

Bemerkungen zum Kernteilungsvorgang bei Flagellaten, namentlich bei parasitischen Formen.

Von

C. Janicki.

Längere Beschäftigung mit höheren parasitischen Flagellaten aus dem Darm von Insekten hatte mir erlaubt, den Kernteilungsvorgang bei einer Reihe von Gattungen aus eigener Anschauung kennen zu lernen, und so versuche ich hier, unter Heranziehung der Resultate anderer Autoren sowohl auf dem Gebiet der freilebenden wie parasitischen Formen, die Kernteilung in einer kurzen Uebersicht vergleichend zu beleuchten. Selbstverständlich kann in diesem Bericht keine monographische Bearbeitung der Kernteilung bei Flagellaten angestrebt werden, was heute ohnedies entschieden verfrüht wäre. Es sollen vielmehr nur einige typische Fälle zur Schilderung gelangen. Hingegen werden diejenigen Befunde, welche etwaiger aus der Uebersicht sich ergebenden Gesetzmässigkeit als Ausnahmen in den Weg zu treten scheinen, nicht mit Stillschweigen übergangen. — Nur die eigentliche Kernteilung soll in Betracht gezogen werden; über die Verdoppelung des Geisselapparats bei der Teilung liegen viel zu unsichere und oft sich widersprechende Angaben vor.

Ich beginne hier mit Beispielen von freilebenden Flagellaten, obschon einige der später zu nennenden Arbeiten aus dem parasitologischen Gebiet dem Zeitpunkt ihres Erscheinens nach vorauszunehmen wären.

Recht eingehend ist der Kernteilungsprozess bei *Spongomonas uvella* Stein durch Hartmann und Chagas studiert worden.¹⁾ Im Ruhezustand erscheint der Kern dieser Protomonadinee, der durch eine „ziemlich derbe Membran“ gegen das Plasma abgegrenzt ist, in Bläschenform mit einem zentralen grossen Caryosom. In diesem lässt sich ein Centriol nachweisen. „Meist ist alle färbbare Substanz im

¹⁾ M. Hartmann und C. Chagas. Flagellaten-Studien. Memorias do Instituto Oswaldo Cruz. 1910. T. II, Fac. 1.

Caryosom vereinigt, dessen Zusammensetzung aus zwei verschiedenen Substanzen (Chromatin und Plastin) zu Zeiten recht deutlich ist; die Kernsaftzone ist dann ganz strukturlos.“²⁾ Die Kernmembran bleibt bis zum Beginn der Anaphase stets erhalten, und der gesamte Kernteilungsprozess spielt sich bis zu dieser Phase innerhalb der Kernmembran ab. „Die Kernteilung beginnt mit der Teilung des Centriols, wobei die Tochtercentriole . . . zunächst über die Caryosomgrenze an entgegengesetzten Seiten hinausragen.“ Während das Caryosom seine kugelige Gestalt verliert, sieht man deutlich, dass die Tochtercentriole durch eine feine Centrodosome verbunden sind. Aus den chromatischen Brocken des Caryosoms bildet sich eine ringförmige Äquatorialplatte, welche bei starker Differenzierung sich in einzelne Chromosomen auflösen lässt, während der achromatische Plastinteil um die Centrodosome eine zentrale Spindel erzeugt. Mit der Verdoppelung der Äquatorialplatte, mit Schwund der Kernmembran, mit polarer Wanderung der Tochterplatten schreitet der Teilungsprozess vorwärts. Zuletzt geschieht die Rekonstruktion der Tochterkerne in der Weise, „dass sich um die Tochterplatten mit ihren meist noch erhaltenen Spindelkegeln eine neue Kernsaftzone bildet und sich durch eine Membran gegen das Plasma abgrenzt.“³⁾ Das Centriol soll in das neue Caryosom hineinrücken. — Die neuen Geißeln sollen in der Regel erst nach vollendeter Kernteilung gebildet werden; ausnahmsweise geschieht die Geißelbildung während der Kernteilung, in direkter Beziehung zu den Centriolen. Auf diese Vorgänge, wie auf die frühzeitige Verdoppelung der Centriolen, den angeblichen Schwund und das Wiederauftreten der Centrodosome, kann hier nicht eingegangen werden.

Für die nachfolgende vergleichende Auseinandersetzung ist an dem geschilderten Kernteilungsvorgang von *Spongomonas* besonders die Tatsache von Bedeutung, dass die gesamte Kernteilungsfigur, mit der Centrodosome als unverkennbarem Teilungsorganell, intranukleär angelegt wird; an dieser Tatsache wird durch den nachträglichen Schwund der Kernmembran in der Anaphase nichts geändert.

Als zweites Beispiel wähle ich einen von *Dobell*,⁴⁾ *Berliner*⁵⁾ und *Alexeieff*⁶⁾ bei der Gattung *Scytomonas* Stein (syn. *Copromonas* Dobell) beschriebenen Kernteilungsmodus, der sich eng an die schon

²⁾ l. c., S. 79.

³⁾ l. c., S. 81.

⁴⁾ C. Clif. Dobell. The Structure and Life-History of *Copromonas subtilis* nov. gen. et nov. spec. Quart. Journ. of micr. Science Vol. 52. 1908.

⁵⁾ E. Berliner. Flagellaten-Studien. Archiv für Protistenkunde Bd. 15. 1909.

⁶⁾ A. Alexeieff. Haplomitose chez les Eugléniens et dans d'autres Groupes des Protozoaires. C. R. Soc. de Biol. T. LXXI. 1911.

früher von *Keuten* und *Dangeard* geschilderte Kernteilung bei Euglenen anschliesst. Zwar herrscht zwischen den einzelnen oben genannten Autoren keine Uebereinstimmung in bezug auf manche Einzelheiten des Kernteilungsprozesses, doch tritt dessenungeachtet das uns hier interessierende Gesamtbild des Vorganges klar zutage. Der bläschenförmige Kern zeichnet sich aus durch den Besitz eines grossen zentralen Caryosoms; das periphere Chromatin, in wechselnder Menge vorhanden, zeigt mehr oder weniger deutlich radiäre Anordnung um das Caryosom herum. Die Kernteilung ist charakterisiert durch die stab- bis spindelförmige Streckung des Caryosoms, sowie durch die Anordnung des peripheren Chromatins in Gestalt von lockeren Kappen an den Polen der Caryosomspindel. Ob an den Polen der Spindel Centriolen feststellbar sind und ob namentlich, was mir zweifelhaft erscheint, in der Spindelmittle Aequatorialplatten sich beobachten lassen, wie das *Berliner* beschreibt, bedarf noch einer Nachprüfung. Durch eine Durchschnürung des hantelförmig gestreckten Kernes wird die Rekonstruktion der Tochterkerne eingeleitet. Wie verschieden auch die Angaben bezüglich der Existenz resp. Persistenz der Kernmembran lauten mögen, spielt sich der Kernteilungsvorgang unstreitig innerhalb des Kernraums selbst ab. — Die Kernteilung von *Thylacomonas compressa*, von welchem Vorgang *Doflein* eine ausgezeichnete Abbildung in seinem Protozoenwerk liefert (p. 159), wäre hier anzugliedern.

Einem anscheinend viel differenzierteren Teilungstypus begegnen wir bei *Chilomonas paramaecium* Ehrenb. nach Untersuchungen von *Alexeieff*.⁷⁾ In der Ruhe birgt der bläschenförmige Kern ein grosses Caryosom, das einen Teil des Chromatins in sich führt; das periphere Chromatin ist in bedeutender Quantität vertreten und erscheint in Form von Körnchen ziemlich gleichmässig auf einem undeutlichen Liningerüst verteilt. Während der Prophase wird das Caryosom immer ärmer an Chromatin, und in demselben Masse erscheinen die peripheren Chromatinkörnchen deutlicher und zahlreicher. Der Kern ändert seine Gestalt, und indem er sich zunächst nach dem einen Pol zu birnförmig auszieht, wird er in der Folge gleichmässig länglich. Es kommt zur Ausbildung der Aequatorialplatte; die Chromosomen derselben scheinen durch Verschmelzung von je weilen mehreren Chromatingranula („préchromosomes“) zu entstehen. Nach der Verdoppelung der Aequatorialplatte tritt zwischen den beiden Tochterplatten vorübergehend eine feine Streifung auf, welche

⁷⁾ *A. Alexeieff*. Notes sur les Flagellés. Archive de Zool. exp. et gen. 1911. — Während des Druckes dieser Arbeit ist übrigens eine Untersuchung *Nägler's* über den gleichen Gegenstand erschienen (*K. Nägler*. Ein neuartiger Typus der Kernteilung bei *Chilomonas paramaecium*. Archiv für Protistenkunde Bd. 25. 1912.)

mit einer Spindelformation homologisiert wird. Diese Spindel ist nach *Alexeieff* auf Kosten des Kernplasmas gebildet, namentlich auf Kosten des caryosomalen Plasmas. Die Rekonstruktion der Kerne wiederholt bis zu einem gewissen Grade im umgekehrten Sinne die Vorgänge der Prophase. Mit den vorher geschilderten Kernteilungstypen hat diese Erscheinung wiederum die ausschliesslich intranukleäre Lage sämtlicher Bestandteile der Kernteilungsfigur gemeinsam. Im Ruhezustand ist die Kernmembran nach *Alexeieff* „assez mince, mais réelle,⁸⁾ während der Teilung wird sie freilich „presque virtuelle“;⁹⁾ dessenungeachtet muss entschieden mit dem genannten Autor angenommen werden, dass die Kernteilungsfigur lediglich aus intranukleären Komponenten aufgebaut wird.

Es liessen sich noch viele Beispiele von der Kernteilung freilebender Flagellaten hier anreihen, ohne dass die Charakterzüge, welche ich in der obigen Schilderung jeweilen besonders betont habe, eine Ausnahme zu erleiden hätten. So nenne ich hier anhangsweise den Verlauf der Kernteilung bei *Haematococcus pluvialis*, nach *Reichenow's* genauer Untersuchung.¹⁰⁾ Bei dieser typischen Mitose waren keine Centrosomen nachzuweisen. „Die stets scharfe Abgrenzung der Spindel gegen das umgebende Protoplasma macht es wahrscheinlich, dass die Kernmembran erhalten bleibt, bis das Chromatin an den Spindelpolen angelangt ist und sich zu den Tochterkernen differenziert.“ Danach wäre die Spindel ein rein intranukleäres Produkt. — Nach einem viel primitiveren Typus geschieht die Teilung bei manchen Peridineen nach *Keysseltz*, *Senn* und *Jollos*; für unsere Betrachtung ist es von Interesse, dass auch hier das Homologon der Zentralspindel innerhalb des Kerns seine Lage hat.

Wenn ich jetzt von den freilebenden Flagellaten zu den parasitischen übergehe, so hebe ich gleich hervor, dass in Hinsicht auf den Kernteilungsvorgang zwei grosse Gruppen auseinanderzuhalten sind, welche interessanterweise auch systematisch eine durchaus gesonderte Stellung einnehmen. In die eine Gruppe reihe ich die Trypanosomen, Herpetomonaden, Leptomonaden, Bodonaceen und Trypanoplasmen ein, die andere Gruppe wird durch die Gattungen *Trichomastix* resp. *Trichomonas*, *Devescovina*, *Calonympha*, *Stephanonympha*, *Lophomonas*, *Joenia*, *Parajoenia* und *Trichonympha* vertreten. In der erstgenannten Gruppe haben wir somit sämtlich ProtoMonadinen vor uns, in der zweiten Polymastiginen und Trichonym-

⁸⁾ l. c., S. 518.

