© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXIX. 15. August 1909. № 16.

Inhalt: Hartmann, Polyenergide Kerne (Schluss). — Becher, Zentroepigenese? — Schiefferdecker, Muskeln und Muskelkerne.

Polyenergide Kerne.

Studien über multiple Kernteilungen und generative Chromidien bei Protozoen.

Von Max Hartmann.

(Aus dem Kgl. Institut für Infektionskrankheiten in Berlin.)

(Schluss).

Derartig polyenergide Kerne scheinen überhaupt bei Rhizopoden weit verbreitet, so z. B. sind offenbar die Kerne von *Pelomyxa* polyenergide Kerne. Ferner scheint der Riesenkern, den Schröder von dem eigenartigen auf der Südpolarexpedition erbeuteten Rhizopoden *Echinogromia* beschrieben hat und der aus lauter von radial gestellten Lininwaben umgebenen Binnenkörpern zusammengesetzt ist, ein derartiger polyenergider Kern zu sein. In Präparaten, die mir Herr Kollege Schröder in liebenswürdiger Weise übersandt hat, glaube ich nach Umfärbung, die allerdings nicht sehr gut ausgefallen ist, auch Centriolen in den Binnenkörpern (Karyosomen) beobachten zu können, was, falls es sich bestätigt, diese Deutung im hohen Grade sicherstellen wird.

Ich gehe nun zu der Darstellung unserer Radiolarienbefunde über und beginne hierbei mit den koloniebildenden Radiolarien, den Sphärozoen oder Polycyttarien. Bei denselben gibt es drei Arten von Fortpflanzungen, eine vegetative Teilung der mehrkernigen Individuen, die zur Vermehrung der Individuenzahl einer Kolonie

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

resp. zur Vermehrung der Kolonien führt. Zweitens eine Agametenbildung (Isosporen der früheren Autoren) und drittens eine Gametenbildung, die wiederum in zweierlei Weise stattfinden kann[4]). Hier interessiert uns nur die Kernteilung in jungen vegetativen Kolonien von *Collozoum*. Dabei finden sich nämlich verschiedenartige Übergänge von multiplen Mitosen zu regulären zweipoligen Mitosen. Selbstredend ist die multiple Mitose, die besonders in jungen Individuen sich findet, die abgeleitete Form und kommt dadurch zustande, dass, ehe eine zweipolige Mitose vollkommen durchgeführt ist, die Pole schon wiederum zu einer weiteren Teilung sich anschicken, wobei die ursprüngliche Kernmembran immer noch erhalten

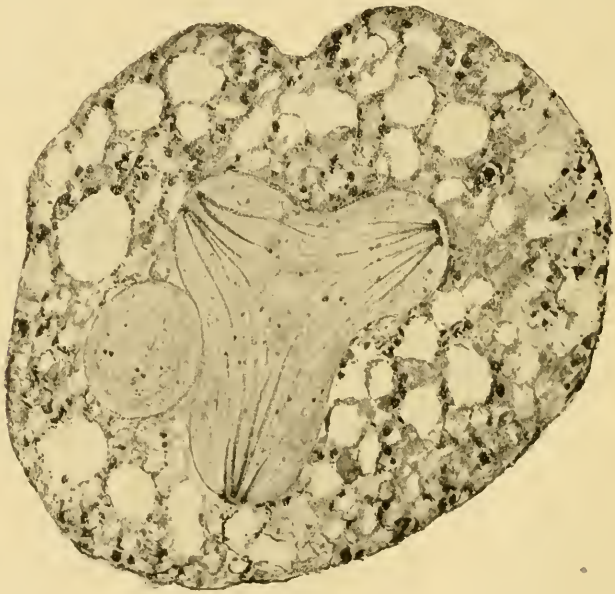


Fig. 3. Multiple Mitose bei jungen vegetativen Kolonien von *Collozoum*.

bleibt. Ein Blick auf die beigefügte Fig. 3 zeigt dieses klarer, als es Worte zu tun imstande sind. Es handelt sich um eine intranukleäre vierpolige Mitose (der 4. Pol liegt in einer anderen Ebene, deren Pole [Centriolen] bereits wieder geteilt sind). Später, wenn die Teilungsenergie nicht mehr so stark ist, folgen dann reguläre zweipolige Mitosen, die auch vollständig durchgeführt werden.

Bei diesem Fall ist es klar, dass zu Beginn der Kernvermehrung infolge der regen Teilungsenergie polyenergide Kerne zustande kommen, deren Charakter als polyenergider Kern gerade durch das

4) Bezüglich der näheren Vorgänge bei der Fortpflanzung vergleiche die vorläufige Mitteilung von Hammer und mir in den Sitz.-Ber. naturf. Freunde Berlin.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zustandekommen durch multiple Mitosen im Innern der erhaltenen Kernmembran vollkommen sicher ist.

Diese Verhältnisse bei *Collozoum* werfen nun ein Licht auf die Verhältnisse bei den großen monozoen Radiolarien, den Colliden, die durch ihre Riesenkerne, welche nach Borgert und Haecker über tausend von sogen. Chromosomen (Einzelknäuel) aufweisen, ganz aus dem Rahmen einer Protozoenzelle herausfallen. Wie in der Einleitung erwähnt, zerfällt die monozoe *Thalassophysa* in kurzer Zeit in eine Kolonie von Tausenden von mehrkernigen Einzelindividuen, und man kann eine derartige Kolonie nicht von manchen

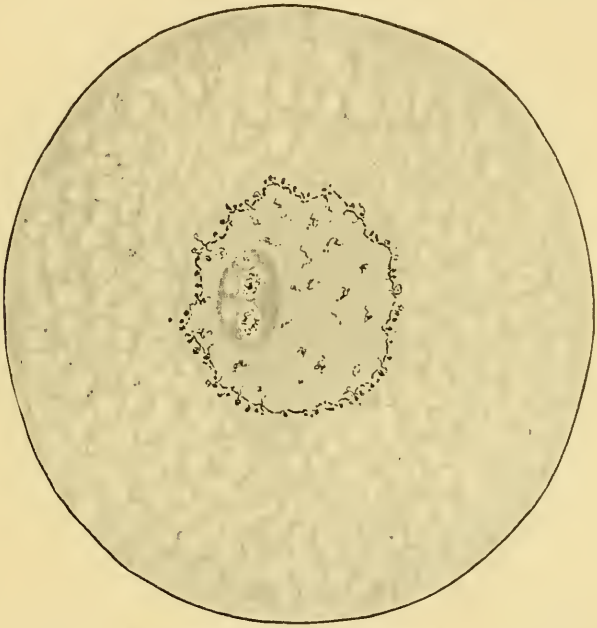


Fig. 4. *Thalassicolla* bei Beginn der Gametenbildung.

