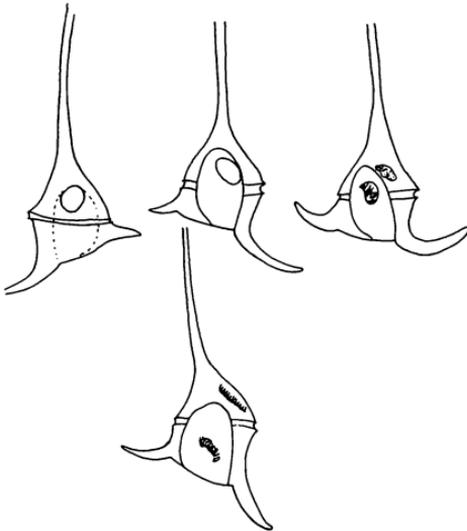


Fig. 8. Variabilität von *Ceratium tripos* var. *subsalsa*. Die Hinterhörner sind im Vergleich zur Grundform verkürzt und abweichend gestaltet. Bei zwei Individuen der Kern in Mitose. Nach APSTEIN, 1911, p. 159, dortige Fig. 5.

heteromorphen Formen, wobei die Ähnlichkeit bald nach der Seite von *f. truncata*, bald etwa in der Richtung der *f. lata* geht. Zwei von APSTEIN abgebildete Individuen befinden sich in Teilung (mittels Mitose), was beweist, daß die Abweichung weiterhin erhalten, d. h. bei den Nachkommen der Habitus die abgeänderte Form weiterhin bewahrt bleibt.

Doch zurück zu den Fragen der Kettenbildung. Wie ich schon bemerkte, ist uns bis heute nichts über das Vorkommen direkter Kernteilung im Falle der Kettenbildung bekannt. Um, wenn möglich, weiteres hinsichtlich dieser Verhältnisse zu erfahren, wandte ich

mich mit einer brieflichen Anfrage an meine beiden früheren Kieler Kollegen, ohne jedoch leider zu einer Klärung zu gelangen.

LOHMANN schrieb mir: „Mitotische Erscheinungen habe ich bei der Kettenbildung nicht beobachtet, allerdings die Verhältnisse des Kernes nicht besonders beachtet.“ Von APSTEIN traf eine Antwort bisher nicht ein, so daß hier wie auch im anderen Falle die für mich wichtige Frage offen bleiben muß. In der Literatur liegt von APSTEIN nur die eine schon erwähnte Angabe vor, daß Mitose bei Kettenbildung anzutreffen sei¹⁾.

So besteht immerhin die Möglichkeit weiter, daß die bald gleichgestalteten, bald heteromorphen Individuen der *Ceratium*-Ketten in dem schon besprochenen Sinne durch verschiedene Art der Kernteilung zustande kommen.

Es dürfte nicht überflüssig sein, daß wir uns hier den Prozeß der Körperteilung in seiner Auswirkung auf die Gestalt der Nachkommenschaft im allgemeinen vor Augen halten, wobei im Falle der Kettenbildung die ebenfalls durch Schizogonie entstehenden Individuen sich nicht trennen, sondern miteinander im Zusammenhange bleiben, Vorderende und Hinterende der Ketten stellen alsdann die Hälfte des primären Individuums dar.

Man wird sich gegenwärtig halten müssen, daß von den sich teilenden Individuen nur die eine Hälfte die Möglichkeit eines Gestaltwechsels durch Änderung der Hinterhörner hat, nämlich nur diejenigen Teilungsprodukte, die bei der Körperzerlegung das Vorderhorn erhalten und in die Lage versetzt sind, die Hinterhörner neu ausbilden zu müssen, wohingegen die andere Hälfte der Individuen, denen die Hinterhörner bei der Teilung des Panzers zufallen, nach Ausbildung des Vorderhorns wieder die Gestalt des Mutterindividuums aufweisen. Besteht nun ein Faktor, der sonst eine Abänderung der Körpergestalt bedingt, so vermag doch nur die Hälfte der Individuen

