

Archiv
für
Protistenkunde

Begründet von

Dr. Fritz Schaudinn

herausgegeben von

Prof. Dr. M. Hartmann Berlin und Prof. Dr. S. v. Prowazek † Hamburg

36. Band

Mit 87 Abbildungen im Text und 22 Tafeln



Jena
Verlag von Gustav Fischer
1916

Alle Rechte vorbehalten.



Inhaltsübersicht.

Erstes Heft.

(Ausgegeben am 8. Oktober 1915.)

	Seite
Nachruf:	I
S. v. PROWAZEK †	I
Abhandlungen:	
FRANÇA, CARLOS: Le Trypanosoma inopinatum. (Avec planche 1).	1
BĚLAŇ, K.: Protozoenstudien. I. (Mit Tafel 2—4 und 3 Textfiguren) . . .	13
SONDHEIM, MARIA: Über Actinophrys oculata STEIN. (Mit Tafel 5 u. 6) . . .	52
Kleinere Mitteilungen:	
KALTENBACH, R.: Die Conjugation von Ophrydium versatile. (Mit 8 Textfiguren)	67
PROWAZEK, S. v. †: Zur Morphologie und Biologie von Colpidium colpoda (Mit 14 Textfiguren)	72

Zweites Heft.

(Ausgegeben am 8. Januar 1916.)

Abhandlungen:	
PASCHER, A.: Studien über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten. Einleitung und I. Teil. (Mit Tafel 7—9 und 14 Textfiguren)	81
—: Über eine neue Amöbe — Dinamoeba (varians) — mit dinoflagellatenartigen Schwärmern. II. Teil. (Mit Tafel 10 und 4 Textfiguren)	117
TSCHENZOFF, BORIS: Die Kernteilung bei Euglena viridis EHRBG. (Mit Tafel 11 u. 12 und 2 Textfiguren)	137
BHREND, KURT: Über die Wirkung des Glycerins auf Protisten und Pflanzenzellen	174
BRUG, S. L.: Die schwarzen Sporen („black spores“) bei der Malariainfektion im Mückenkörper. (Mit 6 Textfiguren)	188
SCHILLER, J.: Über neue Arten und Membranverkieselung bei Meringosphaera. (Mit 9 Textfiguren)	198
—: Die neue Gattung Heterodinium in der Adria. (Mit 4 Textfiguren)	209
KLITZKE, MAX †: Ein Beitrag zur Kenntnis der Kernentwicklung bei den Ciliaten. (Mit 3 Textfiguren)	215
HARTMANN, MAX: Nachruf	236
Besprechungen:	
NIENBURG: Neuere Untersuchungen über die Cyanophyceen	237

Drittes Heft.

(Ausgegeben am 6. März 1916.)

Abhandlungen	Seite
BELAR, KARL: Protozoenstudien. II. (Mit Tafel 13—21 und 5 Textfiguren)	241
SCHILLER, J.: Eine neue kieselschalige Protophyten-Gattung aus der Adria. (Mit 5 Textfiguren)	303
TRINCI, GIULIO: Orheocystis lacertae, nuovo Telosporidio (Aggregatorio?) parassita del testicolo di Lacerta: fasi schizogoniche; nuclei poli- energidi; duplicità cromatica nucleare. (Con la tav. 22)	311
KONSULOFF, ST.: Untersuchungen über die Rotatorienparasiten. (Mit 9 Text- figuren)	353
Kleinere Mitteilungen:	
LEVY, FRITZ: Über Copulationsvorgänge (?) bei Spirochaeta obermeieri. (Mit 1 Textfigur)	362
Sammelreferat:	
JOLLOS, V.: Neuere Untersuchungen über die Darmamöben des Menschen .	364

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Freiburg i. Br.)

Die Kernteilung bei *Euglena viridis* EHRBG.

Von
Boris Tschenzoff.

(Hierzu Tafel 11 u. 12 und 2 Textfiguren.)

I. Einleitung.

„Die Euglenoiden können . . . cytologisch als die best erforschte Flagellatenordnung gelten . . .“ sagen HARTMANN und CHAGAS in ihren „Flagellatenstudien“ (1910), und doch existiert über den Bau des Kernes und den Kernteilungsvorgang eine große Meinungsverschiedenheit.

Nach BÜTSCHLI (1889), KLEBS (1883), HAMBURGER (1911), HAASE (1910), STEUER (1904) nähert sich der Ruhekern der Euglenoideen im Bau des Außenchromatins einem solchen der übrigen tierischen und pflanzlichen Zellen, dagegen findet KEUTEN (1895) im Ruhekerne von *Euglena viridis* wohl ausgebildete Chromosomen. DANGEARD (1901) stellt eine neue Theorie auf, nach welcher der Kern der Euglenen im Ruhestadium einen spiremartigen Aufbau des Chromatins aufweisen soll.

In der Beurteilung des Binnenkörpers stimmen die meisten Autoren überein. Nur HARTMANN und CHAGAS (1910) haben bei *Peranema* ein Centriol gefunden, das von den übrigen Autoren nicht bei Euglenoideen gesehen wurde. HAASE (1910) vermutet auch die Existenz des Centriols bei *Euglena sanguinea* und beschreibt außerdem Chromosomen im Binnenkörper.

Auch die Bedeutung des Binnenkörpers bei den Euglenen wird verschieden erklärt. KEUTEN erteilt ihm die Rolle eines intranucleären Centrosoms, CHATTON (1910) dagegen die eines Centriols. Nach PROWAZEK (1913) soll der Binnenkörper nicht die Rolle eines Teilungszentrums spielen.

Der Kernteilungsvorgang wird recht verschieden gedeutet. Einerseits faßt KEUTEN (1895) ihn als modifizierte Mitose mit deutlichen Chromosomen mit Längsspaltung in der Metaphase auf, andererseits findet DANGEARD (1901) überhaupt keine Chromosomen in der Metaphase, sondern nach seiner Auffassung soll das „Spirem“ des Ruhekernes einfach sich in die Länge ausziehen und in der Mitte sich quer teilen („Haplomitose“). ALEXEIEFF (1911) schreibt einigen Euglenoideen Krypto-Haplomitose zu, wobei Chromatin im Außenkern im Ruhestadium erscheint.

Eine gründliche Untersuchung der Kernteilung der Euglenen mit moderner Technik erweist sich wohl nach diesem kurzen Überblick als wünschenswert, und als erstes Objekt müßte natürlich die überall in großen Mengen vorhandene *Euglena viridis* dienen,

An dieser Stelle sei es mir gestattet, Herrn Prof. Dr. DOFLEIN meinen herzlichsten Dank auszusprechen für die gütige Überlassung des Themas und das rege Interesse, das er meiner Arbeit immer entgegenbrachte.

Zu besonderem Danke bin ich ferner Herrn Prof. Dr. SCHLEIP und Herrn Prof. Dr. KÜHN verpflichtet für die zahlreichen wertvollen Ratschläge, durch die meine Arbeit wesentlich gefördert wurde.

II. Material und Methoden.

Meine Euglenen stammen aus einem Straßengraben von Hochdorf (ein Dorf in N. W. von Freiburg i. Br.). Im Februar und Anfang März 1913 (während kaltes und stark veränderliches Wetter herrschte), war es nicht möglich, hinreichende Mengen von Euglenen zu finden. Ende März trat überall in den Tümpeln der Freiburg benachbarten Dörfer reichlich der bekannte grüne Belag von Euglenen auf.

Die schönsten Euglenen habe ich in Hochdorf gefunden. Durch das ganze Dorf zog sich an beiden Seiten der Straße ein grünes Euglenenband hin. Die Farbe des Belages variierte zwischen ganz

hellem „Algenrün“ und dunkelrün. Hell sind die sich rasch vermehrenden Tiere, dunkel diejenigen, die bereits in Dauerzustand übergegangen sind.

Aus dem halbausgetrockneten Graben wurden Schlammproben mit ihrem Euglenenüberzug mit Hilfe eines Spatels gesammelt, in Glastuben hineingetan und so nach Hause gebracht.

Dann wurde der Schlamm in große Glasgefäße ausgeschüttet und reichlich mit Leitungswasser verdünnt. Dies geschah gewöhnlich nachmittags, und schon am nächsten Morgen konnte man einen grünen Halbring von Euglenen an der Lichtseite des Gefäßes beobachten. Die Tiere befanden sich zum größten Teil an der Oberfläche des Wassers, während ihre Zahl nach der Tiefe zu allmählich abnahm, so, daß die Kultur das Aussehen eines an der Spitze abgeschnittenen grünen Kegels hatte. Ein Teil der Tiere kroch sogar ein paar Millimeter aus dem Wasser heraus.

Am Tage bewegten sich die Euglenen lebhaft, gegen Abend aber kugelten sie sich ab und fingen an, sich lebhaft zu vermehren.

Die Vermehrung war in den ersten Tagen immer am reichlichsten, dann nahm die Zahl der Teilungen gewöhnlich ab, und bald traten Dauercysten auf.

Meine Aufgabe war, die vegetative Kernteilung der Euglenen rein morphologisch zu studieren, wofür ich möglichst viele sich teilende Tiere im Präparat haben mußte. Die exakteste Methode, das Leben der Protozoen zu studieren, ist die, Reinkulturen anzulegen, die von einem einzigen Individuum ausgehen. Bei *Euglena viridis* schien das besonders deshalb notwendig, weil so viele Varietäten bekannt sind.

Jedoch sind Euglenen sehr empfindlich (vgl. KEUTEN [1895], S. 218) und lassen sich nicht so leicht in großen Mengen rein kultivieren. Für biologische Zwecke hat ZUMSTEIN (1900) sehr gut Euglenen in reinen Kulturen zu züchten vermocht. Die Versuche, *Euglena viridis* in verschiedenen Medien nach ZUMSTEIN zu kultivieren, haben bei mir keinen großen Erfolg gehabt. *Euglena viridis* verträgt im Gegensatz zu *Euglena gracilis*, die ZUMSTEIN verwandte, keine Säure, während *Euglena quartana* sogar 10—15 Tage in Pikrinessigsäure 1 : 5 lebt (MOROFF 1904). Wenn aus einem und demselben Gefäß viele Kulturen gleichzeitig angesetzt werden, einige in zitronensäurehaltigem Medium, andere in einem Medium von sonst gleicher Zusammenstellung ohne Zitronensäure, so kann man schon nach wenigen Stunden einen erheblichen Unterschied bemerken.

In säurefreier Flüssigkeit schwimmen die Tiere normalerweise rasch umher und zeigen keine abnormen Lebenserscheinungen, dagegen in säurehaltiger Flüssigkeit kugeln sie sich bald ab und bleiben unbeweglich. Später wird dann das Chlorophyll allmählich braun, die Kultur stirbt ab, dagegen vermehren sich die Pilze, die die Kultur verunreinigen, erheblich (vgl. auch PRINGSHEIM, 1913).

Einen großen Unterschied im Gedeihen der Euglenen in verschiedenen Medien ohne Zitronensäure (ausprobiert wurden: Zumstein I, Zumstein II, Knop und 2 Proz. Erbsenwasser) konnte ich nicht feststellen, doch scheint es, daß Erbsenwasser am günstigsten ist.

Nach DANGEARD (1901, S. 124) ist die Vermehrung der Euglenen von Veränderungen im Kulturmedium abhängig. Ähnliches habe ich selbst an meinen Euglenen beobachtet. Wurde nämlich die Kulturflüssigkeit durch die Stoffwechselprodukte reichlich auftretender Bakterien verändert, so ließ sich beobachten, daß die Euglenen ihre raschen Teilungen einstellten und hierdurch für meine Zwecke unbrauchbar wurden. Ich habe dann andere Methoden angewandt, die mir erlaubten, auf eine künstliche Reinkultur zu verzichten.

Die Bestimmung der vorhandenen *Euglena*-Arten geschah am zweckmäßigsten auf festem Nährboden. In Petrischalen mit Amöbengagar wurden ein paar Tropfen Flüssigkeit mit vielen Euglenen gebracht. Durch vorsichtiges Schütteln und Neigen ließ sich die Flüssigkeit in ganz dünner Schicht auf der Agaroberfläche ausbreiten. Nach ein paar Tagen war diese Schicht so trocken und zähe, daß die Euglenen sich nicht mehr vorwärts bewegen konnten. Daß sie trotzdem in normalem Zustande waren, zeigten langsame metabolische Kontraktionen. Es genügte dann, auf die Oberfläche des Agars ein Deckgläschen zu werfen, um schön ausgebreitete, unbewegliche Flagellaten mit starker Vergrößerung untersuchen zu können. Mehrmalige Untersuchungen von Euglenenschlamm ergaben, daß ich annähernd reine Kulturen von *Euglena viridis* vor mir hatte. Deswegen habe ich auf Reinzüchtung der Euglenen ganz verzichtet.

Die am Nachmittag angesetzten Euglenen sammelte ich am nächsten Abend in Zentrifugierröhrchen, fixierte, zentrifugierte vorsichtig und erlangte so ohne Schwierigkeit eine Unmenge von sich teilenden Individuen. Zentrifugieren hat den Vorteil vor der Fixation der „Euglenenhütchen“ (KEUTEN), daß die Tiere im Präparate ganz gleichmäßig verteilt werden.