Collozoum- oder *Sphaerozoum*-Arten unterscheiden. Das brachte mich schon damals auf den Gedanken, dass in dem großen Kern schon Tausende von Tochterkernen vorgebildet sein müssen und dass wahrscheinlich die sogen. Chromosomen (Einzelknäuel von Haecker) die vorgebildeten Tochterkerne darstellen. Die cytologische Untersuchung von Thalassophysen wie anderen Colliden sp. *Thalassicolla* und *Physematium* bei Beginn dieses Vermehrungsaktes lieferte nun den Beweis für die Richtigkeit dieser Anschauungen. So konnten wir ermitteln, dass bei *Thalassicolla* jedes sogen. Chromosom durch die Poren der Kernmembran zu Beginn der Gametenbildung herauswandert und im Endoplasma zu einem vollkommenen kleinen Kern mit Centriol und einer geringen Anzahl (etwa 10—12)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Chromosomen wird (Fig. 4). Die Zahl der Chromosomen entspricht nun der der Kerne der Polycyttarien. Jeder dieser kleinen Kerne teilt sich hierauf im Endoplasma in ganz ähnlicher Weise wie die Kerne bei der Gametenbildung der koloniebildenden Radiolarien durch eine fortgesetzte typische Mitose[5]). Prinzipiell die gleichen Vorgänge, wenn auch in verschiedener Modifikation, konnten wir, wie gesagt, für drei Gattungen feststellen, nämlich *Thalassophysa*, *Thalassicolla* und *Physematium*, bei *Thalassophysa* sowohl bei der Agameten- als bei der Gametenbildung. Nach der Darstellung von Brandt (1905) kann dies auch für die Agameten-(Isosporen)-Bildung von *Thalassicolla* gelten, wobei der große Kern einfach auseinanderfließt und sich in die Sekundärkerne auflöst, die, wie wir zeigen könnten, ja bereits in Form von sogen. Chromosomen im Primärkern vorgebildet sind.

Besonders interessant für das uns hier beschäftigende Problem sind unsere Befunde bei *Physematium*, auf die ich deshalb etwas näher eingehen möchte, während bezüglich unserer übrigen Ergebnisse auf unsere vorläufige Mitteilung verwiesen sei, die demnächst in den Sitzungsberichten der Gesellschaft naturforschender Freunde erscheinen wird. Bei *Physematium* tritt bei der Gametenbildung ein Teil der Chromosomen, die als sogen. Einzelknäuel im Innern des Riesenkernes erscheinen, in das Endoplasma über, vermutlich in ähnlicher Weise wie oben für *Thalassicolla* angegeben. Ein Teil jedoch bleibt zurück und man kann häufig bei jedem Einzelknäuel ein von einem hellen Hof umgebenes Centriol erkennen, das sich hantelförmig teilt (Fig. 5). Zugleich vollzieht sich damit auch die Teilung eines Einzelknäuels, der sich mit anderen Worten im Innern des großen Primärkernes durch eine primitive Mitose vermehrt, also genau in derselben Weise, wie wir es oben schon für *Adelea* und für *Wagnerella* kennen gelernt haben[5]). Das herausgetretene Chromosomenmaterial bildet dagegen in der Umgebung des Kernes Nester von dichten Chromatinnetzen, also ein richtiges Chromidialnetz, wie es neuerdings für viele Protozoen beschrieben worden ist (Fig. 5). Aber in diesem Chromidialnetz kann man oft mit aller Deutlichkeit besondere Körnchen erkennen, die mit einem hellen Hof umgeben sind und sich hantelförmig teilen. Es sind offenbar die gleichen Gebilde wie die vorher erwähnten Centriolen bei dem Einzelknäuel im Primärkern, mit anderen Worten, das sogen. Chromidialnetz besteht aus lauter individualisierten monoenergiden Elementen, deren Chromatinteile jedoch ineinandergeflossen sind. Die Richtigkeit dieser Auffassung ergibt sich denn auch mit aller Sicherheit aus der weiteren Entwickelung dieser Gebilde. In den mitt-

---

5) Daneben kommt es im Primärkern auch zur Bildung rein somatischer, polyenergider Sekundärkerne.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

leren Teilen des Endoplasmas werden nämlich aus diesen Chromidialnestern eine Anzahl von gleichartigen Chromatinbläschen mit einem Korn im Zentrum, in dem jedes Centriol ein derartiges Bläschen bildet. Diese Bläschen, die sich eine Zeitlang schwach färben, sind komplette Kerne, die durch Auseinanderweichen in der äußersten Schichte des Plasmas sich zerstreuen und nun durch reguläre Zweiteilung sich weiterteilen. Die beigefügte Fig. 5 erläutert die eben geschilderten Verhältnisse.

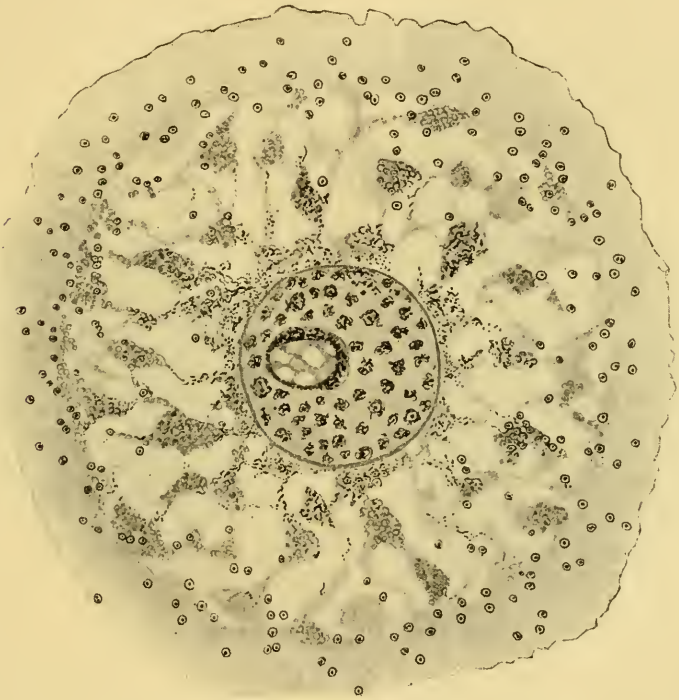


Fig. 5. Gametenbildung bei *Physematium*.