¹⁾ Wenn KOFOID (1909) mit Bezug auf eine von ihm (vgl. Taf. 3 Fig. 3) abgebildete viergliedrige heteromorphe *Ceratium*-Kette von mitotischer Kernteilung spricht, so kann ich mich nach den gegebenen Bildern dieser Auffassung nicht anschließen. Die Kerne zeigen eine mehr oder minder tief eingeschnittene Furche, die bei dem vordersten Individuum am schwächsten entwickelt, nach hinten zu immer deutlicher wird und schließlich zwei vollständig getrennte Tochterkerne in Erscheinung treten läßt. Die Merkmale dieser Teilungsart dürften eher auf Amitose als auf Mitose hinweisen, zumal, da auch von einem fädigen Aufbau keine Andeutung erkennbar, die Substanz der Kerne vielmehr punktiert gezeichnet ist, was bei anderen Autoren die gebräuchliche Art, der Darstellung des ruhenden Kernes zu sein pflegt. Als KOFOIDS Arbeit erschien, lagen genauere Untersuchungen über den Kern und die Kernteilung von *Ceratium* noch nicht vor.

mit dem Apical- oder Vorderhorn auf abändernde, sich an den Hinterhörnern auswirkende Einflüsse so zu reagieren, daß aus ihnen heteromorphe Individuen entstehen.

Es wäre äußerst interessant, zu wissen, ob nicht vielleicht die Autotomie, die nach KOFOID und ebenso nach APSTEIN bei Formen mit langen Hinterhörnern, wie beispielsweise *Ceratium tripos* var. *subsalsa* zur Kürzung der Hinterhörner führt, das Mittel ist, bei Teilungsprodukten, die von primären Individuen die Hinterhörner erhielten, deren große Länge nun aber nicht im Einklang mit dem neuen formgestaltenden Einfluß etwa einer vorangegangenen Amitose steht, entsprechende Abänderungen in der Körperform noch nachträglich herbeizuführen. Die Knospung läßt nach APSTEIN durch Amitose die Krüppelform ja unmittelbar entstehen.

Es würde so auf anderem Wege ein ähnliches Ziel erreicht, wie es bei den heteromorphen Nachkommen mit schwach umgebildeten Hinterhörnern (f. *lata*, *lineata*) gleich durch die erste Anlage — eventuell bedingt durch Amitose — zustande kommt.

Für die Klärung der Frage nach den gestaltbeeinflussenden Faktoren scheinen mir die *truncata*-Formen nicht unwichtig zu sein, die unter unseren Ostseearten keineswegs auf *Ceratium tripos* beschränkt sind; so beschreibt APSTEIN (1911, p. 161) ein *Ceratium macroceros* f. *truncata*, das der entsprechenden Form von *Ceratium tripos* var. *subsalsa* an die Seite zu stellen ist. Darüber hinaus gibt es auch bei *Ceratium macroceros* eine f. *lata* sowie heteromorphe Ketten. Mitosen werden auch für aberrante Individuen dieser Art von APSTEIN abgebildet (seine Fig. 9 u. 10). LOHMANN erwähnt den Formen *lata* und *lineata* entsprechende Varianten von *Ceratium lunula* aus dem Atlantischen Ozean und wenn man wollte, so könnte man die Zahl derartiger Beispiele der Variabilität für die marinen Ceratien noch erheblich vermehren.

Bei Entstehung der *truncata*-Formen scheint es mir besonders schwer vorstellbar, daß äußere Einflüsse wirksam sind und diese die Bildung der abgestutzten Hinterhörner bedingen könnten, aus deren offenen Enden das Körperplasma frei zutage zu treten vermag, während in anderen Fällen unter entsprechend gleichen Außenbildungen geschlossene und nur hinsichtlich ihrer Länge veränderte Hinterhörner entstehen. Ebenso geben jene Fälle zu denken, die APSTEIN (1911, p. 160, Fig. 7) bei *Ceratium tripos* var. *subsalsa* zur Darstellung bringt, wo eine nachträgliche Verlängerung der Hinterhörner in Erscheinung tritt (f. *penduloides* und f. *pendula* LOHM.). Das könnten etwa Fälle sein, in denen durch Mitose die inneren

Verhältnisse des anfangs *truncata*-ähnlichen Individuums eine das weitere Auswachsen der Hinterhörner bedingende Änderung erfahren haben. Es wäre nicht vorstellbar, daß im Hinblick auf später vielleicht eintretende Veränderung der Außenfaktoren sich die Antapicalfortsätze des Skeletts offen und verlängerungsfähig erweisen. Oder es bliebe nur die Annahme, daß der *truncata*-Zustand nicht der primäre war, sondern durch spätere Umwandlung herbeigeführt werde. Dann würde sich eben die unwahrscheinliche Lage ergeben, daß zunächst lange normale Hinterhörner gebildet wurden, dann am gleichen Individuum eine Verkürzung derselben eintrat und schließlich wieder eine Verlängerung.

