

Präparate gab hier immer die schönsten Resultate. Im meristematischen Gewebe junger Knospen begegnet man immer zahlreichen vegetativen Teilungen. So war es mir möglich, durch Zählung der Chromosomen in einer erheblichen Anzahl von Kernplatten ihre Zahl auf 21 festzustellen. Nebenstehende Textfigur zeigt eine solche Kernplatte bei 2250maliger Vergrößerung. Ohne Mühe zählt man beim ersten Blick die 21 Chromosomen. Somit kann das abweichende Individuum in meiner Kultur als Mutation und zwar als eine *O. biennis semi-gigas* betrachtet werden.

Fassen wir kurz das Mitgeteilte zusammen, so sehen wir, dass die *O. biennis* L. imstande ist, ähnliche Mutationen hervorzubringen wie *O. Lamarekiana*. Dies deutet darauf hin, dass die Mutabilität der *O. Lamarekiana* älter ist als diese Art selbst und dass somit die Mutationserscheinungen nicht als Folgen von Bastardierungen aufgefasst werden können.

Zur Chromidienfrage und Kerndualismushypothese.

Von B. Swarzewsky (Kiew).

III. Über die Doppelkernigkeit der Ciliaten.

Die Doppelkernigkeit der Ciliaten wurde seit langer Zeit als ein glänzendes Beispiel einer Duplizität der Kernsubstanz angenommen. Maupas und R. Hertwig hielten es für möglich, eine Parallele zwischen zwei funktionell verschiedene Kerne der Ciliaten einerseits und somatischen und Geschlechtszellen der Metazoen andererseits durchzuführen.

Von diesem eigentümlichen Bau des Ciliatenkernapparates ausgehend wurden die Voraussetzungen über die Duplizität der Kernsubstanz der Protozoen im allgemeinen aufgebaut.

So z. B. macht R. Hertwig (1907) einen Versuch, die Kerne von *Actinosphaerium Eichhorni* mit denjenigen von Ciliaten zu vergleichen.

Bei *Actinosphaerium*, einem vielkernigen Organismus, sind während dessen vegetativen Lebens alle Kerne gleichwertig und nehmen in gleichem Maße sowohl an dem vegetativen Leben des Tieres wie auch an dessen sogen. vegetativer Fortpflanzung Anteil. Es lässt sich demnach keinerlei Unterschied zwischen diesen zahlreichen Kernen feststellen und sie alle müssen nach der Hypothese von Schaudinn in ganz gleicher Weise sowohl aus vegetativer wie auch aus generativer Substanz bestehen. Allein bei dem Eintreten des geschlechtlichen Prozesses geht die Mehrzahl dieser Kerne (bis zu 95%) zugrunde oder degeneriert und nur etwa 5% nehmen Anteil an der geschlechtlichen Tätigkeit. Versuchte man es, diese letztere Tatsache im Sinne derselben Hypothese auszulegen, so müsste man annehmen, dass nur die an den geschlechtlichen Pro-

zessen teilnehmenden Kerne (5%), wirklich generative Kerne darstellen; die übrigen Kerne dagegen (95%), welche vor dem Eintritte des Momentes der geschlechtlichen Tätigkeit der Zerstörung anheimfallen, müssen als rein vegetative Kerne angesehen werden. Gegen die Zulässigkeit einer solchen Annahme sprechen indessen die Beobachtungen über die den Geschlechtsprozess von *Actinosphaerium* begleitende Enzystierung. Es erweist sich, dass die Zahl der Konjugationszysten unter der Einwirkung der Veränderungen in den äußeren Bedingungen (Temperatur, Ernährung) Schwankungen unterliegt; da nun diese Zysten nur je einen Kern besitzen, so ändert sich die Zahl der an dem Geschlechtsprozesse teilnehmenden Kerne.

Es wird demnach ganz klar ersichtlich, dass die Zahl der Kerne, welche an dem geschlechtlichen Prozesse teilnehmen müssen, durchaus nicht beständig und von vornherein festgestellt ist, was nach der Ansicht von R. Hertwig der Fall sein müsste, wenn die Kerne von *Actinosphaerium* sich als vegetative und geschlechtliche Kerne untereinander unterscheiden würden.

In dem Bestreben, die bei *Actinosphaerium* beobachteten Erscheinungen, wenn auch nur bis zu einem gewissen Grade zu erklären, stellt R. Hertwig die Voraussetzung auf, dass an dem geschlechtlichen Prozesse nur solche Kerne teilnehmen können, welche in geringerem Maße als die übrigen an dem vegetativen Leben des Organismus Anteil genommen haben: „Funktionell stärker in Anspruch genommene Kerne gehen . . . zugrunde, die minder betroffenen werden zu Befruchtungszwecken benutzt¹⁾.“

R. Hertwig nimmt an, dass die Unterschiede, die bei dem *Actinosphaerium* zwischen den degenerierenden Kernen und solchen, die in den Geschlechtsprozessen teilnehmen, „graduelle“ sind und dass sie sich im Laufe des Lebens des Tieres entwickeln. Bei den Ciliaten äußern sich diese Unterschiede in den Verhältnissen des Haupt- und des Nebenkernes und scheinen „dauernd“ und „prinzipiell“ zu sein.

Allein seit jener Zeit sind mehrere Arbeiten über Ciliaten erschienen, deren Kernapparat sich während der Periode des vegetativen Lebens des betreffenden Organismus von demjenigen der meisten Infusorien dadurch unterscheidet, dass er aus einem oder mehreren Kernen besteht, die ihren Funktionen nach nur dem Makronukleus entsprechen, während der Ergänzungskern, der Mikronukleus, bei diesen Formen erst unmittelbar vor dem Beginn des Geschlechtsprozesses auftritt.

Diese Formen sind *Ichthyophthirius multifiliis* und *Trachelocerca phoenicopterus*. Bei *Ichthyophthirius*, dessen Entwicklungsgeschichte in neuester Zeit von Neresheimer (1908) und Buschkiel (1910)

1) l. c. (1907), S. 27.

erforscht wurde, ist der Kernapparat auf vegetativen Stadien durch einen einzigen massiven Kern dargestellt, welcher eine etwas in die Länge gezogene runde Gestalt besitzt. Zu einer gewissen Periode in seinem Leben enzystiert sich dieses Tier und beginnt sich dann zu teilen. Das Ergebnis dieses Vorganges ist eine beträchtliche Anzahl sehr kleiner Individuen, in denen der geschlechtliche Prozess nach dem Typus der sich bei einigen Amöben abspielenden Autogamie vor sich geht. Es erweist sich nun, dass die auf diese Weise gebildeten zahlreichen kleinen Individuen mit Mikronuklei bei Anwesenheit eines Makronukleus versehen sind. Nach den Beobachtungen von Neresheimer ist das Auftreten dieses bis jetzt fehlenden Teiles des Kernapparates an den Moment geknüpft, wo der Inhalt der Zyste in 2—3 Dutzende von Tochterzellen zerfällt. Nach den Angaben von Buschkiel hingegen kann man das Auftreten der Mikronuklei bereits nach der Teilung des Mutterindividuums in 4 Tochterindividuen beobachten.

Der Bildungsprozess der Mikronuklei lässt sich nach den Angaben der beiden Autoren auf eine Ausscheidung derselben aus dem einzigen Kerne dieses Organismus zurückführen. Bezüglich der Anzahl der zur Bildung gelangenden Mikronuklei weichen die Ansichten von Neresheimer und Buschkiel etwas voneinander ab. So löst sich nach den Angaben des ersteren Autors nur ein einziges Körperchen von dem Hauptkern von *Ichthyophthirius* ab, welches sich ebenso intensiv färbt, wie der Kern selbst, welchem es seine Entstehung verdankt, und sich in einen echten Mikronukleus verwandelt, worauf man aus seinen nachfolgenden Teilungen und seiner Teilnahme an dem geschlechtlichen Prozesse schließen darf. Nach den Beobachtungen von Buschkiel erfolgt in einigen Fällen noch eine wiederholte Bildung solcher Körperchen, deren Zahl bis zu 3 betragen kann. Das erste dieser Körperchen verwandelt sich stets in einen echten Mikronukleus, das Schicksal des zweiten ist nach der Ansicht des Autors das gleiche wie bei dem ersten, das dritte dagegen unterliegt seinen Angaben nach einer Degeneration.

Nach dem geschlechtlichen Prozesse, welcher in diesem Falle durch eine Autogamie vertreten ist, worauf schon weiter oben hingewiesen wurde, tritt der Mikronukleus von neuem in den Makronukleus ein und verschwindet in demselben nach einiger Zeit, ohne irgendeine Spur zu hinterlassen.

Eine vom Standpunkte der Duplizität der Kernsubstanz ausgehende Deutung der bei *Ichthyophthirius* vor sich gehenden Prozesse erscheint auf den ersten Blick gar nicht schwer. Man wird sich vorstellen können, dass bei diesem Organismus die geschlechtliche wie auch die somatische Kernsubstanz auf den vegetativen Stadien in ein und demselben Kerne verbunden sind, wie dies bei

zahlreichen Formen gewöhnlich beobachtet wird. Vor dem Eintritt des geschlechtlichen Prozesses erfolgt eine Loslösung der geschlechtlichen Substanz von der Hauptmasse des Kernes: es wird der Mikronukleus gebildet; nachdem der geschlechtliche Prozess sein Ende erreicht hat, verschmilzt die generative Substanz von neuem mit der vegetativen Substanz, d. h. der Mikronukleus tritt wiederum in den Makronukleus über und beide Kernsubstanzen — die generative und die somatische — sind wiederum in ein und demselben Kerne vereinigt.

Diese Erklärung könnte ganz befriedigend erscheinen, wenn die Beobachtungen an *Ichthyophthirius* sich auf dasjenige Stadium beschränken würden, auf dem wir sie bei Neresheimer finden, d. h. wenn in Wirklichkeit nur ein Mikronukleus, nur ein geschlechtlicher Kern, ausgeschieden würde. Allein Beobachtungen, welche auf eine Wiederholung der Bildung des Mikronukleus hinweisen, wobei an dem geschlechtlichen Prozesse nur ein einziger der gebildeten geschlechtlichen Kerne Anteil nimmt, und zwar derjenige, der sich früher als die übrigen aus dem Makronukleus abgeschieden hatte, legen einer Deutung dieses ganzen Prozesses in einem für die betreffende Hypothese günstigen Sinne beträchtliche Schwierigkeiten in den Weg. Wollte man um jeden Preis die von Buschkiel beschriebenen Erscheinungen in den Rahmen der hier besprochenen Lehre einpassen, so müsste man die Voraussetzung zulassen, dass die Menge des generativen Chromatins bei verschiedenen Individuen von *Ichthyophthirius* nicht die gleiche ist und dass bei einigen derselben, und zwar bei denen, wo eine wiederholte Bildung des Mikronukleus beobachtet wurde, mehr von dieser Substanz vorhanden ist als bei den übrigen; oder aber man müsste annehmen, dass die wiederholt ausgeschiedenen und späterhin degenerierenden Körperchen ihrer Zusammensetzung nach ganz verschieden sind von dem ersten Körperchen, welches sich in den Mikronukleus verwandelt und an dem geschlechtlichen Prozesse teilnimmt. Allein die erstere Voraussetzung würde in vollem Widerspruch stehen zu unseren Begriffen von der generativen Substanz des Kernes in ihrer Eigenschaft als Idiochromatin, d. h. als Träger der erblichen Eigenschaften; die zweite Annahme kann in keiner Weise begründet werden, indem die Angaben von Buschkiel, des Urhebers dieser Untersuchungen, uns keinerlei Ausgangspunkte für eine solche Auslegung bieten.

Eine andere Form, deren Kernapparat uns interessierende Abweichungen von dem bei den *Ciliata* vorherrschenden Typus darbietet, ist *Trachlocerca phoenicopterus*.

