

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

(Aus dem Zoologischen Institut in München.)

Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidial- apparat der Protozoen- und Metazoenzelle.

Von

Richard Goldschmidt und Methodi Popoff.

(Hierzu 6 Textfiguren.)

I.

Die Forschungen der letzten Jahre haben uns in der tierischen Zelle Verhältnisse kennen gelehrt, die, ohne den eigentlichen Zellbegriff zu alterieren, doch unsere Vorstellungen von den einzelnen Zellbestandteilen wesentlich abzuändern berufen sind. Den Ausgangspunkt bildet R. HEITWIG'S (1899) Entdeckung von außerhalb des Kernes befindlichem diffusem Chromatin, aus dem sich unter Umständen neue Kerne bilden können, eine Entdeckung, die er dann im Zusammenhang mit weiteren Befunden 1902 zur Lehre von den Chromidien aufbaute. Auf dieser Basis vermochte dann SCHAUDINN (1903) die Rolle solcher Chromidien im Fortpflanzungszyklus mehrerer Protozoen festzustellen und mit der Festlegung ihrer Bedeutung für die Bildung der Gametenkerne zur Unterscheidung somatischer und propagatorischer Kernteile in der Protozoenzelle zu gelangen. Dieser Gedanke wurde von GOLDSCHMIDT (1904 a) weiter ausgeführt und versucht, die bis dahin bekannten Tatsachen zu sichten und dem neuen Gesichtspunkte einzuordnen. Das gleiche tat bald darauf in enger Anlehnung an jene Ausführungen MESNIL (1905) und schließlich faßte SCHAUDINN (1905) seine gesamten Anschauungen, die durch seine neuen Befunde an Trypanosomen wesentliche Komplikationen erfahren

hatten, in seinem Vortrage in der Deutschen Zoologischen Gesellschaft zusammen.

Diese für die Protozoenzelle gewonnene Anschauung der prinzipiellen Doppelkernigkeit d. h. der Unterscheidung eines somatischen und propagatorischen Kernanteils, die im einheitlichen Kern vereinigt oder auch zeitweilig oder dauernd getrennt sein können, wurde von GOLDSCHMIDT (1904 b) in weitgehendem Maße auf die Metazoenzelle zu übertragen versucht. Von der Tatsache ausgehend, daß sowohl somatische (vegetative) wie propagatorische Kernsubstanzen bei den Protozoen in Form von Chromidien d. h. aus dem Kern stammenden Chromatinpartikeln im Plasma auftreten, suchte GOLDSCHMIDT die zahlreichen beschriebenen Befunde chromatischer Substanzen im Plasma lebhaft funktionierender Gewebszellen an Hand neuer Tatsachen unter dem Begriff des Chromidialapparats zusammenzufassen und als Ausdruck der vegetativen Kernanteile mit den betreffenden Zuständen der Protozoen zu vergleichen. Diese Lehre vom Chromidialapparat wird durch alle seitdem gefundenen neuen Tatsachen nach jeder Richtung hin bestätigt und bildet für uns auch hier den Ausgangspunkt für die folgenden Betrachtungen, die uns von durch POPOFF erhobenen neuen Befunden an Metazoenzellen umgekehrt wieder zur Betrachtung einiger Verhältnisse der Protozoenzelle führen. Es ist ja nicht das erste Mal, daß die uns hier interessierenden Erscheinungen der Kernteilung der Protozoen von den Metazoen ausgehend klarzulegen versucht wurden, wie die Versuche beweisen, den Centrosomenbegriff auf die Protozoen zu übertragen. Umgekehrt fehlte es allerdings auch nicht an Bestrebungen, die Verhältnisse der Protozoen als Vorläufer der Metazoenzellorganisation zu bewerten, wie z. B. in dem Vergleich des Infusorienmikronukleus mit dem Centrosom zum Ausdruck kommt. (BÜTSCHLI 1891. HEIDENHAIN 1893, 1894.) Unserer Ansicht nach haben aber diese Versuche bisher noch zu keiner Klärung geführt, vor allen Dingen deshalb, weil um eine „Phylogenie der Centrosomen“ festzustellen, ganz verschiedenartige Dinge miteinander verglichen wurden. Eine genauere Betrachtung zeigt uns, daß gerade die als Centrosomen in Anspruch genommenen Bildungen mit geringen Ausnahmen, in denen wirkliche Centrosomen vorliegen, ganz anderer Natur sind, daß sie Bildungen sind, die erst durch die neue Formulierung des Begriffs des Chromidialapparates dem Verständnis näher gebracht werden können. Es ist daher unsere Aufgabe, im folgenden zunächst die bisherigen Versuche zu besprechen, die Kernteilungserscheinungen der Protozoen einer allgemeineren Gesetzlichkeit unterzuordnen und sodann an

Hand des vorliegenden Materials den Versuch einer Klärung auf Grund der neuen Anschauungen vorzunehmen.

II.

Die bisherigen Versuche, die verschiedenen Formen der Protozoenkernteilung unter einem einheitlichen Gesichtspunkt zu betrachten und die dabei auftretenden Zellbestandteile mit solchen der Metazoenzelle zu vergleichen, lassen sich in drei Gruppen sondern, nämlich 1. die Lehre vom Nukleolo-Centrosoma, 2. Vergleiche unter Zugrundelegung der Archoplasmatheorie, 3. HERTWIG'S Achromatin-Centrosomenlehre. Schon diese Aufzählung zeigt, daß es sich bei den bisherigen Versuchen, entsprechend den in den letzten Jahrzehnten im Vordergrund des Interesses stehenden Fragen, vorwiegend darnm handelt diesen oder jenen Teil der Protozoenkernteilungsfigur mit dem Centrosom, der Sphäre, dem Archoplasma und ihren Derivaten zu vergleichen. Je nach dem verschiedenen der allgemeinen Betrachtung zugrunde liegenden Untersuchungsobjekt wie nach der Stellung zu den betreffenden Problemen der Zellforschung fiel der Vergleich verschieden aus, wie jetzt kurz dargestellt werden soll.

1. Von ihren Untersuchungen über die Teilung der *Euglena* ausgehend, in deren Kern ein mit Chromatinfarbstoffen färbbares nukleolusartiges Gebilde vorhanden ist, welches bei der Kernteilung

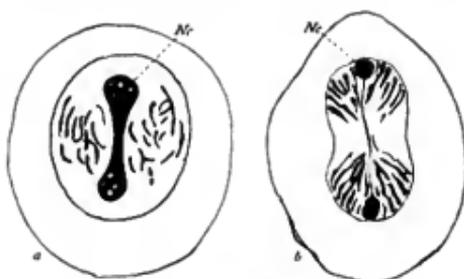


Fig. 1 (nach KEUTEN).
Kernteilung von *Euglena*. Nc = Nucleolocentrosom.

eine aktive Rolle zu spielen scheint, indem es sich zuerst stäbchenförmig ausstreckt, dann in der Mitte durchschnürt und die beiden so entstandenen Teile als Anziehungscentren für das Chromatin wirken, haben KEUTEN (1895) und BLOCHMANN (1894) den Begriff des Nukleolo-Centrosoma eingeführt (Fig. 1 a, b). Sie suchten die Funktion jenes Gebildes bei der Kernteilung auszudrücken beim

Fehlen von echten mit denen der Metazoenzelle vergleichbaren Centrosomen soll der Nukleolus dessen Rolle übernommen haben und so funktionell der Centralspindel + Polkörperchen der Salamanderzellen (FLEMMING, HERMANN) vergleichbar sein.

Ähnlich wie bei *Euglena* und einer von STEUER (1903) neuerdings untersuchten Euglenide soll sich auch das nukleolusartige Gebilde bei *Amoeba crystalligera* verhalten (HERTWIG 1898, VAHLKAMPF 1904) mit dem Unterschied, daß die ganze Chromatinmasse in diesem Körper kondensiert bleibt (VAHLKAMPF l. c.) und es damit nicht zur Ausbildung von Chromosomen kommt. Nach den Beobachtungen SCHAUDINN'S (1894) streckt sich der erwähnte Körper bei der Kernteilung stäbchenförmig, um sich nachträglich in der Mitte durch-zuschneiden.

