

Die heterotypische Kerntheilung im Cyklus der generativen Zellen.

Von

Dr. Valentin Häcker,

Privatdozent und Assistent am zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.

Bekanntlich verlaufen, wenn man von den besonderen, während der Ei- und Samenreife auftretenden Typen absieht, bei sämtlichen wirklich regenerativen, thierischen Zellvermehrungsprozessen die Kerntheilungen im Allgemeinen in der Weise, dass die Anzahl der von den Tochterkernen übernommenen chromatischen Elemente (der „Chromosomen“ WALDEYER's und BOVERI's, der „Idanten“ WEIS-MANN's) gleich der Anzahl der Elemente ist, welche in das Ruhestadium des Mutterkerns eingegangen waren. Wenn demnach in den verschiedenartigen Geweben des Organismus diese Anzahl von Kerngeneration zu Kerngeneration wirklich identisch bleibt, so muss sie sich auch zurückverfolgen lassen bis in die Embryonalzellen, von denen sich diese Gewebe ableiten, und in letzter Linie bis zu der ersten Furchungstheilung. Umgekehrt wird also die Gesamtzahl der in den beiden sich copulirenden Geschlechtskernen vorhandenen Elemente die für die betreffende Spezies typische Elementezahl darstellen.

Dass die Zahl der Elemente in den Kernen verschiedenartiger Gewebe bei einer und derselben Thierart in der That die gleiche ist, wurde zuerst von FLEMMING (3, S. 52) für Epithel- und Bindegewebskerne von Salamandra auf's höchste wahrscheinlich gemacht, später wurde dann die von ihm gefundene Zahl — 24 — von RABL (12) für die Kerne des Mundbodenepithels der Salamanderlarve bestätigt.

Für die vegetativen Gewebe der Pflanzen konnte nun freilich von STRASBURGER (14, S. 49) eine volle Constanz der Segmentzahl

nicht bestätigt werden. „Auffallend häufig, sagt STRASBURGER, ist mir dort die Zahl sechzehn begegnet, doch meist mit merklichen Abweichungen. Wie weit solche gehen können, zeigt am besten das Endosperm von *Allium odorum*, das fast in jedem Präparat auffallende Schwankungen bietet. Völlig constant in ihrer Fadenzahl scheinen nur, so weit die Beobachtungen reichen, die Zellkerne generativer Zellen zu sein. Für die Pollenmutterzellen von *Lilium*arten konnte ich dies wenigstens mit voller Sicherheit constatiren, da ich Zählungen an Hunderten von Zellen vorgenommen habe“.

Ich werde im Folgenden versuchen den Nachweis zu führen, dass auch in thierischen Geweben — ausserhalb der Samen- und Eireife — bis zu einem gewissen Grade Schwankungen in der Zahl der chromatischen Theilungseinheiten möglich sind, dass aber diese Schwankungen von dem jeweiligen Kerntheilungstypus abhängig sind und dass mit denselben keine dauernde Reduktion der Anzahl der Elemente verbunden zu sein braucht, in dem Sinne, wie eine solche während der letzten vorbereitenden Theilungen der reifenden Geschlechtskerne stattfindet.

Den Ausgangspunkt für diese Betrachtungen mögen die auffälligen Befunde im Ei von *Cyclops* bilden, in welchem bei derjenigen Theilung, welche die beiden Urogenitalzellen liefert, beiderseits nur je vier Theilelemente auftreten, während sich bei sämtlichen Theilungen der Blastodermkerne und ebenso im Ovarium bei den Theilungen der Urkeimzellen die Normalzahl „acht“ findet. Ich habe mich in meiner früheren Arbeit (6) dahin ausgesprochen: „Es liegt also bezüglich der Zahl der Theilungseinheiten eine „Reduktions-theilung“ vor, indem die beiden Derivate von A (a_1 und a_2) an Stelle der Normalzahl „acht“ nur noch je vier Schleifen enthalten. Oder, wenn wir uns auf diejenigen Theilungseinheiten beziehen, in welche das gesammte Chromatin während der Metakinese zerlegt ist, und wenn wir die Annahme machen, dass diese morphologischen Elemente in sämtlichen verschiedenen Kerntheilungstypen physiologisch gleichwerthig sind (d. h. mit WEISMANN stets auch die gleiche Anzahl von „Iden“ enthalten), so befindet sich in den Derivaten a_1 und a_2 ebenso viele Einheiten, wie im zweiten Richtungskörper, in der befruchteten Eizelle und in der Samenzelle und halb so viele als in sämtlichen übrigen Kernen“.