Nach den Untersuchungen von Lebedeff (1908) wird dieses Infusor in zwei Modifikationen angetroffen, und zwar in Gestalt eines einkernigen oder eines mehrkernigen Organismus, wobei diese

beiden Modifikationen verschiedene Stadien aus ein und demselben Entwicklungszyklus darstellen, d. h. mit anderen Worten, die einkernigen Formen können sich hier in mehrkernige verwandeln und umgekehrt.

Nach den Angaben von Lebedeff findet der Konjugationsprozess zwischen mehrkernigen Individuen statt. Der Kernapparat dieser Individuen besteht ausschließlich aus Makronuklei. Kurz vor dem Eintreten des Momentes der Konjugation degenerieren die zahlreichen Kerne von *Trachelocerca*, wobei eine kleine Menge Kernsubstanz eines jeden Makronukleus in das umgebende Protoplasma übergeht und sich in einen Mikronukleus verwandelt. Die Zahl dieser Ergänzungskerne muss demnach der Anzahl von Makronuklei des konjugierenden Individuums entsprechen, aber an dem eigentlichen Konjugationsprozess nimmt nur je ein Mikronukleus von seiten eines jeden der den Prozess beginnenden Individuen Anteil; die zahlreichen übrigen Mikronuklei degenerieren und gehen zugrunde.

Nimmt man an, dass die Mikronuklei aus generativer Kernsubstanz bestehen, d. h. dass sie geschlechtliche Kerne repräsentieren, so wird man auf Grund der durch die Lebedeff'schen Untersuchungen bezüglich *Trachelocerca* bekannt gewordenen Erscheinungen schließen müssen, dass bei dieser Form durchaus nicht die gesamte generative Substanz an dem geschlechtlichen Prozesse teilnimmt. Ein Teil des Idiochromatins, des Trägers der erblichen Eigenschaften, und zwar der größte Teil desselben, nimmt keinen Anteil an dem geschlechtlichen Prozesse und geht gerade während dieses Prozesses zugrunde: zu diesem Schlusse wird man gelangen müssen, wenn man annimmt, dass alle bei *Trachelocerca* gebildeten Mikronuklei gleichwertig sind. Natürlich ist auch noch eine andere Deutung möglich: man wird behaupten können, dass bei der gegebenen Form nur ein einziger Mikronukleus gebildet wird, während alle die zahlreichen übrigen Gebilde, welche den gleichen Ursprung haben wie dieser einzige geschlechtliche Kern, demselben nicht gleichwertig sind und nicht aus generativer Kernsubstanz bestehen.

Selbst wenn es möglich wäre, im Interesse der Hypothese eine solche Deutung in bezug auf die soeben behandelte Form zuzulassen, so erscheint doch eine solche Erklärung in bezug auf eine ganze Reihe anderer Organismen, von denen sofort die Rede sein wird, meines Erachtens noch in keiner Weise berechtigt. Ich meine hier eine beträchtliche Anzahl solcher *Ciliata*, bei denen der Kernapparat zwar nach dem allgemeinen Typus gebaut ist, aber aus einem oder mehreren Makronuklei und mehreren Mikronuklei besteht.

So gelangt bei *Bursaria truncatella*, deren Konjugation von Prowazek (1895) untersucht worden ist, normalerweise das Vorhandensein einer großen Anzahl von Mikronuklei bei einem einzigen

großen, bandförmigen Makronukleus zur Beobachtung. Die Zahl der Mikronuklei bei dieser Form ist nach den Angaben der verschiedenen Autoren eine unbeständige: so nimmt Bütschli deren 15 an, Schewiakoff — 20, Prowazek selbst — 24; in den meisten Fällen beobachtete er 16—18 Mikronuklei. Vor dem Eintritt des geschlechtlichen Prozesses nimmt die Anzahl dieser Ergänzungkerne durch Teilung noch zu und kann bis zu 64 betragen; allein an dem geschlechtlichen Prozess selbst nimmt nur je ein Mikronukleus von seiten eines jeden der konjugierenden Individuen Anteil.

Bei *Didinium nasutum*, wo die Zahl der geschlechtlichen Kerne nicht durchaus beständig ist (es können deren 2, 3 oder mehr sein) nehmen, wie uns nach den Befunden von Prandtl (1908) bekannt geworden ist, bei Vorhandensein von 2 oder 3 Mikronuklei im Kernapparat — alle vorhandenen geschlechtlichen Kerne, bei Vorhandensein einer größeren Anzahl derselben dagegen augenscheinlich nur 2 Mikronuklei an der Konjugation Anteil.

Bei *Stentor coeruleus* nehmen nach den Beobachtungen von Hamburger (1908), ungeachtet der ziemlich großen Anzahl von Ergänzungskernen, nur 2 derselben an dem Vorgange der Konjugation Anteil.

Nach den älteren Angaben von Maupas (1889) erfolgt in der gleichen Weise auch der Konjugationsprozess bei einer ganzen Reihe von Formen, in deren Kernapparat mehr als ein Mikronukleus enthalten ist. So sind bei *Loxophyllum fasciola* 1—3 Mikronuklei vorhanden, bei *Spirostomum teres* 1—4, bei *Orychodromus grandis* 2, bei *Climacostomum virens* 3—7; an der Konjugation ist indessen nur ein einziger derselben beteiligt, während die übrigen degenerieren.

In allen hier von mir angeführten Fällen erfolgt eine Degeneration von echten Mikronuklei, welche in jeder Beziehung mit denjenigen übereinstimmen, welche an dem geschlechtlichen Prozesse Anteil nehmen und für den Aufbau des ganzen Kernapparates der Exkonjuganten verwendet werden. Mit anderen Worten, in diesen Fällen geht gerade derjenige Teil des Kernapparates zugrunde, welcher vom Gesichtspunkte der Schaudinn'schen Hypothese ausgehend zweifellos aus generativem Chromatin besteht; wie mir scheint, lässt sich diese Erscheinung wohl kaum in irgend befriedigender Weise zugunsten der erwähnten Hypothese auslegen.

Die bei *Dictyocysta elegans* beobachteten (Swarzewsky, 1912) Erscheinungen lassen sich vom Gesichtspunkte der Lehre von der Duplizität der Kernsubstanz ebenfalls nur schwer auslegen. Bei dieser Form (vielleicht auch bei einigen anderen derselben Familie der *Tintinidae* angehörenden Formen, wie wir dies auf Grund der bei verschiedenen Autoren angetroffenen, die Schwankungen im Bau dieser Tiere betreffenden Angaben annehmen können) erfolgt

die Bildung neuer Mikronuklei aus der Substanz des Makronukleus und zwar sozusagen bei Vorhandensein von „geschlechtlichen“ Kernen.

Ist nun eine Erklärung dieser Erscheinungen denkbar, wenn man annimmt, dass die Mikronuklei geschlechtliche Kerne darstellen, d. h. dass sie aus Idiochromatin bestehen? Bei der Suche nach einer entsprechenden Erklärung müsste man meiner Ansicht nach zulassen, dass die Makronuklei im gegebenen Falle keine rein somatischen Kerne darstellen, sondern vielmehr somato-generative Kerne, d. h. dass sie aus einer Mischung von somatischem und generativem Chromatin bestehen und dass sich von Zeit zu Zeit, je nach Bedarf, von diesen somato-generativen Kernen geschlechtliche Substanz abscheidet und neue selbständige geschlechtliche Kerne bildet.

Eine derartige Auslegung steht aber natürlich in direktem Widerspruch zu der Lehre von der spezifischen Doppelkernigkeit der Infusorien.

Es sind hier noch die Ergebnisse der, wie es scheint, von allen späteren Autoren übersehenen Versuche von Le Dantec (1897) über die Regeneration der Mikronuklei zu erwähnen. Dieser Autor war auf Grund seiner zahlreichen Beobachtungen zu der Überzeugung gekommen, dass bei dem Durchschneiden von Infusorien, deren Kernapparat nur einen einzigen Mikronukleus aufweist, in zwei Hälften, wobei die eine derselben einen Teil des durchschnittenen Kerns sowie den Mikronukleus, die andere dagegen nur den übrigen Teil des Makronukleus enthält, beide Teile des Infusors vollkommen regenerieren und dass in der eines Mikronukleus entbehrenden Hälfte in Bälde ein neuer Ergänzungskern auftritt.

Will man mit den Angaben von Le Dantec rechnen, so wird man dieselben unter Berücksichtigung der Schaudinn'schen Hypothese nur in dem Sinne auslegen können, dass die generative Kernsubstanz nicht ausschließlich in dem Mikronukleus enthalten ist.

Indem wir alle bis jetzt bekannt gewordenen und auf den Kernapparat der Infusorien bezüglichen Beobachtungen zusammenfassen, müssen wir zu folgenden Schlüssen gelangen:

1. Der Kernapparat besteht nicht bei allen *Ciliata* und nicht immer aus zwei Teilen — einem Makro- und einem Mikronukleus, welche gewöhnlich als der „vegetative“ und der „geschlechtliche“ Kern bezeichnet werden.

2. Bei einigen Formen (vielleicht auch bei allen, Le Dantec) werden die Mikronuklei durch die Makronuklei gebildet, d. h. die „vegetativen“ Kerne ergeben die „geschlechtlichen“.

3. Bei den mit einer großen Anzahl von Mikronuklei versehenen Formen nehmen bei weitem nicht alle „geschlechtlichen“ Kerne Anteil an dem geschlechtlichen Prozesse.

Diese Angaben scheinen mir direkt auf die Unmöglichkeit hinzuweisen, die Eigentümlichkeiten im Baue des Kernapparates der

Infusorien in dem Sinne zu deuten, wie dies von seiten der Anhänger der Schaudinn'schen Theorie geschehen ist. Es liegt keinerlei Grund vor, den Makronukleus, aus dem der Mikronukleus hervorgeht, als aus „vegetativer“ Kernsubstanz allein bestehend zu betrachten; was dagegen die Annahme betrifft, der Makronukleus könne aus „vegetativer“ und aus „geschlechtlicher“ Substanz bestehen, so widerspricht dieselbe der Lehre von der spezifischen Doppelkernigkeit der Infusorien.

Man wird die Doppelkernigkeit der Infusorien demnach, wie mir scheint, nicht in dem Sinne auslegen können, in welchem sie von Schaudinn und seinen zahlreichen Nachfolgern verstanden wird, indem eine ziemlich große Anzahl der bei den *Ciliata* zur Beobachtung gelangten Erscheinungen sich nicht dem Rahmen der Lehre von der Duplizität der Kernsubstanz anpassen lässt.

Von allen oben angeführten Tatsachen ausgehend, wie auch auf Grund des von R. Hertwig (1907) zwischen dem Kernapparat der Infusorien und den Kernen von *Actinosphaerium* gezogenen Vergleiches, will ich hier nunmehr versuchen, eine Deutung der Doppelkernigkeit der *Ciliata* zu geben, welche meinem Ermessen nach alle bei diesen Organismen beobachteten Erscheinungen umfassen kann.

Die Doppelkernigkeit der Infusorien bedeutet meiner Auffassung nach eine Trennung ihres Kernapparates in solche zwei Teile, von denen der eine (der Makronukleus) aus einer im Sinne von vegetativen Funktionen tätiger Kernsubstanz besteht, der andere Teil hingegen (und zwar der Mikronukleus) aus einer in diesem Sinne nicht tätigen Substanz. Wenn wir unter vegetativer Tätigkeit die Summe aller jener Prozesse verstehen, welche bei den verschiedenen Offenbarungen der Lebenstätigkeit der Infusorien vor sich gehen, so werden wir nicht umhin können, auch jene (chemischen) Veränderungen in Rechnung zu ziehen, welche zweifellos dabei stattfinden müssen. Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet stellt der Makronukleus denjenigen Teil des Kernapparates dar, welcher sich unter der Einwirkung vegetativer Vorgänge (in chemischer Hinsicht) verändert, der Mikronukleus hingegen den Teil desselben, der keinen solchen Veränderungen unterworfen ist und eine bestimmte (chemische) Struktur beibehält²).