Ähnlich wie bei *Thalassicolla* sind offenbar auch nach Haecker (1907 und 1908) die Verhältnisse bei der Agametenbildung von *Oroscena* zu deuten. Auch hier wandern, wie ein Vergleich der Abbildungen 566, 569 u. 570 von Haecker (1908) deutlich zeigt, die sogen. Chromosomen (Einzelknäuel) als solche gesondert ins Endoplasma, um sich dort mitotisch weiterzuteilen, wobei jedes sogen. Chromosom (Sekundärkern) in eine geringe Anzahl von echten Chromosomen zerfällt. Haecker hat allerdings die Verhältnisse etwas anders dargestellt, weil er fälschlicherweise Stadien der Agameten- und Gametenbildung in eine Reihe gebracht und dadurch zu anderen Deutungen gekommen ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Außerordentlich klar stellen sich die Vorgänge nach der schönen Arbeit von Borgert (1909) bei der tripyleen Radiolarie *Aulacantha* dar. Bei der Bildung der Gameten differenzieren sich aus dem sogen. Chromatingerüst des großen Primärkerns die sogen. Chromosomen (Sekundärkerne) zunächst in der Peripherie des Kernes. Die Kernmembran löst sich dann völlig auf und die Sekundärkerne (sogen. Chromosomen) treten nach und nach ins Endoplasma über (Fig. 6 a). Sie erscheinen meist als kleine Karyosomkerne, die von einer hellen Kernsaftzone umgeben sind. Manchmal hat auch das Karyosom noch die schleifenförmige (Chromosomen-) Form. Später zerfallen die Sekundärkerne in ca. 10—12 richtige Chromosomen, und die ganzen Kerne teilen sich dann mitotisch in ähnlicher Weise wie die Sekundärkerne der Colliden und die Kerne der Polycyttarien. Auch bei *Aulacantha* bildet ein

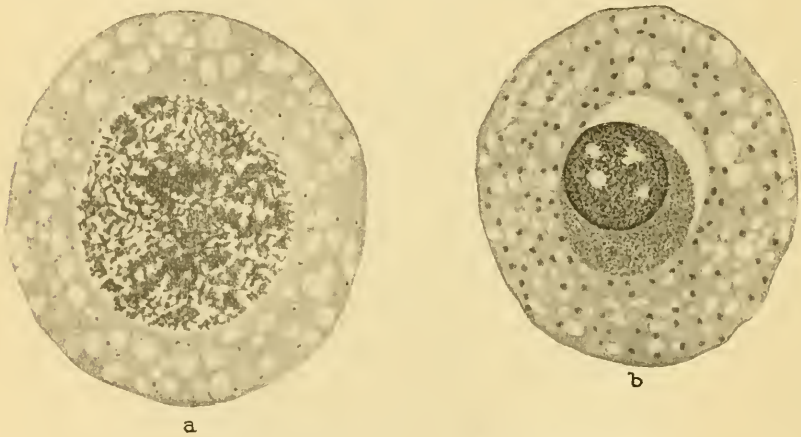


Fig. 6. Gametenbildung bei *Aulacantha* (nach Borgert).

großer Teil des chromatischen Materials (der im Primärkern vorgebildeten Sekundärkerne) einen großen kernartigen Binnenkörper, der später aufgelöst wird (Fig. 6 b); er ist wohl als ein somatischer vielwertiger Kern (Polykaryon) zu deuten.

Die prinzipielle Übereinstimmung mit unseren Befunden an den Colliden, und die Berechtigung unserer Auffassung liegt wohl auch hier klar zutage, trotzdem die Entstehung des polyenergiden Primärkernes noch nicht aufgeklärt ist. Borgert hat übrigens eine Abbildung des Kernes einer jungen Castannellide gegeben, der von ziemlich gleichgroßen Karyosomen ganz erfüllt ist, ähnlich wie die oben abgebildete Fig. 2 d von *Wagnerella* nach Zuelzer. Da im letzteren Fall die Genese klar gestellt ist, so scheint mir auch für diese Radiolarien dieselbe Genese ziemlich sicher. Borgert selbst deutet übrigens seine Befunde bei der Gametenbildung von *Aulacantha* in ähnlichem Sinne wie wir und hat den Primärkern

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

als zusammengesetzten Kern bezeichnet und dann auf meinen Vorschlag hin auch den Ausdruck polyenergider Kern angewandt.

Bei den monozoen Colliden wie bei den Tripyleen gibt es nun aber außer der Sporenbildung (Agameten- und Gametenbildung) auch noch eine Zweiteilung der ganzen Zelle, wobei sich der große polyenergide Kern nach den Untersuchungen von Karawajew, Borgert und Haecker unter dem Bilde einer Mitose teilt. Diese Mitose hat aber allerhand Merkwürdiges (Fig. 7). Zunächst fällt die ungeheure Zahl von Chromosomen auf (über 1000). Dann ist nach Borgert (1900), dem wir die genaueste Schilderung verdanken, die Zahl der Chromosomen eine außerordentlich wechselnde und sie teilen sich zweimal, wobei die Teilhälften nicht wie sonst bei einer Mitose nach entgegengesetzten Polen rücken, sondern unregelmäßig verteilt werden. Borgert hat ferner manche Abweichungen der Mitose (sogen. Manchettenform), die sich mehr einer Amitose nähern, schließlich eine ausgesprochene Amitose (Kernzerschnürung) beschrieben. Alle diese Kernteilungen fallen ganz aus dem Rahmen unserer übrigen Erfahrungen über die Kernteilungen der Protozoen. Denn neuere Befunde (Hartmann und Prowazek, Keysselitz, Nägler, Rosenbusch, Berliner, Jollos) zeigen, dass auch die primitivsten fast scheinbar amitotischen Kernteilungen der Protozoen mit Einrichtungen verbunden sind, die auf eine möglichst genaue Halbierung des Kernes abzielen (Centriolen).