Die gemachte Voraussetzung, dass die Theilelemente in sämtlichen verschiedenen Kerntheilungstypen physiologisch gleichwerthig

sind, ist eine hypothetische Annahme, welche allerdings unsern Gesamtanschauungen im Ganzen entsprechen würde; es lassen sich jedoch, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, Thatsachen anführen, welche gegen dieselbe sprechen, d. h. es lässt sich wahrscheinlich machen, dass in dem angeführten Falle der Genitalzellen von Cyclops keine Reduktionstheilung in dem oben angedeuteten Sinne vorliegt. Den Schlüssel liefert uns die Thatsache, dass die Theilung, aus welcher die beiden Urgenitalzellen hervorgehen, dem FLEMMING'schen heterotypischen Theilungsschema folgt.

Ich werde mich bei den folgenden Ausführungen mehrfach auf noch unveröffentlichte Befunde von Herrn Dr. OTTO VOM RATH zu beziehen haben. Ich spreche auch an dieser Stelle meinem erfahrenen Kollegen und Arbeitsgenossen den wärmsten Dank aus für die Uncigenützigkeit, mit der er mir die reichen Schätze seiner Präparatensammlung zur Verfügung gestellt hat.

1. Der Verlauf der heterotypischen Theilung. Es ist vielleicht angebracht, wenn ich hier kurz an den Verlauf des heterotypischen Theilungsmodus erinnere und dabei die Eigenthümlichkeiten, welche denselben gegenüber der gewöhnlichen Mitose charakterisiren, hervorhebe. Ich folge dabei zunächst der FLEMMING'schen Darstellung und wiederhole seine Schemen A und B (vgl. 4, Taf. XXVI) in freier Wiedergabe: das Schema A (Taf. X) stellt die gewöhnliche Mitose, wie sie in den Epithel- und Bindegewebskernen von Salamandra verläuft, das Schema B (Taf. XI) die heterotypische Theilung der Spermatoocytenkerne dar.

Wir sehen in beiden Fällen die Kerntheilung ihren Anfang nehmen mit der Bildung eines Spirems mit längsgespaltenem Faden (A, Fig. 1 und B, 1). Als bemerkenswerther Unterschied ist indessen hervorzuheben, dass bei der heterotypischen Form (B, Fig. 1) der Knäuel weniger dicht ist und dass sich hier die Längsspaltung und der Parallelismus der Fäden weniger auffallend macht, „da wegen der kugligen Form dieser Knäuel die vielen Deckungen und Verkürzungsbilder der Fäden recht hinderlich sind, sodann auch deshalb, weil die Spaltfäden hier sehr bald und sehr unregelmässig von einander rücken, so dass dann nachher der Parallelismus nicht mehr überall hervortritt“ (FLEMMING, 4, S. 404). Es wird nämlich — bei der heterotypischen Mitose — schon in diesem Stadium die völlige Längstrennung der Schwesterfäden, d. h. ihre Entfernung von einander,

vollzogen — „im Gegensatz zu der gewöhnlichen Mitose, bei welcher bekanntlich diese völlige Längstremung erst im Stadium der Metakinese abläuft und die Halbfäden dann sofort nach verschiedenen Seiten des Aequators separirt werden“ (FLEMMING, 4, S. 405).

Sehr wesentliche Unterschiede zeigen die Aterstadien beider Formen (A, 2 und B, 2). Es sind hier zwei Punkte namentlich bemerkenswerth:

1) in den Mitosen der Epithel- und Bindegewebskerne ist die Anzahl der Doppelfadensegmente, in welche sich das Spirem durch Quertheilung zerlegt, doppelt so gross (24), als in der heterotypischen Mitose (12);

2) in A ordnen sich die Doppelfadensegmente in Form von ziemlich regelmässigen, hufeisenförmigen Doppelschleifen in der Weise in der Aequatorebene an, dass sie mit ihren Umbiegungstellen im Allgemeinen im Aequator liegen, während die Schenkel der Schleifen strahlenförmig nach aussen divergiren; in B dagegen verkleben je zwei zusammengehörige Tochterfäden an ihren Enden miteinander und bilden mehr oder weniger homogene Ringe, welche unter dem Einfluss sich entgegenwirkender Richt- und Torsionskräfte unter mancherlei Krümmungen und Verschlingungen über die seitlich entstandene achromatische Spindel „gezerzt und gespannt, und allmählig ihren Reifen entsprechend gerichtet“ werden (FLEMMING, 4, S. 408).