Wenn APSTEIN (vgl.) berichtet, daß f. *truncata* außer durch nachträgliche Kürzung (Autotomie) der Skelettfortsätze aus *Ceratium tripos* var. *subsalsa* auch auf dem Wege der Knospung entstehen kann, wobei dann von Anfang an sogleich die veränderte Gestalt mit den abgestutzten Hörnern gebildet wird, so würde ich, wie schon bemerkt, geneigt sein, zu glauben, daß sich in der Erzeugung der Krüppelform der durch die Knospungsamitose gegebene Hemmungsfaktor auswirkt (siehe Fig. 6). Und wenn der genannte Autor dann weiter schreibt: „Auffällig ist, daß ich bei f. *truncata* schon Mitosen fand, ehe die Form ganz ausgewachsen war“, so kommt mir dabei der Gedanke an eine normalisierende Wirkung der Mitose, deren Bedeutung darin bestände, die Nachkommenschaft der Krüppelformen wieder zu regulären Ceratien der Ausgangsform werden zu lassen.

Auch für die f. *lineata* ergeben sich ähnliche Gedankengänge. Es liegt durchaus nicht nahe, anzunehmen, daß Mitosen aus normal großen Kernen so minimale Kerngebilde entstehen lassen sollten, wie sie den Individuen von f. *lineata* nach APSTEIN tatsächlich zukommen. Wohl aber wäre es vielleicht denkbar, daß f. *lineata*, wenn sie durch Amitose entstanden und derartig kleinkernig geworden ist, durch Mitosen (siehe unter d, Fig. 7) zu einem normalgroßen Kern gelangt und in der weiteren Auswirkung der neuen Kern-Plasmarelation oder der erlangten Chromosomenzahl in ihrer Nachkommenschaft zu der Ausgangsform *Ceratium tripos* var. *subsalsa* zurückkehrt.

Dieser Gedankengang würde sich in APSTEINS Worte kleiden lassen (vgl. p. 159): „Forma *lata* und *lineata* sind die Endglieder in der Reihe, und man muß doch annehmen, daß sie wieder zu dem Typus zurückkehren“; nur, daß ich dabei andere Zusammenhänge im Auge habe als APSTEIN und ich bei den heteromorphen Formen *lata* und *lineata* die Gametennatur, die LOHMANN und ebenso APSTEIN

anzunehmen geneigt sind, zunächst außer Betracht lassen möchte. Ich komme noch einmal kurz darauf zurück.

Die letzten Ausführungen bezogen sich im wesentlichen auf die Amitose. Ist, was nicht ausgeschlossen erscheint, die Chromosomenmenge tatsächlich bedeutungsvoll für die Formbildung, so müßte man annehmen, daß auch bei der Mitose mit wechselnder Zahl der Kernsegmente Unterschiede in der Gestalt der Nachkommen zutage treten. Über diese Dinge vermag ich nichts auszusagen, denn ich wählte seinerzeit, als ich die Mitose der marinen Ceratien untersuchte, im wesentlichen nur die typischen Formen aus. So kann ich also nur auf die aberranten Formen (Fig. 8) hinweisen, die APSTEIN zu *Ceratium tripos* var. *subsalsa* stellt und die, wie die Kernteilung bei zwei der abgebildeten Individuen zeigt, ihre besonderen Merkmale durch Teilung weiter zu erhalten vermögen.

Wie es sich bei LOHMANN und APSTEIN, wenn sie für *f. lata* und *lineata* Konjugationserscheinungen annehmen, nur um eine Vermutung handelt, so sollen die vorstehenden Darlegungen ebenfalls vorerst nur die Bedeutung eines Versuches haben, Dinge einer Erklärung näherzubringen, für die bisher die Zusammenhänge nicht aufgedeckt werden konnten.