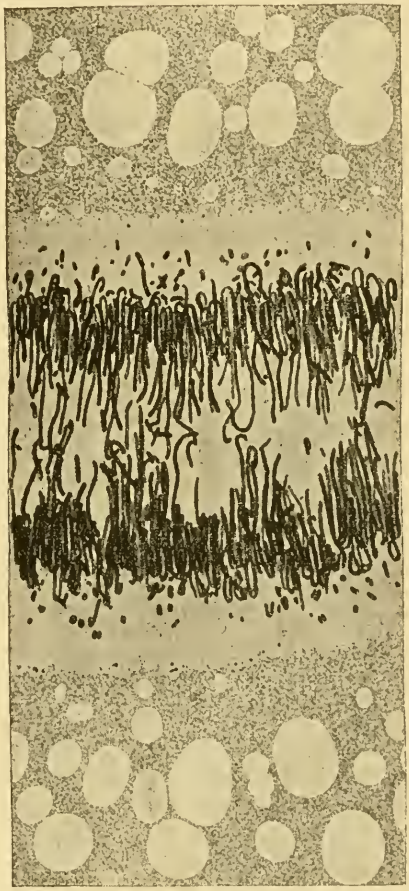


Fig. 7. Sogen. Mitose bei der Zweiteilung von tripyleen Radiolarien (nach Borgert).

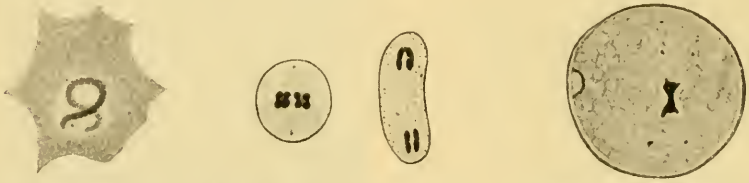
Alle diese Schwierigkeiten fallen jedoch hinweg, wenn man sich vergegenwärtigt, dass es sich ja bei den betreffenden Radiolarien um polyenergide (vielwertige) Kerne handelt und dass die sogen. Chromosomen gar keine Chromosomen, sondern, wie wir bei

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Gametenbildung gesehen, bereits ganze monoenergide Kerne sind. Wenn wir an dieser Erkenntnis, die, wie mir scheint, durch die oben mitgeteilten Befunde völlig sichergestellt ist, festhalten, so kommen wir aber zu dem Schluss, dass die sogen. Mitose der monozoen Radiolarien gar keine Mitose, sondern die gleichzeitige, parallele Teilung der mehr als 1000 bereits vorgebildeten Sekundärkerne ist. Für diese Auffassung spricht auch der Umstand, dass an den Polen der parallelfaserigen Spindel kein Centrosom vorhanden ist, sich aber nach Borgert eine große Anzahl von Körnchen findet, in denen dieser Forscher Homologa des Centrosoms vermutet. Ich glaube, dass diese Ansicht richtig ist und dass diese Körnchen die zu den einzelnen Sekundärkernen (Chromosomen) gehörigen Centriolen darstellen.

Man könnte vielleicht Anstoß an dieser Deutung nehmen, weil das Bild der ganzen Teilungsfigur des Polykaryons, vor allem der Bau der schleifenförmigen Chromosomen (Sekundärkerne) so ganz

Fig. 8. Fig. 9. Fig. 10.



Kernteilungen bei *Sphaeromyxa* (Fig. 8) nach Schröder und *Myxobolus* (Fig. 9) nach Keysselitz.

Amoeba albida vor der Reduktionsteilung (nach Nägler).

mit echten Chromosomen bei einfachen Mitosen übereinstimmt. Doch ist es bei Protozoen gar keine Seltenheit, dass ganze Kerne das Aussehen eines Chromosoms aufweisen. Diese Chromosomenkerne sind etwa den Sammelchromosomen von *Ascaris* (Boveri, 1902) an die Seite zu stellen. Die Befunde von Keysselitz (1908) und Schröder (1907) an den Myxosporidienkernen zeigen dies klar. Bei *Sphaeromyxa* treten nach Schröder bei der Kernteilung die ganzen Kerne als einzelne schleifenförmige Chromosomen auf, die sich längsspalten, ganz ähnlich wie die Sekundärkerne von *Aulacantha* (Fig. 8); bei *Myxobolus* dagegen finden sich nach Keysselitz vier Chromosomen, die aber in den Telophasen ebenfalls zu einem einzigen Faden verschmelzen (Fig. 9). In diesem Zusammenhang sei auch erwähnt, dass nach Nägler (1909) der ganze generative Kern von *Amoeba albida* vor der Reduktionsteilung das Aussehen einer Chromosomentetrade bei der Ei- und Samenreife der Metazoen aufweist (Fig. 10).

Herr Prof. Poll hat in der Diskussion zu meinem Vortrag auch auf die Befunde von Haecker (1900) an ätherisierten Cope-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

podeneiern hingewiesen, wo die Chromosomen als bläschenförmige Kerne (Chromosomenbläschen) erscheinen. Aber hier liegt die Sache meiner Meinung nach gerade umgekehrt, und man muss sich hüten, von unserem neu gewonnenen Standpunkte (Energide) aus nicht in den umgekehrten Fehler zu verfallen und nun eine derartige Eizelle deshalb für polyenergid zu halten. Denn es liegt weder entwickelungsgeschichtlich noch experimentell (entwickelungsphysiologisch) der geringste Anhaltspunkt vor, diese Chromosomenbläschen der ätherisierten Copepodeneier für echte Kerne anzusehen.

All die angeführten Beispiele lehren eben, dass morphologisch völlig gleiche Bilder nicht immer homologe Bildungen sind. Die einfache vergleichend-morphologische Betrachtung genügt eben nicht zur Erkennung cytologischer Homologien; dies ist auf Grund vergleichender und experimenteller entwickelungsgeschichtlicher Studien möglich.