Die Metakinese (A, 3 und B, 3) verläuft bei der gewöhnlichen Mitose sehr rasch und zwar in der Weise, dass die beiden Schwesterschleifen sich allmählig ihrem ganzen Verlaufe nach vollständig von einander entfernen. Bei der heterotypischen Mitose dauert die Metakinese relativ sehr lange: die Ringe haben sich in Form von sehr langgestreckten Ellipsen den Fäden der Spindel entlang angeordnet, in der Weise, dass die ursprünglichen Verklebungsstellen in die Aequatorebene zu liegen kommen (Tonnenform). An diesen Stellen befinden sich zuweilen eigenthümliche knöpfchenartige Anschwellungen, in andern Fällen kann jetzt schon an einigen dieser ursprünglichen Verklebungsstellen der definitive Durchbruch erfolgt sein.

Im Dyasterstadium (A, 4 und B, 4) sehen wir in beiden Fällen die Schleifen an die Pole rücken: bei der heterotypischen Mitose tritt dabei die eigenthümliche Erscheinung hervor, dass die Schleifen sich normal noch einmal der Länge nach spalten.

Fassen wir die Hauptunterschiede zum Schlusse kurz zusammen:

- | Gewöhnliche Mitose: | Heterotypische Mitose
(Salamandra). |
|--|--|
| 1) Spirem: Sehr dichter Doppelfadenknäuel. | Knäuel locker, die Längsspaltung und der Parallelismus der Tochterfäden macht sich weniger auffallend. |
| 2) Aster: a) Die Anzahl der Segmente ist doppelt so gross als bei der heterotypischen Form. | Die Anzahl der Segmente ist halb so gross als bei der gewöhnlichen Form. |
| b) Die Fadenenden zeigen keine Verklebung. | Die Schwesterfäden sind an den Enden mit einander verklebt (Ringbildung). |
| c) Die Schwesterfäden haben sich noch nicht von einander getrennt, sondern bewahren noch vollkommenen Parallelismus. | Die Schwesterfäden zeigen vielfache Windungen, Verschlingungen und Abweichungen vom Parallelismus. |
| 3) Metakinese: Entfernung der Tochterfäden von einander. | Anordnung der Ringe in die Längsrichtung der Spindel (Tonnenform): Die Verklebungsstellen kommen in die Aequatorebene zu liegen. |
| 4) Dyaster: Die Schleifen zeigen keinesekundäre Längsspaltung. | Die Schleifen zeigen sekundäre Längsbildung. |

2. Die heterotypische Theilung in der Urgenitalzelle von Cyclops. Wenn in der Eientwicklung von Cyclops die vorletzte gemeinschaftliche Theilung der Blastodermkerne abgelaufen ist, so tritt, wie ich in (6) ausgeführt habe, eine grosse Zelle aus der Peripherie des Eies ins Innere, die „Stammzelle“ der Urmesoderm- und Urgenitalzellen. Dieselbe theilt sich zunächst, anscheinend nach dem Schema der gewöhnlichen Mitose, und liefert die primäre Urmesodermzelle und die primäre Urgenitalzelle. Während aber die erstere von diesen beiden zunächst wieder in die Peripherie der Blastula und speziell zwischen die Urentodermzellen zurückgedrängt wird, theilt sich die primäre Urgenitalzelle im Innern des Eies sofort ein zweites Mal und zwar entspricht der hierbei eingeschlagene

Theilungsmodus in allen wichtigen Zügen dem Schema der heterotypischen Mitose. Die wenigen Abweichungen, welche sich dabei gegenüber dem Salamandertypus herausstellen, finden eine einfache Erklärung bei Berücksichtigung der physiologischen Verschiedenwerthigkeit der Zellelemente in diesem und in jenem Falle.

Als einen Hauptunterschied des in der Genitalzelle von Cyclops sich abspielenden Theilungsmodus gegenüber dem FLEMMING'schen Schema habe ich früher den Umstand hervorgehoben, dass bei Cyclops der fraglichen Theilung ein Spiremstadium mit längsgespaltene Chromatinfaden zu fehlen scheine. (Dieser Befund war mir damals weniger befremdlich, weil zu Anfang dieser Theilung nur acht Chromatinelemente auftreten, d. h. ebensoviele, als die primäre Urogenitalzelle bei der Theilung der Stammzelle übernommen hatte, und weil also eine direkte Zurückführung der ersteren auf die letzteren annehmbar schien. Immerhin musste aber das scheinbare Fehlen eines Stadiums, welches allen übrigen indirekten Kerntheilungsprocessen (mit Ausnahme der letzten Theilung der reifenden Geschlechtszellen) zukommt, auffallend sein).