2) Die von Calkins (1909) über die senile Degeneration bei *Paramecium aurelia* angestellten Beobachtungen scheinen meine hier ausgesprochene Ansicht zu bestätigen.

Die hauptsächlichsten Ergebnisse dieser Beobachtungen bestehen in folgendem: bei andauernder Ernährung von Infusorienkulturen mit einförmiger Nahrung wird die Lebenstätigkeit des Organismus allmählich herabgesetzt; durch Anwendung verschiedener künstlicher Faktoren (Veränderung der Nahrung) lassen sich die Degenerationserscheinungen (Depression) ziemlich lange Zeit hindurch beseitigen, endlich aber büßt dieses Heilmittel seine Wirksamkeit ein und die Kultur stirbt aus. Bei der Untersuchung degenerierender Individuen erweist es sich, dass sowohl der Makro- wie auch

Es versteht sich von selbst, dass nicht immer die gesamte Masse der den Makronukleus ausmachenden Substanz unter der Einwirkung von vegetativen Prozessen (chemisch) verändert wird. Überdies ist es sehr wohl möglich, dass die Kernsubstanz gleichsam wiederhergestellt werden kann, sei es durch Prozesse, welche den während der vegetativen Tätigkeit des Kernes vor sich gehenden entgegengesetzt sind, oder aber durch neue Schaffung von Kernsubstanz in unberührter Gestalt seitens der Kernwerkstätte³⁾.

der Mikronukleus von den Degenerationsprozessen in Mitleidenschaft gezogen wurde, worin Calkins denn auch die Ursache des Todes erblickt, indem er in der Degeneration des Mikronukleus eine Degeneration der Fortpflanzungsfunktionen sieht, mit anderen Worten eine Degeneration des Idiochromatins. Gleichzeitig vermutet er, dass die Ursache der Depression in einer Veränderung der chemischen Natur der Zellbestandteile zu suchen ist, welche den Organismus unfähig macht, die für die Verdauung der Nahrung notwendigen Reaktionen auszuführen.

Von dem Gesichtspunkte aus betrachtet, den ich in vorliegender Arbeit durchzuführen bestrebt bin, wird man die von Calkins beobachteten Erscheinungen wohl in folgender Weise auslegen können: die Substanz des Makronukleus wird bei gleichförmiger Nahrung im Verlaufe des Lebens des Organismus allmählich verausgabt, d. h. sie verändert sich unter der Einwirkung jener Reaktionen, welche bei den Assimilierungsprozessen u. dgl. m. vor sich gehen: es tritt eine Periode der Depression ein, aus der das Tier durch eine Veränderung in dem Bestande der Nahrung herausgerissen werden kann (Calkins wandte zu diesem Zwecke Fleisch- oder Pankreasextrakt an), indem ein anderer Komplex chemischer Verbindungen andere Reaktionen statt der früheren hervorruft, nachdem letztere bei dem gegenwärtigen Zustande der Kernsubstanz unmöglich geworden sind. Allein schließlich werden die (chemischen) Veränderungen der Kernsubstanz des Makronukleus so tief eingreifend, dass jegliche Reaktionen ihrerseits unmöglich werden und auch der letzte Vorrat an Kernsubstanz, der Mikronukleus, an den vegetativen Prozessen teilzunehmen beginnt. Sobald auch dieser Vorrat aufgebraucht ist, tritt der physiologische Tod ein.

3) Diese letztere Vermutung dürfte durch die Beobachtungen von R. Hertwig (1904) über einige die physiologische Degeneration von *Actinosphaerium* begleitenden Erscheinungen bis zu einem gewissen Grade bekräftigt werden. Dieser Autor wies nach, dass bei *Actinosphaerium* unter gewissen Umständen eine Ausscheidung von Kernsubstanz (Chromidien) aus den Kernen in das Protoplasma des Tieres stattfindet. Bei Individuen, welche in verschiedene, mehr oder minder ungünstig auf den Organismus einwirkende Bedingungen verbracht wird, ist auch der Grad der Chromidienbildung ein verschiedener, mit anderen Worten, bei den einen Individuen geht eine geringere Menge Kernsubstanz in das Protoplasma über und verwandelt sich in Chromidien, bei anderen Individuen eine größere Menge, während bei einigen Individuen, die sich unter den allerungünstigsten Existenzbedingungen befanden (oder am längsten den ungünstigen Bedingungen ausgesetzt waren), die gesamte Substanz der Kerne sich zu Chromidialgebilden umwandelt und die Kerne selbst völlig degenerieren. Indem R. Hertwig das Schicksal der verschiedenen Individuen verfolgte, fand er, dass das Tier bei völliger Degeneration des Kernes zugrunde geht; ist jedoch die Substanz der Kerne eines Individuums noch nicht vollständig in das Protoplasma übergegangen, so kann ein solches Individuum sich bei Veränderung der dasselbe umgebenden Bedingungen von den durch die physiologische Degeneration erlittenen Beschädigungen erholen und wieder normal werden. Es will mir scheinen, dass diese Beobachtungen auf eine Befähigung der Kernsubstanz zur Regeneration hinweisen oder vielleicht auch auf eine Fähigkeit sich neu

Alle von mir in vorliegender Arbeit besprochenen Erscheinungen, wie auch die durchaus normalen, bei den *Ciliata* allgemein vor sich gehenden, lassen sich meiner Ansicht nach von diesem Gesichtspunkte ausgehend in durchaus befriedigender Weise erklären.

Die Abscheidung der Mikronuklei durch die Makronuklei bei *Ichthyophthirius*, *Trachelocerca* und *Dictyocysta* bedeutet nicht eine Loslösung „geschlechtlicher“ Kernsubstanz von der „somatischen“, sondern einen Vorgang, bei dem im Momente des Eintretens des geschlechtlichen Prozesses die Kerne eine Substanz ausstoßen, die von den vegetativen Prozessen unberührt geblieben ist, d. h. eine Substanz, welche sich in ihrem (in chemischem Sinne) ursprünglichen Zustande erhalten oder denselben wieder erlangt hat, während die zurückbleibende Masse der Kernsubstanz unter der Einwirkung dieser Prozesse irgendwelche Veränderungen erfahren hat.

Das Zugrundegehen einer größeren oder geringeren Anzahl von Mikronuklei bei Formen wie *Bursaria*, *Stentor* und vielen anderen bedeutet keinen durch nichts erklärbaren Verlust von „Idiochromatin“, sondern einfach eine Degeneration des Überschusses an Kernsubstanz, welcher in dem geschlechtlichen Prozesse keine Verwendung findet.

Von dem gleichen Gesichtspunkte aus betrachtet bedeutet die Doppelkernigkeit der *Ciliata* nur eine spezielle Anpassung, welche die Erhaltung eines gewissen Teiles der Kernsubstanz in deren unberührter Gestalt für den Bedarf des geschlechtlichen Prozesses zur Folge hat⁴).

Von diesem Standpunkte aus ist die Duplizität der Kern- oder Chromidialsubstanz auf eine Veränderung (in chemischem Sinne) unter Einflüssen vegetativer Vorgänge der Kernbestandteile zurückzuführen, ein Teil deren der vegetativen Tätigkeit mehr oder minder getroffen und zur Geschlechtsfunktion unbrauchbar wird — somatisches Chromatin der Autoren, während ein anderer Teil von vegetativen Prozessen unberührt verbleibt, ihre primäre chemische Zusammensetzung unverändert bewahrt und somit offenbar zu Zwecken der Geschlechtsfunktion fähig ist — generatives Chromatin der Autoren.

Die quantitativen Verhältnisse dieser zwei Teile der Kernsubstanzen zueinander unterliegen Schwankungen, die mit den Be-

zu bilden, unter der Voraussetzung, dass der Zerstörungsprozess sich nicht auf den ganzen Kern verbreitet, d. h. dass nicht jene ganze Werkstätte zerstört wird, in der diese Prozesse vor sich gehen können.

4) Wodurch eine solche Anpassung hervorgerufen wird, bleibt für uns naturgemäß ein Rätsel. Es ist wohl möglich, dass ihre Ursache in der im Vergleiche zu anderen Protozoen erhöhten Lebenstätigkeit zu suchen ist, mit welcher wohl überhaupt die gesamte höhere Differenzierung der Zelle bei den Ciliaten im Zusammenhange steht.

dingungen des vegetativen Lebens zusammenhängen. Im Zusammenhang mit diesem stehen offenbar die Degenerationserscheinungen. So kommt bei stärkerer Ernährung (besonders bei einartiger) die Masse der chemisch veränderten Kernsubstanz zum Überwiegen. Die Veränderung der Kernsubstanzen kann endlich so weit gehen, dass ihre ganze Masse in seiner neuen chemischen Zusammensetzung nicht nur zur geschlechtlichen, sondern auch zur weiteren vegetativen Tätigkeit unfähig erscheint.

Eine Veränderung der Bedingungen des vegetativen Lebens (z. B. Veränderung der Nährsubstanzen u. s. w.) und eine damit in Verbindung stehende Veränderung chemischer Prozesse kann wieder die Lebenstätigkeit des Tieres heben, was man scheinbar als eine Wiederherstellung des größeren oder kleineren Teiles der Kernsubstanz bis auf ihre ursprüngliche Zusammensetzung sich vorstellen muss.

Literaturverzeichnis.

- Buschkiel, A. Beiträge zur Kenntnis der *Ichthyophthirius multifiliis* F. Arch. f. Protist., Bd. 21, 1910.
- Hamburger, C. Zur Kenntnis der Konjugation von *Stentor coerulens*. Z. f. w. Zool., Bd. 90, 1908.
- Hertwig, R. Über physiologische Degeneration bei *Actinosphaerium Eichhorni*. Festschr. z. 70. Geb. von E. Haeckel, 1904.
- Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. Sitzber. Gesellsch. Morphol. u. Physiol., München 1907.
- Lebedeff, W. Über *Trachelocerca foenicopterus* Cohn. Arch. f. Protist., Bd. 13, 1909.
- Le Dantec, F. Le Régénération du micronucleus chez quelque Infusoires ciliés. C. R. Acad. Sc. Paris, Bd. 125, 1897.
- Maupas, E. Le ragenissement karyogamique chez les ciliés. Arch. de Zool. exp. et gener. 2 S., Bd. 7, 1889.
- Neresheimer, E. Der Zeugungskreis des *Ichthyophthirius*. Ber. d. k. k. Versuchsstation, München, Bd. 1, 1908.
- Prandtl, H. Die Konjugation von *Didinium nasutum* O. F. M. Arch. f. Protist., Bd. 7, 1906.
- Prowazek, S. Protozoenstudien I. *Bursaria truncatella* und ihre Conjugation. Arb. a. d. Zoolog. Inst. Wien, 1895—99.
- Schaudinn, F. Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden (1903). F. Schaudinn's Arbeiten. Hamburg und Leipzig 1911.
- Swarzewsky, B. Die Chromidien der Protozoen und ihre Beziehung zur Chromidialismushypothese. Mém. d. l. Soc. Natural. Kiew, Bd. 22, 1912.

IV. Die polyenergiden Kerne Hartmann's — bei Protozoen.

In den letzten Jahren bemerken wir eine ganz neue und recht unerwartete Phase in der Entwicklung der Lehre von den Chromidialgebilden. Augenscheinlich sehen sich die Autoren, durch die Unmöglichkeit einer vom Standpunkte der Lehre von der Duplizität der Kernsubstanz genauen Charakterisierung und Systematisierung der verschiedenen Chromidialgebilde ausgehenden, sowie wegen des

zwischen vielen der beobachteten Erscheinungen und dieser Lehre bestehenden Widerspruches, in die Notwendigkeit versetzt, irgendeinen Ausweg aus der geschaffenen Lage zu suchen, wobei dieser Ausweg so gewählt werden muss, dass die Grundlagen der Lehre keine Einbuße erleiden.