⁹⁾ l. c., S. 521.

¹⁰⁾ *Ed. Reichenow*. Untersuchungen an *Haematococcus pluvialis* nebst Bemerkungen über andere Flagellaten. Arbeiten aus dem kais. Gesundheitsamte. Bd. 33. 1910.

phiden (resp. Hypermastiginen nach *Grassi's* neuerem Vorschlag). Ich beginne mit der Schilderung des Kernteilungsprozesses bei höheren Flagellaten, die zum grossen Teil aus eigener Anschauung mir bekannt sind. Wir werden hier einen besondern Modus der Kernteilung feststellen können.

Zum erstenmal ist der uns hier interessierende Kernteilungstypus in einwandfreier Weise durch *Grassi* und *A. Foà* im Jahre 1904 für die Gattung *Joenia* beschrieben worden.¹¹⁾ Der rundliche, mit einer sehr deutlichen Membran ausgestattete Kern führt im Ruhezustand sein Chromatin in Form eines Netzes verteilt, welches Bild aber wahrscheinlich auf den von der Teilung her persistierenden, nur maskierten Fadenknäuel zurückzuführen ist. Ausserdem werden im Ruhekern ein, zwei bis drei Plastinnukleolen beobachtet; wenn diese in Zweizahl vorhanden sind, bleiben sie nicht selten durch eine Brücke untereinander verbunden, was den Schein einer Centrodeseose erwecken kann. Als erstes Anzeichen der Kernteilung tritt eine Spindel auf, die extranukleär, tangential in bezug auf den Kern, in einer Einsenkung desselben liegt und fast immer den Durchmesser des Kernes bereits übertrifft. Die extranukleäre Anlage der Spindel wurde genau nachgewiesen; dieselbe wird gleichzeitig mit den eben genannten endonukleären Nukleolenbrücken beobachtet, kann folglich nicht auf diese letzteren zurückgeführt werden. Ein mit dem Namen „bataccio“ beschriebenes Körperchen in der Nähe des Kernes wird gegenwärtig von *Grassi* und *Foà* mit einem Blepharoplast verglichen;¹²⁾ dieses Organell ist bereits im Ruhezustand verdoppelt, und zwischen den beiden „batacci“ eben, in einer gewissen Entfernung vom Kern, tritt die Spindelanlage zum Vorschein; die Spindel gelangt erst nachträglich in eine Einsenkung des Kernes hinein. Die Kernteilung geschieht durch eine einfache Durchschnürung des in der Spindelrichtung biskuitförmig gewordenen Kernes, wobei die Kernmembran stets erhalten bleibt. In bezug auf die chromatische Figur ist zu erwähnen, dass die chromatische Substanz zu einem Fadenknäuel sich kondensiert und dass bei der Kernteilung der Faden an einer Stelle einfach reisst. — Von besonderem Interesse ist das von *Grassi* und *Foà* verfolgte Schicksal der Spindel nach der Kernteilung. Die Spindel wächst sehr beträchtlich in die Länge, nimmt U-Form resp. Schleifenform an und wird zur Grundlage der neuen Achsenstäbe

¹¹⁾ *B. Grassi* e *A. Foà*. Ricerche sulla riproduzione dei flagellati. I. Processo di divisione delle *Joenie*. Rendiconti della R. Accad. dei Lincei. Cl. Sc. fis., mat. e nat. Vol. XIII. 1904.

¹²⁾ *B. Grassi* (in collaborazione con *A. Foà*). Intorno ai Protozoi dei Termitidi. Rendic. della R. Accad. dei Lincei. Cl. Sc. fis., mat. e nat. Vol. XX 1911, S. 731.

der Tochtertiere, während der alte Achsenstab (Mestolo) zugrunde geht. Damit war näherer Einblick in den Zusammenhang zwischen Bau und Entwicklung dieses interessanten Flagellaten gewonnen.¹³⁾

Gleichzeitig mit *Grassi's* geschilderter Untersuchung hatte *v. Prowazek* die Teilung von *Trichomastix lacertae* studiert und als erster für diese Gattung eine Anzahl Phasen des Kernteilungsprozesses abgebildet.¹⁴⁾ Abgesehen von der Kerndurchschnürung und Verdoppelung des Flagellenapparats hatte *v. Prowazek* den Vorgang der Beteiligung einer Spindel an der Kernteilung durchaus missverstanden; er lässt „die wichtigsten Veränderungen“ sich auf dem Achsenstab abspielen, während gerade dieses Organell gänzlicher Resorption anheimfällt und keinerlei aktive Rolle bei der Kernteilung spielt.¹⁵⁾ Doch bemerke ich gern, dass die Untersuchung infolge der Kleinheit des Objektes viel Schwierigkeiten bietet.

Nach *A. Foà* werden bei beiden Formen der *Trichonympha agilis* — der „forma minore“ und „forma maggiore“ — extranukleäre Spindeln ähnlich wie bei *Joenia* angelegt und beteiligen sich, allerdings unter Hinzutreten einer intranukleären Spindel, an der Kernvermehrung.¹⁶⁾ Die Kernmembran bleibt während des Teilungsprozesses stets erhalten. Die überaus zahlreichen Flagellen ordnen sich während der Teilung in zwei Gruppen an und konvergieren gegen die an den Spindelpolen angebrachten Insertionsfelder. Bemerkenswert ist, dass trotz weitgehender Differenz in der Zusammensetzung der chromatischen Figur bei beiden Formen — die „forma minore“ weist distinkte Chromosomen auf, wogegen bei der „forma maggiore“ ein Fadenknäuel vorliegt — die Ausbildung der achromatischen Bestandteile, namentlich der extranukleären Spindel, die gleiche ist.

¹⁾ Auf das Verhalten der übrigen Organellen des *Joenia*-Körpers bei der Teilung einzugehen würde mich zu weit führen.

¹⁴⁾ *S. v. Prowazek*. Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Arbeiten aus d. kais. Gesundheitsamte Bd. 21. 1904.

¹⁵⁾ Es kann auf die mit der einschlägigen Literatur weniger vertrauten Leser nur verwirrend wirken, wenn *Hartmann* mehrfach in seinen Publikationen sich auf *Prowazek's* Darstellung, als ob sie richtig gewesen wäre, beruft. So z. B. wieder in seiner *Trichonymphiden*-arbeit, wo es heisst: „... mit dem Achsenstab von *Trichomastix* homologisiert, der nach den Untersuchungen von *Prowazek* gleichfalls einen Spindelrest, richtiger Caryosomdesmose darstellt“. (S. 376.) Zu dem vielen Irrtümlichen, das die Arbeit *Prowazek's* enthält, fügt übrigens *H.* offenbar aus eigener Initiative die von *Pr.* nicht behauptete Caryosomdesmose hinzu, was aber nach *Dobell's* vorbildlicher Untersuchung an einer anderen Spezies wieder entschieden falsch sein dürfte.

¹⁶⁾ *A. Foà*. Ricerche sulla riproduzione dei flagellati. II. Processo di divisione delle Triconinfe. Rendic. della R. Accad. dei Lincei. Cl. Sc. fis., mat. e nat. Vol. XIII 1904. — Neuerdings unterscheiden *Grassi* und *Foà* die beiden Formen als verschiedene Spezies.

In der vorläufigen Mitteilung von *A. Foà* finden sich keine Angaben bezüglich des Schicksals der extranukleären Spindel. Es wäre hier nachzuprüfen, ob der Spindelrest nicht etwa an der Bildung des „Körbehens“ (*Cestello*) mitbeteiligt ist, eine Möglichkeit, auf welche *Grassi* neuerdings hinweist¹⁷⁾ und welche ich nach den Befunden bei *Lophomonas blattarum* nicht für ausgeschlossen halte.

Im Jahre 1909 ist die Kernteilung von *Trichomastix* und *Trichomonas* von *Dobell* richtig erkannt worden.¹⁸⁾ Während der Achsenstab und die Kernmembran schwinden,¹⁹⁾ wird durch Teilung des



Fig. 1.



Fig. 2.

Fig. 1. *Lophomonas blattarum* Stein. Anlage der Teilungsspindel und Austritt des Kernes aus dem Kelch. — Schaudinn'sche Lösung, Eisen-Hämatoxylin. Vergr. 2900.

Fig. 2. *L. blattarum* Stein. Einstellung des Kernes mit der Spindel, mit Centriolen und Basalkörperchenanlagen am hinteren Körperpol. — Behandlung wie in Fig. 1. Vergr. 2900.

Blepharoplasten ein stäbchenförmiges Organ ausgebildet, das die Längsrichtung des zur Teilung sich streckenden Kernes einnimmt und von *Dobell* mit einer Zentralspindel (Centroidesomose) homologisiert wird; den Blepharoplasten fasst *Dobell* als Homologon des Centrosoma auf. Die chromatischen Granula verteilen sich in Form einer Spindelfigur um das Stäbchen herum; bei *Trichomonas* konnte

¹⁷⁾ l. c., 1911.

¹⁸⁾ *C. Cliff, Dobell*. Researches on the Intestinal Protozoa of Frogs and Toads. Quart. Journ. of. micr. Science Vol. 53. 1909.

¹⁹⁾ Diese letztere Angabe scheint mir einer Nachprüfung wert zu sein.

tatsächlich eine achromatische Spindel nachgewiesen werden. Später verklumpt das Chromatin zu einigen wenigen (etwa sechs) unregelmässig gestalteten Körnern in der Nähe des Aequators, worauf eine Spaltung in der Chromatinmasse in zwei polar auseinanderweichende Gruppen erfolgt; in der Nähe der Blepharoplasten findet die Rekonstruktion der Kerne statt. Die Zentralspindelreste werden zu den Achsenstäben der Tochtertiere.

Zu eigenen Beobachtungen übergehend, hebe ich zunächst die Kernteilung bei den zwei Vertretern der Gattung *Lophomonas* hervor.²⁰⁾ Bei *L. blattarum* gibt sich der erste Schritt des Kernteilungsprozesses in der Anlage einer stabförmigen, extranukleären, mit Eisen-

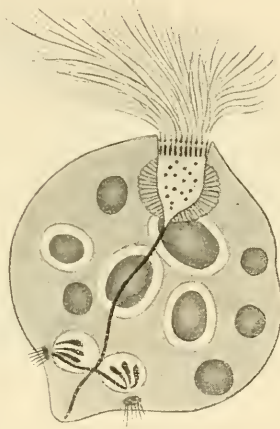


Fig. 3.

Fig. 3. *L. blattarum* Stein. Kernteilung. — Behandlung wie in Fig. 1. Vergr. 2900.