Fixiert wurde in verschiedenen Abendstunden; als günstigste Zeit erwies sich im März die Zeit um 11 Uhr nachts. Als Fixierungsmittel kann ich Sublimatalkohol nach SCHAUDINN aufs wärmste empfehlen.

KEUTEN findet, das gesättigtes Sublimat bei 5—15 Minuten Einwirkung unscharfe Bilder ergibt, daß die Chromosomen quellen. Ich habe 24—48 Stunden fixiert und die Bilder lassen an Klarheit nichts zu wünschen übrig. Eine lange Einwirkung des Fixierungsmittels habe ich ausprobiert, als ich Giemsa-Präparate machte. Die Resultate waren so gut, daß ich dieselbe Fixierungsmethode auch für andere Färbungen angewandt habe. Jodiert wurde immer, wie bei Giemsa-Färbung vorgeschrieben ist, d. h. erst an Schnitten. In Alkohol und Äther müssen die Tiere ziemlich lange bleiben, damit das Chlorophyll entfernt wird.

Dann wurde das Material in Celloidin-Paraffin eingebettet und in 10 μ dicke Schnitte zerlegt. Solche Schnitte sind sehr lehrreich, weil der Kern meist nur leicht angeschnitten wird und man bei der besprochenen Vorbehandlung keine Schwierigkeiten mit den Zelleinschlüssen hat.

Totalpräparate sind für exakte Studien wenig geeignet.

Was die Färbung anbetrifft, so wurden verschiedene Methoden angewandt. Hämatoxylin nach DELAFIELD, Hämatein nach APATHY IA und Häkalaun geben die schönsten und schärfsten Bilder. Gegenfärbung wirkt oft störend. Eisenhämatoxylin gibt auch sehr schöne Resultate, nur verdunkeln manchmal starkgefärbte Zellenschlüsse das Bild. Giemsa-Färbung gibt sehr schöne Kernbilder, aber selbst bei der peinlichsten Sauberkeit und Genauigkeit schlägt bei den Euglenen die Farbe oft um. Es mag dies mit der langen Vorbehandlung mit Alkohol und Äther zusammenhängen, die ja nach den allgemeinen Vorschriften (vgl. GIEMSA 1911) für reinen scharfen Ausfall der Romanowskyfärbung nicht günstig ist. Boraxkarmin und Pikrokarmin sind weniger geeignet.

Von Plasmafärbungen wurden Eosin, Orange G, Kongorot, Bleu de Lyon, Bordeauxrot und Lichtgrün angewandt. Diese Färbungsmittel sind alle gleich gut, nur muß ich bemerken, daß Eosin sehr schön die Chloroplasten, Bleu de Lyon die Paramylonkörner färbt. Die OBST'sche Nucleolenfärbung hat keine positiven Resultate ergeben.

III. Kernteilung.

a) Ruhekern.

Die Frage, wie der Ruhekern bei Euglenen gebaut ist, wurde bis jetzt ganz verschieden beantwortet.

KLEBS (1883), BÜTSCHLI (1889), KEUTEN (1895), DANGEARD (1901) u. a. haben Euglenenkerne untersucht, und alle kamen zu verschiedenen Resultaten. Ehe ich zu meinen eigenen Beobachtungen übergehe, möchte ich zuerst die Meinungen der obenerwähnten Forscher zusammenfassen.

KLEBS (1883) studiert besonders eingehend den Kern von *Euglena ehrenbergii*. „Bei *Euglena ehrenbergii* bildet die Hauptmasse des sehr großen Kerns das Kerngerüst. Sowohl im Leben, wie nach Einwirkung von Reagentien erscheint es zusammengesetzt aus gleichmäßig dicken, dicht miteinander verflochtenen Fäden; doch mußte es zweifelhaft bleiben, ob nur ineinander verschlungene Windungen einiger Fäden, resp. eines einzigen vorhanden sind, oder ob dieselben wie Balken eines Gerüstes zusammenhängen. Bei *Euglena ehrenbergii* ist der Kern von einer dünnen Membran umgeben, die durch Reagentien, wie verdünnte Salzsäure, Jodlösung usw. sich bisweilen sehr deutlich von dem Gerüst abhebt und als eine zarte, homogene Haut erscheint. Ein Nucleolus ist bei dieser Art nicht vorhanden“, während DANGEARD (1901) und HAMBURGER (1911) einen Nucleolus beschreiben. Bei anderen Arten beschreibt KLEBS einen bis mehrere (*Euglena sanguinea*) Binnenkörper von verschiedener Größe. Nach BÜTSCHLI, der über den Kern der Euglenen im allgemeinen berichtet, ist dieser folgendermaßen gebaut. „Der Charakter dieser Kerne, welche gewöhnlich eine mehr ovale Gestalt besitzen, besteht zunächst darin, daß der Nucleolus im Verhältnis zu dem gesamten Kernvolum relativ viel kleiner ist, ferner namentlich darin, daß zwischen ihm und der Kernhülle, nach Anwendung von Gerinnungsmitteln, seltener etwas grobkörnige, meist sehr fein granuliert und gut tingierbare Substanz auftritt. Auch im frischen Zustand zeigen diese Kerne häufig schon ziemlich deutliche Spuren dieser Substanz“. „Nach Behandlung mit Reagentien sieht man auch bei diesen Kernen um den Nucleolus gewöhnlich noch eine lichte Zone, worauf erst die granuliert Gerüstsubstanz beginnt, deren Grenze gegen diese Zone häufig etwas dichter und dunkler erscheint. Der Nucleolus erscheint zwar auch hier gewöhnlich ganz homogen, zuweilen tritt jedoch in ihm auch ein heller

vacuolenartiger Fleck auf.“ „... schließlich kommen noch bei manchen Formen Kerne vor, welchen ein Nucleolus ganz fehlt, und deren Substanz durchaus von der geschilderten granulierten, resp. netzigen Masse gebildet wird.“

Euglena viridis ist von KEUTEN (1895) untersucht worden: „In der Mitte des Kernes liegt ein Körper von fast gleicher Gestalt wie der Kern, dem man bisher die Bezeichnung Nucleolus beigelegt hat.“ KEUTEN nennt ihn nun „Nucleolo-Centrosoma“, weil: „er in der Kernteilung der *Euglena* eine Rolle, die ihm die Bedeutung eines aktiven Teilungsorganes gibt, spielt.“ „Die chromatische Substanz ist sehr reich im Kern vertreten. Das Chromatin ist aber nicht, wie man es gewöhnlich im ruhenden Kern findet, in Gestalt von Körnchen unregelmäßig im Kernraum zerstreut, sondern es stellt von vorn herein stäbchenförmige Gebilde dar, welche, leicht gebogen, radial zu dem zentral gelegenen Nucleolo-Centrosom gerichtet sind. Die Chromosomen sind überaus zahlreich, dabei so dicht aneinander gelagert, daß ich bei der Kleinheit des Objektes nicht imstande bin, auch nur annähernd ihre Zahl anzugeben.“ „Schwer ist es sowohl am unveränderten Kern als auch in den ersten Stadien der Teilung, eine Kernmembran nachzuweisen. Ohne Zweifel ist aber eine solche vorhanden...“ „In späteren Stadien, in denen die Chromosomen eine Umlagerung erfahren haben, tritt die Kernmembran dagegen ganz klar zutage.“

DANGEARD (1901) studiert den Kern mehrerer *Euglena*-Arten, und endlich findet er an der Hand von zwei zerdrückten Kernen, deren Teilstücke durch dünne Chromatinfäden verbunden waren, folgendes: „La masse nucléaire n'est autre chose qu'un peloton formé par l'enroulement en divers sens d'un simple cordon; il nous fut facile ensuite de voir que l'apparence granuleuse ou fibrillaire est uniquement due à la façon dont sont entremêlés les replis du spirème, ou chromospires comme nous les appellerons. Nous n'hésitons pas à dire que ce cordon existe même avec la structure du noyau dite homogène“ ... „Certains noyaux qui paraissent homogènes même pendant la division, sont en réalité constitués comme les autres“ ... „nous retrouvons cet aspect dans beaucoup de noyaux principalement ceux, qui sont à l'état condensé entre deux divisions éloignées; elle est alors associée dans les mêmes espèces à la structure pseudogranuleuse; celle-ci apparaît au moment des divisions, alors que le volume du noyau augmente; elle persiste même dans l'intervalle des divisions, lorsqu'elles-ci sont fréquentes.“ „Le nucléole ... est entouré au contact par le nucléoplasme ou

en est séparé par un intervalle plus au moins large; sa grosseur varie dans d'assez fortes proportions; la substance qui le constitue est homogène et très chromatophile.“

Ich muß noch hinzufügen, daß in neuester Zeit STEUER (1904) bei *Eutreptia* und HAMBURGER bei *Euglena ehrenbergii* und *Euglena granulata* wabige Struktur des Kernes mit Chromatinkörnchen in den Knotenpunkten der Waben abbilden.

Der Umstand, daß am Kern im lebenden Tier nichts zu erkennen ist, erschwert die Untersuchung und schließt die Kontrolle aus.

In gefärbten Präparaten habe ich den Kern von *Euglena viridis* in recht verschiedener Ausbildung gesehen. Das hängt wohl damit zusammen, daß *Euglena viridis* ihren Kern im freibeweglichen Zustand zur Teilung vorbereiten kann. Das ist um so verständlicher, als unter gewissen Umständen das Tier sich in freibeweglichem Zustande zu vermehren imstande ist. Dies wird nach KHAWKINE (1886, S. 348) bei *Euglena viridis* durch die chemische, nach ZUMSTEIN (1900, S. 169) bei *Euglena gracilis* durch die physikalische Beschaffenheit des Kulturmediums bewirkt.

Die Präparate, in denen zwischen abgekugelten Individuen viele ausgestreckte vorhanden sind, bieten günstiges Material zum Vergleich. Die ausgestreckten Tiere gelangen in der Vorbereitung zur Teilung gewöhnlich bis zum Spiremstadium und sogar weiter. Spiremstadien sieht man manchmal häufig, wobei die Spiremfäden meist etwas dicker sind, als das in Fig. 6 Taf. 11 dargestellt ist. Aus diesem Befund erkläre ich mir die verschiedenen Ergebnisse der Euglenenforscher. Besonders für *Euglena ehrenbergii* ist das auffallend (KLEBS und HAMBURGER). DANGEARD selbst findet bei vielen Euglenen nicht immer gleiche Struktur des Kernes. Besonders ausführlich behandelt er diese Frage für *Euglena sanguinea* (S. 162), welche nach seinen Beobachtungen bald einen homogenen, bald grobkörnigen, bald aus „Chromospiren“ bestehenden Bau aufweist. Es ist auch schwer, sich das Haplo- oder Chromospirocaryon (ALEXEIEFF, 1912) vorzustellen bei Euglenen mit homogener Struktur des Kernes. Diese besitzen nach DANGEARD (Totalpräparate!) *Euglena sanguinea* (S. 162), *Euglena splendens* (S. 166), *Euglena polymorpha* (S. 79), *Euglena gracilis* (S. 188), *Euglena desés* (S. 191), *Euglena oxyuris* (S. 196), *Euglena spirogyra* (S. 198).

Meine eigenen Untersuchungen über *Euglena viridis* zeigten mir im Ruhkern (Taf. 11 Fig. 1, 2) ausgestreckter oder abgekugelter Individuen rings um den Binnenkörper chromatische Sub-

stanz in Form von feinsten Bröckchen und Fädchen. Manchmal tritt mehr bröckliche Beschaffenheit des Chromatins, manchmal feinfädige zutage. Manchmal scheinen die Chromatinkörner auf einem Netzwerk aufgereiht zu sein. Von der achromatischen Substanz des Außenkernes zeigten die von mir angewandten Methoden nichts Genaueres. Herr Prof. DOFLEIN teilte mir jedoch mit, daß in seinen Präparaten von *Euglena sanguinea* dieser Bestandteil des Kernes in Form von sehr feinem Gerinnsel, das zwischen chromatischen Bestandteilen zerstreut ist, zu sehen ist. Ein geschlossenes Wabenwerk konnte ich nicht feststellen, wenn auch das Vorhandensein eines solchen zu vermuten ist. Richtige Chromatinfäden treten erst in Individuen auf, deren Kernbilder schon zu Teilungsstrukturen hinüberführen. Die chromatischen Massen sind ganz gleichmäßig im Kerne verteilt, und nur selten erscheint dieser von einer dünnen Hülle umgeben. Eine echte doppelkonturierte Membran ist indessen anscheinend nicht vorhanden, sie wird nur manchmal durch ein Kunstprodukt vorgetäuscht. Während des ganzen Prozesses der Kernteilung wird sie regelmäßig vermißt.

Nur die Umrißlinie des Kernes tritt scharf hervor, als Grenze, in der Kernflüssigkeit und Protoplasma zusammenstoßen. Selten trifft man im Ruhekerne ein oder mehrere Körnchen, da sie aber regelmäßig erst in der Prophase auftreten, so werde ich darüber weiter unten berichten. Der Binnenkörper ist kugelig oder etwas unregelmäßig gestaltet und enthält eine oder seltener mehrere Vacuolen. Seine fernere Struktur erinnert sehr an diejenige der Macronuclei der Infusorien d. h. weist kleine Körnchen auf, die dicht zusammengelagert eine kompakte Masse bilden.

b) Prophase.

