

sind bauchwärts etwas nach vorn gerückt; d. die Männchen stehen auf derselben Umbildungsstufe wie die Weibchen.

4) Man kennt mit Sicherheit eine Gattung, zwei Arten.

Weitere Literatur.

- J. Lósy, A méh és méhtetü együttelése in: Rov. Lapok. Vol. 9. [1902]. p. 153—156.
 H. Schmitz, Die myrmecophilen Phoriden der Wasmannschen Sammlung, in: Zool. Jahrb. Syst. Bd. 37. [1914]. S. 509—566.
 H. Donisthorpe, Some notes on the Genera *Platyphora* Verrall, and *Aenigmatias* Meinert, and a species new to Britain, in: The Entomol. Rec. and J. of Variation. Vol. 26. [1914]. p. 276—278.
 E. Massonat, Contribution à l'étude des pupipares, in: Ann. Univ. Lyon (n. s.). Vol. 128. [1909]. Thèse Fac. Sciences.

4. Analyse der Chromatinverhältnisse und der Teilungsmechanik des Amöbenkerns mit Hilfe mehrpoliger Teilungen.

Von Alfred Kühn, Freiburg i. Br.

(Mit 17 Figuren.)

eingeg. 9. Mai 1915.

Gemeinsam mit Th. v. Wasielewski (1914) habe ich vor einiger Zeit Kernbau und Kernteilung zweier Amöben der *Limax*-Gruppe (*Vahlkampfia bistadialis* und *Vahlkampfia mutabilis*) eingehend beschrieben. Wir konnten feststellen, daß bei diesen Formen, wie vermutlich bei allen *Limax*-Amöben, das »Chromatin«, die Substanz, welche der Masse der Chromosomen der höheren Tiere entspricht, in einer schaumig gebauten Randschicht des Kernes (dem »Außenkern«) ihren Sitz hat. Bei der Teilung bilden sich aus der Außenkernmasse »Kernfäden«, ähnlich den Chromosomen der Kernteilungsfiguren der Metazoenzellen. Jeder Faden spaltet sich aber nicht wie diese der Länge nach, sondern streckt sich und schnürt sich quer durch in zwei Stücke, von denen eines dem einen, das andre dem andern Tochterkern überliefert wird. Im Innern des ruhenden Kernes liegt ein chromatinfreier »Binnenkörper«, der während der Teilung erhalten bleibt und seine Substanz dabei nicht mit der chromatischen Masse des Außenkerns vermischt. Er streckt sich bei der Teilung in die Länge und stellt die Achse der Teilungsfigur dar. Seine beiden Enden werden zu dichten »Polkörpern« (oder »Polkappen«), das Mittelstück wird unter Verminderung seiner Dichte und faseriger Umformung zur »Binnenkörpersäule« oder »Binnenkörperspindel«. Diese wird von der Äquatorialplatte (Mutterplatte) der Chromatinfäden umgürtet (Fig. 1 u. 16) und streckt sich dann in die Länge, wobei sie anscheinend die Polkörper auseinander stemmt und den Tochterfäden bei ihrer Wanderung nach den Polen als Gleitbahn dient. Der Binnenkörper macht somit Ver-

änderungen durch, die an die Bilder erinnern, welche gewisse Teile der »achromatischen Figur« in der Kernteilung höherer Geschöpfe zeigen. Die einfache Beobachtung des Teilungsverlaufes kann auf 2 Fragen keine sichere Antwort geben: 1) Dürfen wir die Kernfäden, die in ihrer äquatorialen Anordnung und darin, daß sie durch Zweiteilung auf die Tochterkerne übertragen werden, den Teilungsstrukturen des Chromatins bei den Metazoen entsprechen, trotz ihrer abweichenden Teilungsweise echten Chromosomen gleichsetzen? 2) Ist der Binnenkörper wirklich als Kernteilungsapparat zu deuten? Die Entscheidung dieser Fragen erscheint gerade von grundsätzlicher cytologischer Bedeutung.

Bei den vielzelligen Tieren und Pflanzen sind die Chromosomen bei jeder Tierart in einer konstanten »Normalzahl« vorhanden. Durch zahlreiche Versuche und sinnreiche Verwertung zufälliger Störungen des cytologischen Geschehens wurde das »Grundgesetz der Zahlenkonstanz« begründet, welches besagt, »daß die Zahl der aus einem ruhenden Kern hervorgehenden chromatischen Elemente direkt und ausschließlich davon abhängig ist, aus wie vielen Elementen dieser Kern sich aufgebaut hat« (Boveri, 1888, S. 175; 1904, S. 13). Die wohlbegründete Theorie der Chromosomenindividualität (Kontinuitätstheorie) führt diese Wiederkehr derselben Chromosomenzahlen in aufeinander folgenden Zellgenerationen darauf zurück, daß die Chromosomen Individuen sind, die auch während der Kernruhe, wenn auch nicht für unser Auge sichtbar, erhalten bleiben. Für die Kontinuitätstheorie liefern uns unter den vielzelligen Tieren einige besonders günstige Fälle morphologische Beweise, besonders die von Boveri (1888, 1909 u. a.) so eingehend untersuchten *Ascaris*-Chromosomen.