Hämatoxylin sich stark färbenden Spindel kund; sie spannt sich zwischen zwei länglichen Centriolen aus und liegt dem Kern oftmals unter Bildung eines schwachen Bogens, dicht an. (Fig. 1; die Fig. 1—5 sind meiner eben zitierten Arbeit entnommen.) Durch einen Riss im Kelchbehälter, der den ruhenden Kern beherbergt, gelangt dieser letztere direkt ins Plasma und wird mitsamt der ihm anliegenden Spindel, entschieden wohl passiv, bis ans entgegengesetzte Körperende befördert, wobei Kern und Spindel in die Länge wachsen. Diese Kernwanderung geschieht dicht unter der Körperoberfläche;

²⁰⁾ *C. Janicki*. Untersuchungen an parasitischen Flagellaten. I. *Lophomonas blattarum* Stein, *L. striata* Bütschli. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCV 1910.

in unmittelbarer Nachbarschaft der Centriolen treten beiderseits kompakt erscheinende Basalkörperchenanlagen auf und — wohl im Zusammenhang mit diesen — winzige Flagellenschöpfchen, welche über die Oberfläche des Tieres hinausragen. Die eigentliche Kernteilung nimmt in der Regel erst ihren Anfang, wenn der Kern den hinteren Körperpol erreicht hatte, und zwar lässt sich mit grosser Regelmässigkeit eine derartige Einstellung des Kernes konstatieren, dass seine Längsachse und mithin auch die extranukleäre Spindel den Achsenstab des Flagellaten genau senkrecht kreuzen (Fig. 2; diese Figur ist freilich nicht sehr instruktiv in letzterer Hinsicht, ich habe sie hier aus anderen Gründen gewählt; hingegen finden sich in meiner Arbeit Belege genug für das gekennzeichnete Verhalten, und ausserdem sei

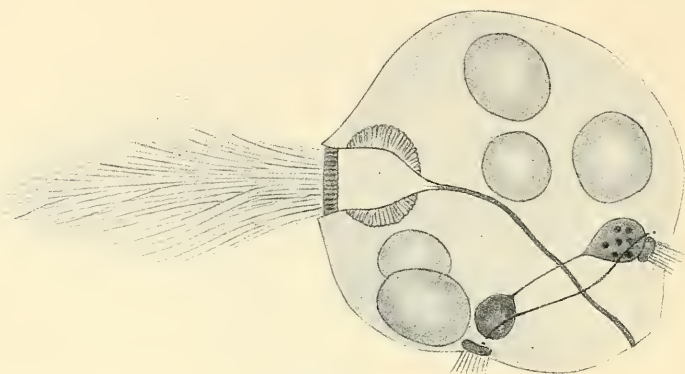


Fig. 4.

Fig. 4. *L. blattarum* Stein. Ausgang der Kernteilung. — Behandlung wie in Fig. 1. Vergr. 2900.

auf die Fig. 3 und 4 verwiesen). Die Kernmembran bleibt während des ganzen Teilungsvorgangs erhalten. Das Chromatin des Kernes, das während der Ruhe vorwiegend in Form von grösseren und kleineren Körnchen verteilt erscheint, tritt zu deutlichen kornförmigen Chromosomen zusammen (bis etwa 16 an der Zahl), welche in von Pol zu Pol ziehenden Reihen angeordnet werden. Am Schluss der Anaphase scheinen die in die Nähe der Pole gelangten Chromosomen zu keulenförmigen Körpern zu verschmelzen, welche ausgesprochen jederseits gegen die ausserhalb der Kernmembran befindlichen Centriolen, und somit auch gegen die Spindelpole, konvergieren²¹⁾ Fig. 3). Gleichzeitig erfolgt die Durchschnürung der

²¹⁾ In dieser Hinsicht ist die neuerdings mitgeteilte Beobachtung Grassi's von Interesse, dass der chromatische Fadennäuel in den Tochterkernen von *Joenia* an dem Punkte der Kernmembran wie angeklebt erscheint, wo ausser-

Kernmembran und daran schliesst sich die Rekonstruktion der Tochterkerne, Wachstum des Flagellenapparats u. s. w. an, was ich übergehe. Mit der Entfernung der Kerne von einander wächst auch die extranukleäre Spindel in die Länge (Fig. 4). Bei weiterer Streckung kann sie U-förmig geknickt werden. Die Spindel wird zur Grundlage der neuen Achsenstäbe, während der alte Achsenstab mit dem Kelch, Basalkörperchen, Flagellen und Parabasalapparat zugrunde geht.

Auch im Cystenzustand von *Loph. blattarum* geschieht die Kernvermehrung unter Beteiligung der extranukleären, stabförmigen, zwischen zwei Centriolen sich ausspannenden Spindel (Fig. 5 a); auf geeignet orientierten Cysten lässt sich erkennen, dass die Spindel in einer Furche des Kernes eingebettet liegt (Fig. 5 b).

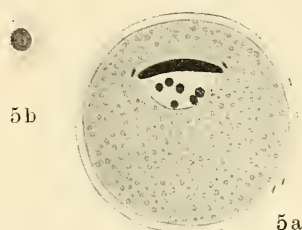


Fig. 5.

Fig. 5. *L. blattarum* Stein. Fig. 5 a. Cyste. Fig. 5 b. Ansicht des Kerns und der Spindel, während die Spindelachse mit der Tubusachse zusammenfällt. — Behandlung wie in Fig. 1. Vergr. 2900.

Bei *Loph. striata* konnte ich gleichfalls die extranukleäre Spindel feststellen, sowohl im vegetativen wie im encystierten Zustande.

Nach Besprechung der obigen Parasiten aus dem Dickdarm von *Periplaneta orientalis* wende ich mich zu meinen Untersuchungen an parasitischen Flagellaten aus dem Darm exotischer Termiten (Chile und Hawai).

Bei der Gattung *Devescovina* Foà, deren allgemeiner Habitus aus meiner Originalabbildung in Doflein's Protozoenwerk ersehen werden mag (S. 540), verläuft die Kernteilung wiederum nach dem mehrfach geschilderten, für höhere parasitische Flagellaten typischen

halb der Kernmembran der „batacchio“, d. h. der Blepharoplast nach Grassi's neuerer Nomenklatur gelegen ist. Vgl. Grassi, l. c. 1911, S. 735. — Es scheint mir auch ein gewisser Parallelismus zu dem von Schaudinn bei *Acanthocystis* beobachteten Verhalten des „Pseudonukleolus“ gegenüber dem, allerdings weit vom Kern abliegenden Zentralkorn zu bestehen. Vgl. Fr. Schaudinn, Ueber das Zentralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. Verhandl. der Deutsch. Zool. Gesellsch. 1896. Fig. 3 u. S. 118.

Modus. Gegenüber dem Verhalten der sonst nahe verwandten Trichomonaden ist zu erwähnen, dass der Blepharoplast sich hier selbständig teilt, wenn auch ungefähr gleichzeitig mit dem Kern, und die extranukleäre Spindel in diesem Fall durchaus unabhängig von dem sich teilenden Blepharoplasten entsteht. In der ausführlichen Arbeit werde ich diese Beziehungen, die sich nicht an jedem in Teilung begriffenen Tier genügend klar erkennen lassen, durch Illustration belegen. Auf jeden Fall ist die Spindel mit ihren an den Polen ange-



Fig. 6.

Fig. 6. *Devescovina striata* Foà var. *hawaiiensis* Janicki. Kernteilung. — Behandlung wie in Fig. 1. + Eosinnachfärbung. Vergr. 1800.

brachten Centriolen auch hier von Anfang an extranukleär gelegen (Fig. 6); sie ist ähnlich wie bei *Joenia*, in einer Furche des Kernes vertieft und übertrifft nicht unbedeutend den Durchmesser des Kernes. Nur nebenbei betone ich, dass die Spindelpole, resp. Centriolen, in konstante Beziehung zu den Parabasalkörpern treten, welche im vorliegenden Fall durch Teilung des alten Parabasalschlauches entstehen. Es ist das ein Verhalten, dem wir mit einiger Modifikation noch weiter unten bei anderen Formen begegnen werden, das aber bei *Loph. blattarum* sich nicht konstatieren lässt und darum keinen generellen Charakter bei dem uns hier interessierenden Kernteilungsmodus be-

anspruchen darf.²²⁾ Die Kernmembran bleibt während des ganzen Teilungsprozesses in typischer Weise erhalten. Auf das Verhalten der chromatischen Substanz kann ich hier in Kürze nicht eingehen, doch mag Erwähnung finden, dass chromatische Streifen, ähnlich wie bei *Lophomonas*, in der Anaphase gegen die ausserhalb des Kernes liegenden Spindelpole konvergieren. Der länglich gewordene Kern erleidet eine biskuitförmige Durchschnürung, welcher Vorgang sich an der stabförmigen extranukleären Spindel entlang abspielt. Mit dem Auseinanderrücken der Tochterkerne wächst die Spindel sehr bedeutend in die Länge und erleidet in der Folge eine U-förmige Knickung. In der unmittelbaren Umgebung der Spindel, auf ihrem ganzen Verlauf, erscheint das Plasma besonders differenziert: es ist weniger granulös und weniger färbbar. Diese plasmatische Scheide in der Circumferenz des Spindelrestes ist die Anlage der Achsenstäbe der Tochtertiere. In unverkennbarer Weise wird die Spindel selbst zur Grundlage des Achsenstabs und bestimmt dessen Verlaufsrichtung.²³⁾ — Das weitere Schicksal der Centriolen entzieht sich hier wie bei *Lophomonas* der Beobachtung.

Ich müsste mich im wesentlichen nur wiederholen, wollte ich für die übrigen von mir studierten Gattungen die Kernteilung ausführlicher schildern. So konnte ich bei den höchst interessanten vielkernigen Flagellatengattungen *Calonympha* Foà und *Stephanonympha* Janicki die Kernvermehrung unter Beteiligung der extranukleären stabförmigen Spindel feststellen. Allerdings ist es in diesen beiden Fällen, im Gegensatz zu *Devescovina*, der Blepharoplast selbst,

²²⁾ Es hängt das mit dem verschiedenen Verhalten des gesamten Geisselapparats während der Teilung zusammen. Bei *Lophomonas* bleibt der alte Flagellenschopf während des Teilungsprozesses unverändert erhalten, bis er dann schliesslich, nachdem die neuen Flagellenschöpfe mit den zugehörigen Organellen sich langsam entwickelt haben, überflüssig wird und zugrunde geht; der Parabasalapparat teilt nun das gleiche Schicksal. Bei *Devescovina* hingegen werden die Flagellen nach dem Trichomonadentypus verteilt und die fehlenden nachgebildet; es findet hier somit, zu einem Teil wenigstens, keine stufenweise Entwicklung des Geisselbestandes statt, vielmehr muss derselbe stets aktiv bleiben und damit steht ohne Zweifel die Teilung des Parabasalapparats in Beziehung. — Diese Verhältnisse sind übrigens geeignet die von mir bezüglich der Bedeutung des Parabasalapparats entwickelte Auffassung — als Depositum von spannkraftreichen Substanzen — zu stützen. Vgl. Janicki. Zur Kenntnis des Parabasalapparats bei parasitischen Flagellaten. Biol. Zentralbl. Bd. XXXI 1911. S. 330.

²³⁾ Diese Verhältnisse zeigen volle Uebereinstimmung mit Angaben von Grassi bezüglich der Gattung *Mesojoenia*; für Joenia wäre Grassi neuerdings geneigt anzunehmen, dass die Spindel lediglich den hinteren Abschnitt des Achsenstabs bilde. Ich erlaube mir hervorzuheben, dass ich die ältere Auffassung Grassi's und Foà's, wonach der gesamte Achsenstab die Spindel zur Grundlage hat, für richtiger halte.

der durch hantelförmige Durchschnürung die Spindel hervorgehen lässt (Fig. 7), also ähnlich wie bei den Trichomonaden nach *Dobell*; zum mindesten nehmen die Tochterblepharoplasten von Anfang an die Stellung an den Spindelpolen ein. Je zwei Geisseln — im Ruhezustand trägt jeder Blepharoplast deren vier — werden auf die Tochterblepharoplasten verteilt. Die Kernteilung geschieht bei *Calonympha* sowohl wie bei *Stephanonympha* stets synchron in allen Kernen; bei der erstgenannten Gattung kommt ausserdem noch die Teilung der kernlosen Zelldifferenzierungen, die ich als Akaryomastigonten unterschieden habe, hinzu und besteht in einer einfachen



Fig. 7.