Die bei Radiolarien gewonnene Auffassung der Teilung des Primärkernes oder Polykaryons ist weiterhin zur Beurteilung der Mechanik der Kern- und Zellteilung von prinzipieller Bedeutung. Geht doch daraus hervor, dass biologisch völlig differente Prozesse sich unter dem gleichen morphologischen Bild abspielen können, indem die Teilung eines einzelnen monoenergiden Kernes (Monokaryons) wie die gleichzeitige parallele Teilung vieler Kerne (resp. eines Polykaryons) ganz ähnlich als Mitose erscheint. Das mahnt zur größten Vorsicht in der Beurteilung derartiger Bilder. Vielleicht darf man aus der morphologischen Übereinstimmung dieser verschiedenen Vorgänge schließen, dass ähnliche physikalisch-chemische Bedingungen auch ähnliche morphologische Bilder bedingen, auch wenn die betreffenden Vorgänge nicht homolog sind.

Im folgenden wollen wir nun die Beziehungen der multiplen Teilung polyenergider Kerne zur Chromidienfrage noch etwas näher erörtern. Bei Coccidien (*Cocc. schubergi*), Heliozoen (*Wagnerella*), Foraminiferen und vor allem bei Radiolarien (am deutlichsten bei *Physematium*) haben wir gesehen, dass bei der Aufteilung polyenergider Kerne in ihre monoenergiden Einzelelemente (Sekundärkerne) Bilder zustande kommen, die bisher als Chromidien beschrieben und aufgefasst wurden. Diese Chromidien sind, da ja aus ihnen wieder echte Kerne hervorgehen, natürlich generative Chromidien (Sporetien nach der Nomenklatur von Goldschmidt, 1904). Nun haben wir aber bei den erwähnten Objekten gesehen, dass es sich bei den scheinbaren Chromidien stets um lauter gesonderte Kernindividuen handelt, wie entwickelungsgeschichtlich mit Sicherheit festgestellt werden konnte. Bei *Wagnerella*, den Foraminiferen, *Aulacantha* und manchen Colliden erscheinen die sogen. Chromidien auch morphologisch ohne weiteres als gesonderte

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Kernindividuen; mit anderen Worten, es handelt sich nicht einmal morphologisch um einen Chromidialapparat, sondern eben um echte kleine Kerne. Aber auch bei *Physematium*, wo wir ja echte Chromidialnetze kennen gelernt haben (s. Fig. 5), ließ sich deren Zusammensetzung aus wohlindividualisierten Einzelelementen (Energiden, Kernen) durch den Nachweis von Centriolen erweisen, wie oben gezeigt wurde. Das morphologische Bild des Chromidialnetzes kommt in diesem Falle dadurch zustande, dass die chromatischen Elemente, die, wie bekannt, zyklischen Umänderungen unterliegen (Hartmann und Prowazek, 1907) bei der dichtgedrängten gruppenweisen Lagerung der Kernindividuen ineinander übergreifen und so ein gemeinsames chromatisches Netz bilden. Wie oben gezeigt, kann aber an der dauernden, gesonderten Individualität der Einzelelemente nicht gezweifelt werden.

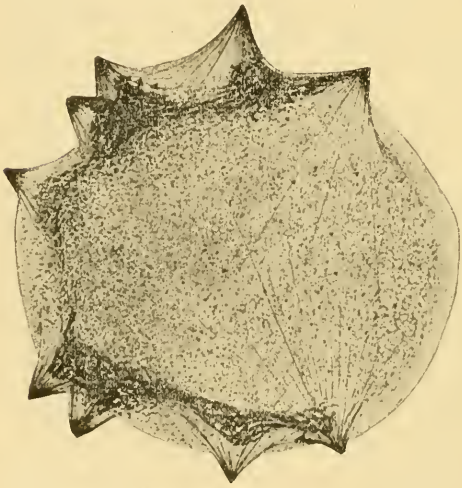


Fig. 11. Multiple Mitose bei *Aggregata jacquemeti* (nach Moroff).

Unsere Erfahrungen an den sogen. Chromidien der erwähnten Objekte (Coccidien, Foraminiferen, Radiolarien) legten mir nun die Frage nahe, ob es denn überhaupt echte generative Chromidien bei Protozoen gibt. Wir wollen daher einmal alle bisher bekannten Fälle der Reihe nach einer kritischen Betrachtung unterziehen.

Die Coccidien, Heliozoen, Foraminiferen und Radiolarien, die bisher als Beispiele generativer Chromidien galten, scheiden nach unseren obigen Darlegungen schon aus. Im Anschluss hieran möchte ich gleich den einzigen Fall von generativen Chromidien bei Gregarinen besprechen, der gleichfalls in dem oben ausgeführten Sinne gedeutet werden kann, wie meiner Meinung nach der Vergleich mit den schönen Befunden von Moroff (1908) bei Aggregaten zeigt. Bei den Aggregaten kommen nämlich nach Moroff bei der Gametenbildung multiple Mitosen vor, ähnlich wie sie oben für *Colloxonum* beschrieben wurden. Hier geht jedoch die Sache noch weiter, indem sich die Polkegel (Centriolen) immer von neuem weiterteilen, ehe die Chromatinteilung schon durchgeführt ist. So kommt es in der Peripherie der Zelle schließlich zu einem dichten gleichmäßigen Chromatinbelag (Chromidialnetz), dessen Zusammen-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

setzung aus einzelnen Kernindividuen durch die sehr stark ausgeprägten Polkegel hier aber besonders deutlich hervortritt (Fig. 11). Denkt man sich die Polkegel weg, dann haben wir ein Chromidialnetz, wie es Berndt und Kuschakewitsch (1907) für Gregarinen aus dem Mehlwurmdarm beschrieben haben. Schon die Entstehung dieses Chromidialnetzes, wie sie Kuschakewitsch, der neueste Untersucher dieser Verhältnisse, schildert, spricht ganz dafür, dass sie prinzipiell mit denen der Aggregaten übereinstimmen. Hier wie dort rückt nämlich der Kern zunächst an die Peripherie der Zelle und verteilt sich dann zu dem Chromidienring (Fig. 12). Eventuell werden bei anderer Fixierung und Färbung auch bei diesen Gre-