Die späteren Untersuchungen zeigten, daß die Nukleolo-Centrosomen ziemlich weit verbreitete Gebilde bei der Kernteilung der Protozoen sind und man war bestrebt auch andere Teilungsmodi von hier aus verständlich zu machen. Schon KEUTEN (l. c.) hat versucht, eine Parallele zwischen dem Nukleolo-Centrosom und der Centralspindel, wie sie LAUTERBORN (1896) bei den Diatomeen schildert, zu ziehen. Und in der Tat, wenn wir die Entstehungsweise dieses Gebildes aus einem außerhalb des Kerns gelegenen Centrosom (LAUTERBORN l. c.) außer acht lassen, weist es in seinem Verhalten innerhalb der karyokinetischen Figur Vergleichspunkte mit dem Nukleolo-Centrosom auf. HERTWIG (1898) stimmte dieser Anschauungsweise bei und betrachtet das Centrosom der Diatomeen als ein aus dem Kern ausgetretenes Nukleolo-Centrosom. Diese Betrachtungsweise soll eine Stütze in den interessanten Angaben von SCHAUDINN über das Verhalten des Nukleolo-Centrosoms bei *Oxyrrhis marina* finden: Unter normalen Verhältnissen teilt sich das Nukleolo-Centrosom im Innern des Kerns und zeigt ein dem gleichen Gebilde bei den Flagellaten genau vergleichbares Verhalten; kultiviert man aber die Tiere in verdünntem Seewasser, so tritt das Nukleolo-Centrosom behufs Teilung in das Plasma über und „so liegt es doch auch hier am nächsten, zu sagen, daß das Nukleolo-Centrosom ein im Kern entstandenes Gebilde ist, welches aber genügende Selbständigkeit gewonnen hat, um auch außerhalb des Kerns in Proto-plasma weiter zu funktionieren“.

SCHAUDINN (1896b) und LAUTERBORN (1896) selbst aber, von seinen Vorstellungen über die Natur des Centrosoms ausgehend, d. i. daß das Centrosom sich aus einem zweiten in der phylogenetischen Reihe vorhandenen Nukleus entwickelt hat (von *Amoeba binucleata*,

Paramoeba Eilhardi) sehen in der Centralspindel der Diatomeen, im Gegensatz zu HERTWIG (1898) einen zweiten Kern, welcher bei den Amöben und Flagellaten in den Kern hineingeraten und hier zum Nukleolo-Centrosom geworden ist. — Einem solchen Vergleich des sogenannten Nukleolo-Centrosoms mit dem Centrosom der Metazoen ist allerdings vielfach widersprochen worden, auch von Forschern, die von den Verhältnissen bei Protozoen ausgingen. So wäre es nach Ansicht von CALKINS (1899) richtiger, wenn KEUTEN dieses Gebilde mit der Sphäre von *Noctiluca* oder mit den Polplatten anderer Protozoen verglichen hätte.

2. Während das Nukleolo-Centrosom in seiner typischsten Ausbildung auf die einfachsten Mitosen, die zunächst sogar keine deutliche Differenzierung von Spindelfasern aufweisen, beschränkt bleibt, finden wir bei komplizierteren karyokinetischen Figuren von Protozoen andere einer Erklärung bedürftige Bildungen. Dicht am Kern anliegend entwickelt sich ein Gebilde, welches in die Teilung des Kerns eingreift und das entsprechend seiner Funktion von verschiedener Seite mit dem Nukleolo-Centrosom verglichen wird: das ist das sogenannte Archoplasma oder die Sphäre wie sie typisch ausgebildet in der Karyokinese von *Noctiluca* uns entgegentritt, und die man, wie der Name besagt, der damals beliebten Teilungssubstanz BOYER'S, dem Archoplasma, verglichen hat.

In den Vorbereitungsstadien zur Kernteilung bildet sich bei *Noctiluca*, dicht dem Kern anliegend, unter allmählicher Größenzunahme ein Gebilde aus, welches im Anfang sphärisch ist (Fig. 4 a, b, c), sich später allmählich in die Länge streckt und im Stadium der Metaphase als Centralspindel funktionieren soll. Soweit stimmen die Angaben der drei Forscher ISCHIKAWA (1891/1894), CALKINS (1899) und DOFLEIN (1900), denen wir die eingehende Untersuchung der Karyokinese von *Noctiluca* verdanken, überein. Eine große und prinzipielle Verschiedenheit ist aber in der Beurteilung der Natur und Funktion dieses Gebildes gegeben.

Während für ISCHIKAWA und CALKINS die Kernteilung von den in der Sphäre zur Ausbildung kommenden echten Centrosomen, wie wir sie bei den Metazoen finden, eingeleitet und beherrscht wird, bestreitet DOFLEIN das Vorkommen von Centrosomen; für ihn spielt die ganze Sphäre die Rolle eines solchen. Seinen Angaben nach soll die Sphäre vom Protoplasma entstehen und den MORGAN'schen Astrosphären in kernlosen Stücken von Seeigelleiern vergleichbar sein. Auch ISCHIKAWA hält es für sehr wahrscheinlich, daß die Sphäre eine Differenzierung des Plasmas darstelle und den Archoplasma-

schleifen HERMANN'S vergleichbar ist. — CALKINS dagegen, von allgemeinen Betrachtungen über den Protozoenkern ausgehend, sucht es wahrscheinlich zu machen, daß die Sphäre von *Noctiluca* der Attraktionssphäre (wie er das Nukleolo-Centrosom der Flagellaten nennt) — des Flagellatenkerns entspricht, nur daß sie hier extranuklear geworden ist. In seiner Schrift über die Protozoennuklei sagt er, daß die „nuclear differentiation in Protozoa is closely connected with an attraction-sphere or active agent in division. In nuclei of the distributed (*Tetramitus*-) type this is an indefinite faintly staining cytoplasmic mass in the vicinity of which the scattered chromatin granules collect previous to division and about which they are grouped during division. In nuclei of the „intermediate“ type the attraction-sphere is intra-nuclear, definite in Form, deeply staining and active, and chromatin granules are massed about it either permanently (*Synura*, *Chilomonas*, *Euglenoides* etc.) or only during division (*Paramecium*), and with or without a nuclear membrane. In higher types of nuclei the attraction-sphere is no longer intra-nuclear, but this position of vantage is taken by the centralspindle during division (*Noctiluca* and many Metazoa)“ (p. 396 — (1898). Abgesehen von

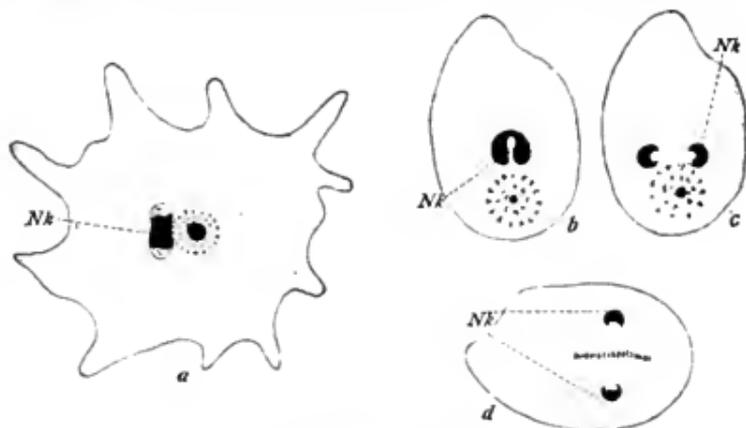


Fig. 2 (nach SCHAUDINN).

Kernteilung von *Paramecium eilhardi*. Nk = Nebenkörper.

diesen weitauseinander gehenden Auffassungen, stimmen ISCHIKAWA und CALKINS darin überein, daß sie die Sphäre als eine von den Centrosomen unabhängige Bildung betrachten.