Fig. 7. *Calonympha grassii* Foà, Kernteilung. — Behandlung wie in Fig. 1. Vergr. 3650.

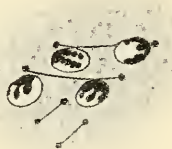


Fig. 8.

Fig. 8. *C. grassii* Foà. Rekonstruktion der Tochterkerne nach der Teilung. Daneben zwei Blepharoplastdesmosen als Teilung der Akaryomastigonten. Geisseln nicht sichtbar. — Behandlung wie in Fig. 1. Vergr. 3650.

Teilung des Blepharoplasten unter Bildung einer stabförmigen Spindel (Fig. 8) und Verteilung der Flagellen. Bei der Kernteilung von *Stephanonympha* verhält sich der Parabasalapparat in der Weise, dass der alte Parabasalalkörper mit dem einen Tochterblepharoplasten verbunden bleibt, während an dem andern Pol anscheinend eine Neubildung des Parasabalkörpers erfolgt. Nach vollendeter Kernteilung wachsen bei *Calonympha grassii* die in grosser Anzahl vorhandenen stabförmigen Spindeln enorm in die Länge; die Kerne, die während des Kernteilungsprozesses allem Anschein nach regellos über die ganze Oberfläche des Flagellaten zerstreut waren, sammeln sich mitsamt den neuen Akaryomastigonten am vorderen Körperpol, während die langen

Spindeln einen Bündel bilden, der am hinteren Körperpol U-förmig umbiegt, — ein Verhalten somit, das nach dem für *Devescovina* entworfenen Bild durch Multiplizierung der Kerne und Spindeln und unter Hinzufügung der ebenfalls enorm langen Akaryomastigontenspindeln in Gedanken rekonstruiert werden mag. Die etwa drahtähnlich sich ausziehenden Spindeln werden direkt zu Achsenfäden, welche durch dichtere Aneinanderfügung den Achsenfadenbündel bilden. Auf die Einzelheiten dieses ganzen Prozesses werde ich in der ausführlichen Arbeit eingehen. — In systematischer Hinsicht sind die beiden eben besprochenen Gattungen in die Familie der *Calonymphidae* Grassi unter die *Polymastigina* einzureihen.²⁴⁾ Die Familie umfasst die Gattungen: *Calonympha* Foà, *Microrhopalodina* Grassi und *Stephanonympha* Janicki. Mit Hartmann kann ich mich nicht einverstanden erklären, wenn er die Verwandtschaft zwischen *Calonympha* und *Trichonympha* hervorhebt.²⁵⁾ Nebenbei sei bemerkt, dass Hartmann unter dem Gattungsnamen *Trichonympha* vielerlei zusammengewürfelt hatte;²⁶⁾ die „männlichen“ resp. „weiblichen“ resp. „Jugendformen“ Hartmann's sind Vertreter dreier Gattungen, von denen keine mit *Trichonympha* identisch ist.²⁷⁾

Schliesslich kann ich über die Kernteilung eines echten Repräsentanten der Trichonymphiden, oder, wie ich jetzt in Uebereinstimmung mit Grassi's Vorschlag lieber sage, der Hypermastiginen nach eigener Beobachtung berichten. Es handelt sich um die Gattung *Parajoenia* Janicki. Auch hier wird nach dem schon mehrfach dargestellten Typus eine extranukleäre stabartige Spindel gebildet und die Kernteilung spielt sich unter Konservation der Kernmembran ab. Der Blepharoplast nimmt wie bei *Devescovina* keinen Anteil an der Spindelbildung. Ueber die chromatische Substanz des Kernes bemerke ich nur, dass hier weder im Ruhe- noch im Teilungszustand von der „polyenergiden“ Natur des Kernes etwas zu sehen ist. Der Parabasalapparat wird geteilt und zwar, da im Ruhezustand zwei Parabasalkörper die Gattung auszeichnen,²⁸⁾ werden während der Teilung deren je zwei in der Nähe der Spindelpole beobachtet.

In seinen „Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Trichonymphiden“ hatte Hartmann über den Modus der Kernteilung keine Angaben gemacht; seine Schilderung bezieht sich bloss auf die Vorbereitungsstadien am Chromatinbestand des Kernes, ebenso sind

²⁴⁾ Vgl. Grassi. l. c. 1911. S. 727.

²⁵⁾ M. Hartmann. Die Konstitution der Protistenkerne. Jena 1911. S. 39.

²⁶⁾ M. Hartmann. Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Trichonymphiden. Festschr. f. R. Hertwig. Bd. I. 1910.

²⁷⁾ Näheres darüber s. bei Grassi l. c. 1911. p. 726 und 729.

²⁸⁾ Vgl. Janicki. l. c. 1911. S. 324.

seine Fig. 55 und 56, Taf. 30 nicht imstande, uns über den eigentlichen Verlauf der Kernteilung aufzuklären. Wie gesagt handelt es sich um drei verschiedene, mit *Trichonympha* nicht identische Gattungen. — Auch für die Gattung *Dinenympha* sind weitere Publikationen abzuwarten, indem die Arbeit von *S. Comes* keine volle Klarheit über den Kernteilungsvorgang liefert.²⁹⁾ Nach *Grassi* dürfte die Homologie der „benderella parassile contrattile“ mit einem Achsenstab zweifelhaft sein.³⁰⁾

Indem ich mich jetzt den parasitischen Protomonadinen zuwende, habe ich in Rücksicht auf das bei höheren Flagellaten vorhin Geschilderte nur Negatives festzustellen, d. h. dass der mehrfach erhobene eigentümliche Kernteilungsmodus hier keine Verbreitung findet. Gehen auch die Ansichten der Autoren über den Vorgang der Kernteilung bei Trypanosomen ziemlich weit auseinander, so viel bleibt heute schon sicher, dass ein Anschluss an die eben analysierten parasitischen Formen sich nicht verzeichnen lässt. Nach Untersuchungen von *Rosenbusch* an *Haemoproteus* und *Trypanosoma lewisi* spielt sich die Kernteilung auf mitotischem Wege und ausschliesslich am Caryosom ab, wobei die Kernmembran erhalten bleibt.³¹⁾ Speziell für *Haemoproteus* entnehme ich bei *Rosenbusch* folgendes. Nachdem das Chromatin der Kernsaftzone sich im Caryosom kondensiert hat, wird der Prozess durch die Teilung des Centriols, das die Mitte des Caryosoms einnimmt, eingeleitet; die Tochtercentriolen bleiben längere Zeit durch einen feinen Faden (Zentralspindel) verbunden; das Caryosom nimmt Spindelform an, es tritt eine Differenzierung in Aequatorialplatte und Polkappen unter Sichtbarwerden von Spindelfasern ein. „Nach der Spaltung der Aequatorialplatte entstehen die Tochterplatten, welche nach den Polen sich verschieben, die Chromosomen verschmelzen von neuem zu einer einheitlichen Masse mit den Polkörpern, in denen die Tochtercentriole liegen.“³²⁾ Nach der Rückbildung der Spindel kommt es zu einer Durchschnürung der Kernmembran in der Mitte. — Bemerkenswert ist die in manchen Fällen von *Rosenbusch* beobachtete Anordnung der Tochterblepharoplasten in der Höhe der Pole der Caryosomspindel. Das gleiche Verhalten ist schon früher von *França* und *Athias* für *Tryp. rotatorium* angegeben worden und scheint überhaupt eine weitere Verbreitung zu haben. Meiner Ansicht nach ist dieser Vorgang nicht mit der

²⁹⁾ *S. Comes*. Riproduzione e morfologia di *Dinenympha gracilis* Leidy. Archiv f. Protistenkunde. Bd. 25. 1912.

³⁰⁾ *Grassi*. l. c. 1911. S. 735.

³¹⁾ *F. Rosenbusch*. Trypanosomen-Studien. Archiv für Protistenkunde. Bd. 15. 1909.

³²⁾ *Rosenbusch*, l. c. p. 274.

Bildung der extranukleären Spindel von *Joenia* oder *Lophomonas* zu vergleichen, vielmehr dürfte er der früher von mir erwähnten selbständigen Teilung des Blepharoplasten bei *Devescovina* entsprechen, wobei die Tochterblepharoplasten in die Nähe der Pole der extranukleären Spindel gelangen, bei der eigentlichen Kernteilung aber keine Rolle spielen.³³⁾ Nach *Kühn* und *von Schuckmann* verläuft die Kernteilung bei *Tryp. brucei* amitotisch, ohne Ausbildung von Chromosomen.³⁴⁾ Der ruhende Kern besteht aus einer peripheren alveolären Chromatinschicht, einem grossen zentralen Binnenkörper und einem kleinen Randkörper. Hantelförmige Durchschnürung dieses letzteren leitet die Kernteilung ein; die Hälften des Randkörpers rücken an die entgegengesetzten Kernpole, worauf eine Streckung und Durchschnürung der in ihrer Struktur unveränderten Aussenkernmasse und des Binnenkörpers nachfolgt. Das Verhalten des Randkörpers erinnert nach den Verfassern an dasjenige eines Zentralkorns. Die früheren Angaben *Prowazek's* betreffend die Kernteilung bei *Tryp. brucei* lauten abweichend, indem Chromosomenbildung neben der Caryosomdurchschnürung behauptet wird;³⁵⁾ auf jeden Fall sind nach diesem Autor sämtliche Bestandteile der Kernteilungsfigur intranukleären Ursprungs.

Bei *Herpetomonas muscae domesticae* hat die Kernteilung nach *Prowazek* den Charakter einer primitiven Mitose;³⁶⁾ „das Chromatin sammelt sich zu 8 krümeligen Chromosomen, die sich zu einer Art Äquatorialplatte anordnen und von dem hantelförmig werdenden Innenkörper zerstemmt werden“.³⁷⁾

Die besten Bilder von der Kernteilung der Leptomonaden sind meines Wissens die von *Chatton* und *M. Leger* gegeben;³⁸⁾ leider fehlt die diesbezügliche Beschreibung. Auf jeden Fall ist aus den Figuren dieser Autoren sicher zu entnehmen, dass die Kernteilung mit einer Durchschnürung des Binnenkörpers beginnt und dass der

³³⁾ Vgl. hiezu auch *E. A. Minchin*. Investigations on the Development of Trypanosomes in Tsetse-Flies and other Diptera. Quart. Journ. of Mic. Sc. Vol. 52. 1908, S. 191—192. Taf. 12. Fig. 209.

³⁴⁾ *A. Kühn* und *W. von Schuckmann*. Ueber den Bau und die Teilungserscheinungen von *Trypanosoma brucei* (Plimmer u. Bradford). Sitzungsber. d. Heidelberg, Akad. d. Wiss., Math.-nat. Kl. 1911.

³⁵⁾ *S. von Prowazek*. Studien über Säugetiertrypanosomen. Arbeiten aus d. kais. Gesundheitsamte, Bd. 22. 1904.

³⁶⁾ *S. von Prowazek*. Die Entwicklung von *Herpetomonas*, eines mit den Trypanosomen verwandten Flagellaten. Arbeiten aus d. kais. Gesundheitsamte, Bd. 20. 1904.

