

Über die Chromatinverhältnisse bei *Angio- stomum (Rhabdonema) nigrovenosum*.¹

Von

W. Schleip.

Bei vielen Tieren unterscheiden sich bekanntlich die Männchen in konstanter Weise hinsichtlich des Chromosomenbestandes von den Weibchen; im einfachsten Falle besitzen sie ein Chromosom weniger als die Weibchen, und zwar ist ihre Chromosomenzahl eine ungerade. Dieser Unterschied bleibt durch einen einfachen Mechanismus dauernd erhalten. Wenn nämlich die Reduktionsteilung eintritt, bei welcher bekanntlich die Chromosomen, ohne sich zu spalten, auf die Tochterzellen verteilt werden, so entstehen bei der Eireifung wegen der geraden Chromosomenzahl der Weibchen lauter gleiche Eier, bei der Samenreifung infolge der ungeraden Chromosomenzahl der Männchen aber zweierlei Spermien, indem die Hälfte derselben ein Chromosom mehr als die andern erhält. Die von ersteren befruchteten Eier besitzen die größere Chromosomenzahl und werden zu Weibchen, die andern zu Männchen. Ähnlich verhält es sich, wenn der Unterschied zwischen männlichem und weiblichem Chromosomenbestand komplizierter ist. Auf Grund dieser Tatsachen nimmt man jetzt bekanntlich an, daß enge Beziehungen zwischen Chromatin und Geschlechtsbestimmung bestehen, über welche genaueres allerdings nicht bekannt ist.

Nachdem nun durch BORING, BOVERI und EDWARDS das Vorkommen solcher während der Spermatogenese nur der Hälfte aller Samenzellen zugeteilter Chromosomen („Geschlechtschromosomen“) bei mehreren Nematodenarten nachgewiesen war, erschien die An-

¹ Die ausführliche Arbeit befindet sich im Druck und erscheint im Archiv für Zellforschung.

nahme gerechtfertigt, daß dieselben bei Nematoden ebenso allgemein verbreitet sind wie bei gewissen Insektenordnungen. Es gibt aber bekanntlich nicht nur getrennt geschlechtliche, sondern auch zwittrige Nematoden, und außerdem auch einige, bei welchen eine hermaphroditische, parasitische Generation mit einer gonochoristischen, freilebenden abwechselt; zu diesen gehört *Angiostomum nigrovenosum*, welches während seiner parasitischen Generation in der Lunge des braunen Frosches und anderer Anuren schmarotzt. Es lag nun sehr nahe, zu untersuchen, wie sich in diesem komplizierten Falle die Geschlechtschromosomen verhalten, falls sie auch hier tatsächlich vorhanden sind. Ich habe bisher die Ei- und Samenreifung bei der zwittrigen Generation sowie das Verhalten des Chromatins während der ersten Entwicklung der getrennt geschlechtlichen Generation untersucht und teile die Ergebnisse, welche für die Frage nach den Beziehungen zwischen Chromatin und Geschlechtsbestimmung von Bedeutung sein dürften, hier in Kürze mit.

Obwohl also die parasitische Generation sowohl Eier wie Samenzellen erzeugt, ist sie nach dem Bau des Somas doch rein weiblich. Es ist ausgeschlossen, daß die Tiere sich gegenseitig begatten.

Wie bei andern Nematoden kann man auch hier die beiden Keimröhren in eine Keimzone, eine Synapsiszone, eine Wachstumszone, das Receptaculum seminis und den Uterus einteilen.