Einen solchen Ausweg hat Hartmann gefunden und denselben in Gestalt seiner Lehre von den „polyenergiden“ Kernen bekannt gegeben.

Indem Hartmann (1909 b) die Bezeichnung „Energide“ bei Sachs entlehnt, welcher mit demselben den Kern samt dem ihn umgebenden und in seiner Einflussphäre befindlichen Protoplasma bezeichnet, und die Bedeutung dieser Bezeichnung einigermaßen abändert, unterscheidet er „monoenergide“ und „polyenergide“ Kerne. Für „monoenergid“ hält Hartmann (1911) solche Kerne, welche sich „nur durch polare Zweiteilung“¹⁾ vermehren können. „Polyenergid“ sind von seinem Standpunkte aus betrachtet „alle solche Kerne, welche sich nicht durch polare Zweiteilungen, sondern durch multiple Zerfallsteilung, respektiv durch die Bildung sogen. generativer Chromidien vermehren“²⁾, d. h. durch Zerfallsteilungen, welche zur gleichzeitigen Bildung einer bedeutenden Anzahl von Tochterkernen führen. Wie dies aus den letzten Worten des angeführten Zitats zu ersehen ist, sind die von Hartmann geschaffenen „polyenergiden“ Kerne dazu bestimmt, die „generativen“ Chromidien zu ersetzen, welche sich als höchst unbequem für die Anhänger der Lehre von der Duplizität der Kernsubstanz erwiesen haben, worauf schon weiter oben an entsprechender Stelle hingedeutet worden ist³⁾.

Zwei Aufsätze von Hartmann, betitelt: „Polyenergide Kerne“ (1909) und „Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre“ (1911), haben die direkte Aufgabe, alle bis jetzt bekannten Fälle der Bildung von Kernen (der Gameten) aus Chromidien im Sinne eines Zerfalles von „polyenergiden“ Kernen in eine große Anzahl von Tochterkerne auszulegen.

Um in der Bewertung der Hartmann'schen Konstruktionen ganz logisch zu sein, halte ich es für das beste, nach Möglichkeit alle jene Tatsachen durchzusprechen, auf welche dieser Autor seine theoretischen Erwägungen aufbaut.

1. *Adelea orata*⁴⁾. Bei dieser Form kann man, wie auch bei anderen Coccidien, eine schizogene Fortpflanzung beobachten, wie dies seinerzeit von Schaudinn und Siedlecki (1897, 1899) und anderen Autoren beschrieben worden ist. Jollos (1909), welcher

1) l. c., p. 4.

2) l. c., p. 29.

3) Siehe: Zur Chromidienfrage und Kerndualismushypothese. II.

4) 1909. l. c., p. 483; 1911. l. c., p. 31.

seine Studien unter der Leitung von Hartmann anstellte, fand, dass bei diesem Prozesse die Kernteilung bei *Adelea ovata* auf eine Teilung des Karyosoms innerhalb des Kernes zurückgeführt werden kann. Diese Teilung erfolgt auf dem Wege der bekannten primitiven Mitose (Promitose), auf welche hier näher einzugehen kein Anlass vorliegt. Solche Teilungen des Karyosoms erfolgen wiederholt und das Ergebnis dieses Vorganges ist eine bedeutende Anzahl von Tochterkaryosomen. Die Teilung des Kernes selbst ist in einigen Fällen von einer Teilung des Karyosoms begleitet; in anderen Fällen verschwindet die Kernhülle und die zahlreichen, infolge der intranukleären Teilungen entstandenen Tochterchromosome verteilen sich in dem Protoplasma des Tieres und spielen nunmehr die Rolle von Tochterkernen. Diesen Prozess bezeichnet Jollos als die „multiple Zerfallsteilung“.

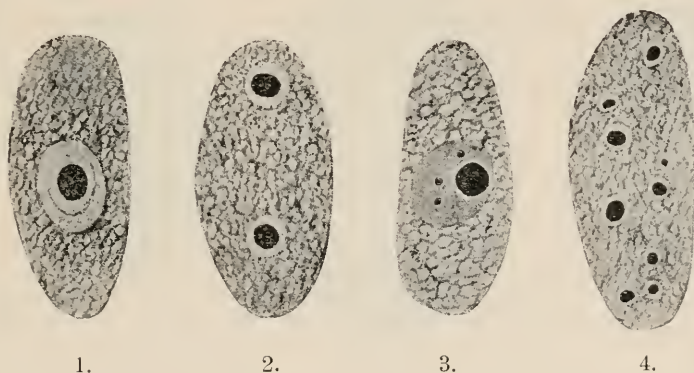


Fig. A. *Adelea ovata*. Die übliche Gestalt des Schizonts und einige Stadien der Vermehrung seines Kernes (aus d. Arb. v. Jollos).

Hartmann erblickt in den von Jollos beschriebenen Erscheinungen einen Beweis dafür, dass der Kern von *Adelea ovata* als „polyenergid“ zu betrachten sei. Doch übergeht er vollständig die Ergebnisse, zu welchen die von Jollos beschriebenen Vorgänge führen müssen. Und doch bietet uns die Analyse dieser Ergebnisse verschiedene Daten, welche nicht zugunsten der Schlüsse von Hartmann sprechen.

Der Teilungsprozess führt nach den Beobachtungen von Jollos zu der Bildung einer großen Anzahl von Tochterkernen, aber diese Kerne unterscheiden sich durch ihre Dimensionen ganz beträchtlich voneinander, wie dies aus den hier beigegebenen, den Arbeiten des genannten Autors entnommenen Zeichnungen zu ersehen ist. Die einen derselben besitzen eine ziemlich beträchtliche Größe, während andere wiederum die Gestalt äußerst kleiner, von einem hellen Hofe umgebener Chromatinkörper aufweisen (Fig. A 4).

Nimmt man an, dass die Dimensionen aller dieser Tochterkerne sich schließlich ausgleichen, was durch weitere Teilungen der größeren Kerne zustande kommen kann, so wird man natürlich voraussetzen müssen, dass die Zahl der kleinen Kerne eine sehr große sein wird. Einen jeden der so gebildeten Kerne (oder richtiger Karyosome) halten sowohl Jollos wie auch Hartmann für „totipotent“, d. h. wie man annehmen muss, für völlig ausgebildete Kerne, welche imstande sind, alle dem Kerne zukommenden Funktionen zu erfüllen. Indessen weist der Erforscher der hier angeführten Erscheinungen, Jollos, darauf hin, dass diese Kerne, um sich in Kerne der Merozoiten, d. h. der aus der Schizogonie hervorgehenden Generation, verwandeln zu können, noch eine ganze Reihe von Prozessen



Fig. B. *Adelea ovata*. Verwandlung der „totipotenten“ Kerne in die Kerne der Merozoiten. 4 — Einzelnes Merozoit (aus d. Arb. v. Jollos)⁵⁾.

durchmachen müssen, welche uns auch aus den Beobachtungen anderer Autoren bekannt und in der Fig. B nach den Abbildungen von Jollos selbst dargestellt sind. Diese Prozesse bestehen darin, dass diese („totipotenten“) Kerne ihres gesamten Chromatins verlustig werden, welches sternförmige Figuren in dem Protoplasma bildet (Fig. B 1, 2); hierauf werden die kompakten Flocken des in das Protoplasma ausgetretenen Chromatins feinkörnig und es tritt in ihnen ein wabiges Netzwerk auf, in dem kleine Chromatinkörnchen eingeschlossen sind; gleichzeitig bildet sich auch die Hülle des Kernes (Fig. B 3).

Von den „totipotenten“ Kernen bleibt somit eigentlich gar nichts übrig, und die Kerne der Merozoiten werden in ihrer definitiven

⁵⁾ Alle diese Zeichnungen, wie auch die auf Seite 547 wiedergegebenen, sind von Jollos in ein und derselben Vergrößerung angefertigt worden.

Gestalt, wie man annehmen muss, aus den Chromidien gebildet. Außerdem halte ich es für notwendig, noch auf den Umstand hinzuweisen, dass ungeachtet der großen Anzahl von „totipotenten“ Kernen, welche aus der Zerfallsteilung resultieren muss, und welche augenscheinlich nach den Angaben von Jollos selbst auch in der Tat aus diesen hervorgeht („Schließlich wird so das ganze Plasma des Coccidiums von kleinen Kernen erfüllt . . .“⁶⁾), die Zahl der zur Bildung gelangenden Merozoiten verhältnismäßig nicht groß ist (nach den Angaben von Siedlecki sind es ihrer 20—40, auf Grund der Jollos'schen Zeichnungen sind sie auch nicht sehr zahlreich); die Dimensionen der Merozoitenkerne aber sind so beträchtlich (Fig. Bb), dass die Unmöglichkeit ihrer Bildung aus den kleinen „totipotenten“ Kernen klar zutage tritt (vgl. Fig. A 4 u. Fig. B 4).

2. *Eimeria schubergi*⁷⁾. Hartmann (1909b) ist der Ansicht, dass bei dieser Form (und natürlich auch bei anderen Coccidien während ähnlicher Erscheinungen) bei der Bildung der Mikrogameten die Kerne dieser letzteren nicht aus Chromidien gebildet werden, sondern durch den Zerfall eines „polyenergiden“ Kernes. Zur Bekräftigung seiner Annahme führt Hartmann die Beobachtungen von Viereck über die Bildung der Mikrogameten bei *Eimeria stidae* an, welche in seinem Institute angestellt worden waren. Dabei spricht sich Hartmann (1909b) in nachstehender Weise über die Ergebnisse dieser Beobachtungen aus: „... scheint es mir im hohen Grade wahrscheinlich, dass es sich auch bei dieser sogen. Chromidienbildung nur um den Zerfall eines polyenergiden Kernes handelt“⁸⁾. In seinem späteren Aufsätze dagegen (1911) erwähnt er diese Beobachtungen mit keinem Worte.

Der Prozess, von welchem hier die Rede ist, verläuft nach den Beobachtungen von Siedlecki, Schaudinn, Dobell, Braisil und anderen Autoren in der Weise, dass der Kern der Mikrogametozyten eine ungeheure Anzahl kleiner Chromatinkörnchen ausstößt, welche sich (bei den meisten der untersuchten Formen) in Gestalt einer ganzen Schicht an der Peripherie der Zyste ansammeln. Diese Körnchen kondensieren sich sodann zu Anhäufungen und zuletzt enthalten nur noch diese Anhäufungen Chromatinsubstanz und nur sie repräsentieren die Kerne der Mikrogameten. Vom Gesichtspunkte der Hartmann'schen Hypothese aus betrachtet, müsste ein jedes der aus dem Kerne der Mikrogametozyten abgestoßenen Körnchen einen „totipotenten“ Kern darstellen; in Wirklichkeit aber ist dieses durchaus nicht der Fall. Mit besonderer Schärfe tritt der Unterschied zwischen den aus dem Kerne der Mikrogametozyten

6) l. c., p. 253.

7) 1909. l. c., p. 485.

8) l. c., p. 485.

austretenden Körnchen und den definitiven Kernen der Mikrogameten in denjenigen Fällen zutage, wo nur vier dieser letzteren gebildet werden, wie dies z. B. bei *Adelea ovata* der Fall ist, bei der nach den Beobachtungen von Dobell (1907 b) sogar ein echtes Chromidialnetz gebildet wird (Fig. C).