Unsre Erkenntnis der Kernverhältnisse der Protisten steht weit hinter den an Metazoen gewonnenen Ergebnissen zurück. Die Verschiedenartigkeit und z. T. Fremdartigkeit der Kernveränderungen bei Protozoenteilungen erlauben die Aufstellung allgemein gültiger Sätze noch nicht. Vielfach scheinen die Kernsubstanzen überhaupt keine Teilungsstrukturen anzunehmen, die sich mit den Chromosomen der Metazoen vergleichen lassen. Bei zahlreichen Protozoen sehen wir zwar, daß in gewissen Teilungsstadien den Chromosomen der Metazoen mehr oder weniger ähnliche Bildungen auftreten; bei manchen kennen wir deren »Normalzahl«, bei einigen wenigen ließ sich nachweisen, daß diese im Zusammenhang mit geschlechtlichen Vorgängen reduziert wird. In den meisten Fällen ist aber ganz unsicher, ob die beschriebenen chromosomenähnlichen Bildungen wirklich den Metazoenchromosomen gleichwertig sind. Wir wissen nicht, ob für die »Protozoenchromosomen« das Zahlengesetz gültig ist, noch weniger, ob sie elementare Individuen

sind, wie dies die Individualitätstheorie für die Metazoenchromosomen besagt, oder etwa lediglich »taktische Formationen« zur Verteilung der chromatischen Masse.

Da nun die Amöben aus Strohaufgüssen leicht in unbegrenzten Mengen zu haben sind und sich beliebig viele Teilungsstadien erhalten lassen, schien es mir aussichtsreich, bei ihnen durch ähnliche Versuche, wie sie bei Metazoen angestellt wurden, die Gesetzmäßigkeiten zu prüfen, nach denen sich die Zahlenverhältnisse der Kernfäden richten. Bei Metazoen kann die Chromosomenzahl über die Norm erhöht werden (durch Kernverschmelzung oder gehemmte Teilung) oder unter die Normalzahl der betreffenden Zelle herabgemindert werden (durch Eientwicklung ohne Befruchtung, Entwicklung von Samenkernen in Eifragmenten oder mehrpolige Teilungen), und, entsprechend dem

Fig. 1.

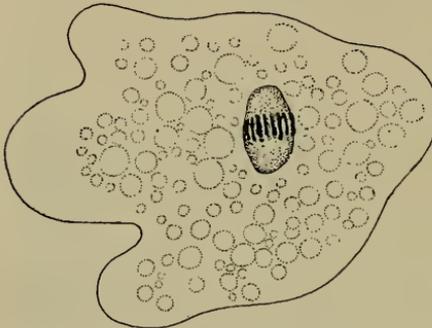


Fig. 2.

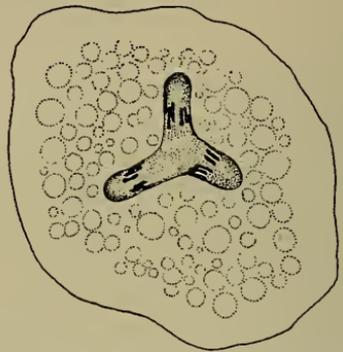


Fig. 1. *Vahlkampfia bistadialis* Puschk. Amöbe von einer Agarplattenkultur, Kern in Metaphase einer gewöhnlichen Zweiteilung¹.

Fig. 2. Amöbe, deren Kern in dreipoliger Teilung begriffen ist, Anaphase.

Zahlgengesetz, werden in weiteren Teilungen die abgeänderten Chromosomenzahlen festgehalten. Von einem der Versuchswege, die sich bei Metazoenzellen als gangbar erwiesen haben, konnte ich auch bei den Amöben von vornherein einen Erfolg erhoffen. Schon v. Wasielewski und Hirschfeld (1910) hatten in ihren Präparaten vereinzelt Dreiteilungen der Kerne gesehen; die Möglichkeit mehrpoliger Teilungen war also erwiesen. Es handelte sich jedoch für mich erstens darum, solche Figuren in großer Zahl zu erhalten und vor allem zweitens, Aufschluß zu gewinnen über das weitere Schicksal der aus mehrpoliger Teilung hervorgegangenen Amöbenkerne. Das erste gelang in einer

¹ Alle Figuren sind nach Agarabklatschpräparaten gezeichnet. Fig. 1—9, 11, 12, 14—17: Osmiumsäure-Fixierung, Giemsa-Färbung; Fig. 10 und 13: Sublimat-Alkoholfixierung, Heidenhain-Färbung. Vergr.: Fig. 1—4 $\times 1500$, Fig. 5 bis 17 $\times 1600$.