Hier müssen wir auch die Beobachtungen SCHAUDINN'S (1896 a)

an *Paramoeba eilhardi* erwähnen, bei welchem Rhizopod neben dem Kern ein dauernd persistierendes Gebilde zu finden ist: — der „Nebenkörper“ (Fig. 2 a, b, c). In seinem Verhalten bei der Kernteilung soll dieses Gebilde vergleichbare Momente mit dem der Sphäre von *Noctiluca* aufweisen. Darum sieht SCHAUDINN in ihm eine Vorstufe in der Ausbildung der Sphäre von *Noctiluca* und des Centrosoms + Centralspindel der Diatomee *Surirella*, von welcher letzteren die Centrosomen + Centralspindel der Metazoenkaryokinese stammen sollen. Alle diese Gebilde sollen ihrerseits als Differenzierung eines zweiten Kerns, wie wir ihn bei *Amoeba binucleata* finden, aufgefaßt werden, eine Betrachtungsweise, welche schon von BÜTSCHLI (1891) und HERTWIG (1892) ausgesprochen, von SCHAUDINN (1896 b) adoptiert, und am eingehendsten von LAUTERBORN (1896) in seiner Diatomeen-Arbeit durchgeführt wurde.

3. Die am konsequentesten durchgeführten Ideen über die Karyokinese der Protozoen in Anknüpfung an die Centrosomenfrage verdanken wir R. HERTWIG. Schon 1885 hat HERTWIG die Ansicht vertreten, daß das Centrosom eine Differenzierung der achromatischen Kernsubstanz darstellt. Von hier ausgehend versuchte er eine einheitliche Auffassung der Centrosomen bei den Metazoen durchzuführen und von dort aus auch die verschiedenartigsten Mitosen der Protozoen verständlich zu machen. Am eingehendsten wurden seine Betrachtungen über die Protozoenkaryokinese im Anschluß an die Untersuchungen über *Actinosphaerium* (1898) durchgeführt. Bei der Richtungskaryokinese dieses Heliozoons kommt es an einem Pol des heteropol entwickelten Kerns zum Austritt von einer mit Borax-Karmin sich stark färbenden Substanz, welche allmählich an Masse zunimmt und das „spongiöse Centrosom“ HERTWIG's darstellt (Fig. 3 a, b, c, d). In diesem Ausbildungsprozeß sieht HERTWIG eine Bestätigung seiner auch bei den Metazoen in exzessiven Fällen (Befunde SALA's am *Ascaris*-Ei) nachweisbaren Annahme des Kernursprungs des Centrosoms. Von den Betrachtungen an *Actinosphaerium* ausgehend und auf der großen Ähnlichkeit dieser Bilder mit jenen von *Noctiluca* fußend, nimmt er an, (gegen DOFLEIN) daß auch jene „Sphäre“ wahrscheinlich nukleären Ursprungs ist. — Ferner „sehr wahrscheinlich ist der nukleäre Ursprung des als Centrosoma funktionierenden Centralkorns für *Acanthocystis* durch SCHAUDINN'S Untersuchungen geworden. Beziehungen zum Kern ergeben sich für eine Anzahl von extranukleären Gebilden, die zum mindesten den Centrosomen sehr ähnlich sind: ich verweise hier auf die Untersuchungen SCHAUDINN'S über *Paramoeba eilhardi* und *Oxyrrhis*

marina. Schließlich kennen wir von Flagellaten (KEUTEN und LAUTERBORN) und Rhizopoden (SCHAUDINN) intranukleäre Körper (Nukleolo-Centrosomen), welche den Teilungsvorgang einleiten und in dieser Hinsicht an Centrosomen erinnern“ (p. 22, 1902).

Über die Entwicklung und Vervollkommnung des Centrosoms stellt HERTWIG, auf das vorliegende Beobachtungsmaterial gestützt, verschiedene Möglichkeiten auf: „Einmal kann als Ausgangspunkt eine zweikernige Zelle angesehen werden (*Am. binucleata*): — das ist die Hypothese von der Kerngleichwertigkeit des Centrosoms, die wir schon besprochen haben“ (siehe SCHAUDINN-LAUTERBORN) — „Bei der übrigen Entwicklungsweise der Centrosomen würde ein gemeinsamer Grundzug darin gegeben sein, daß die Centrosomen Produkte desselben Kerns sind, dessen Teilung sie veranlassen“ (p. 71, 1898). Dementsprechend erklärt HERTWIG auch den achromatischen Teil der Infusorienspindel für das Homologon des — hier noch intranukleären — Centrosoms.

Der Ansicht HERTWIG's, daß das Centrosom sich aus dem achromatischen Teil des Kerns individualisiert, schloß sich auch BOVERI in seiner Arbeit über die Natur der Centrosomen an und versuchte, Klarheit über einige Protozoenkaryokinesen zu erlangen. Ohne im Detail auf seine theoretischen Ausführungen einzugehen, möchten wir nur erwähnen, daß nach BOVERI (1900) der „Nebenkörper“ von *Paramoeba eilhardi* und die „Sphäre“ von *Noctiluca* der Centralspindel + Centrosoma von *Dialula* entsprechen würde, — die echten Centrosomen aber, welche ISHIKAWA und CALKINS in der Sphäre von *Noctiluca* beschrieben haben, sollen den Centriolen gleichzusetzen sein.

III.

Dies sind in Kürze die wichtigsten Deutungen der Protozoenkaryokinese. Die Hauptobjekte, auf die sie sich beziehen, sind die Sphäre von *Noctiluca*, das spongiöse Centrosom von *Actinosphaerium*, die Centralspindel bei den Diatomeen, der Nebenkörper bei *Paramoeba eilhardi* und das Nukleolo-Centrosom der Flagellaten, nur gelegentlich werden auch die Polkörper, Polplatten und ähnliche Gebilde wie bei *Euglypha*, den Infusorien und Gregarinen mit in die Betrachtungen einbezogen. Wir haben gesehen, wie verschiedentlich von den verschiedenen Autoren alle diese Gebilde aufgefaßt worden sind. Gemeinsam ist nur das Bestreben, einen Vergleich mit Centrosom, Sphäre und Centralspindel der Metazoenzelle zu ziehen, die betreffenden Bildungen in einer oder der anderen Weise zu homo-

logisieren und so für oder gegen die verschiedenen Auffassungen der Centrosomenlehre Partei zu ergreifen. Für unsere folgenden Betrachtungen hat der letztere Punkt nur geringes Interesse, es handelt sich vielmehr darum, die Frage zu prüfen, ob die unter dem Gesichtspunkt der Centrosomenhomologie bisher betrachteten Bildungen der Protozoenkaryokinese nicht in eine ganz andere Kategorie von Zellbestandteilen zu verweisen sind. Wir wollen dabei auf dem gleichen Wege vorgehen, den unsere Überlegungen genommen haben, nämlich von der Ähnlichkeit ausgehen, die zwischen gewissen Bildungen der Metazoenzelle, speziell Ei- und Samenzellen und der Bildung des „spongösen Centrosoms“ von *Actinosphaerium* besteht, um dann auch die entsprechenden Vorgänge bei anderen Protozoen der gleichen Betrachtungsweise einzuordnen und schließlich die so gewonnenen Ergebnisse unseren allgemeinen Anschauungen einzufügen. Die betreffenden Tatsachen sind kurz von GOLDSCHMIDT (1905) für *Zoogonus* und besonders eingehend von POPOFF (1906) für *Paludina* und *Helix* beschrieben und abgebildet worden.

Schon in den ersten Entwicklungsstadien der Ovocyten von *Paludina*, noch im Stadium des leptotenen Kerns (dünnere Knäuel) ist zu bemerken, daß dicht der Kernmembran angeschmiegt chromatische Gebilde entstehen. Die intensive Ausbildung derselben beginnt aber erst während und nach dem Stadium, in welchem die Chromatinschleifen im Kern eine heteropole Anordnung angenommen haben (Bonnettstadium — oder Stadium des pachytenen Kerns) (Fig. 4, a—d). An der Stelle der Kernmembran, an der die Chromatinschleifen sich ihr anlegen, sieht man eine dichte Ansammlung chromatisch gefärbter Körner und Stäbchen. Die Anschmiegung an die Membran ist eine so dichte, daß sie in den Berührungspunkten undentlich und aufgelöst erscheint. Ihre höchste Ausbildung erlangen diese Gebilde erst in der zweiten Phase der Entwicklung, der Wachstumsphase. In dieser Phase tritt die interessante Erscheinung auf, daß die chromatisch färbbaren Körner und Stäbchen von der Kernmembran sich zu entfernen beginnen, um sich in dem Plasma zu verstreuen, wo sie allmählich verbraucht und aufgelöst werden; — noch bleibt aber der Zusammenhang mit dem Kern kenntlich durch eine vermittelnde Verbindungsbrücke. Während dieses Prozesses ist eine Neuentstehung von chromatisch sich färbenden Körnern und Stäbchen dicht an dem Kern nicht ausgeschlossen, ja dies ist sogar das normale Verhalten.