3. *Wagnerella borealis*⁹⁾. Obgleich die Beobachtungen von Zuelzer (1909) über die Fortpflanzung bei diesem Organismus recht wichtig für die Konstruktionen von Hartmann sind, so müssen wir uns dennoch gänzlich davon enthalten, dieselben kritisch zu besprechen, da wir, abgesehen von der Zuelzer'schen Arbeit, in der einschlägigen Literatur keinerlei Arbeiten über *Wagnerella* oder dieser nahestehende Formen finden, welche mit Hilfe moderner



Fig. C. *Adelea ovata*. Bildung der Chromidien und Wiederherstellung der Mikrogametenkerne (nach Dobell).

Methoden ausgeführt worden sind. Es muss aber auf den Umstand hingewiesen werden, dass Zuelzer ganze vier beträchtlich voneinander abweichende Arten der mitotischen Teilung beschreibt, von denen drei, einander ganz unähnliche, bei der schizogenen Fortpflanzung und bei der Knospung vorkommen, die vierte hingegen während der Gamogonie beobachtet wird, einem Prozesse, welchen dieser Autor selbst in seiner Arbeit mit einem Fragezeichen versieht („Gamogonie“ [?], Gametenbildung [?]“¹⁰⁾). In Anbetracht dieses Umstandes wird man, solange keine Untersuchungen vorliegen, durch welche die Beobachtungen von Zuelzer bestätigt werden, wohl kaum auf Grund dieser letzteren irgendwelche theoretischen Konstruktionen unternehmen können.

4. *Calcituba polymorpha*¹¹⁾. Bezüglich dieser Form erklärt Hartmann direkt, dass die „multiplen Zerfallsteilungen“ des Kernes, welche von Schaudinn (1895) beobachtet und beschrieben wurden, prinzipiell mit dem übereinstimmen, was wir in den Beschreibungen von Jollos bezüglich *Adelea ovata* und von Zuelzer bezüglich *Wagnerella borealis* finden, und spricht sein Bedauern darüber aus, dass man nach den Beschreibungen von Schaudinn nicht darüber klar werden kann, dass die Tochterkerne durch wiederholte Teilungen des Karyosoms des Mutterkernes gebildet werden. Indessen sind

9) 1909. I. c., p. 485; 1911. I. c., p. 33.

10) I. c., p. 179.

11) 1909. I. c., p. 486; 1911. I. c., p. 33.

die in dem Kerne von *C. polymorpha* vor sich gehenden Prozesse von Schaudinn sehr eingehend beschrieben worden und es liegt keinerlei Veranlassung vor, auf Grund dieser Beschreibung eine Aufeinanderfolge von Teilungen des Karyosoms anzunehmen. Durch die Beobachtungen von Swarzewsky (1909) an *Allogromia oroides* werden die von Schaudinn bei *C. polymorpha* erzielten Befunde nur bestätigt.

5. *Polystomella* und *Peneroplis*¹²⁾. Bezüglich dieser Formen gibt Hartmann unter Hinweis auf die Originalarbeiten von Schaudinn und Winter an, dass die Kerne ihrer Gameten aus einzelnen Chromidienkörnern gebildet werden, so dass diese Chromidien Anhäufungen einer ungeheuren Anzahl von „sekundären“ Kernen darstellen, welche durch „multiple“ Zerfallsteilungen des „primären“ Kernes gebildet werden. „Jedes einzelne Korn“, schreibt Hartmann (1909), „wird zu einem vollkommenen Gametenkern“¹²⁾.

Bei den Autoren, auf welche Hartmann verweist, finden wir indessen keinerlei derartige Beobachtungen. Was die Bildung der Gametenkerne bei *Polystomella* betrifft, so finden wir bei Schaudinn (1903) nur Angaben darüber, dass das Chromatin aus dem Kerne in das Protoplasma übertritt, wo die auf diese Weise gebildeten Chromidien sich teils aus sich selbst, teils vermitteltst neuen Austrittes von Kernsubstanz aus dem Kerne weiter vermehren. Aus diesen Chromidien bilden sich schließlich zahlreiche, bläschenförmige Kerne¹⁴⁾.

Was nun die Chromidialgebilde bei *Peneroplis* betrifft, so gibt uns Winter (1907) eine ausführliche Beschreibung derselben, aus der hervorgeht, dass ihre Struktur dem Bau der Chromidialnetze bei *Arcella*¹⁵⁾ vollständig entspricht. Die Bildung der Gametenkerne aus diesen Netzwerken erfolgt nach Winter in der Weise, dass

12) 1909. I. c., p. 487.

13) I. c., p. 487.

14) I. c., p. 50. „Was geschieht nun mit den Chromidien von *Polystomella* weiter? Während des Wachstums werden sie konstant vermehrt, teils aus sich selbst, teils durch Abgabe von Chromatin und Platin seitens des Prinzipalkernes. Besonders lebhaft wird die Vermehrung gegen das Ende des vegetativen Lebens oder auch, wenn man das Wachstum durch Hungerperiode unterbricht. Am Ende des Wachstums ist das ganze Plasma dicht mit Chromidien erfüllt, während der Prinzipalkern ganz degeneriert und zerfällt. Aus den Chromidien bilden sich schließlich unzählige kleine bläschenförmige Kerne, die das ganze Protoplasma der Foraminiferen dicht erfüllen.“

15) I. c., p. 89. „Die extranukleare Kernsubstanz zeigt, wie auch R. Hertwig bei einer extranuklearen Kernsubstanz von *Arcella* (1899) fand, einen alveolaren Bau.

Weiter I. c., p. 90. „Das Bild der extranuklearen Kernsubstanz erinnert an das Chromatinnetz von *Arcella*, wie es R. Hertwig 1899 auf Tab. 37, Fig. 1 u. 2 abbildet. Ein äußerer Unterschied besteht darin, dass die Maschen etwas feiner und unregelmäßiger sind, das Gesamtnetz viel lockerer und verzerrt ist.“

in den Knotenpunkten des Chromidialnetzes Verdickungen auf Kosten der Substanz seiner Wabenwanderungen entstehen und aus solchen Verdickungen sich blasenförmige Kerne bilden¹⁶⁾.

6. *Pelomyxa*¹⁷⁾. In betreff dieser Form spricht Hartmann (1909 b) die Überzeugung aus, dass ihre Kerne augenscheinlich „polyenergid“ sind. Eine solche Überzeugung könnte auf den Angaben der Untersuchungen von Bott (1907) begründet werden, nach dessen Beobachtungen die Gametenkerne dieser Form durch intranukleäre Teilung des Karyosoms gebildet werden (einer Erscheinung, welche der nach Jollos und Hartmann bei *Adelea ovata* stattfindenden ähnlich ist). Allein die Angaben von Bott erscheinen durchaus nicht überzeugend. Die Bildung des ganzen Gametenkörpers ausschließlich aus der Kernsubstanz des Mutterorganismus, ohne jede Anteilnahme des Protoplasmas einerseits, andererseits aber die äußerst vollständigen Mitosen, welche weder mit den Kernteilungen der verwandten Formen, noch mit den vegetativen Kernteilungen bei *Pelomyxa* selbst¹⁸⁾ etwas gemeinsames haben, veranlassen uns, meiner Meinung nach, den Resultaten dieses Autors mit großer Vorsicht entgegenzutreten. Allerdings werden bei dem Prozesse der Chromidienbildung Erscheinungen beobachtet, welche im Sinne Hartmann's ausgelegt werden könnten, d. h. als ein Zerfall des „polyenergid“ Kernes, aber das Schlussergebnis dieses Prozesses sind Chromidien, welche einen vegetativen Charakter besitzen und augenscheinlich in inniger Beziehung zu der Ernährung des Tieres stehen.

7. *Echinogromia*¹⁹⁾. Bei dieser Form brauchen wir gar nicht zu verweilen, da Hartmann selbst in seiner Arbeit vom Jahre 1909 nur die Vermutung ausspricht, ihr Kern könne „polyenergid“ sein und diese Vermutung in nachstehender Form ausspricht: „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“ („diese Deutung“,

16) l. c., p. 90. „Wenn auch das alveolare Grundnetz der extranuklearen Grundsubstanz nach den verschiedensten Richtungen verzerrt erscheint, so zwingt sich doch die Anschauung auf, als würden bei der Vermehrung Substanzpartikel in den Wabenknotenpunkten durch seitliche Zufuhr auf den Wabenwänden heranwachsen“.

Weiter l. c., p. 91. „Aus diesen kleinen Brocken der extranuklearen Substanz bilden sich jene bläschenförmigen Kerne heraus, die für die makrosphärische Generation charakteristisch sind, wie das schon Schaudinn zuerst für *Polystomella* (1895) aussprach.“

17) 1909. l. c., p. 491.

18) Swarczewsky, 1912.

19) 1909. l. c., p. 421.

d. h. dass die Kerne dieses Organismus polyenergid sind). Da Hartmann indessen in seiner späteren Arbeit vom Jahre 1910 *Echinogromia* überhaupt nicht erwähnt, so hat sich seine Hoffnung, bei dieser Form einen polyenergidigen Kern anzutreffen, offenbar nicht verwirklicht.

8. *Radiolaria*. Die in letzter Zeit von Hartmann und Hammer (1909) veröffentlichten Beobachtungen über die Kernteilung bei *Colloxoum* und namentlich über die Bildung der Sporenkerne bei verschiedenen Formen, bilden sehr gewichtige Beweisstücke zugunsten der hier besprochenen theoretischen Betrachtungen.

Bei *Colloxoum* haben Hartmann und Hammer in jungen vegetativen Kolonien eine multipolare Kernteilung beobachtet, welche mit den von Moroff (1908) für verschiedene *Aggregata* beschriebenen große Ähnlichkeit hatten. Hartmann selbst hat (1909) auf das Vorhandensein dieser Ähnlichkeit hingewiesen, weshalb ich mich nicht damit aufhalten will, diese Frage zu besprechen und die Möglichkeit einer Deutung der bei *Colloxoum* beobachteten Erscheinungen zu erwägen: alles, was ich bezüglich der *Aggregataria*²⁰⁾ ausgesprochen habe, kann voll und ganz auch bezüglich dieses Organismus wiederholt werden. Ich will daher unmittelbar zur Besprechung der Vorgänge bei der Bildung der „sekundären“ Kerne in den Sporen und Gameten (oder den Iso- und Anisosporen) übergehen; es sind dies die Prozesse, für welche Hartmann glaubt, folgendes Schema aufstellen zu können: Die sogenannten „Chromosomen“ gehen aus dem Kern in das Protoplasma über und ein jedes der „Chromosomen“ verwandelt sich in einen kleinen Kern mit Centriol. Diese Kerne vermehren sich hierauf durch sukzessive mitotische Teilungen.

In ein solches Schema lassen sich nach Hartmann die bei *Thalassicolla*, *Thalassophysa*, *Physematium*, *Orosceua* und *Aulacantha*, d. h. bei allen bisher daraufhin untersuchten Radiolarien beobachteten Erscheinungen unterbringen.

Um mit völliger Objektivität beurteilen zu können, inwiefern dieses Schema den von verschiedenen Autoren beschriebenen Tatsachen entspricht, halte ich es für notwendig, zu einer Besprechung dieser letzteren überzugehen.

a) *Thalassicolla*. Die Vorgänge bei der Bildung der Gametenkerne bei *Thalassicolla* entspricht nach den Beobachtungen von Hartmann und Hammer (1909) vollständig dem weiter oben von mir angeführten Schema. Die einzelnen Chromosomen, in denen die färbbare Kernsubstanz konzentriert ist, treten aus dem „primären“ Kerne durch in dessen Hülle vorhandene Poren in das Endoplasma über, wo sich ein jedes derselben in einen kleinen Kern

20) Siehe: Zur Chromidienfrage und Kerndualismushypothese. I.

verwandelt, in dessen Innerem sich ein Centriol befindet. Andere Autoren indessen, welche das gleiche Objekt untersucht haben, beschreiben die Vorgänge bei der Bildung der Sporenkerne in ganz anderer Weise.