Anzahl von Kulturen überraschend leicht: Wenn ich Teile von »gemischten Agarreinkulturen« von Amöben (*Vahlkampfia bistadialis* mit *Bacterium coli*), in denen sich die Amöben sehr lebhaft vermehrten, ziemlich trocken hielt, so daß sich die Amöben in einer ganz dünnen Kondenswasserschicht flach ausbreiteten, traten häufig Mehrteilungen

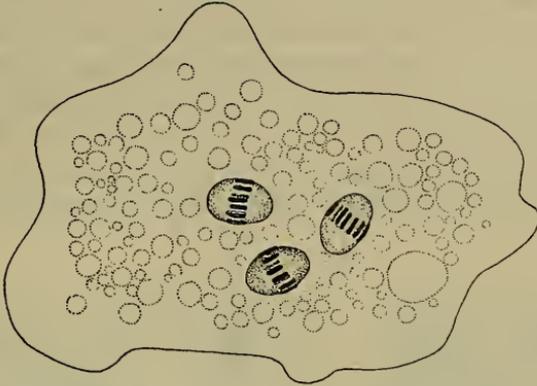


Fig. 3. Gleichzeitige Teilung der drei zugleich entstandenen Kerne, Metaphasen. auf; und wenn ich auf die in üppiger Vermehrung begriffenen Kulturteile Deckgläser auflegte, und den Druck des capillar angesaugten Glases längere Zeit wirken ließ, wurden fast immer zahlreiche Tiere

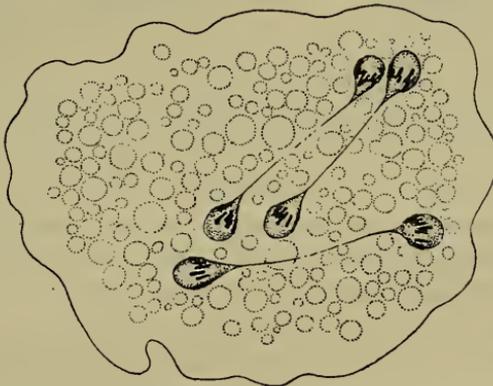


Fig. 4. Gleichzeitige Teilung der Schwesterkerne, späte Anaphasen.

(manchmal bis 25 % sämtlicher sich teilender Tiere) in mehrpoliger Teilung gefunden. Eigentümlicherweise waren die mehrpoligen Teilungen ausschließlich Dreiteilungen. Schwieriger erschien es, in Präparaten die Kerne zu erhalten, die, aus mehrpoliger Teilung hervorgegangen, sich wieder teilten und dabei nun in der Zahl ihrer Kernfäden mit dem Zahlengesetz übereinstimmen oder ihm widersprechen mußten. Die 3 Tochterkerne mußten sich zunächst weiter teilen und dann auch

noch sicher zu erkennen sein als Kerne, die aus simultaner Dreiteilung hervorgegangen waren. Doch auch hierin zeigten sich die Amöben günstig: An die mehrpolige Kernteilung schließt sich in der Regel keine Körperteilung an, welche ein weiteres Verfolgen zusammengehöriger Schwesterkerne unmöglich gemacht hätte, sondern die Kerne bleiben in einem Plasmakörper vereinigt und können in ihm wieder zur Teilung schreiten (Fig. 3, 4). Bei dieser Teilung halten die 3 Kerne gleichen Schritt, so daß man in der Lage ist, den Chromatinbestand der drei zugleich entstandenen Schwesterkerne während der Ausbildung der Kernfäden zu vergleichen.