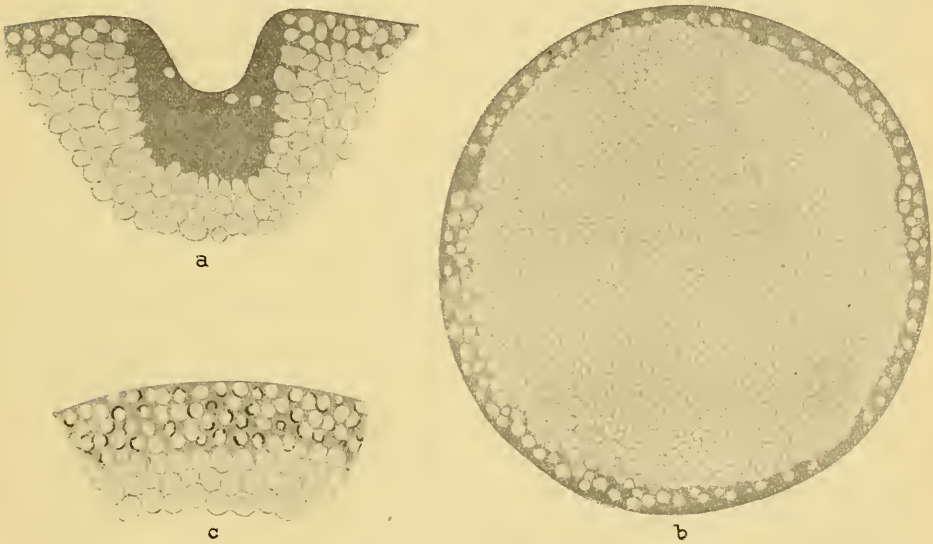


Fig. 12. Sogen. Chromidienbildung bei *Gregarina cumeata* (nach Kuschakewitsch). (Vgl. Text.)

garinen sich noch die Centriolen und deren Teilung nachweisen lassen. Die hier gegebene Darstellung erscheint um so wahrscheinlicher, weil sonst bei allen übrigen Gregarinen auch die den hier besprochenen nächstverwandten (Lèger und Dubosq) die Gametenkerne durch ausgesprochene fortgesetzte Mitosen sich vom Primärkern (resp. einem Teil desselben) herleiten.

In ganz anderer Weise erledigt sich die Frage nach den generativen Chromidien bei Infusorien. Hier hatte Neresheimer für *Opalina ranarum* n.? angegeben, dass vor der Gametenbildung Chromidien aus den Kernen austreten und aus diesen Chromidien sich dann die Gametenkerne bilden, während die ursprünglichen Kerne als rein somatische Kerne zugrunde gehen sollen. Wie aber Metcalf (1909) besonders bei der zweikernigen *Opalina in-*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

testinalis, aber auch für andere Arten mit aller Deutlichkeit gezeigt hat, gehen die ursprünglichen Kerne aber überhaupt nicht zugrunde, sondern färben sich nur schwer, teilen sich aber mitotisch weiter und werden zu den Gametenkernen. Die Chromidien dagegen wandeln sich in glykogenartige Reservestoffe um, sind mithin keine generativen, sondern rein trophische Chromidien.

Bei der verwandten Gattung *Opalinopsis* kommt zwar nach Gonder ein unzweifelhaftes morphologisches Chromidialnetz vor, das auch alles generative Material enthalten muss, da sonst überhaupt keine Kerne vorhanden sind; aber hier handelt es sich wohl auch nur um aufgelöste und ineinanderfließende Tochterkerne, wofür mir nachträglich manche Beobachtungen von Gonder und mir zu sprechen scheinen. Das Objekt kann übrigens schon aus dem Grund vorderhand weder in dem einen noch in dem anderen Sinne verwertet werden, da die weitere Entwickelung dieser Stadien noch nicht aufgeklärt ist.

Bei Flagellaten gibt es überhaupt keine generativen Chromidien; denn bei dem einzigen Fall (*Bodo lacertae*), wo Prowazek (1904) anfangs von einem Chromidium gesprochen hatte, handelt es sich, wie er neuerdings selbst betont (1907), um einen echten Kern.

Wir kommen nun zu den Rhizopoden, und hier bleiben uns, da wir ja die Radiolarien, Foraminiferen und Heliozoen schon erledigt haben, nur noch die Amöben, Mastigamöben und Thecamöben, die aber gerade bisher die Hauptobjekte der generativen Chromidien bildeten.

Bei nackten Amöben hatte Schaudinn (1903) für *Entamoeba coli*, die harmlose Darmamöbe des Menschen, angegeben, dass die beiden Gametocytenkerne aus Chromidien ihren Ursprung nehmen, während die ursprünglichen Kerne zugrunde gehen sollen. Wohl findet vor der Reduktionsteilung der beiden Kerne eine reichliche Chromidienbildung statt und es kommt zweifellos zu einer Sonderung von tropischem und generativem Chromatin wie bei Foraminiferen etc.; aber ich glaube, dass sich Schaudinn gerade durch den Vergleich mit Foraminiferen in der Deutung seiner Beobachtungen hat etwas irreführen lassen. Ich habe wenigstens bei einer Nachuntersuchung, bei der ich im übrigen alle Angaben von Schaudinn bestätigen kann, die Überzeugung gewonnen, dass umgekehrt die Chromidien zugrunde gehen, also wie in dem oben erörterten Fall von *Opalina* rein somatisches Kernmaterial darstellen, dass dagegen von den ursprünglichen Kernen die Karyosome erhalten bleiben. Zu demselben Resultat ist auch Wenyon (1907) bei der in der Entwickelung sonst völlig übereinstimmenden Mausamöbe gelangt.