So lassen sich die Beobachtungen von Brandt (1905) über die Bildung der Isosporen folgendermaßen zusammenfassen:

1. Der Kern nimmt infolge der gleichmäßigen Verteilung des Chromatins ein fast homogenes Aussehen an,
2. die Hülle des Kernes verschwindet,
3. die Masse der Kernsubstanz zerfließt im Protoplasma und zerfällt in einzelne Bezirke,
4. in diesen Bezirken treten kleine Kerne auf.

Bei der Bildung der Anisogametenkerne tritt nach den Angaben von Brandt in dem Kerne von *Thalassicolla* zuerst ein Chromosom auf, welches allseitig von Strahlen umgeben ist. Dieses Centrosom tritt aus dem Kern in das Plasma über. Gleichzeitig sickert aus dem Kerne der Kernsaft mit den Chromatinkörnchen in das Plasma hindurch. Aus diesen Elementen bilden sich kleine Kerne.

Diese Beobachtungen von Brandt sind offenbar unvollständig, doch wird man nicht umhin können, seinen Hinweis auf ein Gebilde zu beachten, welches er glaubt für ein Centrosom ansehen zu können, und dies um so mehr, als er ein solches Centrosom sowohl bei *T. nucleata* wie auch bei *T. gelatinosa* beobachtet hat; seine entsprechenden Zeichnungen dabei machen durchaus den Eindruck von Anfangsstadien in der Bildung der Spindel.

Nach den Beobachtungen von Schouteden (1907) nimmt der Kern von *Thalassicolla* bei der Entwicklung der Isosporen ein homogenes Aussehen an, indem die Chromatinfäden („Chromosomen“) vollständig verschwinden. Die Hülle des Kernes verschwindet und dieser letztere nimmt unregelmäßige Umrisse an und zerfällt in eine große Menge kleiner Bezirke von gleicher Größe, welche sich dann in die Sporenkerne verwandeln.

Bei der Bildung der Anisogameten sickert der Kernsaft mit dem Chromatin in Gestalt von Fäden („Chromosomen“) durch die Kernhülle hindurch. Diese Fäden nehmen an Zahl zu, während sie gleichzeitig kleiner werden und verwandeln sich schließlich in kleine Körnchen, deren Anzahl durch Teilung zunimmt. Diese Körnchen ordnen sich in Gestalt radialer Stränge an, innerhalb welcher denn auch die „sekundären“ Kerne entstehen. Schouteden nimmt an, dass sich aus dem „primären“ Kerne die Sporetien, d. h. die generativen Chromidien abscheiden.

Moroff (1910) endlich, dessen Beobachtungen sich auf das gleiche Objekt beziehen, beschreibt zwei Prozesse, welche sich bei der Bildung der „sekundären“ Kerne abspielen. Bei dem einen derselben ist die Bildung einer Sphäre (Centrosom von Brandt?)

zu sehen und Moroff vermutet, dass die „sekundären“ Kerne durch aufeinanderfolgende Teilungen des „primären“ Kernes gebildet werden; der größte Teil dieses letzteren (nach Moroff der trophische Teil) nimmt dabei aber keinen Anteil an der Teilung, während ein sehr kleiner Teil desselben — das Idiochromatin — auf den Aufbau der Chromatinteile der ersten Mitose verwendet wird.

In anderen Fällen zerfließt die Kernmasse in dem Plasma und zerfällt in einzelne Teile, in welchen runde Körper auftreten — die Idiochromatinkerne —, welche sich die erste Zeit hindurch durch direkte Teilungen vermehren, später dagegen auf mitotischem Wege.

Was nun jene Kerne betrifft, welche nach Hartmann und Hammer aus den „Chromosomen“ hervorgehen, so hält Moroff dieselben für Eiweißkugeln, welche, wie er selbst feststellen konnte, in großer Anzahl aus dem Kerne austreten und sich sodann zum Teil im Protoplasma auflösen, zum Teil aber in Fetttropfen verwandeln.

b) *Thalassophysa*. Die bei dieser Form während der Sporenbildung stattfindenden zytologischen Erscheinungen sind bis jetzt nur von Hartmann und Hammer beschrieben worden. Bezüglich der die Isosporenbildung begleitenden Prozesse geben diese Autoren nur kurz an, dass die Kernhülle verschwindet und die zuvor in dem „primären“ Kerne zur Bildung gelangten „sekundären“ Kerne in das Endoplasma des Tieres übergehen. Bei der Bildung der Anisosporen (Gameten) teilt sich der Kern der Radiolarien zuvor in zwei ungleiche Teile und die Autoren dieser Untersuchung vermuten, dass diese Teilung nach dem Typus der heteropolaren Teilung verläuft. Als Ergebnis der Teilung liegen in dem Plasma der Zentralkapsel zwei Kerne, und zwar der eine derselben, der größere, im Zentrum der Kapsel, der andere, bedeutend kleinere, in deren peripheren Zone. Beide Kerne verlieren ihr Chromatin. Über die Art und Weise, wie diese Erscheinung vor sich geht, liegen keinerlei Angaben vor, allein die Autoren vermuten, dass die einzelnen, schon fertig gebildeten „sekundären“ Kerne ganz in das Protoplasma übergehen. Die „sekundären“ Kerne teilen sich mitotisch. Nach der Ansicht der Autoren stellen die Kerne in dem zentralen Teile der Kapsel die Kerne der weiblichen Gameten dar, diejenigen der peripheren Zone dagegen die der männlichen Gameten.

c) *Physematium*. Eine Beschreibung der bei dieser Form während der Bildung der Sporen (ob Iso- oder Anisosporen bleibt unbekannt) vor sich gehenden zytologischen Prozesse finden wir nur bei Hartmann und Hammer.

Auf frühen Stadien in der Bildung der „sekundären“ Kerne finden diese Autoren um den „primären“ Kern von *Physematium* herum eine Anhäufung von Chromatinsubstanz, welche man nach

ihren Worten für ein Chromidialnetz halten könnte. Allein sie glauben diese Anhäufung nicht für ein solches Netz ansehen zu können, sondern deuten dieselbe als eine große Ansammlung „sekundärer“ Kerne, welche so dicht beieinander liegen, dass der allgemeine Eindruck eines Netzes hervorgerufen wird²¹⁾. Als Beweis dafür, dass hier in der Tat nicht von Chromidialnetzen die Rede sein kann, führen Hartmann und Hammer folgendes an: „Dass dem in der Tat so ist, zeigt das Verhalten der sogen. Chromidien in den mittleren und peripheren Teilen der Zentralkapsel. Die Färbbarkeit des Chromatins lässt nach und ein großer Teil wird offenbar aufgelöst, während der Rest sich um je ein Centriol zu einem kleinen, kaum färbbaren Bläschen zusammenschließt. Die Plasmastränge und vor allem die Klumpen sind dann von derartigen, kaum färbbaren, aber wohl gesonderten Bläschen (Kernen), von denen jedes ein Centriol einschließt, dicht erfüllt. Noch mehr gegen die Peripherie nehmen die kleinen Kerne wieder an Färbbarkeit zu, werden etwas größer, und in der Gegend der Zentralkapselmembran zerstreuen sie sich und teilen sich nun durch primitive zweipolige Mitose. Ihre Kernnatur und somit unsere Deutung des Chromidialnetzes kann somit nicht mehr zweifelhaft sein²²⁾.“

Ich habe mir erlaubt, diesen langen Auszug aus dem Texte der Arbeit von Hartmann und Hammer anzuführen um zu zeigen, wie wenig die Darlegung des Prozesses der Bildung der „sekundären“ Kerne bei *Physematium* sowohl mit der grundlegenden Einleitung dieser Autoren, welche in der „polyenergiden“ Natur des Kernes gipfelt, als auch mit der soeben am Schlusse des Zitates angeführten Schlussfolgerung übereinstimmt. Genau mit den gleichen Ausdrücken könnte man auch die Bildung der „sekundären“ Kerne aus der Substanz des Chromidialnetzes beschreiben. Ich glaube hier hinzufügen zu müssen, dass die meisten Zeichnungen in der Arbeit dieser Autoren halbschematisch ausgeführt sind.

d) Bei *Orosцена*, wo die Vorgänge bei der Bildung der Gameten von Haecker (1907) beschrieben wurden, besteht der Kern der jungen Individuen aus einer großen Anzahl einzelner Chromatinknäuel („Einzelknäuel“). Diese letzteren verwandeln sich in Bläschen („Chromosomenbläschen“), von denen ein jedes einen Chromatinfaden enthält (es ist auch wohl möglich, dass diese Bläschen den „sekundären“ Kernen von Hartmann und Hammer entsprechen). Hierauf verschmelzen diese Bläschen zu größeren Chromatinhäufungen, worauf der Kern in zwei Teile zerfällt. Auf diese Weise entstehen zwei Kerne, von denen der eine, nach der Ansicht von

21) l. c., p. 245. „Das Bild des gemeinsamen Chromidialnetzes kommt nur dadurch zustande, dass . . . bei der dichtgedrängten Lage der Einzelindividuen die Chromatinelemente derselben ineinander übergreifen.“

22) l. c., p. 245.

Haecker einen „Geschlechtskern“, der andere einen „Dauerkern“ darstellt. Der Geschlechtskern zerfällt in „sekundäre“ Kerne, während der Dauerkern aus seiner Masse nochmals einen neuen Geschlechtskern abgibt; ein solcher Vorgang kann sich bei *Oroslena* nach den Beobachtungen von Haecker mehrfach wiederholen.

e) Bezüglich *Aulacantha* endlich liegt eine sehr ausführliche Arbeit von Borgert (1909) vor, nach dessen Angaben bei der Bildung der geißeltragenden Generation in der Tat einzelne „Chromosomen“ aus dem Kern in das umgebende Protoplasma übertreten, die sich später in sogen. „Chromosomenbläschen“ verwandeln; diese letzteren ergeben dann durch amitotische Teilungen die „sekundären“ Kerne, welche sich nunmehr durch mitotische Teilungen vermehren.

Ogleich Borgert, welcher im Sinne seiner theoretischen Anschauungen als ein Anhänger von Hartmann erscheint, den „primären“ Kern von *Aulacantha* für „polyenergid“ ansieht, indem er

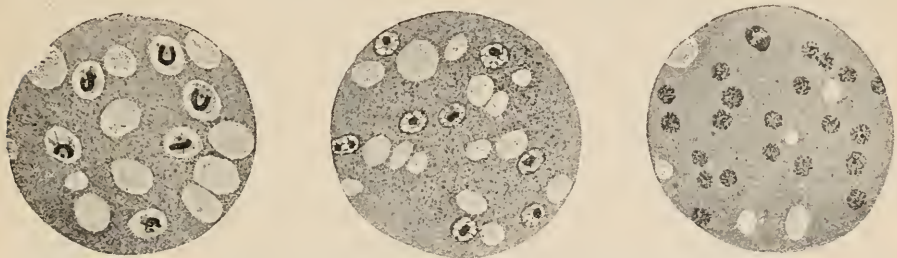


Fig. D. *Aulacantha*. Verwandlung der „Chromosomenbläschen“ in sich mitotisch teilende Kerne (aus Borgert).

annimmt, ein jedes einzelne „Chromosom“ sei der schon im „primären“ Kerne angelegte zukünftige Kern der Spore, so verwandeln sich doch diese „Chromosomen“, nach Borgert's eigenen Beobachtungen, nach ihrem Übertritt in das Protoplasma nicht sofort in die „sekundären“ Kerne, sondern sie teilen sich zuvor amitotisch (oder vielleicht durch sehr primitive Mitosen) (Fig. D). Diese sogen. „Chromosomen“ können demnach meiner Ansicht nach keinesfalls selbständige „totipotente“ Kerne darstellen, wie Hartmann und Borgert dies annehmen, sondern ein jedes von ihnen ergibt mindestens zwei solcher Kerne.