Auch für die Erkenntnis der Teilungsmechanik erschien die Untersuchung der mehrpoligen Teilungen bedeutungsvoll. Trotz der

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

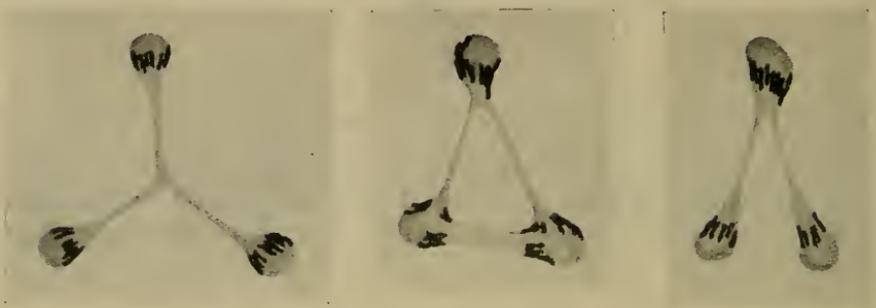


Fig. 5. Dreipolige Kernteilungsfigur von *Vahlkampfia*, »Dreistrahler«, späte Anaphase.

Fig. 6. Dreipolige Kernteilungsfigur, »Dreieck«.

Fig. 7. Dreipolige Kernteilungsfigur, »Zweistrahler«.

eigenartigen Formveränderungen, welche der Binnenkörper während der Zweiteilung durchmacht, konnte man nicht mit Sicherheit seine aktive Wirksamkeit bei der Kernteilung behaupten; man konnte schließlich immer noch den Standpunkt vertreten, daß der Binnenkörper, wie wohl in vielen Fällen, auch hier ein einfacher Nucleolus sei, der lediglich passiv auseinander gezogen oder getrieben würde. Man konnte nun hoffen, daß sich bei einer abgeänderten Teilungsweise erkennen lasse, welche Strukturen bei dem Vorgang der Kernteilung eine wesentliche und führende Rolle spielen. Es mußte für die Deutung der »Binnenkörperfigur« wichtig sein, zu wissen, ob sich diese auch hierbei ähnlich verhält wie mehrpolige achromatische Figuren von Metazoenzellen, die ja auch schon vielfach in Erörterungen über die Teilungsmechanik der Metazoenzellen eine Rolle gespielt haben.

Der Verlauf der dreipoligen Teilungen ist nicht immer gleich. In den späteren Teilungsstadien (Anaphase und Telophase) kann man

drei wesentlich verschiedene Typen unterscheiden, die ich als »Dreistrahler« (Fig. 5), »Dreiecke« (Fig. 6) und »Zweistrahler« (Fig. 7) bezeichnen will. Die Dreistrahler sind bei weitem am häufigsten; viel weniger kommen die Dreiecke vor, recht selten sind die Zweistrahler. So ist es zweckmäßig, bei der Darstellung der Entstehung dieser Gebilde von den Dreistrahlern auszugehen, zumal da auch die Untersuchung gezeigt hat, daß die Dreistrahler die Grundform darstellen, von der sich die beiden andern Teilungstypen ableiten lassen.

Bei der Entstehung der Dreistrahler aus dem Ruhekern zieht sich an der Binnenkörperoberfläche die Chromatinsubstanz der Kernrandschicht in 3 Anhäufungen zusammen (Fig. 8), anstatt wie bei der gewöhnlichen Teilung einen einfachen äquatorialen Ring zu bilden.

Fig. 8.



Fig. 9.



Fig. 8. Prophase eines Dreistrahlers.

Fig. 9. Metaphase eines Dreistrahlers, 3 Mutterplatten.

Der Binnenkörper wächst, anstatt wie bei der zweipoligen Teilung sich in einer Richtung zu strecken, zwischen den 3 Chromatinsammlungen nach 3 Richtungen vor, die meist etwa Winkel von 120° miteinander bilden. In den Nischen zwischen den 3 Binnenkörperfortsätzen bilden sich aus den chromatischen Massen die Kernfäden heraus (Fig. 9). An Stelle der einheitlichen Äquatorialplatte der zweipoligen Teilung sind nun drei sattelförmige Fadengruppen (Mutterplatten) vorhanden. In diesen sind die Enden der Fäden jeweils nach den beiden benachbarten Polen des Binnenkörpers gerichtet. Jedes freie Binnenkörperende wird zu einem Polkörper, und von diesem nach innen zu entwickelt sich je ein Stück Binnenkörperspindel (Fig. 2). Die drei in der Mitte der Figur aufeinander stoßenden Spindelstücke machen weiterhin alle Veränderungen durch, welche in einer zweipoligen Teilungsfigur die eine Hälfte der Binnenkörperspindel erfährt: Sie strecken sich in die Länge unter allmählicher Abnahme ihrer Dicke; dann fließt ihre Masse nach den Polen zu ab (Fig. 5) und wird in der Mitte, wo die 3 Halbspindeln zusammenstoßen, zu einem dünnen Faden; dieser reißt schließlich ab, und jeder Spindelrest schmilzt in eine kleine Kugel zusammen, die sich mit dem Polkörper zum Tochterbinnenkörper vereinigt. Die Chromatinfäden dehnen sich bei der Streckung der Binnenkörperspindeln in die

Länge, reißen durch und ihre Hälften gleiten nach den Polen (Fig. 2 u. 5), denen ihre Enden vorher schon zugewandt waren. An jedem Pole treffen sich die Tochterplatten von zweien der drei sattelförmigen Äquatorialplatten. Die Tochterfäden lockern sich auf und verschmelzen wieder zu dem schaumigen Außenkern.