³⁷⁾ *Prowazek*, l. c. S. 445.

³⁸⁾ *Ed. Chatton* et *M. Leger*. Sur l'axostyle ou axoplaste des Trypanosomides des Insectes. C. R. Soc. Biol. T. 63. 1911.

stark chromatinhaltige Aussenkern auf demselben Wege verdoppelt wird. Als ein Ueberrest der Binnenkörperdurchschnürung kann der von *Patton* bei Arten der Gattung *Crithidia* beschriebene zwischen den Tochterkernen sich ausspannende chromatische Faden beobachtet werden. — Die Untersuchung von *Chatton* und *Leger* war in erster Linie auf die Entstehung des „Axostyle“ oder „Axoplaste“ bei *Leptomonas drosophilae* gerichtet und die sehr interessanten Ergebnisse der zwei Autoren berühren Fragen, die ich weiter unten zu erörtern beabsichtige. „A la division du blépharoplaste on voit, réunissant les deux moitiés déjà séparées, un tractus cylindrique clair qui n'est autre chose que le fuseau de séparation des centres.“ Bei der Längsspaltung des Flagellatenkörpers wächst die Spindel in die Länge und nimmt U- resp. V-förmige Gestalt an. Die Centrodesmose wird nach vollständiger Trennung zum „canal axial“ resp. „Axoplaste“ der Tochtertiere, und die Verfasser erblicken in dieser Bildung, die sie übrigens mit Recht mit dem „Doppelfaden“ *Prowazek's* bei *Herpetomonas muscae domesticae* identifizieren, das Aequivalent des Achsenstabs der Trichomonaden.³⁹⁾ Auf diese Frage komme ich im Lauf der weiteren Darstellung zurück.

Für die Gattung *Bodo* Stein ist die Kernteilung genügend bekannt, dank den Untersuchungen von *Prowazek* an *Bodo* (*Heteromita lacertae*⁴⁰⁾ und denjenigen von *Alexeieff* an *Bodo caudatus*.⁴¹⁾ Auf die Einzelheiten des Teilungsvorgangs, der namentlich im letztgenannten Fall manche Eigentümlichkeit aufweist, kann ich hier nicht näher eingehen; für unsere Darstellung genügt die Tatsache, dass extranukleäre Spindelbildung bei Bodonaceen fehlt. — Bei *Trypanoplasma borreli* ist die Zentralspindel innerhalb des Kerns nach *Keysselitz* caryosomalen Ursprungs, die Kernteilung schliesst sich somit dem Protomonadinentypus an.⁴²⁾ Für *Trypanoplasma heliciis* liegen Angaben von *Jollos* vor, wonach die gesamte Kernteilungsfigur intranukleär ist und die Kernmembran bis zu den spätesten Stadien der Teilung erhalten bleiben kann.⁴³⁾ —

Es mag mir nun erlaubt werden, die oben mitgeteilten Tatsachen kritisch zu sichten und allgemeinere Beziehungen z. T. auf Grund von eigenen Beobachtungen festzustellen suchen. Zu allererst möchte es vielleicht scheinen, dass genaue Kenntnissnahme vom Bau des ruhen-

³⁹⁾ *Chatton et Leger*, l. c. S. 577—578.

⁴⁰⁾ *Prowazek*, l. c. Bd. 21.

⁴¹⁾ *Alexeieff*, l. c. (Arch. zool. expér.)

⁴²⁾ *G. Keysselitz*. Generations- und Wirtswechsel bei *Trypanoplasma borreli*. Archiv f. Protistenkunde. Bd. 7. 1906.

⁴³⁾ *V. Jollos*. Bau und Vermehrung von *Trypanoplasma heliciis*. Ebenda. Bd. 21. 1911.

den Kernes Ausgangspunkt für alle vergleichende Betrachtung bilden sollte. Indessen bin ich zu der Ueberzeugung gelangt, dass spezifische Unterschiede resp. spezifische Aehnlichkeit zwischen den Kernen verschiedener Flagellaten viel deutlicher während der Teilung als während der Ruhe zu Tage treten, wenn auch zwar die Verschiedenheit ohne Zweifel jeweilen im ruhenden Kern bereits begründet ist. Das dürfte sowohl für die chromatische wie für die achromatische Figur im Kernteilungsvorgang Geltung haben; für unsere Auseinandersetzung kommen zunächst nur die letztgenannten Bestandteile, speziell die Zentralspindel, welche wohl sicher dirigierende und einleitende Rolle bei der Kernteilung spielt, in Betracht. So war es mir z. B. sehr interessant, bei der weitgehenden Verschiedenheit in der Konstitution des Ruhekernes bei *Devescovina* resp. *Parajoenia*⁴⁴⁾ gleich ablaufende Spindelbildung in beiden Fällen zu beobachten. Dasselbe bezieht sich auf die zwei Formen von *Stephanonympha Silvestrii* Janicki, die ich als Forma minor resp. major unterschieden habe. In der Ruhe zeigen die Kerne der beiden Formen durchaus verschiedenen Anblick: ausserordentlich dicht gefügt, kaum eine Struktur erkennen lassend, ist der Chromatinbestand der Kerne in dem einen Fall, während ein stets deutlicher zentraler Binnenkörper, der die überwiegende Menge des Chromatins zu beherbergen scheint, die andere Form auszeichnet. Im Teilungsverlauf hingegen stimmen die beiden Formen miteinander überein. Ich würde zu der Annahme neigen, dass im Ruhezustand das Aussehen des Kernes durch vegetative Tätigkeit beeinflusst wird, während der Teilung hingegen das spezifisch Strukturelle, das Morphologische, reiner zum Durchbruch gelangt. Ausserdem, wenn ich die ohne Zweifel nahe verwandten Gattungen *Joenia* und *Lophomonas* miteinander vergleiche, gelange ich zu der Vorstellung, dass in der achromatischen Figur, speziell in der Zentralspindel, ein konservativeres Element vertreten sein dürfte, als in der chromatischen: weitgehende Uebereinstimmung herrscht in der Ausbildung und dem Verhalten der Zentralspindel (nebenbei gesagt auch der Kernmembran), während die Chromatinsubstanzen das eine Mal in Form eines kontinuierlichen Fadens, der bei der Teilung an einer Stelle reisst (*Joenia*), das andere Mal als kornförmige Chromosomen (*Lophomonas*) uns entgegentreten.

Was ich als allgemeines Resultat der vorliegenden Zusammenstellung besonders hervorheben möchte, ist der Umstand, dass das Auftreten der extranukleären Spindel während der Kernteilung sich bei den Gattungen konstatieren lässt, welche mit einem Achsenstab resp. dessen

⁴⁴⁾ Vgl. Janicki, l. c. 1911. Fig. 1 und 3.

Homologa versehen sind. Die Gattungen *Joenia*, *Trichomonas*, *Trichomastix*, *Lophomonas* (beide Spezies), *Devescovina*, *Calonympha*, *Stephanonympha* und *Parajoenia* bilden sichere Belege für diesen Satz; sie sind sämtlich mit skelettartigen Achsialorganen ausgestattet. Fassen wir den Satz im negativen Sinne auf, d. h. dass Flagellaten, denen ein Achsenstab fehlt, bei der Kernteilung intranukleäre Zentralspindeln aufweisen, so finden wir Bestätigung für dessen Gültigkeit in sämtlichen genauer untersuchten Fällen, ich nenne nur die Gattungen *Euglena*, *Spongomonas*, *Copromonas* (= *Scythomonas*), *Chilomonas*, *Haematococcus*, *Trypanosoma*, *Bodo* (*Heteromita*) und *Trypanoplasma* (Fälle, die in diesen Rahmen nicht hineinzupassen scheinen, gelangen weiter unten zur Besprechung). Dass der Achsenstab, sei es in seiner Grundlage (*Joenia*, *Trichomonaden*, *Devescovina*), sei es überhaupt in seiner Gesamtheit (*Calonympha*, *Stephanonympha*), auf die persistierende extranukleäre Spindel (Zentralspindel) zurückzuführen ist, kann heute als gesichertes Erkenntnis gelten, die für Flagellaten, wie schon gesagt, zum erstenmal durch *Grassi* unter Mitwirkung von A. Foà an *Joenia* begründet wurde. Es darf nun nicht etwa angenommen werden, dass aus dieser Feststellung der oben ausgesprochene Satz durch Umkehrung ohne weiteres sich ableiten liesse; denn es wäre ja an und für sich durchaus nicht undenkbar, dass extranukleäre Spindeln auch bei Formen vorkämen, die keine achsialen Skelettbildungen aufweisen. Erst weiter ausgedehnte Untersuchungen über die Kernteilung bei Flagellaten, an denen ich mich selbst zu beteiligen Gelegenheit gehabt habe, erlaubten es, in der Mannigfaltigkeit der Vorgänge die Regel zu erkennen.

Bevor ich die hervorgehobene Gesetzmässigkeit weiter in ihrer Bedeutung für die Protozoenzelle bespreche, möchte ich zunächst diejenigen Fälle prüfen, wo dieselbe anscheinend nicht unanfechtbar sich durchführen lässt. Ich erinnere an die Gattung *Trichonympha*,⁴⁵⁾ bei welcher aberrant gebauter Form wohl eine extranukleäre Spindel während der Teilung, nicht aber ein Achsenstab konstatiert werden kann. Dieser Fall muss durchaus eingehender untersucht werden, es liegt z. Z. über die Kernteilung bei *Trichonympha* nur die kurz gefasste vorläufige Mitteilung von A. Foà vor, zudem wird sehr wahrscheinlich der Nachweis eines Zusammenhangs zwischen der extranukleären Spindel und einem Achsialorgan resp. dessen Homologen nicht leicht zu führen sein. Ich verweise aber, nach *Grassi's* Abbildung und Beschreibung,⁴⁶⁾ auf die eigentümliche

⁴⁵⁾ Hierin sind, wie schon gesagt, die von *Hartmann* beschriebenen Formen nicht inbegriffen.

⁴⁶⁾ B. *Grassi* e A. *Sandias*. Costituzione e sviluppo della Società dei Termitidi. Con un appendice sui Protozoi Parassiti dei Termitidi. Atti Accad.

etwa in der Mitte des Körpers von *Tr. agilis* bemerkbare Scheidung zwischen den beiden verschiedenen Plasmasorten, eine Scheidung, welche im grossen und ganzen mit der Ausbildung des „Körbchens“ (Cestello), welches den Kern unterstützt, zusammenfällt. Auch Porter geht auf diese Verhältnisse in seiner Untersuchung über *Tr. agilis* ein und seine Fig. 7, Taf. 2 dient zur Illustration.⁴⁷⁾ Er findet „a permanent boundary between these two regions of the animal,“ wenn es ihm auch nicht gelungen ist, eine Membran nachzuweisen, welche die vollständige Trennung von „head and body“ bewerkstelligen würde.⁴⁸⁾ In seiner neueren Diagnose der Gattung deutet Grassi selbst an, dass das Körbchen — auf dessen weitere Struktur ich hier nicht näher eingehen kann — den Achsenstab und das „Collare“ (=Parabasalapparat) vertritt.⁴⁹⁾ Ich glaube, dass Grassi hiermit das Richtige getroffen hat, und dass das „Cestello“ von *Trichonympha* sich mit dem Kelch und Parasalapparat von *Lophomonas* homologisieren lässt; der Kelch aber, welcher den Kern von *Lophomonas* enthält, ist nach meinen Beobachtungen als eine Differenzierung des Achsenstabs aufzufassen. Diesbezügliche Untersuchungen sind somit abzuwarten.