Das erste Auftreten dieser Gebilde, der enge Zusammenhang mit dem Kern, die Chromaticität sprechen dafür, wie von POPOFF

(l. c.) näher ausgeführt wurde, daß sie vom Kern ans entstehen und ausgestoßenes Chromatin darstellen, Chromidien, wie es für die bisher bekannten homologen Fälle (Dotterkern usw.) zuerst von GOLDSCHMIDT postuliert wurde, und wie es aus so ziemlich allen seitdem erschienenen ovogenetischen Arbeiten hervorgeht, wenn auch die Schlußfolgerungen der Autoren nicht immer mit ihren Beobachtungen im Einklang stehen. Ähnlich verhalten sich die Chromidien auch bei den männlichen Geschlechtszellen von *Paludina*, welche MEVES (1900) eingehend unter dem Begriff von BENDA's Mitochondria beschrieben hat, ohne aber über deren Ursprung sich zu äußern. Ganz übereinstimmend verhalten sich ferner die Oocyten und Spermatoocyten bei *Helix pomatia* (Fig. 4). (Näheres s. POPOFF l. c.)¹⁾

Vergleichen wir nun einmal mit dieser Chromidienbildung der Metazoenzellen, die Schilderung, die HERTWIG (1898) in seiner bekannten *Actinosphaerium*-Arbeit von der Bildung des „spongiösen Centrosoms“ bei diesem Heliozoon gibt.

In den Vorstadien der Reifung nehmen die Chromatinschleifen im Kern von *Actinosphaerium* heteropole Anordnung an. An ihrer Berührungsstelle mit der Kernmembran schnürt sich von ihnen ein von Stäbchen und Körnern zusammengesetztes chromatisches Gebilde ab, welches HERTWIG als Centrosom betrachtet. Der außergewöhnlichen Größe und des lockeren Baues wegen nennt er es „spongiöses Centrosom“. Nachdem das spongiöse Centrosom eine beträchtliche Größe erreicht hat, rückt es vom Kern ab, um nachher nochmals zu ihm zurückzukommen und durch Resorption eine allmähliche Größenabnahme zu erfahren. Von dem großen Centrosom bleiben dann nur noch einige kleine Körnchen zurück, die HERTWIG als Centriolen deutet und die in der Anaphase durch Größenzunahme die Centrosomen der Spindelpole liefern. Danach gestaltet sich nach HERTWIG der Entwicklungsgang des Centrosoms folgendermaßen: Das aus dem Kern „neu entstandene Centrosom bildet einen spongiösen Körper, welcher Ausgangspunkt einer intensiven Strahlung ist. Unter Zunahme seiner Größe und der Strahlung rückt es vom Kern ab, kehrt dann wieder zu ihm zurück und beginnt der Kernoberfläche dicht angeschmiegt eine Umgestaltung. Durch lokale Verdichtungen entstehen im Retikulum kleine Körper, Centriolen (BOVERI), welche allein erhalten bleiben, während der Rest des Gerüsts aufgelöst

¹⁾ Auf die allgemeine Bedeutung dieser Erscheinung und ihre weite Verbreitung in tierischen und wahrscheinlich auch pflanzlichen Zellen brauchen wir hier nicht näher einzugehen. Sie stellen die Grundlage der Lehre vom Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen dar.

wird“ (p. 75 l. c.). „Die Tochtercentrosomen, die umgewandelten Centriolen des anfänglichen Centrosoms, wachsen im Lauf der Karyokinese von neuem heran und werden durch Lockerung zu spongiösen Körpern, von denen der eine, welcher zum Richtungskörper gehört, zugrunde geht, der andere sich weiter entwickelt“ (p. 76 l. c.). Das aus dem Kern entstandene spongiöse Centrosom färbt sich genau wie das Chromatin. „Ich habe es nicht nur mit der Eisenhämatoxylinmethode, sondern sogar an Chrom-Osmiumpräparaten mit Boraxkarminfärbung nachweisen können. Es färbt sich, als ob es aus chromatischer Masse bestünde. Diese Färbbarkeit mit Karmin hatte etwas Überraschendes für mich. Sie verliert aber an Merkwürdigkeit, wenn man bedenkt, daß es der chromatinhaltige Teil des Kernnetzes ist, welches das Centrosoma liefert“ (p. 32 l. c.). Das „spongiöse Centrosom“ von *Actinosphaerium*, so wie es uns R. HERTWIG schildert, weist eine große Ähnlichkeit mit einer Bildung der Metazoezellen „die eine sehr wechselnde Beurteilung und demgemäß auch Benennung erfahren hat, die in Spermatiden und Spermagonien bald Nebenkern, bald Archoplasmakugel, bald Centrodeutoplasma, bald Idiozom, bald Attraktionssphäre genannt worden ist. Die Gebilde finden sich auch in anderen Zellen, es sind die „Sphären“ der Ganglienzellen und Epithelzellen. Nach meiner Ansicht handelt es sich um riesige Centrosomen oder Centrosphären“ (p. 79).

Nach dieser Darstellung erscheint uns die Identität des spongiösen Centrosoms von *Actinosphaerium* mit den Chromidien bei *Paludina* und *Helix* unverkennbar (Fig. 3 u. 4). Dafür spricht: 1. die Entstehungsweise beider Gebilde: beide entstehen aus dem Chromatin des Kerns und zwar an dem Kernpol des heteropol ausgestalteten Kerns, zu dem die Chromatinschleifen konvergieren; 2. das Färbungsvermögen: beide färben sich chromatisch; 3. ihre Struktur: beide zeigen genau dieselbe Zusammensetzung aus Stäbchen und Körnern; 4. das Schicksal: beide lösen sich nachträglich im Plasma auf.

Allerdings ist nicht zu vergessen, daß schließlich aus dem spongiösen Centrosom Körnchen hervorgehen, die das Zentrum einer Strahlung bilden und dadurch echten Centrosomen vergleichbar erscheinen. Wir wollen sie, wie überhaupt die Frage, ob sich zwischen diesem Chromidialapparat und den Centrosomen Beziehungen statuieren lassen, zunächst beiseite lassen (nur im Hinblick auf das Folgende sei die vollständige Unabhängigkeit der beiden Bildungen schon hervorgehoben) und nunmehr zusehen, wieweit wir auch bei

anderen Protozoen dem Chromidialapparat der Geschlechtszellen und des *Actinosphaerium* Homologes nachweisen können.

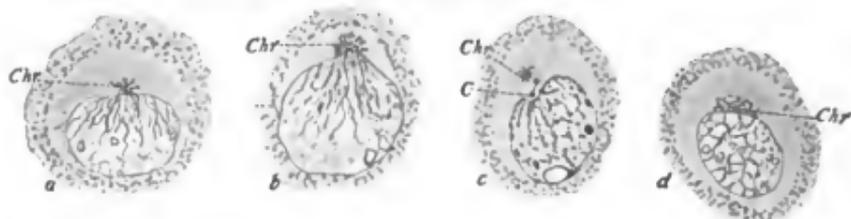


Fig. 3 (nach R. HERTWIG).

Bildung des „spongiösen Centrosoms“ von *Actinosphaerium*.

Chr = spong. Centrosom. C = definitive Centrosomen.