Die Zahl der Chromatinfäden, die in gewöhnlichen Äquatorialplatten gezählt werden kann (Fig. 16) und in der Gesamtheit der sattelförmigen Mutterplatten enthalten ist (Fig. 9), beträgt 16—18. Eine ganz sichere Bestimmung der Zahl ist sehr schwer, weil man nur Seitenansichten der Teilungsstadien zu Gesicht bekommt. In den meisten Dreistrahlern ist die Verteilung der Fäden recht gleichmäßig, so daß alle 3 Mutterplatten und infolgedessen auch alle 3 Tochterkerne etwa gleich viele Fäden erhalten.

Bei der Entstehung der Dreieckfiguren bilden sich am Binnenkörper nicht drei gleichwertige Pole zu gleicher Zeit heraus, sondern

Fig. 10.



Fig. 11.



Fig. 10. Vorbereitung zur Bildung eines Dreiecks, die Polkörper sind schwarz gefärbt.

Fig. 11. Vorbereitung zur Bildung eines Dreiecks, Haupt- und Nebenplatte in Metaphase.

ein Pol (Fig. 10 u. 11, *a*) wächst rascher vor als die beiden andern. Zwischen ihm und dem Rest des Binnenkörpers bildet sich zuerst eine Spindel aus, die man als »Hauptspindel« bezeichnen kann. Dann streckt sich der Rest des Binnenkörpers senkrecht zur Richtung der Hauptspindel und bildet zwei weitere Polkörper (Fig. 10 u. 11, *b* u. *c*) und dazwischen eine »Nebenspindel«. Bei deren Verlängerung wird die Hauptspindel der Länge nach durchgespalten; ihre eine Hälfte bleibt mit dem einen, ihre andre mit dem andern Polkörper der Nebenspindel in Verbindung (Fig. 6). In diesem Falle treffen nicht wie bei den Dreistrahlern 3 Halbspindeln aufeinander, sondern jede der 3 Spindeln zieht sich von einem Polkörper zu einem andern. Bei der weiteren Streckung der 3 Spindeln eilen dauernd die beiden Hälften der zuerst entstandenen Hauptspindel der Nebenspindel voraus, und auch noch in den Endstadien der Teilung läßt sich erkennen, daß diese gegen die

andern beiden in der Entwicklung zurück ist (Fig. 6). Diese Dreieckfiguren zeigen ausnahmslos eine eigentümliche Chromatinverteilung: Die Hauptmasse des Chromatins sammelt sich zwischen dem am frühesten ausgebildeten Pole *a* und dem Rest des Binnenkörpers an und kommt damit in den Bereich der Hauptspindel. In deren Umfang bildet sich eine Mutterplatte mit zahlreichen Chromatinfäden aus, die ich als »Hauptplatte« bezeichnen will (Fig. 11). An der Breitseite des gestreckten Binnenkörperstückes, aus dem später die beiden weiteren Pole (*b* u. *c*) und die Nebenspindel hervorgehen, ist stets nur wenig Chromatin angelagert, das eine niedere Zahl von Chromatinfäden liefert. 4, 3, 2, ja selbst nur 1 Faden wurden als »Nebenplatte« beobachtet, während der ganze Rest der Chromatinfäden der Hauptplatte zufiel.