Wie gesagt, das Studium der verschiedenen Phasen der Kernteilung konnte nur auf gefärbten Schnittpräparaten stattfinden. Die Serrierung der Stadien mußte ich auf den Tatsachen, die vom Studium anderer Protozoen erlangt sind, begründen, da lebendige Tiere keine Anhaltspunkte dazu gaben.

Die Vorbereitung zur Kernteilung bei *Euglena viridis* beginnt damit, daß die chromatische Substanz bedeutend zunimmt (Taf. 11 Fig. 2) und sich daher die ganzen Kerne im Präparate dunkler färben. Im Caryoplasma treten einige stark färbbare Körnchen auf. Sie erscheinen vereinzelt und liegen meist peripher.

In dem ganzen Kernraum fügen sich die färbbaren Körnchen, die den Ruhekernel bilden, zu Reihen und Zügen zusammen (Fig. 3),

und bald kann man in einigen Kernpartien deutlich Chromatin-Fäden mit verwaschenen Konturen erkennen (Fig. 3, 4). Ob die Enden der Fäden miteinander zusammenhängen, d. h., ob wir nun einen einzigen sehr langen Kernfaden oder mehrere Fäden vor uns haben, läßt sich nicht sicher entscheiden.

Die Zahl der dunklen Randkörnchen nimmt in diesen Stadien noch zu (Fig. 3, 4). Sie liegen ganz außen am Kernumfang und scheinen kleine Vorstülpungen der Kernoberfläche gegen das Plasma hin zu bilden, was aber wahrscheinlich auf Schrumpfung bei der Konservierung zurückzuführen ist. Die Fäden werden allmählich glatter und dichter; zwischen ihnen treten farblose Lücken hervor, so daß der Kern wieder durchsichtiger erscheint (Fig. 4, 5).

Die Randkörnchen nehmen auf diesem Stadium bei einigen Tieren noch zu, bei anderen wird ihre Zahl jetzt allmählich vermindert. Später verschwinden sie stets vollständig.

Über die Natur und Bedeutung dieser Körnchen kann ich nichts Endgültiges aussagen. Ich muß nur betonen, daß sie während der Zeit erscheinen, wo auch sonst starke Umgestaltungen an der chromatischen Substanz vor sich gehen und diese an Masse zuzunehmen scheint. Diese Kügelchen sind sicher anderer Natur als der Binnenkörper, weil bei Boraxcarmin-Lichtgrün-Färbung die Körnchen rot, der Binnenkörper grün erscheinen. Bei Giemsa-Färbung färben sich die Körnchen wie das Chromatin des Kernes rot, ob sie aber mit dem Chromatin identisch sind, läßt sich danach nicht entscheiden. Ich wollte nur betonen, daß ich keine färberischen Unterschiede zwischen dem Chromatin des Kernes und diesen Gebilden nachweisen konnte. KEUTEN hat im Protoplasma Körnchen wahrgenommen. „Nach Färbung mit Kerntinktionsmitteln fallen im Protoplasma Körnchen auf, die in der Einzahl oder, wie es meist der Fall ist, zu zweien vorhanden sind und sich besonders durch einen hellen Hof auszeichnen.“ Ich habe sehr viele Kerne, in denen die Körnchen im Rückgang begriffen waren, genau studiert, jedoch konnte ich nie den Austritt dieser Gebilde aus dem Kern beobachten. Sie lösen sich offenbar auf, um dann in umgewandelter Form aus Plasma abgegeben zu werden oder mit zum Aufbau der Chromatinfäden zu dienen.

Im Plasma habe ich oft viele Kügelchen gesehen, die sich stark mit Hämatoxylin blau, mit Giemsa rot färbten. Sie sind dann aber in allen Individuen des Präparates vorhanden, ohne auf obenbeschriebene Stadien beschränkt zu sein. Sie verdanken vielleicht der 48-stündigen Fixierung mit Sublimat und der sich anschließenden Behandlung ihre Entstehung, da sie in Präparaten, welche lange

der Wirkung des Fixationsgemisches ausgesetzt waren, in größerer Zahl vorhanden sind, als in solchen, die nur kurze Zeit mit dem Sublimatalkohol behandelt waren.

Der Kern der *Euglena viridis* enthält jetzt deutlich gefärbte Fäden mit hellen Zwischenräumen zwischen den Windungen, befindet sich also in einem Stadium, das wir bereits als ausgebildetes Spiremstadium bezeichnen können. Dieses Stadium hat offenbar DANGEARD auf Grund seiner Beobachtungen an einigen zerquetschten Kernen zu seiner Annahme über die Struktur der Euglenenkerne Anlaß gegeben. Die Fäden sind stark gewunden, ihre Biegungen oft sehr scharf, jedoch treten niemals Spaltung oder Verdickungen im Faden und in den Fadenknickungen auf. Nie habe ich eine Längsspaltung an den Fäden sehen können. Blasenartige Aufreibungen der Fäden, die PROWAZEK (1913) beobachtet hatte, scheinen mir das Resultat von ungenügender Fixierung zu sein.

Die Windungen sind ganz ungleichmäßig, ihr Verlauf steht in keiner gesetzmäßigen Beziehung zu dem Binnenkörper; so beobachtete ich z. B., daß einige Windungen nicht radiär, sondern in ausgesprochen tangentialer Richtung zum Binnenkörper verliefen. Selbst die genaueste Untersuchung, ob der Kern einen oder mehrere langen Fäden bildet, hat kein endgültiges Resultat erbracht. Sichere freie Enden von Fäden konnte ich nicht finden, aber bei der Kleinheit des Objektes und der dichten Lagerung der Fädenwindungen ist es auch nicht ausgeschlossen, daß mehrere Fäden, deren Enden nahe aneinander liegen, als ein einziger langer Faden erscheinen.

An der Hand der Zeichnungen Taf. 11, 6a und 6b, welche beide einem Objekt entnommen sind, kann man sich ein körperliches Bild kombinieren. Fig. 6a stellt einen mittleren optischen Schnitt bei einer bestimmten Einstellung der Mikrometerschraube dar, 6b die Oberfläche. Eine völlig naturgetreue Wiedergabe des ganzen Euglenenkerns ist eine sehr schwierige Aufgabe. Die Windungen der Fäden, sowie später die ungemein zahlreichen Chromosomen sind auf einen engen Raum zusammengedrängt. Ich mußte mich deshalb damit begnügen, nur bei bestimmten Einstellungen Teile des äußerst dichten Fadengewirres wiederzugeben; deswegen sind in einigen Bildern nur die Fäden gezeichnet worden, die bei einer bestimmten Einstellung des Mikroskops sichtbar waren, während in anderen mehrere Einstellungen kombiniert wurden. Die Ausbildung der Chromosomen aus dem Spiremstadium geht in der Weise vor sich, daß entweder die einzelnen Fäden sich verkürzen und dabei etwas verdicken, oder daß die Fäden in einzelne kleinere Stücke zerfallen. Jedenfalls lassen

sich in Fig. 7 mit Sicherheit freie Fadenenden nachweisen. Wenn wir Fig. 2 in der Arbeit von KEUTEN, wo ein Ruhekern von einer abgekugelten *Euglena* abgebildet ist, mit unseren bisher besprochenen Stadien vergleichen, so bemerken wir einen auffallenden Unterschied der Bilder, was die nächste Umgebung des Binnenkörpers anbetrifft. Bei KEUTEN ist der Binnenkörper von einem sehr deutlichen hellen Hofe umgeben, in meinen Präparaten wird der Binnenkörper dicht von dem Chromatin des Ruhekerns umgeben. Dieser Unterschied ist leicht zu erklären und zwar nicht durch die Annahme eines technischen Fehlers von KEUTEN, sondern als Verschiedenheit der beschriebenen Stadien. In der Tat stellt KEUTEN's Zeichnung ein Stadium der Ausbildung der Chromosomen aus dem Spirem dar. Unsere Fig. 7 und 8 läßt diesen Vorgang gut erkennen.

Die Chromosomen sind in diesem Stadium dichter als die Fäden in Fig. 6. Sie werden stärker von den Farbstoffen tingiert, sind kurz und verhältnismäßig dick. In einigen Präparaten (Fig. 9) kann man beobachten, daß einzelne Chromosomen aus aneinander gereihten Körnchen (Microsomen) bestehen. DANGEARD (S. 131) sagt: „Dans la division du noyau chez les Eugléniens nous avons reconnu l'existence d'un cordon nucléaire ou spirème dont les replis se présentent sous forme de granulations, de bâtonnets ou de filaments enchevêtrés; nous désignerons ces replis sous le nom de chromospires. KEUTEN les a considérées à tort comme des chromosomes; il n'existe de chromosomes véritables qu'après la rupture de deux moitiés de spirème vers la fin de la division nucléaire.“

Wie wir gesehen haben ist die Behauptung, daß das Spirem ein dauerndes Charakteristikum für Euglenkerne sein soll, nicht den Befunden entsprechend. Das Spirem persistiert bei Euglenen während der Teilung nicht, sondern stellt eine Phase der Teilung dar, wie das bei Metazoen- und Metaphytenzellen üblich ist.

Allerdings hat in neuester Zeit MERRIMAN (1913) bei *Spirogyra crassa* einen ähnlichen Teilungsmodus des Chromatins beschrieben, wie ihn DANGEARD für *Euglenen* schildert. Mit der Feststellung, daß die Chromosomenbildung bei den Euglenen nach dem Schema der Metazoenkerne sich vollzieht, können wir natürlich auch die DANGEARD'sche Bezeichnung „Chromospires“ nicht beibehalten. Was die Anordnung der Chromosomen in Fig. 7—8 anbetrifft, so können wir bemerken, daß sie sich immer mehr und mehr radiär zum Binnenkörper einstellen. Wohl nicht alle Chromosomen sind radiär angeordnet, besonders an der Peripherie nicht: aber, wie wir auch später

sehen werden, gibt es bei Euglenen keine strenge Abgrenzung der verschiedenen Stadien voneinander, und daher kann man oft in demselben Kerne Chromosomen sehen, die einem früheren und späteren Kernstadium angehören. Ein Vergleich der Abbildungen 7 bis 9 mit Abb. 2 von KEUTEN überzeugt uns, daß es sich hier um dieselben Stadien der Kernteilung handelt. Das Chromatin des Kernes ist in Form von Chromosomen ausgebildet, die radiär zum Binnenkörper angeordnet liegen. Dieser selbst ist durch einen hellen Hof von ihnen getrennt. Ich möchte noch auf die Verschiedenheit in der Länge der Chromosomen aufmerksam machen. Es ist möglich, daß diese Erscheinung in einem bestimmten Verhältnis zur Variation der Chromosomenzahl, die von DANGEARD angegeben wurde, bei Euglenen steht. Die langen Chromosomen können vielleicht „Sammelchromosomen“ darstellen. Bis jetzt verhielt sich der Binnenkörper in allen Umgestaltungen, die sich im Kern vollzogen, vollkommen untätig. Seine Größe, Form, Färbbarkeit sind, abgesehen von individuellen Variationen, immer dieselben geblieben. Der Binnenkörper ist, wie auch im Ruhekern, häufig von unregelmäßiger Gestalt und liegt im Zentrum des Kernes. Er enthält manchmal eine, manchmal jedoch mehrere kleine und große Vacuolen.

KEUTEN läßt den Binnenkörper („Nucleolo-Centrosoma“) eine besondere aktive Rolle bei der Teilung spielen, andererseits glauben HARTMANN und CHAGAS (1910) bei *Peranema* ein Centriol im Binnenkörper nachgewiesen zu haben. Diese Umstände veranlaßten mich, die Veränderungen, die sich im Binnenkörper vollziehen, besonders vorsichtig und kritisch zu betrachten.

Trotzdem sich bis jetzt im Kerne so viele wichtige Vorgänge abgespielt hatten, konnte ich am Binnenkörper nichts Wesentliches bemerken. Erst nachdem die Chromosomen ihre Ausbildung vollendet und sich radiär zum Binnenkörper angeordnet haben, tritt auch dieser in Tätigkeit ein: er streckt sich in die Länge. Es ist schwer zu sagen, ob eine Massenveränderung bei der Streckung des Binnenkörpers vor sich geht, weil sowohl die Größe der Tiere als auch die relative Größe des Binnenkörpers stark variiert.

Die Färbbarkeit bleibt dieselbe; im Innern des Binnenkörpers finden sich manchmal auch nun noch eine oder mehrere Vacuolen. Anfangs kann man die äußere Gestalt des Binnenkörpers als kurzes, gerades Stäbchen mit stumpf abgerundeten Enden bezeichnen (Fig. 10). Im weiteren Verlauf der Streckung wird der Binnenkörper zuweilen etwas gebogen. Diese Krümmung deutet vermutlich schon die Ebene der späteren Plasmateilung an, und zwar schneidet die

Teilungsebene den Binnenkörper in der Mitte seiner Krümmung quer. Deutlich zeigen dies die Vacuolen in Fig. 28 an, die bekanntlich immer am vorderen Ende des Tieres liegen.