Die zweite Amöbe, für die Schaudinn das Vorkommen generativer Chromidien angegeben hat, ist die Dysenterieamöbe *Entamoeba histolytica*. Hier sollen aus dem Kern Chromidien austreten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und sich im Plasma stark vermehren, während der ursprüngliche Kern zugrunde geht. Dann wölben sich chromidienführende Plasmaknospen vor, schnüren sich ab und umgeben sich mit einer derben Membran. Es sind das die Dauer- und Infektionscysten dieser Dysenterieamöbe. Diese Angaben von Schaudinn kann ich in allen Punkten bestätigen. Doch ist auch hier noch eine andere Deutung möglich. Ich habe nämlich einige Frühstadien der Chromidienbildung beobachtet, bei denen augenscheinlich ein Teil des ganz an die Kernperipherie gerückten Karyosoms abgeschnürt wird. Da bei diesen und anderen Amöben nach den Untersuchungen von Prowazek, Hartmann und Prowazek, Hartmann, Nägler etc. alles generative Material im Karyosom enthalten ist, so würde die Abspaltung von Karyosomteilen und deren Vermehrung durch Teilung im Plasma auf gewöhnliche Kernteilung hinauslaufen. Jedenfalls gedenke ich unter diesem Gesichtspunkt das Objekt nochmals zu untersuchen, sowie ich dazu Gelegenheit bekomme. Bis zu einer erneuten Untersuchung muss das Beispiel aus der Diskussion scheiden schon aus dem Grunde, weil die sonstige Entwickelung, speziell die Befruchtung noch nicht bekannt ist.

Zwei scheinbar sichere Fälle von generativen Chromidien hat Goldschmidt (1907) bei Mastigamöben aufgedeckt. Hier treten am Kerne Chromidialbrocken auf, die sich vermehren und später zu Gametenkernen werden. Aber ich sage scheinbar; denn so einleuchtend die schönen Befunde von Goldschmidt auch sind, sie weisen eine Lücke auf, die den Einwand erlauben, dass die Chromidien und die später daraus entstehenden Gameten event. gar nicht zu den betr. Mastigamöben gehören, sondern dass es sich um parasitische Organismen handelt. Der Einwand ist um so berechtigter, als man neuerdings gerade bei Amöben vielfach ähnliche Parasiten beobachtet hat, von denen manche Stadien nicht von Chromidialbrocken zu unterscheiden sind (Prandtl, Dangeard, Doflein, unveröffentlichte Untersuchungen von meinen Mitarbeitern und mir). Auch diese Fälle können daher noch nicht als Beweis für das Vorkommen generativer Chromidien gelten.

Es bleiben somit nur noch die Thecamöben übrig. Dass hier echte generative Chromidien vorkommen, kann wohl nach den Untersuchungen von R. Hertwig, Schaudinn (1903) und den Hertwig'schen Schülern nicht in Zweifel gezogen werden. Es wäre höchstens möglich, dass in dem Chromidialnetz, bisher unerkannt, einzelne Individualanlagen verborgen sind, in ähnlicher Weise wie bei Radiolarien (*Physematium*), die durch fortgesetzte Teilung entstanden sind. Allerdings muss ich gestehen, dass unsere Erfahrungen an Radiolarien und Gregarinen nicht so ohne weiteres auf die Verhältnisse bei Thecamöben übertragen werden können. Die Schwierigkeit liegt darin, dass die Chromidien hier nicht erst

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bei der Gametenbildung gebildet werden, sondern schon sehr früh, und durch alle agamen Generationen von Zelle zu Zelle übertragen werden. Ich war daher lange im Zweifel, ob sich für Thecamöben meine Auffassung überhaupt könnte nachweisen lassen. Allerdings geben alle bisher vorliegenden Untersuchungen keinen Aufschluss über die Art der ersten Entstehung der Chromidialnetzer. Eine Beobachtung an jungen eben aus der Kopulation hervorgegangenen Individuen von *Centropyxis* scheint mir nun doch einen Weg zu zeigen, wie auch hier die oben angedeutete Auffassung bewiesen werden könnte. Ein Teil der erwähnten jungen *Centropyxis* wies nur einen einzigen ziemlich großen Kern auf, während andere daneben noch einen zweiten kleinen Kern enthielten, ähnlich dem Mikronukleus der Infusorien. Von Chromidien war dagegen keine Spur zu beobachten. Es scheint mir nun wahrscheinlich, dass das Chromidialnetz einfach durch fortgesetzte Teilung des Kleinkernes und Ineinanderübergreifen der Teilprodukte zustande kommt, wie etwa in den oben erörterten Fällen bei Gregarinen. Das Chromidialnetz wäre dann einfach eine polyenergide Kernmasse von vorwiegend generativem Charakter. Ob diese Auffassung richtig ist, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Falls sie sich bestätigt, können wir aber jetzt zu einer einheitlichen Auffassung der so überaus mannigfaltigen Kernformen und ihrer Vermehrung bei Protozoen gelangen. Denn nicht nur die multiple Kernteilung lässt sich dann auf die einfache mitotische oder primitiv-mitotische Zellteilung zurückführen, sondern auch die so merkwürdige Entstehung neuer Kerne aus einem Chromidialnetz ist dann nichts anderes als das Deutlicherwerden vorher schon vorhandener durch fortgesetzte Zweiteilung entstandener Kernindividuen.

Endlich wäre noch die Frage zu erörtern, ob und wie weit auch bei Metazoenzellen polyenergide Kerne vorkommen. In erster Linie wäre dabei an die Riesenkerne in Geschwülsten etc. zu denken, sowie an manche Leucocytenkerne speziell solche, die mehr als zwei Centriolen enthalten (Heidenhain).

Vielleicht lassen auch die Ei- und Samenzellen sich in gewissem Sinne als polyenergid erweisen, wenn sich die Auffassung von Woltereck (1898), R. Hertwig und Popoff bestätigt, dass das sogen. Leptotänstadium als eine nicht ganz zur Durchführung gebrachte Kernteilung zu betrachten sei. Da allerdings allen unseren Erfahrungen entsprechend später der in die Reduktionsteilung tretende Teil des Ei- und Samenkernes nur monoenergid (resp. diploid) ist, so muss man annehmen, dass alle Kernindividuen (Energiden) bis auf eine somatischer Natur seien und zugrunde gehen, was dann wohl in den Vorbereitungen der Reduktion, in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die ja nur ein kleiner Teil des Kernes eintritt (épuration nucléaire), stattfinden würde. Damit ließen sich auch die Anschauungen von Moroff gut vereinigen. Doch möchte ich auf die hier gestreiften Probleme der Metazoencytologie nicht näher eingehen und mich mit diesen kurzen Andeutungen begnügen.