Die Kernteilung der Distomatiden in Rücksicht auf eventuelle Beziehungen zu den Achsialstrukturen ist noch zu untersuchen.

Ich werde weiter unten zeigen, dass bei einer von mir demnächst zu beschreibenden Flagellatenform der oben abgeleitete Satz keine Gültigkeit hat. Einstweilen möchte ich noch zwei andere Fälle angeben, die meiner Ansicht nach durchaus einer Nachprüfung bedürfen. Der eine Fall bezieht sich auf *Cercomonas parva* Hartm. et Chag., welche nach Hartmann und Chagas⁵⁰⁾ eine einzige Geissel und einen Achsenstab besitzt, und deren Kernteilung nach Protomonadinentypus abläuft. Schon die Angabe, der Achsenstab entspringe vom Caryosom des Kernes aus nach hinten, während nach vorn gleichfalls vom Caryosom der Rhizoplast seinen Ursprung nimmt, wodurch Achsenstab und Rhizoplast einheitlich erscheinen, hatte in mir einige Zweifel

Gioenia. Catania. 1893. (Auch übersetzt in Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. 39, 40.)

⁴⁷⁾ J. F. Porter. *Trichonympha*, and other parasites of *Termes flavipes*. Bull. of the Mus. of Comp. Zool. Cambridge Mass. Vol. XXXI. 1897.

⁴⁸⁾ Porter, l. c. S. 55.

⁴⁹⁾ Grassi, l. c. 1911, S. 729: „Invece del bastoncello assile e del collare, un cestello che sul fondo contiene il nucleo.“ — Ja weiter unten, bei Besprechung einer anderen Gattung, spricht sich Grassi noch bestimmter für die achsiale Natur des Körbchens aus: „Questa disposizione rende incerto il confronto del cestello col collare e fa piuttosto pensare a rapporti di esso col bastoncello assile.“

⁵⁰⁾ Hartmann und Chagas, l. c.

geweckt. Wenn ich noch hinzufüge, dass auf der Mehrzahl der Abbildungen der beiden Autoren der Achsenstab nicht sichtbar bleibt („im gefärbten Präparat ist der Achsenstab schwer nachzuweisen . . .“),⁵¹⁾ dass mehrfach hingegen zwei Geisseln eingezeichnet sind, so glaube ich mich *Alexeieff* anschließen zu müssen, der schreibt: „L'existence de l'axostyle dans le *Cercomonas* observé par *Hartmann* et *Chagas* est rendue difficilement acceptable par l'examen des figures qu'ils donnent,“ und der Vermutung Raum gibt, es handle sich um eine zweigeisselige Form.⁵²⁾ Im gleichen Sinne spricht sich neuerdings *Doflein* aus.⁵³⁾ — Sollten diese Zweifel sich in der Zukunft als berechtigt erweisen, dann hat auch der einfache Teilungsmodus des Kernes nichts Auffallendes an sich.

Der zweite Fall, den ich im Auge habe, bezieht sich auf *Monocercomonas cetoniae*, deren Kernteilung in der letzten Zeit von *Cl. Hamburger*⁵⁴⁾ und von *Jollos*⁵⁵⁾ unabhängig von einander studiert worden ist. Im Körper dieser *Monocercomonas*-Art wird ein Achsenstab erkannt, während bei der Teilung sämtliche Bestandteile der Kernteilungsfigur nach übereinstimmender Angabe intranukleären Charakters sind. Die Fig. 4, Taf. 13 von *Jollos* lässt in mir einigen Zweifel aufkommen, ob nicht eine extranukleäre Spindel an der Teilung partizipiere. Mit der Durchschnürung des Caryosoms liesse sich das Vorhandensein einer extranukleären Spindel in Einklang bringen; nur wären in diesem Fall keine intranukleären Centriolen zu verzeichnen, deren Existenz übrigens aus den Figuren von *Jollos* (etwa die Fig. 11 ausgenommen) durchaus nicht einleuchtet. Man vergleiche hierzu die von mir für *Lophomonas striata* gegebenen Bilder. — In Anbetracht der Kleinheit des Objekts ist die Untersuchung gewiss mit vielen Schwierigkeiten verbunden, und gerade darum wäre eine detaillierte Nachprüfung wünschenswert. Nebenbei bemerke ich, dass nach *Dobell* bei *Monocercomonas bufonis* ein Achsenstab fehlt,⁵⁶⁾ desgleichen nach Untersuchungen von *Alexeieff* an derselben Spezies;⁵⁷⁾ die Kernteilung, nach den Abbildungen dieses letzteren Autors zu schliessen, hätte einen primitiven Charakter; zugleich hatte *Alexeieff* einen deutlichen Parabasalapparat („corps sidérophile“) entdeckt und dessen Teilung verfolgt.

⁵¹⁾ l. c. S. 68.

⁵²⁾ *Alexeieff*, l. c. Arch. zool. exp., S. 515.

⁵³⁾ *F. Doflein*, Lehrbuch der Protozoenkunde. 3. Aufl. 1911.

⁵⁴⁾ *Cl. Hamburger*, Ueber einige parasitische Flagellaten. Verh. Naturhistor.-med. Vereins Heidelberg. N. F. Bd. XI. 1911.

⁵⁵⁾ *V. Jollos*, Studien über parasitische Flagellaten. I. *Monocercomonas cetoniae* n. sp. Arch. f. Protistenkunde. Bd. 23. 1911.

⁵⁶⁾ *Dobell*, l. c. S. 243.

⁵⁷⁾ *Alexeieff*, l. c. (Arch. zool. exp.), S. 496–500.

Der Homologisierung des eigentümlichen „canal axial“ von *Leptomonas drosophilae*, also auch des „Doppelfadens“ (*Prowazek*) bei *Herpetomonas* mit einem echten Achsenstab der Trichomonaden, wie *Chatton* und *Leger* es tun,⁵⁸⁾ kann ich mich nicht anschliessen. Meiner Ansicht nach ist der durch Teilung des Blepharoplasten aus dessen Spindelrest hervorgehende „Axoplaste“ mit der Blepharoplast-desmose von *Devescovina* zu vergleichen, nicht aber mit der extranukleären Spindel im letztgenannten Fall, welche allein die Grundlage des Achsenstabes abgibt. Der schöne Befund von *Chatton* und *Leger* zeigt uns aber, wie die Natur zum Erreichen ähnlicher Strukturen sich sehr verschiedener Mittel bedienen kann. — Meine Ansicht vom verschiedenen morphologischen Wert des „Axoplasts“ und des eigentlichen Achsenstabes mag übrigens in zweiter Linie durch die Tatsache bekräftigt werden, dass echte Achsenstäbe in der Regel in mehr oder weniger deutliche Beziehungen zum Kern treten, indem sie diesen oft förmlich tragen, was in dem in Rede stehenden Fall keineswegs ersichtlich ist. In terminologischer Hinsicht möchte ich bemerken, dass von den zwei von *Chatton* und *Leger* gebrauchten Namen, Axoplaste und Axostyle, eigentlich nur der erstere bei Leptomonaden zu verwenden wäre, eben um den Unterschied gegenüber dem Axostyle *Dobell's* zu kennzeichnen.

Indem ich mich an die oben aufgezählten Gattungen halte, bei welchen das uns hier interessierende Wechselverhältnis zwischen Kernteilungsmodus und Körperstruktur zweifelsohne vorliegt — und derartige Beispiele werden sich in der Zukunft sicher mehreren — möchte ich den Gegenstand noch etwas näher besprechen. Seitdem *Schaudinn* zum erstenmal bei Trypanosomen die Centriolen als Kernbestandteile beschrieben hatte, war es hauptsächlich die Schule *Hartmann's*, welche die Kenntnis der weiten Verbreitung dieser Zentralorgane bei Protozoen förderte. Ich glaube auf Grund meiner Untersuchungen dem Satze *Hartmann's* zustimmen zu müssen, „dass in allen Fällen eine lokomotorische Komponente, wenn auch nur in Form eines Centriols, vorhanden ist,“⁵⁹⁾ und betrachte die von *Gläser* neuerdings an der Centriolenfrage geübte Kritik entschieden als zu weitgehend.⁶⁰⁾ Während wir bei den Protomonadinen, Euglenoidinen, Cryptomonadinen, Phytomonadinen, Gymnodiniden und Peridineen die primitiven Zentralorgane innerhalb des Kernes vorfinden, womit die gesamte Kernteilungsfigur, mag sie noch so verschiedenartig ausfallen, rein intra-

⁵⁸⁾ *Chatton et Leger*, l. c.

⁵⁹⁾ *M. Hartmann*, l. c. 1911, S. 19.

⁶⁰⁾ *H. Gläser*. Untersuchungen über die Teilung einiger Amöben, zugleich ein Beitrag zur Phylogenie des Centrosoms. Arch. f. Protistenkunde. Bd. 25. 1912.

nukleären Charakter erhält, tritt bei den Polymastiginen und den Hypermastiginen (diese neue Bezeichnung *Grassi's* finde ich sehr treffend gewählt) schon die erste Anlage der Spindel mit polständigen Centriolen als ausserhalb des Kernes liegendes Gebilde auf, und diese Spindelanordnung beeinflusst den ganzen Verlauf der Kernteilung, welcher Prozess sich meistens (vielleicht immer) bei erhaltenbleibender Kernmembran abspielt. Unzweifelhaft ist das erstgenannte Verhalten der Zentralorgane als das primitive aufzufassen, es findet sich auch bei den meisten Amöben realisiert, und diese Protozoen muss ich entgegen mancher neueren systematischen Ranganordnung entschieden für einfacher organisiert als die Flagellaten halten. Damit stelle ich mich in Gegensatz zu der älteren Auffassung von *Schaudinn*, wonach „das Nukleo-Centrosoma der Flagellaten erst sekundär in den Kern hineingerückt“ wäre,⁶¹⁾ konstatiere hingegen mit Vergnügen, dass *R. Hertwig* bereits im Jahre 1899 richtig den Besitz eines intranukleären Centrosomas bei gewissen Flagellaten und Amöben als primitiven Zustand deutete.⁶²⁾ Wenn sich hiermit ohne weiteres die Frage nach der Bedeutung der Verlagerung der Zentralorgane aus dem Kerninnern in den Bereich des extranukleären Plasmas bietet, so berühren wir ein Problem, das seit längerer Zeit bereits eine Beantwortung, wenigstens eine solche im allgemeineren Sinne, gefunden hatte. Meines Wissens ist es vor allem *Boveri*, der in diesem Zusammenhang auf die „viel innigere Beziehung“, „in welche die Kernteilung sowohl zeitlich wie räumlich zur Protoplasteileilung gebracht wird“, aufmerksam gemacht hatte. „Bei den Protozoen mit reinem Centronukleus scheint das Protoplasma in sich die Fähigkeit zur Zweiteilung zu haben, ohne dass hierzu ein sich verdoppelndes Zentralorgan nötig ist; denn Fälle, wie die Zweiteilung des vielkernigen *Actinosphaerium* oder der vielkernigen *Opalina ranarum*, wären sonst nicht möglich.“⁶³⁾ In den von mir in Betracht gezogenen Fällen von Flagellaten liegt aber offensichtlich die Bedeutung der Entwicklung extranukleärer Spindeln nicht in der besseren Beherrschung der Teilung des Plasmas, sondern vielmehr in der nachträglichen Beeinflussung der Struktur des Flagellatenkörpers durch Ausbildung skelettartiger Achsenstäbe. Auch diese speziellere Möglichkeit ist von *Boveri* bereits vorausgesehen worden, allerdings nur sofern es sich um die radiäre Struktur handelt: „Ein

⁶¹⁾ *Fr. Schaudinn*, l. c. S. 129.