Die Eibildung und die Eireifung verlaufen bei der zwittrigen Generation von *Angiostomum* im wesentlichen ebenso wie bei andern Nematoden. In den Ovogonien, oder wenn wir eine indifferente Bezeichnung wählen, in den Urkeimzellen findet man 12 Chromosomen, unter welchen man häufig, aber nicht immer deutlich, vier kleinere und acht größere unterscheiden kann. Es sei gleich hinzugefügt, daß ich in andern Phasen des Chromatinzyklus (in den Ovocyten, Spermatoocyten und Furchungszellen) entsprechende konstante Größendifferenzen nicht feststellen konnte. Bei den Vermehrungsmitosen teilen sich alle Chromosomen in gleicher Weise. Die letzte Zellgeneration der Keimzone tritt in das Synapsisstadium ein, darauf folgt das Wachstumsstadium, währenddessen die Eier ihre volle Größe annehmen. Danach erscheinen in den Keimbläschen sechs Doppelchromosomen, die, nach allgemeinen Gründen und nach dem Verhalten der Chromosomen in den Spermatoocyten zu urteilen, durch paarweise Konjugation der 12 Einzelchromosomen entstanden sein müssen. Es folgen die beiden Reifungsteilungen und schließlich treten in den weiblichen Pronukleus sechs Einzelchromosomen ein;

vermutlich wird bei der ersten Reifungsteilung die Halbierung der Chromosomenzahl herbeigeführt. Auch McDOWALL hatte schon in den Ovocyten von *Angiostomum* sechs Doppelchromosomen festgestellt und faßte ebenfalls die erste Teilung als Reduktionsteilung auf.

Schon SCHNEIDER hat gefunden, daß in den Keimröhren der parasitischen Generation von *Angiostomum* außer Eiern auch Samenzellen entstehen; doch widmete er ebenso wie MAUPAS, welcher auch hermaphroditische Nematoden untersuchte, dem Vorgang der Samenbildung keine größere Aufmerksamkeit. Wir haben es nicht mit einem Zwitter zu tun, der, wie diese Forscher annahmen, nur einmal und zwar in jugendlichem Zustande Samenzellen und darauf ausschließlich Eier erzeugt, sondern es entstehen in seiner Keimröhre mindestens zweimal, wahrscheinlich aber viel öfter abwechselnd Eier und Spermatozoen. In älteren Exemplaren findet man das Receptaculum seminis mehr oder weniger reichlich mit fertigen Samenzellen gefüllt, außerdem aber in der Wachstumszone der Keimröhre einen ziemlich kurzen Abschnitt, in welchem die Spermatozoen entstehen (Hodenzone). Auf den allgemeinen Bau dieser Hodenzone gehe ich hier nicht näher ein, sondern erwähne nur, daß mindestens die größte Anzahl der sie zusammensetzenden Spermatozyten erster Ordnung aus denjenigen Zellen sich differenzieren, welche unmittelbar auf die Synapsiszone folgen. Das geschieht dadurch, daß diese Zellen statt stark heranzuwachsen wie die Ovocyten, sich nur wenig vergrößern. Die so entstandene Hodenzone rückt in der Keimröhre mit dem gesamten Inhalt derselben, d. h. den vorher gebildeten Eiern gegen das Receptaculum hin abwärts, während oberhalb von ihr aus den Zellen der Synapsiszone nun wieder Ovocyten entstehen. Dabei bilden die Spermatozyten sich aus, die Samenreifungsteilungen treten ein, und die schließlich entstandenen Spermatozoen füllen alsdann das Receptaculum seminis wieder auf, so daß auch die nachfolgenden Eier noch genügend Samenzellen zur Befruchtung antreffen.

In den jüngsten Spermatozyten erster Ordnung ist das Chromatin in Fadenform angeordnet. Während der Nukleolus früher oder später ebenso wie in den Ovocyten zugrunde geht, verkürzt sich einer der Fäden zu einem kleinen, stets ungeteilten Chromosom; darauf entsteht ein zweites ebensolches. Diese beiden zuerst sich verdichtenden Chromosomen sollen als Heterochromosomen („Geschlechtschromosomen“) bezeichnet werden. Erst nach ihnen ent-