Die Ideen, wie sie hier entwickelt wurden, greifen auf meine frühere Annahme (1910) zurück, daß zwischen Mitose und Amitose ein Wechsel besteht, durch den die beiden Arten der Kernteilung mit ihren Einwirkungen auf den Chromosomenbestand sich in gewissem Umfange das Gleichgewicht halten. Daß ein Wechsel besteht, ist nach den Untersuchungen von APSTEIN wohl kaum zu bezweifeln, ob aber die Dinge so liegen, daß auf diesem Wege der erforderliche Ausgleich zustande kommt, wäre noch erst zu erweisen. Ein Anwachsen der Chromosomenzahl müßte, wenn ein Einfluß solcher Art besteht, in seiner Weise ebenso zu einer Gestaltsveränderung führen, wie eine Verringerung des Bestandes. Häufung von Amitosen in aufeinanderfolgenden Generationen müßte aber nicht minder bedenklich sein wie die Häufung von Mitosen.

Daß bei gleichen Vorgängen — wenn wir für den Heteromorphismus bei Kettenbildung auch Amitose annehmen — nebeneinander so verschiedene Formen entstehen, wie es *f. truncata*, *lata* und *lineata* sind, ist befremdlich. Welche Bewandnis es mit der eigentümlichen Krüppelform *truncata* hat, versuchte ich schon zu erklären; bei der Verschiedenheit von *f. lata* und *lineata* könnte man unter Umständen daran denken, daß es bei der Amitose nicht

immer zu einer genauen Halbierung kommt, sondern gelegentlich eine ungleiche Verteilung der Chromosomenmenge Platz greift; der auffallend winzige Kern von *f. lineata*, auf dessen minimalen Durchmesser APSTEIN ausdrücklich hinweist, hat ja vielleicht gleichzeitig auch eine besonders geringe Zahl von Chromosomen aufzuweisen.

Wenn wir am Schlusse die Erklärungsversuche für das Zustandekommen und die Bedeutung des Heteromorphismus der marinen Ceratien nochmals in Kürze überblicken, so soll nicht unerwähnt bleiben, daß auch KOFOID (1909, p. 237), obwohl er mit seiner „Mutationstheorie“ und seiner Annahme von außen wirkender Einflüsse ganz andere Wege ging, als sie mir vorgezeichnet erscheinen, dennoch wenigstens schon erwägt, ob innere Faktoren vielleicht die zutage tretenden Wandlungen hervorrufen könnten. „Are they due to internal phenomena proper to the cell itself, to abrupt changes in ratio of nucleus and cytoplasm, or in the morphology and functional activity of the chromatin substance, to heterotypical rather than typical mitoses? Or are they due to the shock of modification in external factors . . .? KOFOID entschied sich, wie bemerkt, für die letztere Möglichkeit. Da die Erforschung der Struktur des Weichkörpers sowie der Fortpflanzungs-, der Kernteilungs- und insbesondere der Chromosomenverhältnisse erst in den folgenden Jahren intensiv in Angriff genommen wurden, ferner das Material KOFOIDS wohl für solche Untersuchungen nicht geeignet war, ging er an der weiteren Verfolgung dieser Fragen vorüber.

Der „Gametentheorie“, die LOHMANN und nach ihm APSTEIN für die heteromorphen Formen *lata* und *lineata* zu vertreten geneigt sind, schloß ich mich, wie wir sahen, nicht an.

Es ist jedoch nicht ohne Interesse, zu prüfen, durch welche Argumente die Annahme der Gametennatur von *f. lata* und *lineata* vielleicht zu stützen ist. So weist LOHMANN (vgl. p. 275) darauf hin, daß beide Formen gleichzeitig nebeneinander in bestimmten Jahresperioden vorkommen. Weiter könnte man anführen, daß OVE PAULSEN (1909, p. 18) bei *f. lineata* Individuen mit aus der Schale hervorgetretenem Plasmakörper beobachtete. Dazu tritt die Verschiedenheit der Kerngröße bei *f. lata* und *lineata* und vor allem jene Tatsache, die sich auf die Untersuchung des Chromosomenbestandes gründet, daß durch voraufgegangene Amitose, die in Betracht kommenden beiden umgestalteten Formen augenscheinlich haploid sein dürften¹⁾.