Wir haben nunmehr die meisten (soweit ich darüber urteilen kann) an Radiolarien im Laufe der letzten 10 Jahre angestellten Untersuchungen besprochen und es hat sich dabei herausgestellt, dass alle die zytologischen Verhältnisse bei den Prozessen der Sporenbildung berührenden Angaben der Autoren entweder wenig klar oder aber anfechtbar sind; auf Grund dieser Angaben wird man daher wohl kaum irgendwelche theoretische Schlussfolgerungen ziehen können.

9. *Gregarina cuneata*²³⁾. Trotz der eingehenden Beschreibung der bei der Gametenbildung dieser Gregarine sich abspielenden zytologischen Vorgänge durch Kuschakewitsch (1907), nimmt Hartmann dennoch an, dass bei dieser Form nicht eine Ausscheidung von Chromidien, sondern eine Zerfallsteilung des „primären“ Kernes stattfindet; dabei muss diese Teilung seiner Ansicht nach in der Weise vor sich gehen, wie dies nach Moroff (1908) bei den Vertretern der Gattung *Aggregata* der Fall ist, d. h. durch Bildung einer großen Menge von Spindeln in dem stark angewachsenen Kerne.

Allein die Angaben von Kuschakewitsch geben nicht den geringsten Anlass zu dergleichen Voraussetzungen. In dem Sinne spricht sich auch Popoff (1911) aus, indem er schreibt: „Ich habe die Gelegenheit gehabt, die schönen Präparate von Kuschakewitsch zu sehen und kann mich jetzt noch des feinkörnigen Chromidiums erinnern. Dieses letztere entsteht durch eine Auflösung des der Zystenperipherie nähergerückten Kernes und durch das Ausbreiten dessen Chromatins in die periphere Zystenschicht²⁴⁾.“ Meine eigenen Beobachtungen über die bei *Laukesteria* sp. vor sich gehenden Prozesse geben ebenfalls keinerlei Anlass zu der Annahme einer „multiplen“ Teilung des „primären“ Kernes da, wo eine Ausscheidung von Chromidialgebilden und die Wiederherstellung der „sekundären“ Kerne aus diesen letzteren beobachtet wird.

10. *Opalina ranarum*²⁵⁾. Die Chromidien dieses Infusors hält Hartmann für vegetative Gebilde, wobei er sich auf die Beobachtungen von Metcalf (1909) stützt. Nach den Angaben aber von Neresheimer (1907) sind die Chromidien der Opalinen generativ, indem aus ihnen die Kerne der Gameten gebildet werden. Ein Urteil darüber, ob diese Form als ein Beweis für die Richtigkeit der Hartmann'schen Hypothesen dienen kann, wenn auch nur als ein „Beweis der entgegengesetzten“, muss demnach aufgeschoben werden, bis die betreffenden Beobachtungen nachgeprüft worden sind.

11. *Opalinopsis, Chromidina*²⁶⁾. Es sind dies einzigen Formen, deren Chromidialgebilde (nach Gonder [1905] tritt ihre Chromatinsubstanz ausschließlich in Gestalt von Chromidien auf) Hartmann augenscheinlich für generativer Natur anzusehen geneigt ist; doch hält er es nicht für möglich, ein bestimmtes Urteil über diese Gebilde abzugeben, da die weitere Entwicklung ihrer Chromidialstadien bis jetzt noch ganz unbekannt ist.

Es muss hier auf die Hartmann offenbar unbekannt gebliebene Arbeit von Dobell (1908) hingewiesen werden, dessen Beobach-

23) 1909. I. c., p. 501.

24) I. c., p. 212.

25) 1909. I. c., p. 501.

26) 1909. I. c., p. 502.

tungen festgestellt haben, dass bei *Opalinopsis* und *Chromidina* das von Gonder beschriebene Chromidialnetz nichts anderes darstellt als eine bestimmte Modifikation des Kernes. Allein auch Dobell war es nicht gelungen, den geschlechtlichen Prozess dieser interessanten Organismen festzustellen, weshalb die definitive Beantwortung der Frage, ob hier in der Tat ein Kernapparat oder aber ein Chromidialapparat vorliegt, bis zum Vorliegen neuer Untersuchungen verschoben werden muss, ganz wie dies auch bei den Opalinen der Fall war.

12. *Eutamoeba coli*²⁷⁾. Nach Hartmann beruhen die Beobachtungen von Schaudinn (1903) über die generativen Prozesse bei diesem Organismus auf Irrtum. Die von Hartmann selbst unternommene Nachprüfung lässt ihn mit Sicherheit annehmen, dass die Chromidien im gegebenen Falle nicht generativer, sondern vegetativer Natur sind. Außerdem verweist Hartmann auf die Beobachtungen von Wenyon (1907) über eine nahestehende Form — *E. muris* —, bei der dieser Autor angeblich keine generativen Chromidien gefunden haben soll. Allein in der Arbeit dieses letzteren finden wir keinerlei kategorische Aussagen in diesem oder jenem Sinne. Wenyon teilt mit, dass die Kerne ihr Chromatin einbüßen, welches in das Plasma übergeht; infolge dieses Vorganges nehmen die Kerne beträchtlich an Größe ab. Bisweilen scheint es, als bleiben gar keine Kerne mehr übrig, und statt ihrer befänden sich im Protoplasma nur einige Chromatinkörnchen; ob in solchen Fällen eine völlige Zerstörung der Kerne mit nachfolgendem Wiederaufbau derselben aus den Chromidien vor sich geht, wagt Wenyon nicht zu entscheiden, da seine Untersuchungen nicht erschöpfend genug sind, um diese Frage in definitivem Sinne zu beantworten²⁸⁾.

Es liegt demnach keinerlei Anlass dazu vor, die Beobachtungen von Wenyon als angebliche Bestätigung für die Angaben von Hartmann anzusehen. Andererseits werden die Beobachtungen von Schaudinn durch die von Craig (1908) an *E. coli* angestellten Untersuchungen vollauf bestätigt.

13. *Eutamoeba histolytica*²⁹⁾. Hartmann selbst bestätigt auf Grund seiner eigenen Beobachtungen dasjenige, was Schaudinn

27) 1909. I. c., p. 502.

28) I. c., p. 178. „This loss of chromatin reduces the nuclei to a much smaller size, while in some cases there appear to be no definite nuclei remaining, but only granules of chromatin in the protoplasm. It may be that in these cases there is a complete destruction of the nuclei followed by their reformation from the chromatin in the protoplasm, as has been described by Schaudinn for *Eutamoeba coli*. As these stages of *Amoeba muris* have not been followed in the living cyst and as a sufficient number of cysts showing this chromatin reduction have not been examined, a definite statement as to the dissolution and reformation of nuclei cannot be made.“

29) 1909. I. c., p. 502.

(1903) bei dieser Form gefunden hatte, d. h. die Bildung „sekundärer“ Kerne aus den Chromidien, hält es aber für möglich, diesen Prozess im Sinne einer Abschnürung der „geschlechtlichen“ Kerne von dem „primären“ zu deuten; dabei gibt er aber zu, dass dieses Objekt, wegen der Unvollständigkeit der Untersuchungen, einstweilen unbedingt außer acht zu lassen ist.

14. *Mastigamoeba*³⁰⁾. Im Jahre 1909 hatte Hartmann die Ansicht ausgesprochen, dass die von Goldschmidt (1907) für *Mastigina setosa* und *Mastigella ritrea* beschriebenen Gameten, deren Kerne aus Sporetien, d. h. aus generativem Chromatin, gebildet werden, in Wirklichkeit Parasiten darstellen. Diese Ansicht begründete er darauf, dass von vielen Autoren (so z. B. von Prandtl, Daugeard, Dofflein) Parasiten in verschiedenen Amoeben beobachtet und beschrieben worden waren. In neuester Zeit sagt sich Hartmann in seiner Arbeit über die Trichonymphiden (1910) von diesem seinem ursprünglichen Gesichtspunkte los und ist nunmehr geneigt, die von Goldschmidt beschriebenen Prozesse als ganz normal anzusehen; doch vermutet er, dass dieselben auf den Zerfall eines „polyenergiden“ Kernes in die Gametenkerne zurückgeführt werden können und spricht sich für eine Nachprüfung der Beobachtung Goldschmidt's unter Bezugnahme auf diesen neuen Gesichtspunkt aus.

15. *Trichonymphidae*³¹⁾. Der geschlechtliche Prozess dieser Organismen ist bis jetzt nur von Hartmann allein (1910) untersucht worden; der zytologische Teil seiner Beobachtungen lässt sich dahin zusammenfassen, dass bei der Bildung der mutmaßlichen Gameten (eine Kopulation derselben hat Hartmann nicht beobachtet³²⁾) die Kerne dieser letzteren die Zerfallsprodukte des polyenergiden Kernes des Mutterorganismus darstellen.

Es ist wohl kaum möglich, die Untersuchungen von Hartmann einer eingehenden kritischen Analyse zu unterziehen, da Beobachtungen über die Trichonymphiden einstweilen nur von seiner Feder vorliegen; allein es muss hervorgehoben werden, dass diese Beobachtungen an wesentlicher Unvollkommenheit leiden, indem wir keine volle Sicherheit dafür besitzen, dass Hartmann in der Tat die Gameten der von ihm untersuchten Organismen beobachtet hat. Andererseits muss daran erinnert werden, dass bei einem der Vertreter dieser Infusoriengruppe (*Joenia annecteus*) von Grassi und Foa (1901) ein Gebilde gefunden worden ist, welches diese

30) 1909. I. c., p. 503.

31) 1911. I. c., p. 37.

32) I. c., p. 378. „Leider war es mir bei der Spärlichkeit meines Materials aus schwärmenden Termiten nicht möglich, die vermutete Kopulation zwischen den Produkten der Zerfallsteilung (multiplen Knospung) von den Formen A und B sicherzustellen.“

Autoren für ein Chromidium halten und dessen Bedeutung unauferklärt geblieben ist.

16. *Tecamoebae*³³⁾. Nach Hartmann unterliegt es keinem Zweifel, dass bei den schalentragenden Süßwasserrhizopoden Chromidialnetze existieren, welche generative Gebilde darstellen, d. h. solche, aus deren Substanz sich die Gametenkerne entwickeln, allein er hält es auch für höchstwahrscheinlich, dass in diesen Netzen die („bisher unbekannt“³⁴⁾) Kernlagen („einzelne Individualanlagen“³⁵⁾) angelegt sind, welche durch wiederholte Teilungen entstanden sind. Bei dieser Gelegenheit führt Hartmann (1909b) seine Beobachtung über ein junges Individuum von *Centropyxis* an, in welchem er, bei Abwesenheit eines Chromidialnetzes, zwei Kerne beobachtet hat, einen großen und einen kleinen, dem Mikronukleus der Infusorien ähnlichen. Dieser letztere bildet seiner Ansicht nach durch wiederholte Teilungen das Chromidialnetz. Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, erscheint das Netz einfach als eine polyenergetische Kernmasse³⁶⁾.

In seiner Arbeit „Die Konstitution der Protistenkerne“ (1911) erwähnt Hartmann auffallenderweise mit keinem Worte mehr seine hier soeben mitgeteilte Beobachtung über die zwei Kerne von *Centropyxis*, sondern weist nur auf die Unzuverlässigkeit der Ergebnisse der Beobachtungen von R. Hertwig, Schaudinn, Elpatjewsky und Swarzewsky hin, wobei er hervorhebt, dass bei den in seinem Institute angestellten Untersuchungen an *Chlamydomorphys* und *Diffugia* in diesen Organismen Parasiten gefunden wurden, was seiner Ansicht nach auch in den von den soeben angeführten Autoren beschriebenen Fällen statthaben muss³⁷⁾.