⁶²⁾ *R. Hertwig*. Ueber Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung bei *Actinosphaerium* Eichhorni. Abhandl. math.-phys. Kl. Akad. d. Wiss. München. Bd. 19. Abt. III. 1898, S. 703—94.

⁶³⁾ *Th. Boveri*. Zellen-Studien IV. Ueber die Natur der Centrosomen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 35. 1901, S. 185.

anderes Motiv für das Selbständigwerden eines im Protoplasma lokalisierten, zur Strahlerregung befähigten Centrosomas könnte ein von der Teilung unabhängiges Bedürfnis nach radiärer Struktur der Zelle sein. In dieser Weise sind vielleicht die Verhältnisse bei Heliozoen zu deuten, deren Kenntnis wir den wichtigen Untersuchungen *Schaudinn's* verdanken.⁶⁴⁾ Sicher gehört die Beherrschung der Körpergestalt von *Acanthocystis* durch das Zentralkorn, von welchem die Achsenfäden der Pseudopodien ausstrahlen, in die gleiche Kategorie mit den hier erörterten Erscheinungen bei Flagellaten; doch kann selbstverständlich der Vergleich nicht im einzelnen durchgeführt werden, wenn auch die Homologie zwischen der Zentralspindel von *Acanthocystis* und der extranukleären Spindel von *Joenia* etwa ausser Zweifel steht.⁶⁵⁾ Betonen möchte ich nur noch, dass man aus dem Umstand, das Zentralkorn von *Acanthocystis* befinde sich bald intra-, bald extranukleär — je nachdem ob Teilungs- oder Knospungsprodukte vorliegen — nicht etwa überhaupt auf die Irrelevanz der konstanten Beziehungen zwischen Kern und Zentralorgan schliessen sollte. Dass solche Beziehungen bei Flagellaten mit den übrigen Organisationsmerkmalen der Zelle in einem festen Verhältnis stehen, das durch Tatsachen zu belegen, ist überhaupt der Zweck vorliegender Zeilen, und ich denke, dass eine bestimmte Gesetzmässigkeit nicht geleugnet werden kann.⁶⁶⁾ — Auf experimentell durch *Schaudinn* bei *Oxyrrhis marina* hervorgerufene Vorgänge gehe ich nicht ein. Es scheint mir durch den Gebrauch des „stark verdünnten“ Seewassers ein viel zu grober Eingriff vorzuliegen, der im osmotischen System des Kernes

⁶⁴⁾ *Boveri*, l. c. S. 186.

⁶⁵⁾ Wenn *Hartmann* neuerdings noch in dem Zentralkorn von *Acanthocystis* einen zweiten, „physiologisch-differenten“ Kern erblickt und die Mitosefigur „aus zwei ursprünglich getrennten Kernen“ zusammengesetzt sein lässt, so ist das durchaus irrig (l. c. 1911, p. 23): ich werde in meiner demnächst erscheinenden *Paramoeba*-Arbeit zeigen, dass, wenn man dieser Auffassung zustimmen wollte, der Gattung *Paramoeba* nicht weniger als drei Kerne zuerkannt werden müssten.

⁶⁶⁾ Diese Gesetzmässigkeit wird auch durch den Umstand nicht aufgehoben, dass bei *Paramoeba* nach meinen Untersuchungen der Hauptkern intranukleäre Centriolen während der Teilung erkennen lässt, während der „nucleus secundus“, wie ich jetzt den *Schaudinn's*chen Nebenkörper nenne, mit extranukleären Centrosomen ausgestattet ist. Bei den Gameten der parasitischen Formen kompliziert sich wiederum der Sachverhalt, indem beide Kerne extranukleäre Centriolen aufweisen. — Ebensowenig, glaube ich, kann hier wohl in diesem Sinne die bekannte durch *R. Hertwig* festgestellte Tatsache verwertet werden, dass bei *Actinosphaerium* den Richtungsteilungen extranukleäre Centrosomen zukommen, während sie bei den übrigen Kernteilungen fehlen. — Es dürfen schliesslich nur innerhalb der Grenzen einer gewissen Verwandtschaft Erscheinungen unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt subsumiert werden.

wahre Umwälzungen hervorzurufen geeignet ist; ⁶⁷⁾ aus diesen, entschieden nicht rein vitalen Erscheinungen Schlüsse zu ziehen, halte ich für gewagt.

Dass das Bedürfnis nach inneren Stützstrukturen — wenn der Ausdruck „Bedürfnis“, der auch von *Boveri* gebraucht wird, hier in gewissem Sinne erlaubt werden kann — derartig ausschlaggebend aufzutreten imstande ist, um einen sonst bei Flagellaten weit verbreiteten Kernteilungsmodus prinzipiell umzugestalten, wird vielleicht begreiflicher, wenn man sich vergegenwärtigt, welche bedeutende Rolle die Achsenstäbe bei der Mehrzahl der hier in Betracht kommenden Gattungen spielen. Nicht nur, dass sie dem stets mehr oder weniger flexiblen Körper eine feste innere Grundlage verleihen; sie sind wahre Träger des Kernes, wie das namentlich bei *Joenia*, *Lophomonas* und *Parajoenia* deutlich zum Vorschein tritt; sie gehen am vorderen Körperpol in komplizierte Strukturen über, welche den gesamten Flagellar-, Basal- und Parabasalapparat stützen, ja, sie bilden mit den genannten Organellen zusammen eine Einheit, welche in das den vegetativen Funktionen dienende Körperplasma gleichsam hineingesenkt erscheint und besonders bei *Joenia* und *Lophomonas* einen hohen Grad von Selbständigkeit bekundet. — Da ich hier den Parabasalapparat genannt habe, so möchte ich nicht unterlassen, festzustellen, dass sämtlichen Gattungen, welche durch extranukleäre Spindeln charakterisiert sind, der Parabasalapparat zukommt, bis auf eine Gattung, welche in bezug auf diesen Punkt noch nicht spezieller untersucht worden ist.⁶⁸⁾ Hingegen dürfte dieses eigentümliche Or-

⁶⁷⁾ Bekanntlich ist der Kern von *Oxyrrhis marina* mit einem Nukleolo-Centrosom oder, nach neuerer Nomenklatur, mit einem Caryosom ausgestattet, das sich während der Kernteilung intranukleär durchschnürt (vgl. hiezu auch G. Senn. *Oxyrrhis*, *Nephroselmis* und einige Euflagellaten etc. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XCVII. 1911.). *Schaudinn* konnte nun durch das Halten dieser ausgesprochen marinen Peridinee in stark verdünntem Seewasser beobachten, dass das Nukleolocentrosom gegenüber dem chromatischen Teil des Kernes sehr gross wurde und nicht selten an die Oberfläche des Kernes heran- oder auch ganz aus dem Kern herausrückte (Vgl. *Schaudinn*, l. c.).

⁶⁸⁾ Ich meine die Gattung *Trichomastix*. Nachdem ich bei *Trichomonas batrachorum* das fragliche Organell beschrieben habe (vgl. *Janicki*, l. c. 1911, S. 319. Fig. 8), ist es zu erwarten, dass auch bei *Trichomastix* der diesbezügliche Nachweis gelingen wird. Ich benütze die vorstehende Bemerkung um festzustellen, dass *Aleceieff* in dem Ende Dezember 1910 erschienenen Heft 1 von „Archives de Zoologie expér. et gen. — Notes et Revue“ den Parabasalapparat von *Trichomonas batrachorum* richtig abgebildet hatte (Fig. 12, S. XVIII), ohne jedoch diesen Befund einer näheren Besprechung zu unterziehen. Bei Gelegenheit einer Untersuchung von *Trypanoplasma intestinalis* Léger wendet sich A. gegen die Kernnatur des „Blepharoplasten“ und schreibt demselben eine Bedeutung zu, die auffallend mit der von mir ohne Kenntnis des Aufsatzes von

ganell nicht ausschliesslicher Besitz der höheren, durch besonderen Kernteilungsmodus ausgezeichneten Flagellatenfamilien sein: es kommt z. B. bei der Gattung *Bodo* vor; wo nach übereinstimmenden Angaben verschiedener Autoren ein Achsenstab fehlt; das gleiche gilt für *Monocercomonas bufonis* nach *Dobell* und *Alexeieff*.

Ich nenne jetzt die einzige gesicherte Ausnahme von der im Laufe dieser Darstellung aufgestellten Regel. Es handelt sich um eine neue Form aus dem Darm von *Hawai*'schen Termiten, welche ich in meiner ausführlichen Arbeit beschreiben werde. Diese Form ist viel niedriger organisiert als die oben genannten Gattungen aus dem Darm von *Periplaneta* resp. von Termiten und ist nach meinen noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen den Protomastiginen beizuzählen. Der grosse Kern zeigt eine gewisse Ähnlichkeit mit dem von *Chilomonas*; besonders bemerkenswert ist das konstante Vorkommen eines Entosom-ähnlichen (*Prowazek*, *Alexeieff*) Körperchens neben dem schwach chromatischen Binnenkörper. Durch die ganze Länge des Tieres zieht ein sehr deutlicher Achsenstab, der vorn dicht neben dem Kern verläuft, aber anscheinend in keine besonders festen Beziehungen zu diesem tritt. Das Plasma ist mit eigentümlichen runden Körnern gefüllt, welche an die von *Grassi* bei der Gattung *Microrhopalodina* beobachteten („corpuscoli speciali tondeggianti“) erinnern. Ein Parabasalapparat ist nicht nachweisbar. Der Vorderkörper kann sich spitz rostrumartig ausziehen, und das Flagellat ist wahrscheinlich befähigt, mit diesem Körperteil das Darmepithel anzustechen resp. sich festzubohren. Die Kernteilung verläuft annähernd nach dem von *Dobell* und *Alexeieff* für *Copromonas* resp. *Scythomonas* angegebenen Modus.⁶⁹⁾ Extranukleäre Spindelbildung fehlt. Die Achsenstäbe der Tochtertiere sind sehr wahrscheinlich auf die stark in die Länge wachsende Desmose des Binnenkörpers zurückzuführen. — Offenbar hängt es mit der tieferen Organisation dieses Flagellaten zusammen, dass hier eine Abweichung von der bei höheren Formen verbreiteten Regel vorliegt. Im übrigen haben wir in der Kernteilung und Achsenstabbildung Lebensprozesse der Flagellatenzelle vor uns, welche keineswegs immer nach einem starren Schema abzulaufen brauchen; damit wird aber die Gesetzmässigkeit, wo sie tatsächlich sich ablesen lässt, nicht aus der Welt geschafft.

Alexeieff vertretenen Auffassung von der Natur des Parabasalapparats (erschieden am 1. Juni 1911) übereinstimmt: „Ce corps représente probablement du matériel emmagasiné pour le fonctionnement des flagelles qui pourvoit à la dépense d'énergie liée à ce fonctionnement“ (l. c. S. XV, XVI). Inwiefern bei *Trypanoplasma* tatsächlich ein Parabasalapparat vorliegt, kann ich z. Z. aus eigener Erfahrung nicht beurteilen.