¹⁾ Eigenartig und bemerkenswert in diesem Zusammenhange ist allerdings die Tatsache, daß *f. lata* auf verschiedene Weise entstehen kann, nämlich einerseits

Suchen wir für die im vorstehenden behandelten, die marinen Ceratien betreffenden Erscheinungen nach vergleichbaren Vorgängen im Reiche der einzelligen Organismen, so kann es sich nur um ganz vereinzelte Fälle handeln. REICHENOW (vgl. p. 307) ist der Ansicht, daß wir „nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse das Vorkommen konstanter Chromosomenzahlen bei allen Protozoen voraussetzen“ dürfen. Immerhin könnte man an dieser Stelle vielleicht auf die Befunde von MAC DOUGALL bei *Chilodon uncinatus* hinweisen, wo zwei Rassen zu unterscheiden sind, Rasse A (diploid) mit vier Chromosomen und Rasse B (tetraploid) mit acht Chromosomen. Form A mit der geringeren Chromosomenzahl ist wesentlich kleiner, d. h. 18—25 μ lang, Form B mit ihrer doppelten Menge von Kernsegmenten erreicht eine Länge von 32—44 μ .

Außer der verschiedenen Größe besteht keine Differenz. Es wäre interessant zu wissen, ob bei Formen mit äußerem Skelett — falls es solche mit wechselnder Chromosomenzahl gibt — etwa auch an den Hartgebilden Unterschiede im Zusammenhange mit der mehr oder minder großen Chromosomenzahl auftreten. Heteroploide Protozoen scheinen weiter nicht bekannt zu sein.

Da die Beziehungen der Ceratien zum pflanzlichen Leben kaum ferner als zur Tierwelt sind, liegt es nahe, besonders auch in ersterer Richtung nach Vergleichsmöglichkeiten zu suchen. Hier können wir nicht an jenen Beobachtungen vorübergehen, die hinsichtlich Körper- und Zellengestaltung im Zusammenhange mit der Chromosomenzahl bei den verschiedenen Metaphyten gemacht worden sind.

Eine Zusammenstellung der diesbezüglichen Untersuchungen findet sich bei BAUR (1930, Vorlesung XVII), so daß ich hier darauf verweisen kann. Besonders Tetraploidie, aber auch andere Vervielfältigungen der normalen Chromosomenzahlen, treten als Mutation auf, können aber auch auf experimentellem Wege auf verschiedene Weise erzeugt werden. Immer ist bei Vermehrung der Chromosomenzahl die Zellvergrößerung und der Riesenwuchs der Pflanze charakteristisch, eine Tatsache, die in der Züchtung polyploider Formen als Gartenpflanzen praktische Verwertung findet (Hyazinthe, Narzisse,

wie *f. truncata* durch Knospung bei der Grundform var. *subsalsa*, außerdem aber auch durch Kettenbildung bei der gleichen Form, während *f. lineata* bisher nur in der Kette beobachtet wurde, und zwar zusammen mit *f. lata*, wobei beide Formen in Vereinigung mit der als Ausgangsform dienenden Krüppelform *truncata* auftraten (Angabe bei APSTEIN, 1911, p. 157). Die „Gameten“ wären danach auffallenderweise von wechselnder Entstehungsart.

Tulpe, Canna, viele Obstarten). Auch Vermehrung der Normalzahl um ein überzähliges Chromosom wurde bei Pflanzen beobachtet. Auf die Vorgänge bei der Reifeteilung der Polyploiden kann hier nicht eingegangen werden.

Bei Tieren kennt man ebenfalls Rassen mit verdoppelter Chromosomenzahl (Tetraploidie), wie *Ascaris megalcephala (bivalens)*, *Artemia salina*, *Solenobia*. Von *Drosophila* kennt man Tiere mit triploider Chromosomenzahl.