Zwischen dieser ungleichmäßigen Verteilung der chromatischen Substanz und der Entstehungsweise der Dreieckfiguren besteht offenbar ein ursächlicher Zusammenhang. Man kann diesen von vornherein in einer chromatinsammelnden Wirkung der sich herausbildenden Pole oder in einem Einfluß des Chromatins auf die Ausbildung der Binnenkörperfigur suchen. Die spätere Dreipoligkeit der Figur kommt in frühen Stadien der Dreiecke schon darin zum Ausdruck, daß sich das Chromatin beim Übergang von der Ruhestuktur zur Teilungsanordnung nicht in einer einzigen Äquatorialplatte sammelt, sondern auch zu einer Nebenplatte Chromatin sich aus der Kernrandschicht zusammenzieht. Das kann darauf beruhen, daß von vornherein 3 Pole vorgebildet sind, welche die Verteilung des Chromatins auf 3 Zonen bewirken; daß die Nebenplattenanlage so wenig chromatische Masse in sich vereinigt, kann daher kommen, daß die »Anziehungskraft« der beiden Pole (*b* u. *c*), die erst später auseinander rücken, zu Anfang geringer ist als die des dritten Poles. Es könnte aber auch sein, daß die Mengenverteilung des Chromatins auf die 3 Äquatorialbezirke zwischen den vorgebildeten Polen von Zufälligkeiten beeinflusst wird, und daß die einmal vorhandene Chromatinmenge dann die Geschwindigkeit bestimmt, mit der sich die anstoßenden Pole des Binnenkörpers voneinander trennen, und mit der sich weiterhin die Binnenkörperspindel entfaltet. Ja, man könnte sogar erwägen, ob vielleicht überhaupt eine von der Regel abweichende Verteilung des Chromatins in 3 Zonen in der Prophase auch den ersten Anstoß gibt, daß an Stelle einer zweipoligen eine dreipolige Teilungsfigur entsteht. Eine Entscheidung über diese Möglichkeiten scheint die Entwicklung des 3. Typus der dreipoligen Figuren zu geben.

Die Zweistrahler (Fig. 7) scheinen am einfachsten unmittelbar aus den Dreistrahlern ableitbar, dadurch, daß sich der eine Arm immer mehr verkürzt, bis schließlich zwei von den ursprünglichen Halbspindeln an dem 3. Pole unmittelbar ansitzen. Da bei der Bildung gewöhnlicher

Dreistrahler von den 3 Polen gleichzeitig Binnenkörpersäulen auswachsen (Fig. 9 u. 2), so könnte man vermuten, daß bei der Entstehung der Zweistrahler von den 3 Polen einer in der Entwicklung zurückbleibt, während zwei rascher hervortreten und nun zwischen diesen und dem zurückbleibenden dritten sich Binnenkörperspindeln ausbilden. Diese Vermutung trifft aber nicht zu. Allerdings können sich manchmal 2 Pole vor dem dritten entfalten (Fig. 12, *a* u. *b*), aber dann bildet sich stets die erste Spindel, die wir auch hier Hauptspindel nennen können, zwischen diesen beiden Polen aus, und der 3. Pol (*c*) sitzt seitlich an der Hauptspindel an. Seine später entstehende Binnenkörperspindel trifft als Halbspindel auf die Hauptspindel auf, und dadurch kommen T-för-

Fig. 13.

Fig. 12.



Fig. 12. Vorbereitung zur Bildung einer T-förmigen dreipoligen Figur, Nebenplatten in Metaphase, in der Hauptplatte Beginn der Anaphase.

Fig. 13. Späte Anaphase einer T-Figur, Polkörper und Spindelreste schwarz gefärbt.

mige Figuren zustande (Fig. 13), die einen Sonderfall der Dreistrahler darstellen. Auch bei diesen T-Formen zeigt sich ein auffallender Zusammenhang zwischen dem Tempo der Entwicklung der Teile der Binnenkörperfigur und der Chromatinverteilung: Eine Hauptplatte mit zahlreichen Fäden liegt an der Hauptspindel, 2 Nebenplatten mit wenigen chromatischen Einheiten sind zwischen dem 3. Pole (*c*) und den beiden vorangeschrittenen Polen (*a* u. *b*) gelagert. Zur Erklärung dieser Verhältnisse bleiben dieselben Möglichkeiten wie für die Dreiecke.

Die Entwicklung der Zweistrahler geht nicht unmittelbar auf die Dreistrahler, sondern auf die Dreiecke zurück. Die Zweistrahler entstehen aus diesen durch den Ausfall der Nebenspindel zwischen den sich nachträglich trennenden Polen. Wenn eine solche Trennung der Pole ohne Spindelbildung stattfindet, zeigt sich stets, daß zwischen den »Nebenpolen« (Fig. 14, *a* u. *b*), wie ich sie kurz nennen will, überhaupt

kein Chromatin vorhanden ist. Die Chromatinverteilung in der Prophase stellt also den Grenzfall der oben angeführten Reihe dar, in welcher die Chromatinmenge der Nebenplatte immer mehr zugunsten der Hauptplatte abnahm. Die Chromatinverteilung auf die Tochterkerne ist in diesem Falle sehr ungleich: Die Hauptspindel mit ihrer alle Chromatinfäden enthaltenden Äquatorialplatte wird durchgespalten (Fig. 14, 15); der Hauptpol des Zweistrahlers erhält die volle Anzahl von Tochterchromatinfäden (Fig. 15, 7); dieselbe Zahl von Tochterfäden verteilt sich aber auf der andern Seite auf die beiden Nebenseitenpole, so daß diese, bei gleichmäßiger Verteilung, je halb so viele Fäden erhalten. Von den 3 Schwesterkernen hat also einer den vollen, die andern jeweils nur etwa den halben Chromatinbestand.