In neuester Zeit ist zu diesen Autoren noch ein weiterer hinzugekommen, nämlich Popoff (1911), in dessen Arbeit „Über die Entwicklung von *Amoeba minuta* n. sp.“ seine Beobachtungen über die ersten Stadien in der Bildung des Chromidialnetzes bei *Arcella vulgaris* mitgeteilt sind. Nach den Angaben dieses letzteren Autors findet dieser Vorgang bald nach der Kopulation der Gameten statt und verläuft in der Weise, dass von allen Seiten des Kernes die Kernsubstanz aus demselben auszutreten (auszuschwitzen) beginnt (Fig. E). Infolge dieser Ausscheidung bildet sich eine große Anhäufung von Kernsubstanz um den Kern herum, welche sich sodann in ein Chromidialnetz verwandelt³⁸⁾.

33) 1909. I. c., p. 503; 1911. I. c., p. 41.

34) I. c., p. 503.

35) I. c., p. 503.

36) 1909. I. c., p. 504. „Das Chromidialnetz wäre dann einfach eine polyenergetische Kernmasse von vorwiegend generativem Charakter.

37) 1911. I. c., p. 42. „Das dürfte eventuell auch bei *Arcella* zustimmen“

38) I. c., p. 213. „Noch in sehr frühen Stadien nun ist an deren Kern ein allseitiges Chromatinausschwitzen zu beobachten (d). Die Chromatinausstößung geht,

Durch die Beobachtung von Popoff wird die Beobachtung von Hartmann bezüglich der zwei Kerne von *Centropyxis* gänzlich ausgeschlossen.

Außerdem bestätigt Popoff in der gleichen Arbeit die Beobachtungen von Elpatjewsky und Swarczewsky über die Bildung der Kerne in den Gameten, wie auch in der schizogenen Generation von *Arcella*, aus der Substanz des Chromidialnetzes.

Die Beobachtungen über den Prozess der Verteilung des Chromidialnetzes auf die beiden bei der vegetativen Teilung resultierenden Individuen³⁹⁾ scheinen mir ebenfalls gegen die Hartmann'sche Annahme zu sprechen, wonach das Chromidialnetz einen Komplex von Kernen darstellen soll.

Bei der Teilung des Tieres zerfällt dieses Netz in eine Menge kleinster Körnchen, welche wegen ihrer geringen Größe und ungeheuren Anzahl in keiner Weise mit „sekundären“ Kernen identifiziert werden können, wie dies der Fall sein müsste, wollte man die Chromidialnetze vom Gesichtspunkte Hartmann's aus betrachten. Die Kerne der Gameten von *Arcella*, wie auch die Kerne ihrer schizogenen Generationen, müssen naturgemäß den Komplex einer beträchtlichen Anzahl solcher Körnchen darstellen.

Was nun speziell die Frage nach der Bildung der

Chromidialnetze betrifft, so kann ich hier, gegenüber der Auffassung Hartmann's von deren Herkunft aus einem besonderen Kerne, auf die Erscheinungen hinweisen, welche von mir (Swarzewsky, 1912) bei *Henneguya sargi* beobachtet werden. Allerdings gehört dieser Organismus zu einer ganz anderen Gruppe von Protozoen als die von dem genannten Autor besprochenen Formen, allein man wird zugeben müssen, dass ihre Chromidialnetze keinerlei wesentliche Unterschiede von denjenigen der einkammerigen Süßwasserrhizo-

wie aus den Stadien *e*, *f*, *g* deutlich zu ersehen ist, weiter vor sich, bis ein ziemlich breiter Chromidialhof gebildet wird (*f*).“

39) Siehe Swarczewsky, B. Die Chromidien der Protozoen und ihre Beziehung zur Chromidialhypothese. 1912.

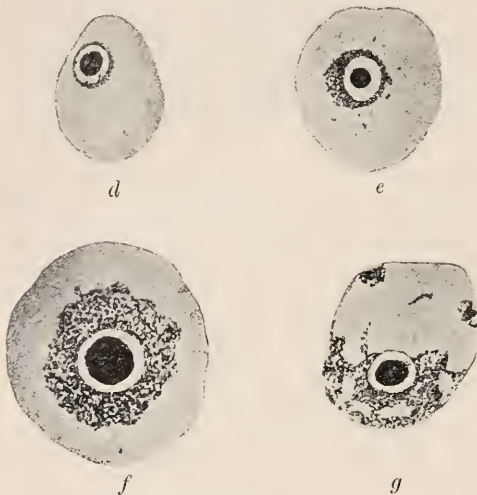


Fig. E. *Arcella vulgaris*. Ausscheidung der Kernsubstanz aus dem Kerne der Kopula (*d*) und Bildung des Chromidialnetzes (aus der Arbeit von Popoff).

poden aufweisen; der Ursprung dieser Netze aber weist direkt auf einen zwischen ihnen und dem „primären“ Kerne bestehenden genetischen Zusammenhang hin.

Wir haben hier somit alle jene faktischen Angaben erörtert, welche Hartmann als Grundlage für den Aufbau seiner Hypothese von den „polyenergiden“ Kernen gedient haben und in seinen zwei Arbeiten von 1909 und 1911 niedergelegt sind; es muss nun zum Beschlusse darauf hingewiesen werden, dass wir unter allen diesen Angaben keine einzigen finden, welche als durchaus klare Bestätigung von Hartmann's theoretischen Konstruktionen dienen könnte, ohne gleichzeitig irgendwelche Zweifel hervorzurufen.

Literaturverzeichnis.

- Borgert, A. Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripoleen Radiolarien. Arch. f. Prot., 14, 1909.
- Bott, K. Über die Fortpflanzung von *Pelomyxa palustris*. Ibidem, 8, 1907.
- Brandt, K. Beiträge zur Kenntnis der Colliden (I, II). Ibidem, 1, 1902.
- Beiträge zur Kenntnis der Colliden (III). Ibidem, 6, 1905.
- Craig, D. F. Studies upon the Amebae in the Intestine of Man. Journ. Inf. Dis., 5, 1908.
- Dobell, C. Physiological Degeneration in *Opalina*. Quart. Journ. of Mic. Sc., 51, 1907.
- Observations on the Life-history of *Adelea ovata* Aimé Schneider. Proc. Roy. Soc. B., 79, 1907.
- Observations on the Infusoria parasitic in Cephalopoda. Quart. Journ. Mic. Sc., 53, 1909.
- Chromidia and the binuclearity hypotheses. Ibidem, 53, 1909.
- Elpatiewsky, W. Zur Fortpflanzung von *Arcella vulgaris* Ehrb. Arch. f. Prot., 10, 1, 1908.
- Goldschmidt, R. Lebensgeschichte der Mastigamoeben. Ibidem, Suppl. I, 1907.
- Gonder, R. Beiträge zur Kenntnis der Kernverhältnisse bei den cephalopodenschmarotzenden Infusorien. Ibidem, 8, 1905.
- Grassi, B. und Foà, A. Ricerche sulla riproduzione dei Flagellati. Atti Acad. Lincei, R. C. 3-semester, Roma, 13, 1904.
- Haecker, V. Über Chromosomen- und Sporenbildung bei Radiolarien. Verh. d. Deutsch. zool. Ges., 17, 1907.
- Hartmann, M. Polyenergide Kerne. Studien über multiple Kernteilung und generative Chromidien bei Protozoen. Biol. Centralbl., 29, 1909.
- Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Trichonymphiden. Festschr. z. 60. Geburtstag R. Hertwig's. Jena, 1, 1910.
- Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. Jena 1911.
- und Hammer, H. Untersuchungen über die Fortpflanzung der Radiolarien. Sitz.-Ber. Ges. nat. Freunde. Berlin 1909.
- Jollos, V. Multiple Teilung und Reduktion bei *Adelea ovata*. Arch. f. Protist., 15, 1909.
- Kuschakewitsch, S. Beobachtungen über vegetative, degenerative und generative Vorgänge bei den Gregarinen. Ibidem, Suppl. I, 1907.
- Metcalf, M. *Opalina*. Its Anatomy and Reproduction. Ibidem, 13, 1909.
- Moroff, T. Die bei den Cephalopoden vorkommenden *Aggregata*-Arten als Grundlage einer kritischen Studie über die Physiologie des Zellkernes. Ibidem, 11, 1908.

- Moroff, T. Über vegetative und reproduktive Erscheinungen bei *Thalassicolla*. Festschr. z. 60. Geburtstag R. Hertwig's. Jena, I, 1910.
- Neresheimer, E. Die Fortpflanzung bei Opalinen. Arch. f. Prot., Suppl. I, 1907.
- Popoff, M. Über die Entwicklungsregeln von *Amoeba minuta*. Ibidem, 22, 1911.
- Schaudinn, Untersuchungen an Foraminiferen. I. *Calceituba polymorpha* (Zeitschr. f. wiss. Zool., 59). F. Schaudinn's Arbeiten. Hamburg und Leipzig 1911.
- Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden (Arb. a. d. k. Ges.-Amt, 19). Ibidem.
- Schouteden, H. La formation des spores chez les *Thalassicolla*. Ann. Soc. Zool. Mal. Belg., 42, 1907.
- Siedlecki, M. Etude cytologique et cycle évolutif de *Adelea ovata*. Ann. de l'Inst. Pasteur., 13, 1899.
- Swarzewsky, B. Über die Fortpflanzungserscheinungen bei *Arcella vulgaris* Ehrbg. Arch. f. Prot., 12, 1908.
- Zur Kenntnis der *Allogromia ovoidea*. Ibidem, 14, 1909.
- Die Chromidien der Protozoen und ihre Beziehung zur Chromatidindividualismushypothese. Mém. de la Soc. des Nat. de Kieff, 22, 1912.
- Wenyon, C. Observations on the Protozoa in the intestine of Mice Arch. f. Prot., Suppl. I, 1907.
- Winter, F. Zur Kenntnis der Thalamophoren. Ibidem, 10, 1907.
- Zuelzer, M. Bau und Entwicklung von *Wagnerella borealis* Mereschk. Ibidem, 17, 1908.

Über die Funktion der Statozysten im Sande grabender Meerestiere (Arenicola und Synapta).

Von Dr. W. v. Buddenbrock,

Assistent am zoologischen Institut Heidelberg.

Mit 6 Figuren im Text.

Unsere Kenntnis der Funktion der sogen. Statozysten der Wirbellosen ist in den beiden letzten Jahrzehnten nicht unbedeutend gewachsen. Die Untersuchungen zahlreicher Forscher haben in übereinstimmender Weise gezeigt, dass die Statozysten, soweit bisher bekannt, auf Schwerkraftsreize reagierende Organe sind und dass sie zur Aufrechterhaltung des Gleichgewichts dienen. Gewonnen wurden diese Resultate hauptsächlich an Krebsen, zum Teil auch an Mollusken. Dagegen existierte bisher keine einzige Arbeit, die sich mit der Funktion der Statozysten der Anneliden beschäftigt hätte. Beobachtungen fehlen; von Experimenten existiert nur ein misslungenes: Fauvel¹⁾ extirpierte nämlich die beiden Statozysten von *Branchiomma*. Ein Erfolg blieb aber seinen Bemühungen leider versagt, denn Fauvel schreibt selbst, dass sich der Wurm nach der Operation genau so benommen hätte wie vorher. So herrschten bisher völlig nur die verschiedenen Hypothesen, welche gelegentlich der Erforschung der anatomischen Verhältnisse der Anneliden-Statozysten geäußert wurden. Eine Zusammenstellung derselben

1) Fauvel, Pierre. Recherches sur les otocystes des Annelides Polychètes. Ann. sc. nat. Zool. IX. Ser., Tome VI, 1907.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [32](#)

Autor(en)/Author(s): Swarczewsky Boris

Artikel/Article: [Zur Chromidienfrage und Kerndualismushypothese. 535-564](#)