wickeln sich die andern, und zwar fünf von Anfang an deutlich doppelte Chromosomen. Es sind also im ganzen in den Spermatocyten sieben zu zählen, und diese Zahl muß darauf beruhen, daß hier im Gegensatz zu den Ovocyten nur zehn der Einzelchromosomen paarweise miteinander konjugierten, die andern zwei, die Heterochromosomen, aber ungepaart blieben oder sich wenigstens frühzeitig wieder getrennt haben. In seltenen Fällen sind aber die beiden Heterochromosomen ebenfalls mehr oder weniger deutlich miteinander vereinigt, so daß man dann sechs ziemlich ähnlich aussehende Doppelchromosomen findet. Daraus kann man zweierlei schließen: Erstens, daß tatsächlich alle Doppelchromosomen aus zwei Einzelchromosomen durch Aneinanderlegung entstanden sind, und zweitens, daß die Einheiten jedes Doppelchromosoms wirklich Einzelchromosomen und nicht durch äquale Teilung entstandene Längshälften von Doppelchromosomen sind. Bei der weiteren Verkürzung und Verdichtung eilen die Heterochromosomen den andern auch fernerhin voraus; es wird dabei allerdings oft recht schwer, die Doppelchromosomen von den beiden Heterochromosomen zu unterscheiden. Die Zahl von sieben Chromosomen ist stets sehr leicht in der Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung festzustellen. Wenn der Nukleolus länger als gewöhnlich erhalten bleibt, so kann man ihn von den Chromosomen immer leicht dadurch unterscheiden, daß er sich mit DELAFIELDSchem Hämatoxylin viel blasser als jene färbt.

Die erste Samenreifungsteilung bedeutet für die fünf Doppelchromosomen eine Reduktionsteilung, da je eines ihrer Einzelchromosomen in jede der beiden Spermatocyten zweiter Ordnung gelangt. Die Heterochromosomen dagegen teilen sich, so daß sie also eine Äquationsteilung durchmachen. Bei der Wanderung an die Spindelpole bleiben die Spaltheilften der Heterochromosomen hinter den andern zurück, und zwar häufig eines bedeutender als das andere.

Die fünf gewöhnlichen Chromosomen erfahren in jeder Spermatocyte zweiter Ordnung alsbald eine Spaltung, die beiden Heterochromosomen aber nicht. Daher findet man in der Äquatorialplatte der zweiten Samenreifungsteilung zwei einzelne und fünf geteilte Chromosomen; die Spaltheilften der letzteren können zuweilen ziemlich weit auseinanderweichen. Die zweite Samenreifungsteilung ist, wenn wir die oben angeführten Gründe in Betracht ziehen, in Bezug auf die fünf gewöhnlichen Chromosomen eine Äquations-

teilung, in Bezug auf die beiden Heterochromosomen aber eine Reduktionsteilung, da je eines von ihnen ungeteilt in jede Spermatide gelangt. Auch sonst hat man ein ungleiches Verhalten der gewöhnlichen und der Heterochromosomen hinsichtlich der Art ihrer Teilung beobachtet. Bei der Wanderung an die Pole der Spindel bleiben auch hier die Heterochromosomen hinter den andern zurück und wiederum das eine beträchtlicher als das andere; darauf komme ich gleich zurück.

Im Plasma der Spermatocyten erster Ordnung waren kurz vor der Auflösung der Kernmembran hellere Stellen, wie Vakuolen aussehend, aufgetreten. An ihrer Stelle findet sich später heller gefärbtes, beinahe homogen erscheinendes Plasma, während das übrige sich dunkel färbt. Wenn die Spermatocyte zweiter Ordnung sich in die beiden Spermatiden teilt, bleiben diese so lange miteinander im Zusammenhang, bis sie sich zu den reifen Spermatozoen umgebildet haben. Während des letzteren Vorganges sammelt sich das dunkle Plasma da an, wo die Schwesterspermatiden aneinanderstoßen, das helle dagegen wird distalwärts davon verlagert. In jede Spermatide sind also ebenso wie in den weiblichen Pronukleus sechs Einzelchromosomen eingetreten; aber während in der einen das Heterochromosom sich mit den fünf gewöhnlichen zur Bildung des Kernes vereinigt, bleibt es in der andern im dunkeln Plasma in der Nähe der Grenze zwischen beiden Spermatiden liegen, und der Kern dieser Spermatide setzt sich nur aus den fünf gewöhnlichen Chromosomen zusammen. In beiden Spermatiden kommt der Kern in das helle Plasma zu liegen, und dieses löst sich schließlich mit dem Kern als reife Samenzelle von dem dunklen Plasma, dem Restkörper, los. Die Restkörper der beiden Spermatiden bleiben noch mehr oder weniger lang aneinander hängen, und man kann dann in dem einen noch das abgestoßene Chromosom als ein kleines Körnchen sehen. Auf diese Weise ist es dazu gekommen, daß die eine Hälfte aller Spermien sechs, die andere aber nur fünf Chromosomen enthält.