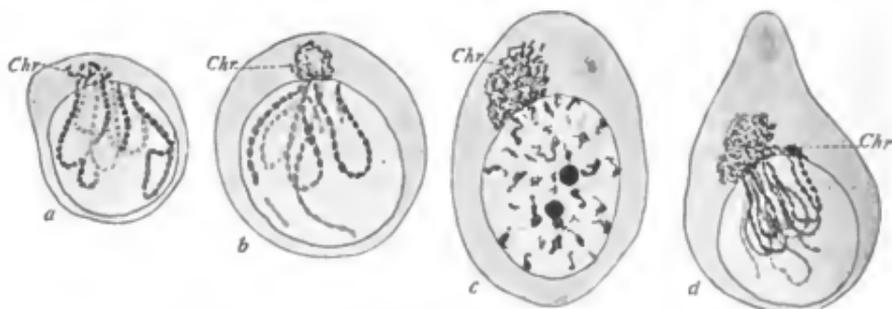


Fig. 4 (nach POPOFF).

a, b, c = 3 Stadien der Chromidienbildung in den Oocyten von *Paludina vivipara*.

d = desgl. in den Spermatocyten von *Helix pomatia*. Chr = Chromidien.

Den Zuständen des *Actinosphaerium* lassen sich die von *Noctiluca* direkt zur Seite setzen (Fig. 5). Die Ähnlichkeit ist so groß, daß sie schon von verschiedener Seite (BÜTSCHLI (1889), HERTWIG (1898—1902), DOFLEIN (1900) hervorgehoben worden ist. Wie beim *Actinosphaerium* bildet sich auch bei *Noctiluca* während der heteropolen Beschaffenheit des Kerns, dicht an der Kernmembran anliegend ein von Stäbchen und Körnern zusammengesetztes, stark färbbares Gebilde, welches genau das Aussehen und die Färbungseigenschaften der Chromidialgebilde beim *Actinosphaerium* (das spongiöse Centrosom) und den Metazoen aufweist. Schon in den Schriften von ISCHIKAWA und DOFLEIN ist die Vermutung ausgesprochen, daß bei der Bildung dieses Gebildes auch der Kern einen Anteil haben muß. So schreibt DOFLEIN l. c. auf p. 12: „Bald darauf (in den Vorstadien zur Teilung) erfährt der Kern eine Änderung seiner Form, er diffe-

renziert sich unipolar; unzweifelhaft ist dies ein Ausdruck von Wechselbeziehungen zwischen Kern und Protoplasma, die Bilder, welche dann entstehen, ähneln außerordentlich den Anfangsstadien der Kernteilung von *Actinosphaerium*, den Stadien, in welchen R. HERRWIG die Bildung des Centrosoms beschreibt.¹⁾ An einer anderen Stelle, bei Besprechung der polaren Anordnung der Chromatinschleifen im Kern und deren möglicher Beziehung zum Plasma, äußert sich DOFLEIN wie folgt: „Somit wird unter den Substanzen,

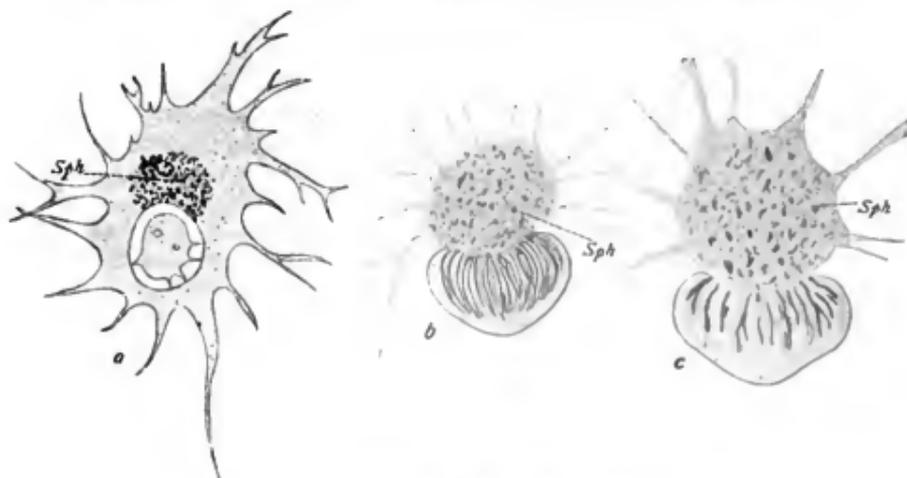


Fig. 5 (nach ISCHIKAWA).

Bildung der „Sphäre“ von *Noctiluca*. Sph = Sphäre.

welche am aktiven Pol des Kerns ausgeschieden werden, sich auch Chromatin oder ein Derivat von solchem finden. Dies wird auch dadurch bewiesen, daß die dem aktiven Kernpol anliegende Protoplasma-region in dieser Periode, sowie in den darauf folgenden in auffallender Weise färbbar ist“ (p. 13 l. c.). Diese Region ist die „Sphäre.“ „Der Übertritt von Chromatin aus dem Kern macht sie auch in konserviertem Zustand so stark färbbar, daß sie — intensiver gefärbt als der Kern — bei oberflächlicher Betrachtung mit schwacher Vergrößerung regelmäßig für den Kern gehalten wird.“¹⁾

¹⁾ Von uns gesperrt.

Die Identität der „Sphäre“ (CALKINS-DOFLEIN) = dem Archoplasma ISCHIKAWA's mit dem spongiösen Centrosom beim *Actinosphaerium* tritt auch in den hier wiedergegebenen, aus der Arbeit ISCHIKAWA's stammenden Abbildungen, ohne weiteres hervor.

Trotz diesen unzweideutigen Hinweisen auf den Kernursprung dieses Gebildes, welche in den Schriften der drei angeführten Autoren sich finden lassen, sind diese geneigt, in demselben eine plasmatische Differenzierung zu erblicken, was durchaus begreiflich ist, wenn wir den Stand unserer damaligen Kenntnisse über diesen Teil der Zellmorphologie und -physiologie berücksichtigen.

Das aber, was den Vergleich zwischen *Actinosphaerium* und *Noctiluca* noch mehr bestärkt, ist das Vorkommen von echten Centrosomen. Die Unabhängigkeit von Centrosom und Sphäre bei *Noctiluca* wurde schon von den beiden ersten Untersuchern dieses Objekts — ISCHIKAWA und CALKINS — richtig erkannt. DOFLEIN hat aber dagegen Einwände erhoben und versucht die von ISCHIKAWA und CALKINS beobachteten Gebilde als Artefakte zu deuten, unserer Meinung nach allerdings mit Unrecht. Einen Beweis für seine Annahme findet DOFLEIN darin, daß „sie (die Centrosomen von ISCHIKAWA) häufig nicht in der Gegend liegen, nach welcher die Sphäre centriert ist“. Das beweist natürlich nur die von uns später noch näher zu besprechende Unabhängigkeit der beiden Gebilde, Centrosom und Sphäre, und, daß die Sphäre — eben keine Sphäre ist.

Ein Unterschied zwischen dem Verhalten der Chromidien von *Noctiluca* und denen von *Actinosphaerium* ist nur darin gegeben, daß sie bei *Noctiluca* eine größere Selbständigkeit bei der Teilung erreicht haben, was dadurch zum Ausdruck kommt, daß die Sphäre (das Chromidialgebilde) sich früher der Länge nach auszieht und teilt, als der Kern, — was ja den Anlaß zum Vergleich mit der Centralspindel gab. Es hat dies aber weiter nichts so Merkwürdiges an sich, da wir das gleiche Verhalten oft bei den homologen Gebilden in der Spermiogenese der Metazoen, den Chromidien, beobachten können; so z. B. in den Spermien von *Paludina*. Wir halten uns also für berechtigt, die sogenannte Sphäre von *Noctiluca* mit Ausnahme der ihr eingelagerten Centrosomen für das Homologon des spongiösen Centrosoms des *Actinosphaerium* d. h. für eine Erscheinungsform des Chromidialapparats zu erklären.