⁶⁹⁾ Die Angabe *Berliner's* betreffend das Auftreten einer Aequatorialplatte innerhalb der Spindel etc. halte ich einer Nachprüfung bedürftig (s. oben)

Während bei *Acanthocystis* nach *Schaudinn* und bei *Paramoeba* nach meinen Untersuchungen die Kerne innerhalb der Spezies je nach besonderen inneren Bedingungen bald mit extranukleären bald mit intranukleären Zentralorganen ausgestattet erscheinen, wird bei *Lophomonas* an einem Typus unter allen Umständen festgehalten. Ich erinnere an die Kernteilung im Cystenzustand (Fig. 5); der Spindelrest geht hier vor dem Einsetzen des zweiten Teilungsschrittes verloren, von einer Verwendung desselben zu strukturellen Zwecken kann hier keine Rede sein, und dennoch tritt der charakteristische Teilungstypus, als erblich fest eingeprägte Eigenschaft, zutage.

Die Kernteilung bei Diatomeen, worüber die bekannten eingehenden Untersuchungen *Lauterborn's* vorliegen, bietet anscheinend besonders modifizierte Verhältnisse, denn die ursprünglich ausserhalb des Kernes angelegte Zentralspindel senkt sich in der Folge in den Kernraum hinein und tritt offenbar gänzlich in den Dienst der Beeinflussung von Chromosomen etc. Wenn sich etwa in diesem Zusammenhang die Frage bieten sollte, ob nicht der Besitz mehr oder weniger starrer äusserer Zellumhüllungen den intranukleären Charakter der Zentralorgane in vielen Fällen mitbedingt, so könnte zwar für Diatomeen, Peridineen, Gymnodiniden, *Haematococcus* ein derartiges Wechselverhältnis zuerkannt werden; verwerten liesse sich diese Beziehung eventuell in der Zukunft nur unter gleichzeitiger Berücksichtigung des entgegengesetzten Extrems, ich meine von Formen mit zarter Pellicula und hochgradiger Metabolie (z. B. *Euglena*), während vielleicht gerade die die Mitte einhaltenden Konstitutionen, welche achsialer Stützstrukturen bedürfen, als auf Mitbeteiligung der Zentralorgane im Plasma angewiesen zu betrachten wären. Doch sind das Fragen der späteren Forschung!

Ohne mich in allzuweit führende vergleichende Betrachtungen einzulassen, hebe ich hervor, dass bei *Noctiluca* nach *Ishikawa* die Centrosphaeren der bekannten extranukleären Spindel zu einem Teil in die Bildung des Tentakels der Tochterkerne verwendet werden, während bei der Sporenbildung die Geissel aus den archoplasmatischen Spindelfasern ihren Ursprung nehmen soll.⁷⁰⁾ Wir hätten hier also Beziehungen der extranukleären Spindel resp. deren Teile zu Bewegungsorganellen. Auf die Aehnlichkeit der Spindelanlage von *Noctiluca* mit derjenigen von *Joenia* hatte bereits früher *Grassi* hingewiesen und das gleiche kann ich für *Devescovina* sowie für Cysten von *Lophomonas* aussagen, nämlich die Anordnung der Spindel in

⁷⁰⁾ *C. Ishikawa*. Further Observations on the Nuclear Division of *Noctiluca*. The Journal of the Coll. of Sc. Imp. Univ. of Tokyo. Vol. XII, 1898—1900, p. 248, 250 u. f.

einer Furche des Kernes. — Dass freilich derartige Beziehungen zwischen Spindel und Bewegungsapparat nicht unbedingt extranukleäre Zentralorgane zur Voraussetzung haben, beweist der oft zitierte, durch *Schaudinn* begründete Modus der Geisselbildung bei *Haemoproteus noctuae*, der zu bekannt ist, als dass ich weiter auf diesen Vorgang einzugehen hätte.⁷¹⁾

Bei Anwendung des oft benützten Vergleichs zwischen dem Achsenstab der Flagellaten und dem Achsenfaden der Spermien darf nicht vergessen werden, dass, bei tierischen Spermien wenigstens, der Achsenfaden nach vollendeter Reifeteilung in der Spermatide aus einem Centriol herauswächst, bei Flagellaten hingegen gerade die die Teilung dirigierende Zentralspindel ist es, welche in den Tochtertieren persistiert, Modifikationen erleidet und zu Stützfunktionen herangezogen wird. Ebenso wenig lässt sich der Stützfaden in den Spermatozoiden von *Stylorhynchus* etwa (vgl. *Léger*, Arch. f. Protistenkunde, Bd. 3) mit dem Achsenstab der Flagellaten unmittelbar homologisieren.

Nicht uninteressant ist es zu erwähnen, dass sämtliche Gattungen, welche den hier näher beleuchteten Kernteilungstypus aufweisen, Parasiten sind. Die im Tierreich, also auch unter den Protozoen, weit verbreitete Regel, wonach Parasitismus zu Rückbildungen in der Gesamtorganisation führt, kann hier keine Anwendung finden. Es sind zur Zeit keine freilebenden Formen bekannt, welche an Komplikation des Baues einer *Joenia*, *Parajoenia* oder *Calonympha* zur Seite zu stellen wären. Auch darf, wie oben auseinandergesetzt, in der be-

⁷¹⁾ Hingegen benütze ich diese Gelegenheit um hervorzuheben, dass die Verallgemeinerung der *Schaudinn*'schen Befunde an *Haemoproteus*, bezüglich der Geisselentstehung durch heteropole Teilungen des Blepharoplasten, auf „alle anderen Flagellatenordnungen“ durch *Hartmann* zur Zeit einer sicheren Begründung entbehrt. Wenn *H.* sich unter anderem ohne weitere Reserve auf Beobachtungen *Berliner*'s stützt, so ist das kaum verständlich; hatte doch dieser Autor selbst die grossen Schwierigkeiten in der Feststellung der Geisselbildung betont („nur wenige Bilder habe ich auffinden können, die die Erklärung der Geisselentstehung ermöglichen“, „so scheint es mir ziemlich sicher . . .“ usw.); zudem stehen die Befunde *B.*'s im Widerspruch zu denjenigen von *Dobell*. Ferner habe ich folgende Sätze von *Hartmann* zu beanstanden: „Sind mehr als eine Geissel vorhanden, so teilt sich das Basalkorn homopolar und bildet ein zweites Basalkorn, das durch heteropole Teilung die zweite Geissel bildet. Jede höhere Komplikation der Flagellatenzelle kömmt somit zustande durch polare Vermehrung individualisierter Energiden (rückgebildete Kerne, Centriolen) verschiedenartiger Potenz . . .“ (*Hartmann*, l. c. 1911, S. 28, 29). Weder für *Lophomonas* noch für *Joenia* lassen sich diese Sätze durch Beobachtung bestätigen, und auf seine Trichonymphiden-Untersuchungen kann sich *Hartmann* unmöglich berufen — wie er es aber doch tut —, indem daselbst jegliche Angaben über die Neubildung des komplizierten Flagellarapparats fehlen. Es sind hier demnach unbewiesene Behauptungen, die als Tatsachen ausgegeben werden.

sonderen Kernteilungsart entschieden ein fortschrittlicher Typus unter Flagellaten erkannt werden.

Es bedarf vielleicht heute einiger Entschuldigung, wenn sämtliche der hier in Betracht gezogenen parasitischen Formen als Flagellaten angesprochen werden. Bekanntlich vertritt *Hartmann* die Meinung, die Trichonymphiden wären als eine neue Klasse, also etwa als eine den Ciliaten gleichwertige Gruppe, dem System der Protozoen einzureihen.⁷²⁾ Ich halte diesen Standpunkt für verfehlt und verweise auf *Grassi's* treffliche diesbezügliche Kritik. *Hartmann* unterschätzt die Uebergangsformen, welche von den Trichomonaden zu höheren Flagellaten überleiten; vieles von der hohen Organisation dieser letzteren ist bereits bei niederen Polymastiginen vorhanden — ich erinnere an den durch mich geführten Nachweis eines Parabasalapparats bei *Trichomonas* —, nur ist naturgemäss die Feststellung dieser Komplikation bei den kleinen niederen Formen viel schwieriger als bei den grossen Parasiten der Termiten. Wenn *Hartmann* den Achsenstab der Trichomonaden als eine „einfache Centrodesmose“ qualifiziert, denjenigen der Trichonymphiden hingegen als „die Summe der Centrodesmosen eines polyenergiden Kernes resp. einer Masse von Basalkörnern“ bezeichnet,⁷³⁾ so stützt er sich dabei auf nicht genügend bewiesene Annahmen, und das gleiche bezieht sich auf die vermeintliche polyenergide Natur der Trichonymphidenkerne überhaupt. Gerade der übereinstimmende Kernteilungstypus, der einerseits den Trichomonaden, andererseits den höheren Formen wie *Joenia*, *Trichonympha*, *Lophomonas*, *Parajoenia* im Gegensatz zu den Protomonadinen zukommt, schlingt sozusagen ein gemeinsames Band um diese niederen und höheren parasitischen Flagellaten. Zur Zeit liegt kein genügender Grund vor, das System der Protozoen um eine neue Klasse zu bereichern, und ich schliesse mich, wie schon gesagt, *Grassi's* Vorschlag an, die höheren Formen in der Ordnung der *Hypermastigina* zusammenzufassen. Genauer werde ich auf diese Frage in meiner ausführlichen Arbeit eingehen.

Aus der vorstehenden Uebersicht folgt es zur Genüge, dass höhere parasitische Flagellaten, und zwar die Trichomonaden, Devescovi-niden, Calonymphiden sowie eine Anzahl Vertreter der Ordnung

⁷²⁾ *Hartmann*, l. c. 1910.

⁷³⁾ Der von *Hartmann* gelegentlich der Besprechung von Teilungsvorgängen mitgeteilte Satz: „Der Achsenstab von *Trichomastix* ist eine einfache Fibrille, die Caryosomdesmose eines monoenergiden Kernes“ (l. c. S. 376, 77) enthält zum mindesten zwei unbewiesene Behauptungen. Mir sind bei Flagellaten nur aus vielen Fibrillen zusammengesetzte Zentralspindeln bekannt, bei starker Färbung mit Eisenhämatoxylin erscheinen dieselben allerdings einheitlich. Ferner ist die Spindel resp. der spätere Achsenstab sicher keine Caryosomdesmose.

Hypermastigina einen besonderen Kernteilungstypus aufweisen, welcher durch extranukleäre Zentralspindel mit polständigen Centriolen sowie in zweiter Linie durch den Umstand, dass die Kernmembran in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle (ob immer?) nicht aufgelöst wird, charakterisiert erscheint; die chromatische Figur kann erhebliche Variationen darbieten. Dieser unter Flagellaten sehr charakteristische Teilungsmodus, welcher jeweilen zu den Organisationsverhältnissen der Flagellatenzelle in fester Beziehung steht, ist zum erstenmal durch *Grassi* unter Mitwirkung von *A. Foà* richtig nachgewiesen resp. morphologisch interpretiert worden und dürfte in der Zukunft bei bestimmten Parasitengruppen als weit verbreitet erkannt werden. Ich schlage hiermit vor, den in Rede stehenden Vorgang fortan als *Grassi'schen Kernteilungstypus* zu unterscheiden.

Eingegangen 24. Juli 1912.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Basel](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [23_1912](#)

Autor(en)/Author(s): Janicki C. (Konstanty)

Artikel/Article: [Bemerkungen zum Kernteilungsvorgang bei Flagellaten, namentlich bei parasitischen Formen 82-111](#)