Die Chromosomen gehen nun in eine Umlagerung ein (Fig. 10 ff.).

Es ist schwer, an einem solchen Objekt, mit so zahlreichen Chromosomen diesen Vorgang genau zu verfolgen. Es scheint aber, daß diejenigen Chromosomen, die senkrecht zur Längsachse des Binnenkörpers liegen, sich um 90° herumdrehen, daß dagegen diejenigen, die parallel zur Längsachse liegen, sich so an die Peripherie verschieben, daß der Kern annähernd einen Cylinder bildet, in welchem die Chromosomen parallel zur Längsachse des Binnenkörpers angeordnet sind.

Es wäre wichtig, die Umlagerung der Chromosomen in diesem Stadium genau kennen zu lernen, weil sie für die Deutung der Chromosomenteilung von besonderer Wichtigkeit sind. Ich konnte aber nie mit Sicherheit feststellen, daß die Chromosomen paarweise wandern. Manchmal kann man allerdings in diesen Stadien (Fig. 10) und schon früher (Fig. 7, 9) Chromosomenpaarlinge sehen. Diese sind aber weit voneinander gelagert, und die große Zahl der Chromosomen, die in verschiedenen Ebenen liegen, schließt eine genaue Antwort auf diese Frage aus. Das Stadium dauert scheinbar nur kurze Zeit, was sich aus dem relativ seltenen Vorkommen desselben in meinen Präparaten erschließen läßt.

Der Prozeß der Teilung schreitet in der Weise vor sich, daß der Binnenkörper sich noch mehr streckt, bis seine Enden am Ende des Chromosomenmantels das Plasma berühren (Fig. 11 und 12).

Die Angabe KEUTEN's, der in diesem Stadium im Binnenkörper keine Vacuolen fand, kann ich nicht bestätigen. Man findet oft Vacuolen in verschiedener Größe und Zahl.

Die Chromosomen scheinen sich in diesem Stadium zu verlängern (wie auch KEUTEN bemerkt); ihre Färbbarkeit steigt, und sie sehen wie dichte, glatte Stäbchen aus. Die Anordnung der Chromosomen bleibt annähernd, aber keineswegs streng, parallel zur Längsachse des Binnenkörpers.

Von der Art, in welcher die Chromosomen ihre parallele Anordnung zum Binnenkörper erlangen, kann man sich nach KEUTEN's Schilderung keine Vorstellung machen. Als ein Zwischenstadium zwischen dem nach KEUTEN normalen Kern bei abgekugelten Euglenen, in dem die Chromosomen radiär vom Binnenkörper ausstrahlen, und dem Kerne mit parallel zum Binnenkörper liegenden Chromosomen gibt er nur seine Fig. 3. Hier bilden in dem Kerne die

Chromosomen einen spitzen Winkel mit dem Binnenkörper, wobei sie alle diesen Winkel in einer Richtung bilden. Ein derartiges Stadium habe ich nicht beobachten können.

Späterhin schwellen die Enden des Binnenkörpers kolbenartig an; die Verdickung kann in verschiedener Weise vor sich gehen, wobei man zwei Typen zu unterscheiden hat. 1. Typus, den KEUTEN als Anfangstypus annimmt, ist die „Sanduhrform“. Der Binnenkörper hat an Masse etwas zugenommen, der Unterschied zwischen Mittelstück und Endabschnitten ist nicht erheblich (Fig. 12). 2. Typus ist die „Hantelform“; die Masse des Binnenkörpers ist relativ kleiner, die Enden knopfartig, kugelig verdickt, das Mittelstück ist dünn. Einen färberischen Gegensatz zwischen End- und Mittelstück konnte ich nicht feststellen. Bei der Färbung mit Hämatoxylin-Eosin z. B. erscheint das Mittelstück mehr rot, das Endstück mehr rotviolett; das ist wohl nur durch Dichtedifferenzen bedingt.

Der erste Typus geht beim weiteren Fortschreiten der Teilung allmählich in den zweiten über.

Die verdickten Enden des Binnenkörpers ragen in das Plasma hinein (Fig. 12, 13, 14).

e) Metaphase.

KEUTEN beschreibt die Metaphase bei der Kernteilung der *Euglena viridis* folgendermaßen; „In der folgenden Phase rücken die parallel zum Nucleo-Centrosom gelagerten Chromosomen von beiden Polen her nach dem Äquator zu, so daß die Enden des Nucleo-Centrosoms nunmehr frei in die Kernhöhle hineinragen, während die Chromosomen als breite äquatoriale Zone das Mittelstück des Nucleolo-Centrosoms umgeben. In dem weiteren Verlaufe der Kernteilung geht die kugelige oder in der Richtung des Nucleolo-Centrosoms etwas ausgezogene Form des Kernes in ein Rotationsellipsoid über, dessen kurze Achse vom Nucleolo-Centrosom gebildet wird. Analog dem Vorgange bei der gewöhnlichen mitotischen Teilung geht auf diesem Stadium auch bei *Euglena* eine Längsspaltung der Chromosomen vor sich.“

DANGEARD hat keine Metaphase beschrieben. Er nimmt nur an, daß das Spirem am Ende der Prophase aus seiner ellipsoiden Gestalt wieder in eine kugelige übergehen kann, während sich die Längsachse des Kernes bald wieder verlängert, und die Enden des Binnenkörpers vom Spirem umgeben werden. Die Chromospiren dagegen behalten die ganze Zeit über ihre parallele Lage bei. Beide Autoren

begegnen sich nur in der Annahme, daß der Binnenkörper an all den Umgestaltungen, die der Kern im Laufe der Metaphase aufweist, sich nicht beteiligt. KEUTEN findet auf diesem Stadium 3—5 Vacuolen, die im Nucleolo-Centrosom in den Endstücken auftreten. Da wir schon früher festgestellt hatten, daß Vacuolen in jedem Stadium der Kernteilung im Binnenkörper auftreten können, so ist für die Metaphase allein das Verhalten der Chromosomen maßgebend; der Binnenkörper zeigt nur die individuellen Variationen, die im vorigen Stadium beschrieben sind.

Die Chromosomen rücken, wie KEUTEN richtig sagt, „von beiden Polen nach dem Äquator zu“ und bilden eine breite äquatoriale Zone um den Binnenkörper (Fig. 11ff). Wir kommen damit zu den am schwersten verständlichen Bildern im ganzen Teilungsprozeß der *Euglena viridis*. Eine richtige Deutung derselben muß die Frage nach Chromosomentrennung und Chromosomenindividualität bei Euglenen lösen. *Euglena viridis* ist ein besonders schwieriges Objekt für solche Studien. Große Chromosomenzahl, Unmöglichkeit, diese Zahl auch nur mit Wahrscheinlichkeit festzustellen, möglicherweise Variieren der Zahl der Chromosomen und endlich, was vielleicht das Wichtigste ist, eine sehr starke zeitliche Verschiebbarkeit der Stadien für die einzelnen Chromosomen, alles das macht die Untersuchung und genaue Deutung sehr schwierig.

Von ganz besonderer Wichtigkeit ist es, daß in dem Abschnitt der Kernteilung, der uns nun beschäftigen soll, es zur Ausbildung von Doppelchromosomen kommt. In den früheren Stadien konnte man nie mit Sicherheit Doppelchromosomen im Kerne nachweisen, jetzt dagegen treten sie ganz klar zutage.

Es sei zunächst angeführt, wie die früheren Forscher die Vorgänge der Metaphase gedeutet haben.

KEUTEN hat in der Metaphase eine Chromosomenlängsspaltung beschrieben. Aber seine Zeichnung (Fig. 7) stellt nach Dicke und Länge der Chromosomen wahrscheinlich nicht die Metaphase, sondern eine Telophase oder ein spätes Anaphasestadium dar. Ich habe Oberflächenschnitte von Telophasen in meinen Präparaten gesehen, die sehr an KEUTEN's Zeichnung erinnern. KEUTEN hat keine Chromosomenspaltung in der Telophase beobachtet, und deshalb ist es verständlich, daß er, wenn er überhaupt Doppelchromosomen gesehen hat, dieses wenig klare Bild als Chromosomenspaltung in der Metaphase deuten mußte. Infolge dieses Fehlers in der Deutung behauptet KEUTEN denn auch: „Durch den Nachweis der Längsspaltung der Chromosomen ist auch die Trennung derselben in

Tochtersegmente als gesichert anzusehen.“ KEUTEN sagt weiter: „Das Stadium, welches in Fig. 8 wiedergegeben ist, läßt schon dadurch, daß die Chromosomen im Gegensatz zu ihrer bisherigen mehr regelmäßigen Anordnung jetzt mehr wirr durcheinander liegen, und manche sogar schleifenförmig gebogen sind, vermuten, daß es sich hier um Trennung und Umlagerung der Tochtersegmente handelt, zumal das Vorkommen einer Längsspaltung derselben sicher erwiesen ist. Außerdem ist bei genauerem Zusehen ein Unterschied im Dickendurchmesser verschiedener Chromosomen bemerkbar, von denen die dickeren wohl als Muttersegmente, die dünneren als Tochtersegmente aufzufassen sind.“

DANGEARD behauptet (S. 335): „Il s'agit bien d'une division transversale (von mir gesp.) des Parties du spirème qui continuaient à unir les deux moitiés; ces cordons se séparent en effet, comme le fera plus tard l'axe nucléolaire. Il est bien évident que cette division transversale entraîne la fragmentation du spirème; chaque segment devient un chromosome; mais il est impossible, de fixer leurs limites exactes, car s'ils ont leur bout libre du côté de l'équateur, on ne saurait dire d'une façon certaine s'il en est de même aux pôles.“

Ich gehe nun zur Schilderung meiner eigenen Befunde über.

Der Binnenkörper bleibt, wie gesagt, unverändert, die Form des Kernes ändert sich in Abhängigkeit von dem Zusammenrücken der Chromosomen zum Äquator und von der Bildung der äquatorialen Zone.

Die Beobachtung KEUTEN's über die charakteristische Lage des Binnenkörpers im ellipsoiden Kerne, dessen kurze Achse dieser zuerst bildet, während später „die bisher kürzere Achse des Ellipsoids zur Längsachse auswächst“, kann ich nicht bestätigen. Ich habe in der Metaphase Kerne mit längerer und kürzerer Längsachse beobachtet, aber zeitliche Unterschiede beider Stadien konnte ich nicht feststellen. Vielmehr handelt es sich hier um dieselben Stadien, die wegen der verschiedenen Form des Binnenkörpers und der verschieden dichten Chromosomenanordnung anders aussehen können. Die Chromosomen selbst drängen sich dicht in eine Äquatorialzone zusammen. Sie liegen nicht mehr parallel zum Binnenkörper, sondern sind ganz verschieden gelagert, einige liegen sogar fast senkrecht zur Binnenkörperachse (Taf. 11 Fig. 13, 14). Die Chromosomen sind verschieden lange und verschieden dicke Stäbchen, bald gerade, bald mehr oder weniger gebogen.

In Fig. 13, 14 kann man deutlich Doppelchromosomen beobachten.

Es gibt natürlich zwei Möglichkeiten zur Erklärung für die Entstehung der Doppelchromosomen.

1. Spaltung.
2. Paarung.

Die Frage wäre leicht zu beantworten, wenn sich die Zahl der Chromosomen vor und nach dem Auftreten der Doppелеlemente feststellen ließe und sich alle Chromosomen gleichartig verhielten. In der Tat ist das nicht der Fall. Die Chromosomenzahl ist uns völlig unbekannt, scheint sogar zu wechseln, und ich habe keimale einen Kern beobachtet, wo auch nur die Hälfte der Chromosomen gleichzeitig deutliche Doppелеlemente darstellte. In einigen Fällen (Fig. 14) sieht man sogar bei einer sehr dichten Äquatorialzone fast gar keine Doppelchromosomen. Andererseits zeigt Fig. 13, daß Paarlinge auftreten können, bevor eine dichte Äquatorialzone ausgebildet ist. Von vorn herein wird man ja geneigt sein, die Entstehung der Doppelstäbchen durch Längsspaltung auf dem Stadium der Metaphase anzunehmen, wie das auch KEUTEN getan hat. Indessen finden sich gar keine Bilder, die das Auftreten eines Spaltes und das allmähliche Auseinanderrücken der Spaltheilften zeigten. Nicht eine feine Spalte ist das erste, was auf eine Doppelnatur der Elemente in der Äquatorialzone hinweist, sondern, wenn die ersten Doppelchromosomen neben einer großen Zahl einfacher, allein liegender Elemente auftreten, sind die beiden Stäbchen jedes Paares durch einen weiten Zwischenraum getrennt (Fig. 11, 13) nicht streng parallel, sondern verlaufen vielfach schief zueinander, oder sind locker umeinander gewunden. In späteren Stadien erscheinen sie dagegen viel dichter aneinander angeschmiegt (Fig. 15, 16). Außerdem haben die einfachen Stäbchen, die neben den Paaren vorhanden sind, nicht etwa doppelte Dicke, so daß man ihnen ansehen könnte, daß sie noch vor der Teilung stünden, sondern sind genau so dick, wie jeder der Paarlinge der Doppelchromosomen. Das alles spricht mehr dafür, daß die Doppelchromosomen durch aneinander parallele Lagerung von je zwei vorher getrennten Chromosomen entstehen. Immerhin könnte auch eine sehr rasche, nicht in allen Stäbchen gleichzeitig eintretende Längsspaltung zu den Bildern der Fig. 13 ff. führen.