In den beiden bisher betrachteten Fällen trat eine Sonderung des Chromidialapparats aus dem Kern im Beginn einer Teilung ein und zeigte ihn uns schließlich als ein vom Kern völlig getrenntes selbständiges Gebilde. Von diesem Mittelfall ausgehend können wir

einmal uns vorstellen, daß die Sonderung auch während der Kernruhe besteht, und andererseits, daß die Sonderung nur innerhalb des Kerns in Erscheinung tritt. (Die Frage, warum dies der Fall ist, wollen wir uns hier noch nicht vorlegen.) Gerade dieser letztere Fall scheint uns bei dem Vorhandensein des sog. Nukleolo-Centrosoms vorzuliegen. Diesen Fall wollen wir zuerst an dem als Paradigma für das Nukleolo-Centrosom dienenden Objekt betrachten, der *Euglena viridis*. Wie schon im II. Abschnitt erwähnt wurde, existiert im Kern von *Euglena* ein nukleolusartiges chromatisch färbbares Gebilde (das Nukleolo-Centrosoma KEUTEN's und BLOCHMANN's), welches bei der Kernteilung sich der Länge nach ausstreckt und als Spindel funktioniert, indem die Chromosomen sich um es herum gruppieren und dann nach seinen Polen auseinanderrücken (Fig. 1); die beiden Hälften des in der Mitte durchgeschnürten Nukleolo-Centrosoms werden in die Tochterkerne einbezogen, wo sie wieder als Nukleolus imponieren. Wenn der Chromatingehalt dieses Gebildes ein Umstand ist, es mit den vorher beschriebenen zu vergleichen und somit ihm eine centrosomale Natur abzusprechen, so tritt die Ähnlichkeit mit den Chromidialgebilden der anderen Protozoen besonders deutlich hervor in seinem Verhalten in der Teilungsfigur: Im Stadium des stäbchenförmig ausgezogenen Nukleolus erinnert das Bild an das Verhalten der Sphäre bei der Teilung von *Noctiluca*, bei welcher auch die ausgezogene Sphäre dieselbe centrale Lage einnimmt. Auf diese Ähnlichkeit hat schon CALKINS (1899) hingewiesen. Im Stadium der Tochterplatten dagegen ist das Bild mit der Teilungsfigur des später zu besprechenden Flagellatenstadiums von *Paramoeba cilhardi* zu vergleichen. Die beiden Hälften des durchgeschnürten Nebenkörpers nehmen genau dieselbe Lage ein und zeigen dieselbe Tinktionsfähigkeit wie die beiden Hälften des Nukleolo-Centrosoms bei *Euglena*.

Zwischen diesem dauernd im Kern erhaltenen Chromidialapparat in Form des Nukleolo-Centrosoms und dem vorher besprochenen Typus des *Actinosphaerium* und der *Noctiluca* vermitteln die Verhältnisse von *Amoeba limax*, bei der einmal die homologe Bildung nur während der Teilung in Erscheinung tritt, wie bei letzteren Objekten, sodann aber innerhalb des Kerns verbleibt wie in ersterem Fall. Auch hier kann von einer centrosomalen Natur der Polkörper nicht die Rede sein. Bei der Teilung des Kerns dieser Amöbe kommt es, wenn auch erst nachträglich zu einer Ausbildung von Chromosomen (I. Teilungstypus VAHLKAMPF's) oder zur Absonderung

einer undifferenzierten chromatischen Masse (II. Teilungstypus VAHLKAMPF's), welche beide von dem Chromatin der Polkörper ihren Ursprung nehmen (Fig. 6, a, b). Ähnliche Vorgänge, wie sie sich bei *Amoeba limax* abspielen, sollen nach der Aussage VAHLKAMPF's auch bei der Teilung von *Basidiobolus lacertae* (Untersuchungen LÖWENTHAL's) sich vorfinden.¹⁾



Fig. 6 (nach VAHLKAMPF).

Karyokinese von *Amoeba limax*. Ch = Chromosomen. p = Polkörper.

Der extremste Fall, der der dauernden Sonderung der Chromidialsubstanz vom Kern, scheint — wenn wir von den schon an anderem Ort betrachteten Fällen der Infusorien, beschalteten Rhizopoden usw. (s. GOLDSCHMIDT, 1904 a) absehen — bei *Paramoeba eilhardi* vorzuliegen, von deren Verhältnissen uns SCHAUDINN (1896 a) folgende Schilderung entwirft: In dem Amöbenzustand von *Paramoeba eilhardi* ist dicht dem Kern angeschmiegt dauernd ein Körper zu finden, der „Nebenkörper“, welcher normalerweise eine große mittlere grob granuliert Partie aufweist, die sich mit Eisenhämatoxylin tief schwarz färbt; an den beiden Polen derselben sitzen zwei kleinere, meistens homogen aussehende und nicht so tief färbbare Partien. Vor der Encystierung verschwindet diese Differenz zwischen den drei Partien und der ganze Körper zeigt mit Eisenhämatoxylin eine tiefschwarze Färbung. Der Nebenkörper eilt der Teilung des Kerns etwas voraus.

Im Flagellatenzustand ist das Verhalten des Nebenkörpers fast das gleiche: er stimmt auch hier in seinem färberischen Vermögen

¹⁾ Die öfters mit der Teilung des Nukleolo-Centrosoms in Beziehung gebrachte Teilung des Kerns von *Amoeba crystalligera* ist wohl nur als eine einfache amitotische Teilung aufzufassen, bei der der Binnenkörper des Kerns, der das ganze Chromatin enthält, sich selbständig teilt.

mit dem Chromatin des Kerns überein (p. 40, l. c.), teilt sich etwas vor dem Kern und in der ansgebildeten Äquatorialplatte sitzen seine beiden Hälften den Polen der Spindel auf (Fig. 2). Die Lage des Nebenkörpers in bezug auf den Kern, sein färberisches Vermögen und der Vergleich mit anderen Objekten berechtigten uns zu der Annahme, daß dieses Gebilde in einer Beziehung zum Kernchromatin stehen muß, folglich muß es der Sphäre von *Noctiluca* und dem spongiösen Centrosom von *Actinosphaerium* gleichzustellen sein.

Es erscheint ja auch von vornherein unwahrscheinlich, daß der Nebenkörper von *Paramoeba eilhardi* einem Centrosom zu vergleichen ist. Das Vorkommen von echten Centrosomen scheint bei diesem Rhizopod ausgeschlossen zu sein.

Wir müssen zum Schluß dieses Abschnittes noch einmal auf das Verhältnis von Chromidialsubstanz und Centrosom zurückkommen, da ja die von uns als Chromidialapparat gedeuteten Teile bisher direkt oder indirekt mit solchen verglichen wurden, und wie die Schilderung von *Actinosphaerium* und *Noctiluca* zeigt, dazu auch manche Anhaltspunkte bestehen. Was zunächst *Actinosphaerium* betrifft, so haben wir gesehen, daß nach HERTWIG sich im Inneren des „spongiösen Centrosoms“, das sich auflöst, ein kleines Korn bildet, das zum Centrum der Strahlung wird. Wir glauben, daß dies in der Tat echte Centrosomen sind, halten sie aber für völlig unabhängig von dem „spongiösen Centrosom“, d. h. dem Chromidialgebilde. Bei der großen Anhäufung dieser und deren starken Färbbarkeit ist der Moment der Entstehung der echten Centrosomen leicht zu übersehen gewesen; sie treten deutlich erst auf, wenn ein Teil der Chromidien schon aufgelöst ist. Das gleiche dürfte auch für *Noctiluca* gelten, soweit es sich nach den vorliegenden Angaben beurteilen läßt. (DOFLEIN (l. c.) bestreitet ja allerdings das Vorhandensein von Centrosomen.)

Diese Auffassungsweise, d. i. daß das Chromidialgebilde unabhängig von den Centrosomen ist, stimmt auch mit den Befunden an Metazoenzellen überein.