Wie zu erwarten stand, ergab sich, daß zweierlei Embryonen im Uterus liegen. Die einen enthalten 12 Chromosomen, die andern nur 11. Dabei ist aber zu beachten, daß diese Zahl nur in den Zellen der Keimbahn erhalten bleibt, während sie sich in den somatischen Zellen verdoppelt, so daß wir 24 bzw. 22 Chromosomen vorfinden. Das beruht darauf, daß das, was wir bisher als ein Einzelchromosomen bezeichnet haben, in Wirklichkeit ein aus zwei

Einheiten bestehendes Sammelchromosom ist. Dieser Zerfall der Sammelchromosomen in ihre Einheiten kann offenbar abnormerweise auch sonst eintreten; denn ich fand zweimal in der ersten Richtungs-
spindel des Eies 12 kleinere Doppelchromosomen.

Den weiteren Verlauf des Chromatinzyklus habe ich, wie erwähnt, noch nicht verfolgt, da andere Arbeiten zu einem vorläufigen Abschlusse drängten. Wir müssen erwarten, daß die Embryonen mit 11 Chromosomen zu Männchen und die mit 12 zu Weibchen werden. Das kann nach den bisherigen Beobachtungen an Insekten, Nematoden usw kaum bezweifelt werden. Wenn aber die Männchen eine ungerade Chromosomenzahl enthalten, so müssen sie notwendigerweise zweierlei Samenzellen erzeugen, solche mit fünf und andere mit sechs Chromosomen. Da aber alle zwittrigen Tiere stets 12 Chromosomen besitzen, so müssen die Samenzellen mit nur fünf Chromosomen auf irgend eine Weise zugrunde gehen oder wenigstens die von ihnen befruchteten Eier. Die erstere Annahme ist nicht unwahrscheinlich; denn wir kennen analoge Vorgänge von Aphididen und Phylloxeriden durch die Untersuchungen von T. H. MORGAN, W. B. VON BAEHR und N. STEVENS: Hier entstehen aus den befruchteten Eiern, den Wintereiern, ebenfalls nur Individuen mit der weiblichen Chromosomenzahl, obwohl die Männchen zweierlei Spermatozoen hervorbringen; es gehen aber hier diejenigen Spermatozoen während ihrer Entstehung zugrunde, welche die geringere Chromosomenzahl besitzen.

Auch sonst können wir die Vorgänge bei *Angiostomum* jenen bei den genannten Insekten vergleichen. Es entstehen nämlich auch dort Männchen und Weibchen, obwohl sie verschiedene Chromosomenzahlen aufweisen, aus einer Individuenform, da sie parthenogenetisch von Weibchen hervorgebracht werden. Das geschieht dadurch, daß in den zu Männchen werdenden Eiern Chromosomen zugrunde gehen oder ausgestoßen werden, doch konnte von MORGAN und VON BAEHR noch nicht sicher festgestellt werden, wie das geschieht.

In den zwittrigen Individuen von *Angiostomum* entstehen also männliche Keimzellen, obwohl diese Individuen die für Weibchen charakteristische Chromosomenzahl enthalten; die Spermatozyten besitzen ebenso wie die Eier die Zahl von 12 Einzelchromosomen. Daher kann die Chromosomenzahl entweder überhaupt nicht oder wenigstens nicht immer oder nicht allein bestimmen, was für eine Art von Keimzellen in einem Individuum entsteht. Gewisse Be-