So kann man die Frage, ob wir Chromosomenpaarung oder Spaltung annehmen müssen, nicht sicher durch direkte Beobachtung der Metaphasestadien lösen, sondern die Entscheidung läßt sich nur auf Grund einer Betrachtung des ganzen Teilungsprozesses unter Berücksichtigung der folgenden Stadien fällen.

Wie gesagt, geschieht die Bildung von Chromosomenpaaren nicht bei allen Chromosomen der Äquatorialplatte gleichzeitig. Ebenso geht auch die Trennung der Doppelchromosomen zu verschiedenen Zeiten vor sich. Fig. 18 veranschaulicht das: einige Chromosomen liegen noch paarweise zusammen, andere sind in Trennung begriffen, noch andere wandern einzeln zu den Polen.

Die Art, in welcher sich hier die Chromosomen trennen, wurde von KEUTEN nicht beschrieben und DANGEARD sprach von Querteilung der Spiremsegmente.

Die Art, wie sich die Chromosomen eines Paares bei Kernteilungen überhaupt voneinander trennen, kann verschiedenartig sein.

a) Die Chromosomen bleiben parallel, aber der Spalt zwischen ihnen vergrößert sich, wie das meist bei Metazoenzellen der Fall ist.

b) Die Chromosomen bleiben parallel, bekommen aber einen queren Spalt in der Mitte, und zwei verkürzte Chromosomenpaarlinge wandern zu den Polen (*Ceratium*, BORGERT 1910).

c) Die Chromosomen trennen sich nur an einem Ende, an dem anderen bleiben sie längere Zeit verbunden (Heterotypische Mitose und zwar mit terminaler Insertion der Spindelfasern nach SCHOCKAERT 1905).

d) Die Chromosomen können gerade oder schraubenartig aneinander vorbeigleiten.

Die Möglichkeit a müssen wir bei *Euglena viridis* ausschließen, weil die längs der Trennungsachse liegenden Chromosomen sich überhaupt nicht so teilen können.

Die Möglichkeit b kennen wir bei Protozoen. Besonders schön ist diese Art der Teilung bei *Ceratium* von BORGERT beobachtet worden. Ein Vergleich der Äquatorialzonen bei *Ceratium* und *Euglena* weist einen Unterschied in der Lage der Chromosomen auf. Während bei *Ceratium* die Chromosomen annähernd parallel liegen, stellen sie bei *Euglena viridis* ein buntes Gemisch von doppelten und einfachen Stäbchen dar. Außerdem müßten nach der Teilung die Tochterchromosomen um die Hälfte kürzer sein als die Mutterchromosomen, was bei *Euglena viridis* nie zu beobachten ist. Ferner wäre es nicht schwer, bei einer verhältnismäßig geringen Zahl der gleichzeitig auftretenden Doppelchromosomen die Tochtersegmente eines Teilungspaares zu erkennen. Dies war mir aber auch niemals möglich.

Hingegen habe ich öfters die unter c beschriebenen Bilder beobachtet (Fig. 17, 18). Das ist bei *Euglena viridis* die einzige Art der Chromosomentrennung, abgesehen von dem möglichen, aber nicht

sehr wahrscheinlichen Fall d (vergl. Fig. 13 mit schraubenartig gewundenen Chromosomenpaaren in der Mitte und ein ähnliches Paar in Fig. 18, nahe einem Pol).

Vor der Trennung stellen sich die Chromosomen gewöhnlich im Winkel zum Binnenkörper ein, aber nicht alle Chromosomen auf einmal, sondern nur einige. Aus diesem Grunde kann man wohl schließen, daß der Prozeß der Chromosomentrennung ziemlich lange dauert.

Nachdem die Chromosomen sich, wie beschrieben, eingestellt haben, beginnt ihre Trennung. Sie fängt an einem Pole des Chromosomenpaares an und schreitet in der Weise fort, daß die Chromosomen, entweder nur eins oder alle beide anfangen, einen Viertelkreis zu beschreiben, wobei ein Pol der Paarlinge als Zentrum dient, während die Chromatinelemente selbst die Radien des Kreises darstellen (Fig. 17, 18). Die noch aneinander haftenden Enden liegen bald dem Binnenkörper zugekehrt, bald, und dies ist das häufigere, peripher. Besonders schön sieht man den Prozeß der Chromosomentrennung in Fig. 18, wo er durch auffallend lange Chromosomen demonstriert wird.

Die Chromosomen krümmen sich gewöhnlich während des Trennungsvorganges; häufig geht diese einseitige Krümmung später in eine S-förmige über. Fig. 18 zeigt, daß manchmal die Paarlinge dabei γ -artig gewunden sein können.

Vergleichen wir die einzelnen Chromosomen in diesem Stadium mit denen des vorhergehenden, so werden wir keinen wesentlichen Unterschied finden. Wie auch früher schon sind die Chromosomen verschieden lang. Auch ihre Dicke variiert, aber ziemlich wenig.

Die spätere Metaphase stellt Fig. 21 dar. Die Chromosomen haben sich schon alle getrennt und wandern zu den Polen hin. Einige Chromosomen sind gebogen, andere haben sich schon aufgerichtet. Der Binnenkörper, der die ganze Zeit während der Metaphase unverändert bleibt, ragt jetzt, infolge der Chromosomenwanderung, nicht mehr über die Chromosomenhülle hinaus, seine freien Enden werden jetzt von Chromosomen umgeben. Bald strecken sich die Chromosomen mehr gerade und lagern sich parallel zum Binnenkörper; dieser fängt an sich zu verlängern (Fig. 22).

Die in Fig. 21 und 22 dargestellte Binnenkörperform ist nicht unbedingt für dieses Stadium typisch, sondern variiert, wie schon früher angeführt wurde.

d) Anaphase.

So wenig die Metaphase der Kernteilung bei *Euglena viridis* bekannt war, so zahlreiche Bilder haben wir dagegen von der Anaphase. KEUTEN sagt: „Das Nucleolo-Centrosom, speziell sein Mittelstück, beginnt jetzt stark in die Länge zu wachsen. Während dieses Längenwachstums nimmt das Mittelstück etwas an Dicke ab, behält aber im übrigen seine gleichmäßige Struktur bei; die Endstücke des Nucleolo-Centrosoms bleiben im wesentlichen unverändert, sie setzen sich nur noch etwas schärfer vom Mittelstück ab als bisher. Gleichzeitig mit der Streckung des Nucleolo-Centrosoms setzen sich auch die Chromosomen in Bewegung; sie verlassen ihre äquatoriale Lage und gehen auseinander, indem der eine Teil dem einen, der andere Teil dem entgegengesetzten Ende des Nucleolo-Centrosoms zustrebt“. „Die Schleifen der Chromosomen sind flacher als auf dem vorhergehenden Stadium“, „das Mittelstück des Nucleolo-Centrosoms . . . erscheint leicht gekrümmt.“

Die Beobachtungen von DANGEARD, der in der Teilung des Kernes bei Euglenen nur zwei Phasen: Prophase und Anaphase, unterscheidet, wurden schon teilweise früher geschildert, und uns bleibt nur übrig, sie zu ergänzen: „Pendant cette période, le contour du noyau, d'elliptique est devenu cylindrique; puis il présente un léger étranglement en son milieu.“ „. . . les chromosomes s'enchevêtrent de nouveau à chaque pôle; l'axe nucléolaire continue son mouvement, entraînant avec lui chaque moitié du peloton; son allongement est limité par la surface de la cellule-mère; il se rompt dans son milieu et la substance nucléolaire se condense dans chaque noyau-frère“ (S. 335, 336).

Ich traf die frühen Anaphasenstadien ungeheuer oft in meinen Präparaten, während die spätere Anaphase und Telophase bei weitem nicht so häufig sind. Auch müssen wir hier von vornherein bemerken, daß die Bilder, wie auch früher, recht verschieden aussehen können. Die Form der Chromosomen, die Lage des Kernes im Zelleib wechseln sehr erheblich. Auch das Aussehen des Binnenkörpers variiert, jedoch streckt er sich im allgemeinen in die Länge und freie, knopfartig aufgetriebene Enden ragen etwas aus den „Tochterplatten“ heraus und in das umgebende Plasma hinein (Taf. 12 Fig. 23 ff.). Der Binnenkörper kann sich entweder in gerader Richtung strecken (Fig. 23, 24), oder er liegt gekrümmt mit beiden Enden zum Vorderende des Tieres hin (Fig. 25, 28). Der Binnenkörper ist homogen oder mit einigen Vacuolen versehen. Eine Differenzierung konnte

ich nicht beobachten, außer, daß die Dicke von Mittel- und Endstücken verschieden war.

Die Chromosomen sind jetzt meist gerade gestreckt und wandern zu den Polen des Binnenkörpers. Sie liegen locker (Fig. 23) oder dicht (Fig. 24) nebeneinander.

Die äußeren Konturen der von den auseinander rückenden Chromosomen gebildeten Tochterkerne sind bei Kernen mit einem sich gerade streckenden Binnenkörper breit zylindrisch (Fig. 23, 26), bei solchen mit gebogenem Binnenkörper mehr birnenförmig (Fig. 25, 27, 28). Im weiteren Verlauf der Teilung ziehen sich die Chromosomen mehr und mehr zu den Polen hin und umhüllen die aufgetriebenen Enden des Binnenkörpers, dessen Mittelstück immer dünner wird und endlich zerreißt. Der abgerissene Verbindungsfaden wird in die Endstücke eingezogen, wie KEUTEN angegeben hat.

Die Tochterbinnenkörper nehmen jetzt an Masse zu, zeigen größere Vacuolen und unregelmäßige Gestalt (Fig. 27, 28).

Weiterhin umgeben die Chromosomen die Binnenkörper, und jetzt oder kurze Zeit vorher tritt an jedem Chromosom ein Längsspalt auf. Diese Spaltung der Chromosomen rechne ich bereits der Telophase zu.

e) Telophase.

Über die Telophase der Euglenenkernteilung ist so gut wie nichts bekannt.

KEUTEN schreibt nur: „Schnürt sich schließlich der Kern, der allem Anscheine nach während des ganzen Teilungsvorganges seine Membran behält, in der Mitte noch durch, so haben wir zwei Kerne mit je einem Nucleolo-Centrosom in einer *Euglena*.“ Und DANGEARD: „Nous ignorons comment a lieu dans ces noyaux l'union des chromosomes en un nouveau spirème; tout ce que nous pouvons dire, c'est que les chromospires sont placées de façon variable et que leur nombre est également très différent selon les noyaux.“

Schon in späten Anaphasen trifft man längsspaltene Chromosomen und hier läßt sich nun in allen Übergängen das Auftreten und die weitere Ausbildung der Spaltung verfolgen. Zuerst treten gespaltene Chromosomen ganz vereinzelt auf, und der Spalt ist so eng, daß man ein Chromosom im Anfang seiner Spaltung von einem ungespaltenen Chromosom kaum unterscheiden kann (Fig. 27).

Daran, daß wir hier eine Spaltung vor uns haben, nicht eine Zusammenlagerung, ist gar nicht zu zweifeln: zwischen den beiden Längshälften sind zahlreiche Verbindungsfäden vorhanden, so daß

jedes einzelne Chromosom etwas kammartig aussieht. Die Verbindungsfäden nehmen an Zahl allmählich ab, und wir haben doppelte Stäbchen vor uns, die dünner und oft kürzer sind, als die Chromosomen im vorhergehenden Stadium (Fig. 29). Manchmal sind bei vorgeschrittener Trennung die Spaltheilften etwas umeinander gewunden, wie Fig. 30 zeigt. Die Zeit des Eintrittes der Spaltung ist nicht streng abgegrenzt. Bald sind die Chromosomen noch in einer frühen Telophase solid, bald sind sie schon in der Anaphase gespalten. Nach der Häufigkeit der Stadien müssen wir annehmen, daß normalerweise die Spaltung sofort oder bald nach der Durchschnürung des Binnenkörpers auftritt. In abnormen und sehr seltenen Fällen trifft man den Längsspalt in den Chromosomen schon in der Metaphase (Fig. 19, 21), so daß hier bei Beginn der Anaphase (Fig. 20) schon Doppelchromosomen (längsspaltene Chromosomen) auseinander wandern.

Was den Binnenkörper anbetrifft, so zieht er sich nach Zerreißung des Mittelstückes zusammen und nähert sich der Kugelform (Fig. 28 bis 30); seine Gestalt bleibt, abgesehen von etwas amöboiden Veränderungen, dieselbe bis zum Ende des Prozesses und er hat schon jetzt das Aussehen des Binnenkörpers, wie wir ihn bei Euglenen finden, die die Teilung bereits vollendet haben. Eine oder mehrere Vacuolen sind auch hier zu finden.