In der Orogenese von *Paludina* und *Helix* vollzieht sich die erste Entstehung der Chromidien in einer Zeit, in der von den Centrosomen nichts zu bemerken ist. Genau solche Verhältnisse haben wir auch in der Orogenese der Säugetiere (WINIWARTER 1901) usw., bei welchen auch das Ei eine lange Wachstumsperiode durchzumachen hat. Freilich könnte man auch hier einwenden, daß die Centrosomen in allen diesen Fällen einfach übersehen worden seien. Trotzdem diese Möglichkeit vorhanden ist, hat sie doch nur

sehr wenig Wahrscheinlichkeit für sich. Alle bis jetzt vorliegenden Fälle von frühzeitigem Nachweis von Centrosomen bei den Ovocyten sind sehr unsicher. Es liegt ja auch kein Grund vor, daß ein centrosomatisches Gebilde dauernd in der Zelle vorhanden ist, während der oft viele Jahre dauernden Wachstumsperiode, wie sie z. B. die Eier der Säugetiere durchmachen. Mit Bestimmtheit treten Centrosomen vielmehr erst während der karyokinetischen Teilung an.

Ausschlaggebender aber für unsere Behauptung sind jene Fälle, in denen die Centrosomen noch außer dem Chromidialgebilde vorhanden sind. Solch einen Fall hat POPOFF (1906) von den Spermatoocyten von *Paludina* beschrieben. In jener Zelle befinden sich die Centrosomen gerade am entgegengesetzten Pol des Kerns, an welchem die Chromidien angehäuft sind. Ferner, in den Spermatoocyten von *Forficula* liegen die Centrosomen nicht in dem Chromidialgebilde selbst, sondern in der Nähe desselben. (ZWEIGER 1906). Solche Fälle sind auch von MEVES usw. beschrieben worden.

Die Unabhängigkeit vom Chromidialgebilde und Centrosom tritt nicht nur bei der Spermio- und Orogenese, sondern auch in anderen Zellarten deutlich hervor. An der Homologisierung der Centrophormien gewisser Epithelzellen und des Apparates reticulare der Ganglienzellen mit einer Sphäre hält ja wohl niemand mehr fest, zumal überdies die völlige Unabhängigkeit der Centrosomen von jenen Bildungen sich nachweisen läßt (s. besonders SJÖVALL 1903). Nach der Lehre vom Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen sind aber auch diese Bildungen jenem Begriffe einzuordnen, also auch dem spongiösen Centrosom des *Actinosphaerium* vergleichbar. In Samenzellen scheint allerdings vorübergehend eine Beziehung beider Bildungen zu bestehen, wie die Anordnung der sog. Archoplasmaschleifen (= Chromidialfäden) beweist, ferner auch das Idiozom, das wohl in manchen Fällen dem Chromidialapparat anzurechnen ist. Es scheint, daß in diesen und ähnlichen Fällen die Beziehungen zwischen Chromidialgebilde und Centrosom mehr topographischer Natur sind, bedingt vielleicht durch den Umstand, daß Centrosomen und Chromidien in dem Teil der Zelle zur Ausbildung kommen, in dem sich die größte Plasmanenge findet.

Die Untersuchungen der Protozoenkernteilung gingen ja vielfach von dem Bestreben aus, die Ubiquität der Centrosomen nachzuweisen. Man ist jetzt in der Centrosomenfrage wieder gemäßigter geworden und scheut sich nicht mehr auszusprechen, daß karyokinetische Teilungen auch ohne Centrosomen erfolgen können. Es mag ja auch vielfach bei den Protozoen echte Centrosomen geben, wie z. B. bei

den Gregarinen. Jedenfalls aber ist von dieser Seite her kein Einwurf gegen unsere Vorstellungen zu machen. Auch HERTWIG'S Auffassung von der Homologie des Centrosoms mit dem achromatischen Teil der Infusorienspindel ist hiervon unabhängig. Schließlich bleiben Bildungen wie die Polkörper in Infusorienspindeln und bei *Euglypha* (SCHEWIAKOFF 1888) vorderhand noch unerklärt.

IV.

Wir haben uns bisher bemüht nachzuweisen, daß verschiedene Erscheinungen der Kernteilung der Protozoen richtiger als bisher unter dem Gesichtspunkt der Lehre vom Chromidialapparat verstanden werden können, welche in erster Linie nur besagt, daß in gewissen Zuständen der Zelle chromatische Teilchen aus dem Kern eliminiert werden und sich dann in charakteristischer Anordnung und Gestalt im Plasma (als Chromidien, Chromidialnetz, Chromidialfäden) finden. Die große Verbreitung dieser Erscheinung bei Metazoen und Protozoen führt dazu, in ihr den Ausdruck einer größeren Gesetzmäßigkeit zu sehen. Welcher Art diese ist, darauf weist vor allem die Tatsache hin, daß die Chromidienbildung immer nur bei besonderer Funktionstätigkeit der Zellen einsetzt, daß sie enge Beziehungen zur Intensität der Funktion, besonders wohl trophische Beziehungen aufweist. Es wurde daraus die Vorstellung abgeleitet, daß die Chromidien trophisches, funktionelles Chromatin darstellen, das sich in einem gewissen Gegensatz zu dem während der Kernteilung in den Chromosomen individualisierten propagatorischen Chromatin (Trophochromatin und Idiochromatin) befindet. Durch diese Vorstellung werden vor allem die Verhältnisse der Metazoenzelle unter einem einfachen und einheitlichen Gesichtspunkt betrachtet, was unserer Ansicht nach der Sache förderlicher ist, als wenn, wie es die Histiologen vorziehen, jedes Körnchen, das sich mit irgend einer Farbe schön färben läßt, als besonderer Begriff mit gesondertem Namen streng von jedem anderen Körnchen getrennt wird, ein Verfahren, welches zwar sehr vorsichtig ist, das Verständnis der Zelle aber in keiner Richtung fördert. Die Lehre vom Chromidialapparat hängt aber auf das engste mit einer weiteren Vorstellung zusammen, die erst geeignet erscheint, die Gesamtheit der Erscheinungen einheitlich zu betrachten, das ist die Lehre von der Duplizität des Zellkerns. Wie kommt es, daß sich so oft in den Metazoenzellen die ursprünglich vereinigten Kernbestandteile so vollständig trennen, daß wir von zwei Kernen reden können? Wie kommt es, daß bei vielen Protozoen die beiden Kernarten, der somatische und

propagatorische zeitlebens oder nur vor der Fortpflanzung getrennt sind? Es ist dies nur verständlich unter der bereits in der Einleitung besprochenen Annahme, daß die tierische Zelle prinzipiell doppelkernig ist, daß der somatische und propagatorische Kernanteil auch im scheinbar einheitlichen Kern vorhanden ist und im gegebenen Moment in Erscheinung tritt. Es brauchen hier die Beweise, die in neuerer Zeit für die Auffassung gebracht wurden, nicht wiederholt zu werden, da sie schon früher von einem von uns (GOLDSCHMIDT 1904 a, b) zusammengestellt wurden. Es ist seitdem keine Tatsache bekannt geworden, die dagegen spräche, manche aber, die der Auffassung neue Stützen gibt. (Es sei erwähnt, daß durch neuere noch nicht veröffentlichte Untersuchungen von NERESHEIMER auch für *Opalina* jener Beweis auf das eleganteste erbracht ist.) Aber auch die hier besprochenen Fälle dürften sich so am besten einem einheitlichen Vorstellungskreis einreihen und so die prinzipielle Erscheinung der Doppelkernigkeit auch auf bisher noch nicht so zu betrachtende Organismen ausdehnen. Die Formen, die von uns hier betrachtet wurden, zeichnen sich alle (bis auf *Parameoeba eilhardi*) dadurch aus, daß bei ihnen die Doppelkernigkeit nicht dauernd in Erscheinung tritt, wie bei beschalteten Rhizopoden und Infusorien. Sie wird erst deutlich bei den Kernteilungen, bei denen der trophische Kernanteil in Form des Nukleolo-Centrosoms, der Archoplasmakugel, des spongiösen Centrosoms zum Vorschein kommt, in gleicher Weise, wie er sich in den *Dytiscus*-Ovocyten im gleichen Zustand in Form des Chromatinrings (GIARDINA 1901) zeigt. Eine lückenlose Reihe führt also von *Euglena* über *Amoeba limax* zu *Noctiluca*, zu *Parameoeba* und den Infusorien und als besonderem Fall den beschalteten Rhizopoden: Bei *Euglena* der trophische Kernteil als Nukleolo-Centrosom innerhalb des Kerns gesondert verteilt, bei *Amoeba limax* noch innerhalb des Kerns, aber als Polkörper außerhalb der mitotischen Figur, bei *Noctiluca* als Sphäre vollständig vom Kern getrennt während der Teilung und bei *Parameoeba* als Nebenkörper, den Infusorien als Makronukleus dauernd vom Kern getrennt. Zu den Verhältnissen der Metazoen, bei denen die vollständige Trennung nur in den Geschlechtszellen erfolgt, leitet dann *Actinosphaerium* über. Bei diesem ist in den somatischen Kernteilungen auch nichts von verschiedenen Kernbestandteilen zu erkennen und nur, wenn der Kern sich zu der ganz anders verlaufenden Richtungsteilung anschießt, tritt plötzlich das somatische Chromatin aus dem Kern aus, wird ebenso wie bei den Geschlechtszellen der Metazoen das die Chromosomen aufbauende propagatorische Chromatin rein heraus-