obachtungen über die Hodenzonen, auf welche ich hier nicht eingehe, scheinen dafür zu sprechen, daß äußere Bedingungen für die Entwicklungsrichtung der jungen Keimzellen maßgebend sein können, ohne daß damit aber gesagt sein soll, daß das bei andern Tieren, insbesondere bei den getrennt geschlechtlichen Nematoden ebenso ist. Man kann sich aber auch fragen, ob in den Spermatocyten wirklich noch die weibliche Chromosomenzahl vorhanden ist; denn das zuerst erscheinende Heterochromosom, welches auch dasjenige sein dürfte, das später ausgestoßen wird, könnte durch seine frühzeitig eintretende Verdichtung anzeigen, daß es inaktiv ist. Dann sind nur noch 11 Chromosomen wie in den Männchen wirksam; die Zelle bleibt klein, während die Keimzellen mit der weiblichen Chromosomenzahl „potentiell“ größer sind (BOVERI) und zu Eiern werden.

Die Ursachen, welche zur Bildung von zweierlei Spermatozoen führen, sind bei der zwittrigen Generation von *Angiostomum* also andere als die, welche in gewöhnlichen Fällen wirksam sind. In den letzteren beruht die Entstehung von zwei Spermienarten auf dem verhältnismäßig einfachen Mechanismus der Reduktionsteilung, hier aber auf einer nicht näher bekannten, zum Teil vielleicht außerhalb liegenden Ursache, welche bewirkt, daß ein Chromosom inaktiv und bei der zweiten Reifungsmiose vom Teilungsapparat nicht mehr beherrscht wird. Ist der verschiedene Chromosomenbestand wirklich die Ursache der Geschlechtsdifferenzierung, so ist er nur die unmittelbare, selbst aber erst hervorgerufen durch die Ursachen, welche zur Ausstoßung des einen Heterochromosoms führten. Wir können aber nicht einmal mit Sicherheit sagen, daß tatsächlich die verschiedene Chromosomenzahl das Geschlecht bestimmt, denn es ist zurzeit noch nicht ausgeschlossen, daß das Vorhandensein von fünf oder sechs Chromosomen nur eine Eigenschaft der schon auf andere Weise weiblich oder männlich determinierten Spermien ist, nicht aber das determinierende selbst. Ich will damit aber nicht sagen, daß diese Auffassung sehr wahrscheinlich ist.

Falls die Chromosomenzahl das Geschlecht bestimmt, so kann man den Versuch machen, zu erklären, warum die parasitische Generation, wenn nun doch einmal bei ihr Männchen aus irgend einem Grunde ausgeschaltet werden mußten, nicht aus parthenogenetisch sich vermehrenden Weibchen besteht, sondern aus Hermaphroditen, obwohl eine Amphimixis bei ihnen doch ausgeschlossen ist. Denn man kann darauf hinweisen, daß bei den Nematoden

der Mechanismus der Geschlechtsdifferenzierung einmal in fester Weise mit der Entstehung von Individuen mit verschiedener Chromosomenzahl verknüpft ist; daher werden, damit eine getrennt geschlechtliche Generation entstehen kann, in der parasitischen auch Spermien hervorgebracht und zwar zweierlei. Allerdings wäre das nicht der einzige Weg; denn die Eier könnten sich parthenogenetisch entwickeln und in der Hälfte von ihnen könnte ein Chromosom ausgestoßen werden, so wie es bei Phylloxera zu sein scheint. Wir sehen oft, daß bei den Organismen dasselbe Ergebnis auf verschiedene Weise zustande kommt.

Bei unserem Objekt entstehen die Spermatocyten aus den gleichen Urkeimzellen wie die Eier, und in den Urkeimzellen verhalten sich auch wie in den Eiern alle Chromosomen gleich. Daher entwickeln sich die abweichenden Eigenschaften der Heterochromosomen erst ontogenetisch. Es scheint mir darin eine gewisse Bestätigung der von mehreren Autoren vertretenen Auffassung zu liegen, daß die Heterochromosomen, accessorischen Chromosomen usw. bei andern Tiere phylogenetisch aus gewöhnlichen Chromosomen entstanden sind.

Freiburg i. Br., den 12. März 1911.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [19](#)

Autor(en)/Author(s): Schleip W.

Artikel/Article: [Über die Ohromatinverhältnisse bei Angio-stomumm \(Rhabdonema\) nigrovenosum 1-8](#)