Die Chromosomen dagegen machen noch einen komplizierten Vorgang durch. Die oben beschriebenen glatten Stäbchen verlieren jetzt ihre glatte Oberfläche und zeigen zahlreiche Ausläufer und Einschnürungen. Dadurch bekommen sie ein büstenartiges Aussehen (Fig. 31). Wegen der großen Feinheit des Aufbaues lassen sich solche Chromosomen leider nicht ganz naturgetreu in Zeichnungen wiedergeben.

Nun beginnt allmählich eine Auflockerung der Chromosomen. Die Konturen der Fäden werden mehr und mehr verschwommen, sie selbst werden blasser und scheinen in einzelne Chromatinkörnchen zu zerbröckeln. Hier und da kann man noch die Doppelnatur der Chromosomen erkennen, aber sie wird bald undeutlicher; unmittelbar vor dem Verschwinden der Fadenstruktur rücken sie weiter voneinander ab und scheinen wie Einzelfäden nebeneinander zu verlaufen. Jetzt verschwindet auch der helle Hof um den Binnenkörper herum, der mehr oder weniger breit zu Beginn der Kernrekonstruktion, wie in der Prophase zu sehen ist (Fig. 30, 32). Durch diese Veränderungen gewinnt nun langsam der ganze Kern wieder das Aussehen seines Ruhestadiums. Daß der Prozeß auch unregelmäßig verlaufen kann, zeigt Fig. 35. Ein Teil des Kernes ist noch von

Doppelchromosomen erfüllt, der andere dagegen ist in dem geschilderten Umwandlungsprozeß zur Ruhestuktur des Chromatins schon weiter vorgeschritten.

Daß es sich in den letztgeschilderten Stadien um Endstadien der Teilung und nicht etwa um einfache Ruhekerne oder Vorbereitungsstadien zur Teilung handele, wird durch das Zusammenliegen der Tochtertiere bewiesen: solche Stadien habe ich stets zu meinen Zeichnungen benutzt.

Die Zellteilung von *Euglena viridis* ist so genau beschrieben, daß ich nichts hinzuzufügen brauche.

IV. Zusammenfassung und Theoretisches.

a) Das Verhalten der chromatischen Substanz.

Fassen wir kurz die Ergebnisse über die Kernteilung der *Euglena viridis* zusammen.

Aus dem Ruhekerne entsteht allmählich ein Spiremstadium. Dann bilden sich aus dem Spirem die einzelnen Chromosomen heraus, die zunächst radiär zum Binnenkörper gerichtet sind. Im weiteren Verlauf der Teilung streckt sich der Binnenkörper in die Länge und die Chromosomen nehmen nun eine annähernd parallele Lage zu ihm ein. Dann rücken sie gegen die Mitte des Binnenkörpers vor und bilden rund um ihn eine breite äquatoriale Zone (Äquatorialplatte). Die Chromosomen sind hierbei nicht mehr parallel, sondern unter einem Winkel gegen den Binnenkörper eingestellt. Während der Verdichtung des Chromosomenzylinders treten Doppelchromosomen auf, deren Längshälften sich nicht von den noch vorhandenen Einzelchromosomen in Dimensionen und Aussehen unterscheiden. In der Anaphase wandern die Hälften der Doppelchromosomen nach Art einer heterotypischen Mitose auseinander, wobei die einzelnen Chromosomen des Kernes diesen Prozeß nacheinander durchmachen. In den Tochterplatten bleiben die Chromosomen einige Zeit einheitlich, dann spalten sie sich der Länge nach.

Anfangs ist der Längsspalt sehr fein, später können die Hälften eines Chromosoms ziemlich weit voneinander liegen oder sogar sich spiralförmig umeinander drehen. Nun wird der Ruhekerne gebildet, wobei die Chromosomen lange deutlich als Doppelstäbchen, später aber als einzelne Fadenzüge zu sehen sind.

Bei der Betrachtung dieses Prozesses entstehen zwei Fragen von theoretischer Bedeutung:

1. Wie entstehen die Doppelchromosomen in der Metaphase?
2. Was wird aus den beiden Spalthälften der Chromosomen der Telophase während des Kernruhestadiums?

Was die Entstehung der Doppelchromosomen in der Metaphase anbetrifft, so bestehen zwei Möglichkeiten:

- a) Längsspaltung und
- b) Zusammenlagerung von zwei in den vorangehenden Stadien voneinander getrennten Chromosomen.

Das Schicksal der in der Telophase längsgespaltene Chromosomen während des Kernruhestadiums kann von vornherein von zweierlei Art sein:

Entweder 1. können die Spalthälften sich wieder miteinander vereinigen, so nahe zusammenrücken, daß der Längsspalt, der sich während der Telophase (oder schon während der Anaphase) gebildet hat, nicht mehr zu sehen ist; bei der Heraufdifferenzierung in der nächsten Prophase erscheint dann das zuvor gespaltene Chromosom wieder als einfaches Element; oder 2. die Spalthälften bleiben auch während des Ruhestadiums getrennt und die beiden Hälften machen als gesonderte Individuen den Schritt vom Ruhekern bis zur Metaphase durch.

Je nachdem, wie sich diese Alternative 1 und 2 entscheidet, hat auch der Vorgang der Bildung der Doppelchromosomen in der Metaphase in den beiden dort als möglich angenommenen Fällen (a — Spaltung, b — Zusammenlagerung) eine verschiedene Bedeutung.

Wir erhalten rein theoretisch die folgenden Möglichkeiten:

1 a. Die im Ruhekern wieder vereinigten Spalthälften gehen in der Metaphase wieder auseinander und trennen sich definitiv.

1 b. Je zwei in der Telophase verdoppelte, im Ruhekern wieder einheitliche Elemente vereinigen sich in der Metaphase zu Paaren, die dann im Verhältnis zu dem Zustand in der Telophase vierwertig wären; in der Anaphase wanderten dann ganze Chromosomenindividuen auseinander.

2 a. Die bereits in der Telophase verdoppelten Elemente spalten sich nochmals.

2 b. Die im Ruhekern getrennten Spalthälften der in der Telophase verdoppelten Chromosomen treten nun vor dem Auseinanderweichen wieder in eine engere Beziehung, um dann nach entgegengesetzten Kernpolen zu wandern.

Von diesen theoretischen Möglichkeiten fällt 1b sicher fort; es wäre mit diesem Vorgang eine fortschreitende Reduktion der Chromosomenzahl verbunden. Eine solche „Conjugation der Chromosomen“ ist bisher nur in generativen Zellen als Vorbereitung zur Reifeteilung beobachtet, und das ganze Reduktionsproblem ist mit diesem Vorgang eng verbunden. In unserem Falle spricht keine Beobachtung für einen solchen Vorgang, der auch theoretisch nicht erklärbar wäre.

Im Falle 2a müßten die Chromosomen von *Euglena viridis* während des Kernteilungsprozesses eine zweimalige Teilung erfahren: in der Metaphase und in der Telophase.

Nach der Teilung hätte also das Tier eine doppelte Anzahl von Chromosomen, nach einer zweiten Teilung sogar schon die vierfache.

Eine derartige zweimalige Chromosomenspaltung hat z. B. BOGGERT für *Aulacantha scolymantha* (1900 und 1909) und *Ceratium* (1910) beschrieben.

Bei *Aulacantha* entsteht aus dem spongiös gebauten Ruhekern ein dichter Knäuel von verschlungenen chromatischen Fäden. Die Kernfäden teilen sich längs, und die Spalthälften (Tochtersegmente) lösen sich innerhalb des Kernes voneinander. Dann verdichtet sich der Kern von neuem und bildet ein zweites Spiremstadium. Jetzt tritt in den Kernfäden zum zweiten Male ein Längsspalt auf. Dann wird die Äquatorialplatte gebildet, und die längsgespaltenen Chromosomen wandern auseinander. Die Tochtersegmente werden auf beide Tochterkerne verteilt, die Enkelsegmente (die Spalthälften) aber bleiben noch vereinigt.

Bei *Ceratium* spalten sich die verschlungenen Kernfäden im Spiremstadium, bilden als Doppelchromosomen eine Äquatorialplatte und werden dann quer zur Längsachse getrennt, so daß die Tochterkerne die doppelte Chromosomenzahl bekommen.

Die durch Verdoppelung vermehrte Chromosomenzahl wird aber ebenso wie bei *Aulacantha* auch bei *Ceratium* durch amitotische Kernteilung wieder auf die normale herabgesetzt.

Bei *Euglena* kennen wir aber weder Amitose noch geschlechtliche Fortpflanzung.

Die früheren Angaben über geschlechtliche Fortpflanzung bei *Euglena* sind schon längst als fehlerhaft erkannt worden. Die neueste Arbeit über dies Thema (HAASE 1910) ist nicht lückenlos, und die Resultate sind von HAMBURGER (1911) und NÄGLER (1911) mit Recht bezweifelt worden. Wenn also bei *Euglena* wirklich bei jeder Teilung analog den Vorgängen bei *Aulacantha* und *Ceratium*

eine Verdoppelung der Chromosomenzahl bewirkt würde, so müßte diese schließlich ins Unendliche anwachsen.

Im Fall 1a (Wiedervereinigung der Spaltheilften im Ruhekern, Neuauftreten und Durchführung der Spaltung in der Metaphase) und 2b (Trennung der Spaltheilften, Wiedervereinigung und Durchführung der Trennung in der Metaphase) würde die Zahlenkonstanz der Chromosomen gewahrt. In beiden Fällen ist eine verfrühte Chromosomenspaltung vorhanden und die Spaltheilften wandern in der folgenden Metaphase auseinander. Doch sind die zwischen Telophase $n-1$ und Metaphase n liegenden Vorgänge in beiden Fällen erheblich verschieden (vgl. Textfigur B).

Es fragt sich nun, für welche von beiden Möglichkeiten die Bilder von *Euglena viridis* sprechen.

Eine direkte Entscheidung der Frage nach der Entstehung der Chromosomenpaare in der Metaphase erwies sich bei *Euglena viridis* als sehr schwierig. Für die Entstehung der Doppelchromosomen durch Zusammenlagerung sprechen folgende Umstände:

1. Die Chromosomenpaarlinge der Metaphase sind immer glatte Stäbchen.
2. Sie liegen ziemlich weit auseinander und sind nie miteinander durch Fortsätze verbunden.
3. Jeder Paarling kommt an Dicke einem Einzelchromosomen gleich.

Für eine Chromosomenspaltung in der Metaphase lassen sich dagegen aus dem Studium dieser Stadien keine Gründe schöpfen.

Nach diesen Überlegungen bleibt zur Erklärung der Chromatinverhältnisse in der Metaphase von *Euglena* nur die Annahme (2) übrig, daß die Doppelchromosomen nicht das Resultat einer Spaltung, sondern vielmehr einer Zusammenlagerung sind.

Dazu passen auch die Ergebnisse, die ich aus den Endstadien der Kernteilung und der Prophase gewann. Solange die Chromosomen in der Telophase noch zu sehen sind, erscheinen sie deutlich getrennt und es liegt oft ein beträchtlicher Abstand zwischen ihnen. Zuletzt, bevor sich die fertige Ruhestuktur zeigt, erkennt man nur noch Einzelfäden von der Stärke der Spaltheilften. Das spricht sehr dafür, daß eine Wiedervereinigung der Tochtersegmente beim Übergang zum Ruhekern nicht eintritt. Ebenso wenig läßt sich beim ersten Auftreten der Chromosomen in der Prophase irgend etwas von einer Fadenspaltung erkennen. Vielmehr sieht man da und dort getrennte Einzelfäden einander parallel laufen, die als Vorläufer der dichter zusammengelagerten Paare der Meta-

phase angesprochen werden können, so daß kein Anhaltspunkt dafür besteht, daß die Spalthälften sich wieder vereinigen und dadurch die Möglichkeit b alle Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Der ganze Teilungsvorgang verläuft demnach offenbar so, daß die Chromosomen, die in der Metaphase n auseinanderwandern, sich schon in der Telophase $n-1$ spalten und durch die Stadien des Ruhekerns n und der Prophase n bis zur Metaphase n persistieren. Hier steht *Euglena* in der Organismenreihe nicht vereinzelt da.

Sehr schöne Beispiele dafür hat DEHORNE (1911) angeführt. Er selbst hat sehr eingehend Mitosen in somatischen Zellen von *Salamandra maculosa*, *Allium cepa*, *Sabellaria spinulosa*, ferner auch Spermato- und Orogenese bei *Sabellaria*, *Fasciola* u. a. studiert und hat überall gefunden, daß „les chromosomes qui doivent être éloignés définitivement les uns des autres à l'issue de la métaphase sont préparés depuis très longtemps“, und zwar: „pour une mitose n où se fait cet éloignement définitif, le début apparent de la division a toujours lieu à la mitose $n-2$, dès l'anaphase où à la télophase“ (vgl. Textfigur A).

Es ist allerdings richtig, daß die Verhältnisse bei DEHORNE'S Untersuchungsobjekten (Textfig. A) sich von denen bei *Euglena viridis* unterscheiden. Bei den Metazoenzellen, die von ihm studiert wurden sind die Chromosomen immer Doppelemente und zwar primär und sekundär gespalten. Bei *Euglena viridis* dagegen (Textfig. B) ist nur eine Spaltung zu konstatieren, die, wenn wir sie mit dem DEHORNE'Schen Schema vergleichen, der sekundären Spaltung entsprechen muß, d. h. die Chromosomen, die in der Metaphase n auseinander wandern, sind schon in der Ana- oder Telophase $n-1$ längs gespalten worden.