Die Zweistrahler zeigen in bezug auf die Teilungsmechanik, daß die Dreipoligkeit der Kernteilungsfigur nicht erst von der Verteilung

Fig. 14.



Fig. 15.



Fig. 14. Vorbereitung zur Bildung eines Zweistrahlers, Metaphase.

Fig. 15. Zweistrahler, Anaphase.

des Chromatins in 3 Gruppen bestimmt wird, da auch ohne eine solche die 3 Pole auftreten und der Binnenkörper sich in 3 Stücke teilt. Ferner sprechen die Zweistrahler aber auch dafür, daß die Außenkernmasse irgendeinen Einfluß auf die weitere Entwicklung der polar differenzierten Binnenkörpermasse ausübt; denn während sonst immer eine Spindel bei dem Auseinanderrücken der Polkörper gebildet wird, unterbleibt dies nur und, soweit ich sehe, stets, wenn kein Chromatin zwischen 2 Polen vorhanden ist.

Da sich außerhalb des Binnenkörpers keinerlei Differenzierungen nachweisen lassen, welche die Formveränderung und Teilung des Binnenkörpers und die Anordnung der chromatischen Substanz in der Prophase bestimmen könnten, so muß geschlossen werden, daß Vorgänge im Binnenkörper selbst die Polarität der Teilungsfigur — für gewöhnlich Zweipoligkeit, in den besonderen abnormen Fällen Dreipoligkeit — bewirken. Der Binnenkörper leitet durch Streckung in bestimmter Richtung die Teilung seiner eignen Masse ein und führt sie selbsttätig

durch. Die Anordnung der chromatischen Masse wird offenbar durch eine von den Polen des Binnenkörpers ausgehende Wirkung bestimmt. Die Entwicklung der verschiedenen dreipoligen Figuren, in denen die Binnenkörperpole nicht gleichzeitig hervortreten, zeigt die Pole im »Wettstreit«: Die stärksten, d. h. am frühesten differenzierten Pole sammeln am meisten Chromatin im Bereich der von ihnen ausgehenden Spindel an.

Ein Vergleich der Binnenkörperfigur in der Kernteilung der Amöben mit dem Teilungsapparat der Metazoenzellen erscheint nach diesen Beobachtungen in der Tat berechtigt. Der Amöbenkern, der ein Teilungsorgan in Gestalt des Binnenkörpers enthält, kann als »Centronucleus« im Sinne Boveris (1900, S. 183) bezeichnet werden. Der Binnenkörper entspricht dem Centrosomäquivalent, das Boveri in seiner scharfsinnigen Erörterung über mögliche Homologien des Centrosoms als »Netrum« bezeichnet hat. Ob wir es mit einer »Vorstufe« des Centrosoms zu tun haben, oder lediglich mit einem analog wirkenden Teilungsapparat, ist zunächst nicht zu entscheiden. Ein wesentlicher Unterschied zwischen den Centrosomen der Metazoenzellen und den Polkörpern der Binnenkörperspindel besteht darin, daß jene von Strahlungen umgeben sind, während diese im Amöbenprotoplasma keinerlei strahlige Strukturen erregen.

Auf die Tätigkeit eines im Binnenkörper möglicherweise enthaltenen »Centriols« läßt sich aus dem Verlauf der dreipoligen Amöbenteilungen kein Schluß ziehen. Die Veränderungen, die sich hierbei am Kern abspielen, bedürfen zu ihrer Erklärung der Annahme eines solchen in letzter Linie wirkenden Körperchens nicht. Ist es vorhanden, so muß es sich eben auch wie der ganze Binnenkörper, simultan dreiteilen.

Die verschiedenen dreipoligen Figuren führen am Schluß stets zu 3 Teilkernen, welche entweder einen gleichmäßig gegen die Norm verminderten Chromatinbestand haben (regelmäßige Dreistrahler) oder unter sich verschiedenen Chromatingehalt besitzen (T-Figuren, Dreiecke, Zweistrahler). Abgesehen von ihrer Größe, sehen die drei simultan entstandenen Tochterkerne wie ganz normale Kerne aus. Wenn die Kerne in dem ungeteilten Amöbenleib zur nächsten Teilung schreiten, trifft man sie stets in vollkommen oder fast gleichen Stadien (Fig. 3 u. 4). Es ist natürlich ausgeschlossen, festzustellen, wie viele Chromatinfäden gerade in den Kern eingegangen sind, den man jetzt in Teilung vor sich sieht. Wir wissen aber, daß auf die 3 Kerne nach irgendeinem der beschriebenen Typen der normale Bestand zweigeteilter Chromatinfäden verteilt wurde. Wenn das Zahlengesetz für die Kernfäden der Amöben Gültigkeit hat, so muß also die Zahl sämtlicher, in allen 3 Äquatorialplatten vorhandenen Fäden gleich sein der Summe der Tochterfäden in