Zum Schluss noch einige Worte zur Zelltheorie.

Die triftigen Einwände von Whithman und Gurwitsch gegen die Auffassung der Protozoenzellen als Elementarorganismen beziehen sich nur auf die Ciliaten. Nun sind aber zweifellos die Ciliaten keine monoenergiden, sondern mindestens bienergide Zellen in Anbetracht ihres Makronukleus oder Mikronukleus. Viele Ciliaten haben zudem mehrere Mikronuklei und dann in der Regel einen äußerst großen, oft aus mehreren bis vielen Einzelgliedern bestehenden Makronukleus. Hier liegt der Gedanke nahe, dass es sich dann um einen großen Polykaryon handelt. In manchen Fällen wissen wir sogar, dass der Makronukleus nach der Befruchtung aus mehreren Mikronukleen verschmilzt. Hier wäre dann seine polyenergide Natur direkt erwiesen. Wenn wir an Stelle der Zelle die Energide als Elementarorganismen annehmen, so verlieren event. auch die Einwände von dieser Seite her ihre Bedeutung.

Lissabon, April 1909.

Literatur.

Borgert, A. (1900). Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien. I. Teil, Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 14.

— (1909). II. Teil, Arch f. Protistenk., Bd. 14.

Brandt, K. (1902). Beiträge zur Kenntnis der Colliden. Arch. f. Protistenk., Bd. 1.

— (1905). Beiträge zur Kenntnis der Colliden. Arch. f. Protistenk., Bd. 6.

Goldschmidt, R. (1904). Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenk., Bd. 5.

— (1907). Zur Lebensgeschichte der Mastigamöben *Mastigella vitrea* n. sp und *Mastigina setosa* n. sp. Arch. f. Protistenk., Suppl. I.

Haecker, V. (1907). Über Chromosomen- und Sporenbildung bei Radiolarien. Verh. Deutsch. Zool. Ges.

— (1908). Tiefseeradiolarien. Wiss. Ergebn. d. deutsch. Tiefseeexped., Bd. 14.

— (1900). Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. Anat. Anz., Bd. 17.

Hartmann, M. und Prowazek, S. v. (1907). Blepharoplast, Caryosom und Centrosom. Arch. f. Protistenk., Bd. 10.

Jollos, V. (1909). Multiple Teilung und Reduktion bei *Adelea ovata* Arch. f. Protistenk., Bd. 15.

Keysselitz, G. (1908). Die Entwickelung von *Myxobolus pfeifferi*. Arch. f. Protistenk., Bd. 11.

Kuschakewitsch, S. (1907). Beobachtungen über vegetative, degenerative und germinative Vorgänge bei den Gregarinen des Mehlwurmdarmes. Arch. f. Protistenk., Suppl. I.

Metcalf, M. Opalina. Arch. f. Protistenk., Bd. 13.

Moroff, Th. (1908). Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregatarten als Grundlage einer kritischen Studie über die Physiol. des Zellkernes. Arch. f. Protistenk., Bd. 11.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nägler, K. (1909). Entwickelungsgesch. Studien über Amöben. Arch. f. Protistenk., Bd. 15.

Prowazek, S. v. (1904). Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamt, Bd. 21.

Schaudinn, F. (1895). Untersuchungen an Foraminiferen I. *Calcituba polymorpha*. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 59.

— (1900). Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 13.

— (1903). Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt, Bd. 19.

— (1904). Generations- und Wirtswechsel bei *Trypanosoma* und *Spirochaete*. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt, Bd. 20.

Schröder, O. (1907) Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Myxosporidien. Arch. f. Protistenk., Bd. 1.

Siedlecki, M. (1899). Étude cytologique et cycle évolutif de *Adelea ovata* (Schneider). Ann. de l'Inst. Past., vol. 13.

Wenyon, C. (1908). Observations on the Protozoa in the intestine of Mice. Arch. f. Protistenk., Suppl. I.

Winter, F. (1907). Beiträge zur Kenntnis der Thalanophoren. Arch. f. Protistenk., Bd. 10.

Woltereck, R. (1898). Zur Bildung und Entwickelung des Ostrakodeneies. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 64.

Zuelzer, M. (1908). Bau und Entwickelung von *Wagnerella borealis*. Sitz.-Ber. Ges. Naturf. Freunde Berlin, Jahrg. 1908, Nr. 7.

Zentroepigenese?

Bemerkungen zu einigen Problemen der allgemeinen Entwickelungsgeschichte.

Von Dr. Siegfried Becher,
Privatdozent der Zoologie an der Universität Gießen.

Man hat oft genug die Bedeutung der wissenschaftlichen Kontroverse für die Ausbildung entgegengesetzter wissenschaftlicher Theorien betont. Die fördernde Wirkung des Widerstreits der Meinungen für die größten Probleme wie im speziellen Forschungsgebiet ist uns allen so geläufig, dass es überflüssig erscheint, das Richtige des alten „*πολεμος παντων πατηρ*“ genauer deutlich zu machen. Angebrachter wäre es in vielen Fällen, sich der ungünstigen Folgen zu erinnern, die der Streit verschiedener Gedankenrichtungen mit sich bringt. Der Streitende greift die schwachen Stellen des Gegners an, widmet ihnen einen ungebührlichen Raum und stellt sie in das Zentrum des Interesses, eine Stellung, die den angegriffenen Behauptungen nach ihrer Tragweite im Gedankengebäude des Gegners gar nicht zukommt. Mit dem verfehlten Teil wird dann das Ganze verworfen und so der Eindruck einer völlig unüberbrückbaren Kluft zwischen Meinungen hervorgerufen, die in Wirklichkeit viel Gemeinsames haben oder wenigstens haben könnten. Der Gegensatz wird in unnatürlicher Weise verschärft. Der Streit

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: 29

Autor(en)/Author(s): Hartmann Max

Artikel/Article: Polyenergide Kerne. Studien uÌˆber multiple Kernteilungen und generative Chromidien bei Protozoen. 491-506