Dann ist aber auch, wie schon oben erwähnt, die Annahme nötig, daß die Chromatinelemente im Ruhekern als Doppelchromosomen erhalten bleiben.

BORGERT (1900, S. 244) nimmt allerdings an: „... die Möglichkeit, daß es sich bei der zweiten Längsspaltung der Kernsegmente um eine Vorbereitung für spätere Teilungsvorgänge handle, ist hier durch die Einschaltung eines Ruhestadiums vollkommen ausgeschlossen.“

Die Untersuchungen von DEHORNE u. a. (siehe darüber Referat bei DEHORNE, 1911 b) haben nun aber gerade gezeigt, daß diese Möglichkeit doch bestehen kann. Die Zeichnungen von DEHORNE

zeigen im Ruhekern wunderschöne Andeutungen von primärer, sogar sekundärer Spaltung der chromatischen Elemente.

Zusammenfassend sei gesagt: bei *Euglena viridis* tritt die Spaltung der Chromosomen in der Anaphase oder Telo-

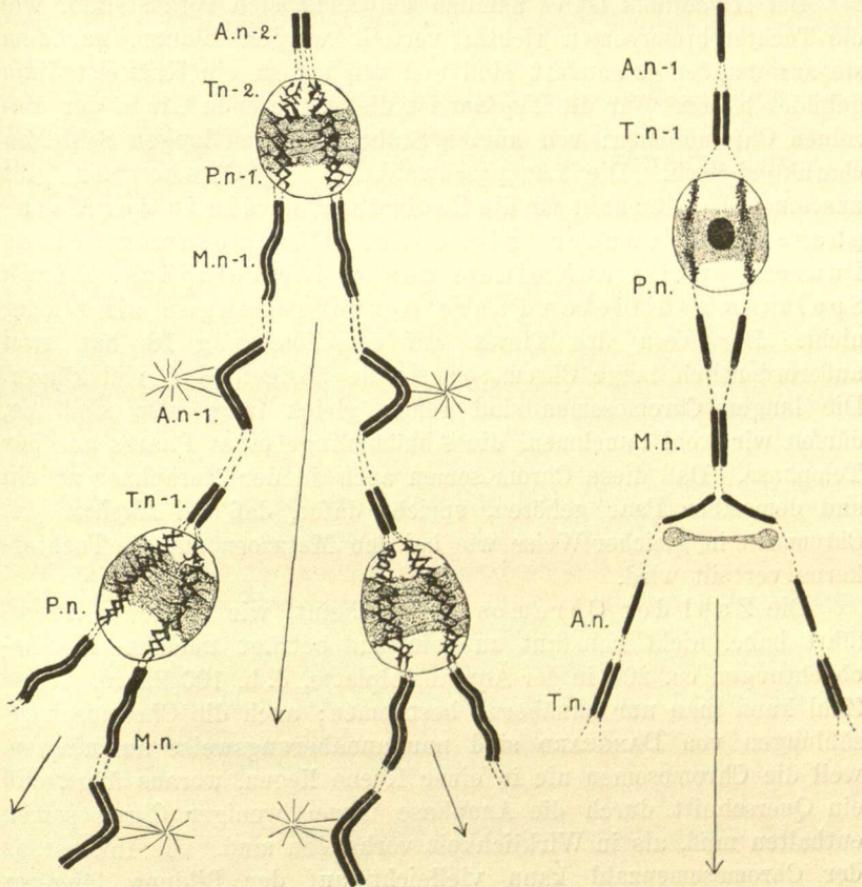


Fig. A.

Fig. B.

Textfig. A. Mitose in somatischen Metazoenzellen (DEHORNE). *A* Anaphase, *T* Telo- phase, *P* Prophase, *M* Metaphase. (Erklärung im Text.)

Textfig. B. Schicksal eines Chromosoms bei der Mitose von *Euglena viridis*. Bezeichnung wie in Textfigur A. (Erklärung im Text.)

phase der vorherigen Teilung auf. Die gespaltenen Chromosomen bewahren ihre Individualität durch den Ruhekern hindurch bis zur Metaphase, wo sie paarweise sich lagern und dann auseinander wandern.

Für die Frage nach der Bedeutung der Chromosomenteilung ist

es bedeutsam, ob die Paarlinge, die in der Metaphase zusammengehen, identisch sind mit je zwei Tochterhälften der in der Telophase gespaltenen Chromosomen, denn nur in diesem Falle wäre eine durchaus gleichmäßige Chromatinverteilung garantiert.

Bei *Aulacantha* ist es nämlich schwierig, sich vorzustellen, wie die Tochterchromosomen richtig verteilt werden können, nachdem sie auseinander gewandert sind und von neuem ein Knäuelstadium gebildet haben. Für die *Euglena* ist die variierende Länge der einzelnen Chromosomen: von kurzen Stäbchen bis zu langen Schleifen charakteristisch. Die Längenschwankung der Chromosomen gibt uns einen Anhaltspunkt für die Bestimmung, ob die in der Metaphase auseinander rückenden Chromosomen eines Paares jeweils aus einem der in der Telophase durch Spaltung gebildeten Paare hervorgegangen sind oder nicht. Der Kern des Tieres auf der Zeichnung 18 hat zwei außerordentlich lange Chromosomen, alle übrigen sind viel kürzer. Die langen Chromosomen sind genau gleich lang, also sind sie, dürfen wir wohl annehmen, die Abkömmlinge eines Paares aus der Telophase. Daß diese Chromosomen auch in der Metaphase zu ein und demselben Paar gehören, spricht dafür, daß bei *Euglena* das Chromatin in gleicher Weise wie bei den Metazoen auf die Tochterkerne verteilt wird.

Die Zahl der Chromosomen scheint, wie ich schon ausgeführt habe, nicht konstant zu sein und beträgt nach meinen Beobachtungen ca. 200 in der Äquatorialplatte, d. h. 100 Paare. Diese Zahl kann man nur annähernd bestimmen; auch die Chromospirenzählungen von DANGEARD sind nur annäherungsweise aufzufassen, weil die Chromosomen nie in einer Ebene liegen, woraus folgt, daß ein Querschnitt durch die Anaphase immer weniger Chromosomen enthalten muß, als in Wirklichkeit vorhanden sind. Die Inkonstanz der Chromosomenzahl kann vielleicht auf der Bildung längerer Sammelchromosomen beruhen. BORGERT nimmt auch bei *Aulacantha* und *Ceratium* ein Schwanken der Chromosomenzahl an.

b) Binnenkörper.

Eine Nachuntersuchung des Binnenkörpers bei *Euglena viridis* und seines Verhaltens bei der Kernteilung war insofern wünschenswert, als die Anschauungen über den Bau dieses Organells bei Euglenen überhaupt sehr verschieden sind. Alle Untersucher stimmen darin überein, daß hier die Substanz des Binnenkörpers

nichts mit den Chromosomen zu tun hat. Diese entstehen lediglich aus der Substanz des Außenkerns. (Nur HAASE (1910) will im Binnenkörper der *Euglena sanguinea* Chromosomen gefunden haben.) Es fragt sich nun aber noch, ob der Binnenkörper den Wert einer „lokomotorisch generativen Kernkomponente“ hat oder den eines einfachen „Nucleolus“ im Sinne der Metazoocytoologie.

BLOCHMANN (1894) und KEUTEN (1895) haben kein Centriol im Binnenkörper der *Euglena viridis* gefunden, dagegen haben HARTMANN und CHAGAS (1910) ein solches bei *Peranema* beobachtet und die Meinung ausgesprochen, daß das Centriol allen Flagellaten eigentümlich sei.

Unsere Untersuchung hat die Beobachtungen von KEUTEN im allgemeinen bestätigt, nur konnten wir keine Differenzierung des Binnenkörpers im Mittel- und Endabschnitte feststellen.

Die Bedeutung dagegen, die KEUTEN dem Binnenkörper der *Euglena viridis* zuschreibt, scheint mir weniger wesentlich zu sein. Es ist wohl möglich, daß in der Promitose (NÄGLER, 1909) einiger Amöben der Binnenkörper eine leitende Rolle spielt (vgl. GLÄSER (1912), CHATTON (1910), v. WASIELEWSKI u. KÜHN (1914), aber bei anderen Protozoen scheint das sicher nicht der Fall zu sein.

Die Gattung *Chlamydomorphys* z. B. bietet dafür ein sehr gutes Beispiel. Bei verschiedenen *Chlamydomorphys*-Arten verhält sich der Binnenkörper während der Teilung ganz verschieden. Bei *Chlamydomorphys stercorea* ist er nach SCHAUDINN's Angaben aktiv und leitet die Kernteilung (SCHAUDINN, 1903 und seine aus dem Nachlaß publizierten Zeichnungen in seinen gesammelten Arbeiten, siehe auch DOFLEIN, 1911), dagegen wird er bei *Chlamydomorphys schaudinni* (SCHÜSSLER, 1911) bei einigen Varietäten ganz passiv mit geteilt oder bei anderen überhaupt aufgelöst, wie ein echter Nucleolus der Metazoen, wie ich auch nach eigenen Untersuchungen bestätigen kann.

Bemerkenswert ist, daß man in der letzten Teilungsart keine Centrosomen oder Centriolen findet. SCHÜSSLER als HARTMANN's Schüler hat sicher eifrig danach gesucht. Auch POPOFF (1914), der nach SCHÜSSLER auch *Chlamydomorphys schaudinni* als eine Amöba beschreibt, hat keine Centriolen gefunden.

Das Beispiel von *Chlamydomorphys* zeigt uns also, wie vorsichtig man sein muß, wenn man dem Binnenkörper eine leitende Rolle zuschreiben will.

Wir haben keinen Anhaltspunkt hierfür, daß der Binnenkörper von *Euglena viridis* eine leitende Rolle bei der Teilung spielt.

Dagegen sprechen auch die frühen Prophasestadien, in denen trotz der starken Veränderung des Chromatins eine solche am Binnenkörper selbst nicht wahrzunehmen ist. Ferner das Hervorragen über die Kernkontur, welche ohne Einfluß auf die Teilungsfigur des Kernes bleibt.

c) Über den Begriff „Haplomitose“.

Die Theorie der „Haplomitose“ hat eine weite Verbreitung gefunden. Besonders ALEXEIEFF (1911, 1912) hat unter diesem Kernteilungstypus die Teilungsweise sehr vieler Protozoengruppen vereinigt.

Ursprünglich charakterisierte DANGEARD die Haplomitose als eine Kernteilung ohne richtige Chromosomen, mit spiremartigem Bau des Ruhekerns und einem während der Teilung persistierenden und dieselbe leitenden Binnenkörper. Das Spirem erleidet keine Längsspaltung, bildet auch keine Chromosomen, sondern wird der Länge nach auseinandergezogen und seine Windungen quer geteilt.

DANGEARD findet diesen Kernteilungstypus nicht nur bei Euglenen sondern auch in etwas modifizierter Form in den Micronucleen der Infusorien, bei Acineten, Peridineen und vermutlich auch bei Diatomeen.

ALEXEIEFF (1911) stellt den Begriff der Crypto-Haplomitose auf. Das ist eine Haplomitose, bei welcher das periphere Chromatin im Ruhekern nicht vorhanden ist, aber bei der Teilung erscheint. Dieser Forscher erweitert den Begriff der Haplomitose, indem er die Kernteilung von gewissen Protomonaden, Cystoflagellaten, Rhizopoden und Sporozoen unter diesem Begriff zusammenfaßt.

So wurde denn die Haplomitose im weiteren Sinne fast bei allen Protozoengruppen gefunden.

Die Ausführungen DANGEARD's, die er bei der Untersuchung der Kernteilung von *Euglena viridis* var. *violacea* begründet hatte, werden durch meine Beobachtungen über die Vorgänge bei der Kernteilung von *Euglena viridis* nicht bestätigt, und somit seiner Theorie der Boden zum größten Teil entzogen.

Die Frage, ob der nach DANGEARD für die Haplomitose charakteristische spiremartige Bau des Chromatins im Ruhekern bei anderen Protozoen wirklich vorhanden ist, und ob bei anderen Euglenoiden keine richtigen Chromosomen bei der Metakinese auftreten, bleibt ungelöst, denn das Tatsachenmaterial fehlt hierfür.

Ob die Haplomitose im Sinne DANGEARD's bei Protozoen überhaupt vorkommt, können wir vorläufig auch nicht entscheiden, weil die betreffenden Objekte weiterer, eingehender Untersuchung bedürfen. Es ist wohl möglich, daß neue Untersuchungen Licht auf diese Frage werfen und die komplizierten Vorgänge bei *Euglena viridis* genetisch erklären werden. Wie gesagt, geben die Untersuchungen von MERRIMAN an *Spirogyra* und *Allium* (1907, 1913) ähnliche Bilder für die Metakinese, wie sie DANGEARD schon gezeichnet hat. Aber der Kern von *Spirogyra* macht ein echtes Ruhestadium durch und bildet sein Spirem in ganz anderer Weise. Denn dort stammt das Chromatin zum Teil mindestens aus der Substanz des Nucleolus. Der Kern enthält kein „Nucleolo-Centrosom“, das für die Haplomitose charakteristisch sein soll.