Bei meinen Ausführungen, bei denen ich unter Betrachtung der Verhältnisse der Kernteilung und des Kernbaues den Grundbedingungen für die Entstehung des Heteromorphismus näherzukommen suchte, bin ich unter Berücksichtigung der Befunde von LOHMANN und APSTEIN jenen Wegen weiter gefolgt, die ich in meiner Arbeit von 1910 angebahnt hatte. Mißlich war es für mich, daß mir für diese neuen Untersuchungen kein geeignetes Material zu Verfügung stand und ich nicht am mikroskopischen Bilde meine Annahmen nachprüfen konnte. So mußte ich mich hier auf spekulative Darlegungen beschränken und muß abwarten, was weitere Untersuchungen auf diesem Gebiete ergeben.

Literaturverzeichnis.

- APSTEIN, C. (1910): Knospung bei *Ceratium tripos* var. *subsalsa*. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. Bd. 3.
 — (1910 a): Über Knospung bei *Ceratium*. Schriften d. Naturw. Vereins f. Schleswig-Holstein Bd. 14.
 — (1910 b): Knospung bei *Ceratium tripos* var. *subsalsa*. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. Bd. 3.
 — (1911): Biologische Studie über *Ceratium tripos* var. *subsalsa* Ostf. Wissenschaftliche Meeresunters., herausgeg. v. d. Komm. zur wissenschaftl. Unters. d. deutschen Meere in Kiel und d. Biolog. Anst. Helgoland N. F. Bd. 12. Abt. Kiel.
 BAUR, E. (1930): Einführung in d. Vererbungslehre. 7.—11. Aufl. Berlin.
 BĚLAŘ, K. (1926): Der Formwechsel der Protistenkerne, eine vergleichend-morphologische Studie. Ergebn. u. Fortschr. der Zoologie Bd. 6. Jena.
 BORGERT, A. (1900): Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von *Aulacantha scolymantha* H. Teil I. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. der Tiere Bd. 14.
 — (1909): Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von *Aulacantha scolymantha* H. Teil II. Arch. f. Protistenk. Bd. 14.
 — (1910): Kern- und Zellteilung bei marinen *Ceratium*-Arten. Ibid. Bd. 20.

- BORGERT, A. (1911): Eine neue Form der Mitose bei Protozoen. Nach Untersuchungen an marinen Ceratium-Arten. Verh. d. VIII. intern. Zoologen-Kongresses zu Graz, August 1910. Jena.
- (1923): Die trippyleen Radiolarien der Plankton-Expedition. II. Allgemeiner Teil. Bau und Fortpflanzung der Tryppleen. Ergebn. d. Plankt.-Exped. d. Humboldt-Stiftung Bd. 3 L. h. ii. Kiel.
- (1926): Sind die Vorgänge bei der Mitose von Ceratium heute völlig geklärt? Verh. d. Naturh. Vereins d. preuß. Rheinlande und Westfalens 82. Jahrg., 1925. Bonn.
- ENTZ, G. (1907): Über die Organisationsverhältnisse einiger Peridineen. Math. u. naturw. Berichte aus Ungarn Bd. 15 H. 4.
- (1921): Über die mitotische Teilung von Ceratium hirundinella. Arch. f. Protistenk. Bd. 43.
- JOLLOS, V. (1910): Dinoflagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 19.
- KOFOID, CH. A. (1909): Mutations in Ceratium. Bull. of the Mus. of Comparat. Zoology at Harvard College Vol. 52 Nr. 13.
- LAUTNRBORN, R. (1895): Protozoenstudien. I. Kern- und Zellteilung von Ceratium hirundinella O. F. M. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 59.
- LOHMANN, H. (1908): Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. Wiss. Meeresuntersuch., herausgeg. v. d. Kommiss. z. wiss. Unters. d. deutschen Meere in Kiel u. d. Biol. Anst. Helgoland. N. F. Bd. 10 Abt. Kiel.
- PAULSEN, O. (1909): Plankton Investigations in the Waters round Iceland and in the North Atlantik in 1904. Meddelelser fra Kommissionen for Havundersogelser. Ser. Plankton Bd. 1 Nr. 8.
- REICHENOW, ED. (1929): Lehrbuch der Protozoenkunde von FRANZ DOFLEIN. Neubearb., 5 Aufl. Jena.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1935

Band/Volume: [86_1935](#)

Autor(en)/Author(s): Borgert Adolf

Artikel/Article: [Fortpflanzungsvorgänge und Heteromorphismus bei marinen Ceratien 318-348](#)