der vorangegangenen Teilung, also zweimal so groß wie die Normalzahl. Das trifft nun höchstwahrscheinlich zu. Eine ganz genaue Zählung der Fäden in Seitenansicht der Platten ist schwer. Doch das ergibt sich meist sehr deutlich, daß in jeder einzelnen der Platten (Fig. 17) die Zahl der Fäden geringer ist als die Normalzahl (16—18), die man in gewöhnlichen zweipoligen Teilungen (Fig. 16) und in den Mutterplatten der dreipoligen Teilungen findet. So ließen sich z. B. einmal zählen: 9—12, 10—11 und 10—12 Fäden in den 3 Einzelplatten, also 29 bis 35 Fäden im ganzen. Manchmal war die Fadenzahl in den 3 Platten auch offensichtlich verschieden, wie es der ungleichen Fadenverteilung in den T-Figuren, Dreiecken und Zweistrahlern entspricht. Wir können daraus offenbar schließen, daß bei unsrer Amöbe eine Verminderung

Fig. 16.



Fig. 17.



Fig. 16. Gewöhnliche zweipolige Kernteilungsfigur in Metaphase.

Fig. 17. Metaphasestadien dreier durch dreipolige Teilung gleichzeitig entstandener Kerne.

der Zahl der Chromatinfäden bei der nächsten Teilung nicht wieder ausgeglichen ist, sondern fortbesteht. Ob die Fäden als getrennte Individuen während der Kernruhe erhalten bleiben, ist damit noch nicht entschieden; aber wir können doch sagen, daß die Zahl der chromatischen Elemente, die aus dem Amöbenkern zur Teilung hervorgeht, davon abhängig ist, aus wie vielen Elementen sich dieser Kern aufgebaut hat. Diese Abhängigkeit teilen sie also mit den Metazoenchromosomen. Wenn es auch bei den Amöben nicht gelang, wie bei einigen besonders günstigen Metazoenformen die abgeänderten Chromosomenzahlen durch viele Kerngenerationen hindurch zu verfolgen, so scheint mir doch diese Übereinstimmung schon wertvoll genug. Sie läßt mindestens möglich erscheinen, daß die Chromatinfäden dieser Amöben Eigenschaften echter Chromosomen besitzen; sie entspricht dem Grundgesetz der Zahlenkonstanz und bildet damit die erste Voraussetzung für die Annahme einer Individualität der in der Teilung der Amöbe auftretenden Chromatinelemente.

Freiburg i. Br., Mai 1915.

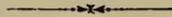
Literatur.

- Boveri, Th., 1888, Zellenstudien II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von *Ascaris megalocephala*. Jena.
- 1900, Zellenstudien IV. Über die Natur der Centrosomen. Jena.
- 1904, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.
- 1909, Die Blastomerenkerne von *Ascaris megalocephala* und die Theorie der Chromosomenindividualität, in: Arch. f. Zellforsch. Bd. 3.
- v. Wasielewski, Th. und L. Hirschfeld, 1910, Untersuchungen über Kulturamöben, in: Abhandl. d. Heidelberger Ak. d. Wiss., Math.-nat. Kl.
- v. Wasielewski, Th. und A. Kühn, 1914, Untersuchungen über Bau und Teilung des Amöbenkernes, in: Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. 38.

II. Mitteilungen aus Museen, Instituten usw.

Nachtrag zu dem Artikel: Neue und interessante Decapodenkrebse von A. v. Szüts in Nr. 10, Bd. XLV des Zoolog. Anzeigers.

Gennadas elegans S. J. Smith wurde in der Adria von den Terminfahrten des österreichischen Adria-Vereins zum ersten Male nachgewiesen und von O. Pesta im Jahre 1913 unter dem Namen *Amalopenaeus elegans* Smith aufgeführt (Pesta, O., Liste einiger Decapodengenera und Species aus der Adria. Zool. Anz., Bd. XLII, Nr. 9).



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [45](#)

Autor(en)/Author(s): Kühn Alfred

Artikel/Article: [Analyse der Chromatinverhältnisse und der Teilungsmechanik des Amöbenkerns mit Hilfe mehrpoliger Teilungen. 564-576](#)