ALEXEIEFF (1913) hat 12 Typen der primitiven Mitosen für Protozoenkerne aufgezählt, jedoch folgt die Kernteilung von *Euglena viridis* keinem dieser Typen genau. Eine vollkommene Mitose ist sie auch nicht, weil die achromatische Figur keine wesentliche Rolle spielt. Das Fehlen der achromatischen Figur einerseits, und die weitspezialisierten Vorgänge andererseits, die sich an den Chromosomen abspielen, werden noch durch die Persistenz des Binnenkörpers kompliziert. Ich bin der Ansicht, daß uns bis jetzt noch genügend Vergleichsmaterial fehlt, um der Mitose bei *Euglena* einen systematischen Platz anzuweisen. Die Protozoologie hat in den letzten Jahren einen gewaltigen Aufschwung genommen, aber viele ihrer Hypothesen tauchen nur auf kurze Zeit auf, um bald vergessen zu werden. Die Bemerkung DOFLEIN's, die er in seinem Lehrbuch (1911) ausgesprochen hat: „Unsere Kenntnisse über die Kernteilung sind aber noch nicht genügend groß und vertieft, um eine gut begründete Theorie aufzustellen“, hat auch bis jetzt ihre Richtigkeit nicht verloren.

Mir scheint es, daß man dem Bau und den Vorgängen, die sich am Chromatin abspielen, mehr Aufmerksamkeit schenken muß, wenn man eine Klassifikation der Teilungstypen anstrebt. Bei einigen Teilungsvorgängen, wie etwa im vorliegenden Falle, sind wir nicht imstande, ein Teilungszentrum mit unserer gegenwärtigen Technik zu entdecken; oder ist ein solches überhaupt nicht vorhanden und können die Chromosomen „wie selbständige Organismen . . . selbständig polar wandern“? (PROVAZEK, 1913). Über das Verhalten der Chromosomen aber ist uns viel mehr bekannt.

V. Anhang.

a) Dauercysten.

Der Vorgang der Encystierung bei *Euglena viridis* ist schon genau beschrieben (KLEBS, BÜTSCHLI, KHAWKINE), nur über die Struktur der Hülle selbst haben wir wenig genaue Angaben.

Da meine Beobachtungen über diesen Gegenstand von den früheren etwas abweichen, will ich die Hülle der Dauercysten von *Euglena viridis* beschreiben.

Nach KLEBS und BÜTSCHLI soll die Hülle glatte Oberfläche besitzen und konzentrische Schichtung aufweisen. Aber bei starker (2300×) Vergrößerung ist deutlich zu beobachten, daß die Oberfläche der Hülle feine Höckerchen trägt (Fig. 36), die bei schwacher Vergrößerung konzentrische Schichtung vortäuschen können. Jedem Höckerchen entspricht eine dunklere Partie in der Wand der Hülle, so daß die Hülle radiär gestreift aussieht. An einem Pole der eiförmigen Cyste befindet sich eine Öffnung. Ob diese etwa durch eine Ausscheidung besonderer Art verschlossen wird, konnte ich nicht feststellen. Die Wand der Cyste ist rings um die Öffnung etwas verdickt, der äußere und innere Rand der Öffnung abgerundet.

Der Körper der *Euglena* nimmt in den Schnittpräparaten nicht das ganze innere Volumen der Cyste ein, was entweder auf die Fixierung zurückzuführen ist, oder es liegt, wie das bei manchen Protozoen der Fall ist, der Körper des Tieres, wegen starken Wasserverlustes beim Prozeß der Encystierung der Hülle, nicht dicht an. Im Plasma sind große Vacuolen zu beobachten.

Der Kern befindet sich im Ruhezustand; einmal habe ich ihn aber auch in Anaphase gesehen.

b) Parasiten.

Meine Euglenen waren stark mit Chytridiaceen (?) infiziert. Dieser Umstand kann nicht etwa krankhafte Kernteilungsbilder vortäuschen, weil infizierte Euglenen sich nicht teilen können. Der Kern bei solchen Euglenen (Fig. 37) degeneriert unter Bildung von großen Brocken und Klumpen des Chromatins. Der Kern wird stark an die Seite des Tieres gedrückt und färbt sich intensiv. Da ich reichhaltiges Material von diesen Parasiten bekommen habe, werde ich noch später auf sie zurückkommen.

Die Literatur über diese Frage kann man bei NÄGLER (1911), der Chytridiaceen von *Euglena sanguinea* studiert hat, finden.

Zusatz bei der Korrektur. Da es mir im wissenschaftlichen Interesse gelegen schien, daß die in meinem Institut entstandene sorgfältige Arbeit nicht zu lange liegen blieb und da der Verfasser durch die Kriegsereignisse voraussichtlich noch für längere Zeit von uns getrennt ist, hielt ich mich für verpflichtet in Gemeinschaft mit Kollegen Prof. Kühn die Korrektur zu besorgen.

Freiburg i. Br., Mai 1915.

F. DOFLEIN.

Literaturverzeichnis.

- ALEXEIEFF (1911): Haplomitose chez les Eugléniens et dans d'autres groupes de protozoaires. C. R. Soc. Biol. Paris T. 71.
- (1912): Le parasitisme des Eugléniens et la Phylogénie des Sporozoaires sensu stricto. Arch. de Zool. expér. 5^e Serie. T. 10.
- (1913): Systematisation de la mitose dite „primitive“. Sur la question du centriole. Arch. f. Protistenk. Vol. 29.
- BLOCHMANN (1894): Über die Kernteilung bei *Euglena*. Biol. Centralbl. Bd. 14.
- BORGERT (1901): Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien. speziell von *Anlacantha scolymantha*. H. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 14.
- (1909): Dasselbe II. Teil. Arch. f. Protistenk. Bd. 14.
- (1910): Kern- und Zellteilung bei marinen *Ceratium*-Arten. Arch. f. Protistenk. Bd. 20.
- BÜTSCHLI (1889): Protozoa in BRONN's „Klassen und Ordnungen des Tierreichs“. Bd. 1 Abt. 2.
- CHATTON (1910): Essai sur la structure du noyau et la mitose chez les Amœbiens. Faits et théories. Arch. de Zool. expér. 5^e Serie T. 5.
- DANGEARD (1901): Recherches sur les Eugléniens. Le Botaniste. 8^e Serie.
- DEHORNE (1911): Recherches sur la division de la cellule. I. Le duplicisme constant du chromosome somatique chez *Salamandra maculosa* Laur. et chez *Allium cepa* L. Arch. f. Zellforsch. Bd. 6.
- (1911): II. Homéotypie et Hétérotypie chez les Annélides polychètes et les trematodes. Arch. de Zool. expér. 5^e Serie T. 9.
- DOFLEIN (1911): Lehrbuch der Protozoenkunde. 3. Aufl. Jena.
- GIEMSA (1911): Fixierung und Färbung der Protozoen. In „Handbuch der pathogenen Protozoen“, hrsggeg. von PROWAZEK. Leipzig.
- GLAESER (1912): Untersuchungen über die Teilung einiger Amöben, zugleich ein Beitrag zur Phylogenie des Centrosoms. Arch. f. Protistenk. Bd. 25.
- HAASE (1910): Studien über *Euglena sanguinea*. Arch. f. Protistenk. Bd. 20.

- HAMBURGER (1911): Studien über *Euglena Ehrenbergii*, insbesondere über die Körperhülle. Sitz.-Ber. der Heidelberger Akad. der Wiss. Math. Naturwiss. Kl.
- HARTMANN u. CHAGAS (1910): Flagellaten-Studien. Mem. do Inst. Oswaldo Cruz. T. 2.
- KEUTEN (1895): Die Kernteilung von *Euglena viridis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60.
- KHAWKINE (1886): Recherches biologiques sur l'*Astasia ocellata* n. s. et l'*Euglena viridis*. Ehr. II. L'*Euglena viridis*. Ann. des Sc. nat. Zool. VII. Serie T. 1.
- KLEBS (1883): Über die Organisation einiger Flagellaten-Gruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Unters. aus d. Bot. Inst. zu Tübingen Bd. 1.
- MERRIMAN (1904): Vegetative cell division in *Allium*. Bot. Gaz. Bd. 37.
- (1913): Nuclear division in *Spirogyra crassa*. Bot. Gaz. Bd. 56.
- MOROFF (1904): Beitrag zur Kenntnis einiger Flagellaten. Arch. f. Protistenk. Bd. 3.
- NÄGLER (1909): Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.
- (1911): Studien über Protozoen aus einem Almtümpel. II. Parasitische Chytridiaceen in *Euglena sanguinea*. Arch. f. Protistenk. Bd. 23.
- POPOFF (1911): Über den Entwicklungszyclus von *Amoeba minuta* n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 22.
- PRINGSHEIM (1913): Kulturversuche mit chlorophyllführenden Mikroorganismen. COHN's Beitr. z. Biol. d. Pflanz. Bd. 12.
- PROWAZEK (1913): Studien zur Biologie der Protozoen. VI. Arch. f. Protistenk. Bd. 31.
- SCHAUDINN (1903): Untersuchung über Fortpflanzung der Rhizopoden. Arb. aus d. K. Gesundheitsamte. Bd. 19.
- SCHOCKAERT (1905): La fécondation et la segmentation chez le Thysanozoon Brocchi. La Cellule. T. 22.
- SCHÜSSLER (1911): *Chlamydomyces schaudinni* n. sp. (Vorl. Mitt.) Arch. f. Protistenk. Bd. 22.
- STEUER (1904): Über eine Euglenoide (*Eutreptia*) aus dem Canale grande von Triest. Arch. f. Protistenk. Bd. 3.
- WASIELEWSKI, TH. v. u. A. KÜHN (1914): Untersuchungen über Bau und Teilung des Amöbenkernes. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 38.
- ZUMSTEIN (1900): Zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis*. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 34.

Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren wurden mit Hilfe des ABBE'schen Zeichenapparates und ZEISS' aprochrom. Imm. 2 mm N. A. 1,40, Comp. Oc. 12 bei ca. 2300facher Vergrößerung entworfen. Die Zeichenfläche des BERNHARD'schen Zeichentisches wurde auf die Höhe des Objektisches eingestellt. Sämtliche Präparate sind mit Sublimat-Alkohol nach SCHAUDINN fixiert.

Tafel 11.

- Fig. 1. Ruhekern. Giemsa-Färbung.
 Fig. 2—10. Prophase.
 Fig. 2 u. 5. Ausbildung des Spirems. Giemsa.
 Fig. 3. Dasselbe. Hämalau.
 Fig. 4. Dasselbe. Hämatein-Eosin.
 Fig. 6. Spiremstadium. Hämatoxyl. Del. a. Optischer Schnitt. b. Oberfläche.
 Fig. 7. Ausbildung und Verlagerung der Chromosomen zu radiärer Anordnung. Giemsa.
 Fig. 8 u. 9. Dasselbe. Hämalau.
 Fig. 10. Dasselbe. Hämatoxyl. Del.
 Fig. 11—18. Metaphase.
 Fig. 11 u. 12. Parallele Lagerung der Chromosomen zum Binnenkörper. Hämatoxyl. Del.
 Fig. 13. Die Chromosomen verlieren ihre parallele Anordnung. Lockeres Stadium. Hämatein-Eosin.
 Fig. 14. Verdichtung der Äquatorialplatte und Entstehung der Doppelchromosomen. Anfangsstadium. Giemsa.

Tafel 12.

- Fig. 15. Dasselbe. Fortgeschrittenes Stadium. Hämatein.
 Fig. 16. Dasselbe. Dasselbe. Hämalau.
 Fig. 17 u. 18. Trennung der Tochterchromosomen. Hämatoxyl. Del.
 Fig. 19. Verfrühte Chromosomenspaltung. Abnormität. Giemsa.
 Fig. 20. Dasselbe. Hämatoxyl. Del.
 Fig. 21—27. Anaphase.
 Fig. 21. Anaphase. Hämatoxyl. Del.
 Fig. 22, 23, 25 u. 26. Anaphase. Hämatein.
 Fig. 24. Anaphase. Hämalau.
 Fig. 27. Beginnende Chromosomenspaltung. Giemsa.
 Fig. 28—35. Telophase.
 Fig. 28. Chromosomenspaltung, die Chromosomen sind noch kammartig verbunden. Hämatoxyl. Del.
 Fig. 29. Die Chromosomen sind weiter auseinander gerückt. Hämatoxyl. Del.
 Fig. 30. Dasselbe. Einige sind verschlungen. Giemsa.
 Fig. 31. Beginnende Auflockerung der Paarlinge. Hämatoxyl.-Eosin.
 Fig. 32, 33 u. 34. Dasselbe. Spätere Stadien. Giemsa.
 Fig. 35. Dasselbe. Einige Chromosomen sind noch paarweise angeordnet, andere sind auseinander gerückt. Giemsa.
 Fig. 36. Cyste. Hämatein-Eosin.
 Fig. 37. Mit Chytridiaceen infiziertes Individuum. Borax-Carmin-Bleu de Lyon.