gearbeitet. Niemals hat man aber bisher etwas derartiges bei Protozoen beobachtet, bei denen die beiden Kerne als getrennt betrachtet werden müssen, eine Tatsache, die natürlich auch für obiges spricht. Zweifellos lassen sich gegen diese Theorie auch Bedenken geltend machen, welche hauptsächlich in der Frage bestehen, ob es berechtigt ist, eine Unterscheidung von zweierlei Chromatinarten in der Zelle anzunehmen. Denn es ist auch die Möglichkeit gegeben, die starke Ausbildung der Chromidien bei den Geschlechtszellen, bei den Gewebszellen usw. und bei den Fortpflanzungsvorgängen der Protozoen als einen Ausdruck von erhöhter Zelltätigkeit aufzufassen. Die Untersuchungen R. HERTWIG's an Protozoen haben gezeigt, daß die Chromidialausbildung in enger Beziehung mit der letzteren steht. Diesen Ideengang hat einer von uns an einer anderen Stelle näher zu verfolgen gesucht (POPOFF). Freilich muß man trotzdem zugeben, daß unsere Kenntnisse über die Physiologie der Zelle noch so mangelhaft sind, daß ein Versuch, die so komplizierten Fortpflanzungsvorgänge bei den Protozoen, besonders nach den Befunden der letzten Jahre, einheitlich aufzufassen und befriedigend im Zusammenhang mit den gleichwertigen Erscheinungen der Metazoen zu erklären, vorderhand, außer auf Grund der Annahme der Kernduplizität der Zelle, noch nicht durchführbar ist.

München, den 21. Juni 1906.

Literaturverzeichnis.

- 1) BLOCHMANN, F. (1894): Über die Kernteilung bei *Euglena*. Biol. Centralbl. Bd. XIV S. 194—197.
- 2) BOVERI, TH. (1900): Zellenstudien. Heft 4: Über die Natur der Centrosomen. Jena.
- 3) BÜTSCHLI, O. (1889): Cystoflagellaten. BRONN'S Kl. und Ordn. V. 1.
- 4) — (1891): Über die sogenannten Centralkörper der Zelle und ihre Bedeutung. Verh. des naturhist. medic. Vereins in Heidelberg. N. F., Bd. IV S. 535—538.
- 5) CALKINS, G. N. (1898): The phylogenetic significance of certain protozoan Nuclei. ANN. of the New-York Acad. of Sci. XI p. 379—397.
- 6) — (1899): Mitosis in *Noctiluca miliaris* and its bearing on the nuclear relations of the Protozoa and Metazoa. Journ. of Morphol. V. 15 p. 711—770.
- 7) DOFFLEIN, F. (1900): Zell- und Protoplasma-studien. I. Heft: Zur Morphologie und Physiologie der Kern- und Zellteilung. Nach Untersuchungen an *Noctiluca* und anderen Organismen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. XIV S. 1—60.

- 8) GOLDSCHMIDT, R. (1904 a): Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. V S. 126—144.
- 9) — (1904 b): Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. (Histologische Untersuchungen an Nematoden. II.) Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. XXI H. 1 S. 49—141.
- 10) — (1905): Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonans mirus. Ibid., Bd. XXI H. 4 S. 607—655.
- 11) HEIDENHAIN, M. (1893): Über die Centrialkörpergruppe in den Lymphocyten der Säugetiere während der Zellenruhe und der Zellteilung. Verh. d. Anat. Ges. S. 54—70.
- 12) — (1894): Neue Untersuchungen über die Centrialkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43 S. 423—758.
- 13) HERTWIG, R. (1889): Über die Konjugation der Infusorien. Abh. d. k. bayer. Akad. d. Wiss., II. Kl., Bd. XVII Abt. I S. 1—83.
- 14) — (1892): Über Befruchtung und Konjugation. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. S. 95—112.
- 15) — (1895): Über Centrosom und Centralspindel. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München, 9. Juli, S. 41—59.
- 16) — (1896): Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigel-Eies. Festschrift für CARL GEGENBAUR.
- 17) — (1898): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium eichhorni. Abh. bayer. Akad. Wiss. Bd. 19 S. 1—104.
- 18) — (1902): Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk. Bd. I S. 1—38.
- 19) ISHIKAWA, C. (1891): Vorläufige Mitteilungen über die Konjugationserscheinungen bei den Noctiliceen. Zool. Anz. Bd. 14.
- 20) — (1894): Über die Kernteilung bei Noctilicea miliaris. Ber. Naturf. Ges. Freiburg Bd. 8 S. 54—69.
- 21) KEUTEN, J. (1895): Die Kernteilung von Euglena viridis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60.
- 22) LAUTERBORN, R. (1896): Bemerkungen zum Vortrag SCHAUDINN's: Über das Centrialkorn der Heliozoen. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. S. 131—134.
- 23) — (1896): Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig, Engelmann.
- 24) MESNIL, F. (1905): Chromidies et Questions connexes. Bull. de l'Inst. Pasteur Vol. 3 Nr. 8 p. 1—10.
- 25) MEVES, F. (1900): Über den von La Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Spermazellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 56.
- 26) POPOFF, M. (1906): Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. Mit Anhang: Zu der Frage nach dem Spermatozoen-dimorphismus bei Paludina vivipara. Im Druck in Arch. f. mikr. Anat.
- 27) SCHAUDINN, F. (1894): Über Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung bei Amoeba crystalligera. Sitzungsber. d. Akad. Wiss. Berlin S. 1029—1036.
- 28) — (1895): Über die Teilung von Amoeba binucleata. Sitzungsber. d. Ges. Naturf. Freunde Berlin S. 130—141.
- 29) — (1896 a): Über den Zengungskreis von Paramoeba eilhardi (n. g., n. sp.). Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin S. 31—41.
- 30) — (1896 b): Über das Centrialkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. S. 113—130.

- 31) — (1903): Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. a. d. kais. Ges. d. Gesundheitsamte Bd. XIX H. 3 S. 547—576.
- 32) — (1905): Die Befruchtung der Protozoen. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1905.
- 33) SCHEWIAKOFF, W. (1888): Über die karyokinetische Kernteilung der Englypha alveolata. Morph. Jahrb. Bd. XIII S. 193—259.
- 34) SJÖVALL, E. (1905): Über Spinalganglienzellen und Markscheiden. (Zugleich ein Versuch, die Wirkungsweise der Osmiumsäure zu analysieren.) Anat. Hefte, I. Abt., H. 91 S. 260—301.
- 35) STREUER (1903): Über eine Euglenoide (Eutreptia) aus dem Canal Grande von Triest. Arch. f. Protistenk. Bd. III p. 126—137.
- 36) VAHLKAMPF, E. (1904): Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Amoeba limax, einschließlich der Züchtung auf künstlichem Nährboden. Inaug.-Dissert. Marburg. 54 S.
- 37) WINIARTER, K. v. (1901): Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammifères. Arch. de Biol. T. XVII.
- 38) ZWEIFER, H. (1906): Die Spermatogenese von Forficula auricularia. Zool. Anz. Bd. XXX Nr. 7.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [8 1907](#)

Autor(en)/Author(s): Goldschmidt Richard Benedikt, Popoff
Methodi

Artikel/Article: [Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle 321-343](#)