Inzwischen stiess ich bei einer erneuten Durchsicht meiner Präparate mehrfach auf Bilder, welche mit Rücksicht auf die Lage des Eies im Eiersack und namentlich im Hinblick auf das Vorhandensein der durch Chromatinreichthum ausgezeichneten Schwesterzelle (B-Zelle, primären Urmesodermzelle) mit Sicherheit als solche Doppelfaden-Spireme zu deuten waren, die nicht der Theilung der Stammzelle angehörten, sondern zwischen dieser und der Theilung der Urogenitalzelle lagen. Dass dieses Stadium mir lange entgangen war, hat seinen Grund in den besonderen Eigenthümlichkeiten, welche das Spirem der heterotypischen Theilung darbietet. Auch FLEMMING betont, dass ihm die Längsspaltung des Spiremfadens lange Zeit entgangen sei und bereits Eingangs des ersten Kapitels ist der betreffenden Worte FLEMMING's gedacht worden, aus welchen die Besonderheiten des fraglichen Stadiums ersichtlich sind. Nach dem Gesagten existirt also auch in der Urogenitalzelle von Cyclops ein Doppelfadenstadium, welches dem Stadium B, 1 (Taf. XI) bei Salamandra entspricht.

Diesem Spiremstadium sind nun in der Zeitfolge diejenigen Bilder anzureihen, welche dem Stadium B, 2 (Taf. XI) entsprechen. Der Doppelfaden hat sich — nicht wie bei den übrigen Kerntheilungen bei Cyclops in acht, sondern — in vier Doppelfaden-

segmente zerlegt. Die Schwesterfäden haben dabei die Tendenz, an ihren Enden mit einander zu verkleben, allein es scheinen auch irgend welche centrifugale Richtkräfte mitzuspielen, welche die zusammengehörigen Schwesterfäden wenigstens vorübergehend vollständig auseinanderschleudern im Stande sind. Diese temporäre Trennung der zusammengehörigen Elemente kann so weit gehen, dass der Parallelismus überhaupt anscheinend aufgehoben wird und dass höchstens noch die besondere Form der Krümmung die ursprüngliche Zusammengehörigkeit erschliessen lässt (Taf. XII, Fig. 1, Copie nach 6, Taf. XXIV, Fig. 6).

Ich habe in meiner früheren Arbeit speciell das zuletzt erwähnte Bild auf ein bedeutend jüngeres Stadium bezogen. Der Umstand nämlich, dass in dem betreffenden Ei die Schwesterzelle (B-Zelle, primäre Urmesodermzelle) noch nicht vollständig in die Peripherie der Blastodermkerne zurückgetreten ist und dass in ihr die acht bei der Theilung der Stammzelle übernommenen Chromatinstäbchen anscheinend noch vollständige Selbständigkeit bewahren, führte mich zu der Annahme, dass man es mit dem gleichzeitigen Uebergang der beiden Zellen aus dem Dyaster- in das Dispiremstadium zu thun habe. Es musste dabei allerdings ein bedeutendes Wachsthum der acht Chromatinelemente der primären Urogenitalzelle angenommen werden und ebenso musste ihre besondere Form auffallen. — Man hat nun zu berücksichtigen, dass die B-Zelle auch in andern Fällen ihren Wiedereintritt in die Reihe der Blastodermkerne verzögert, dass sie bezüglich ihres Eintritts in die folgende Theilung gegenüber ihrer Schwesterzelle, der A-Zelle, in den meisten Fällen im Rückstand ist und dass überhaupt auf zeitliche Verhältnisse ein geringerer Werth zu legen ist, da es sich hier nur um äusserst kleine Zeiträume handeln kann, innerhalb deren sich alle diese Vorgänge abspielen. Es würde also sehr wohl denkbar sein, dass die A- und B-Zelle schon kurz nach ihrer Trennung in ihrer Entwicklung so weit auseinandergehen, dass die erstere bereits wieder in das Asterstadium der folgenden (heterotypischen) Theilung eingetreten ist, während in der letzteren die Theilelemente der vorangegangenen Theilung noch ihre Selbständigkeit bewahren. Ich möchte also das Stadium der Figur 1 (Taf. XII), wie oben angedeutet wurde, als eine besondere Phase des Asters der heterotypischen Theilung auffassen: denn nur mit dieser Annahme ist die bedeutende Grösse der acht in der primären Urogenitalzelle befindlichen chromatischen Elemente — dieselben sind mindestens zweimal so lang, als die Ele-

mente der B-Zelle — vereinbar und ebenso findet bei dieser Annahme, wie wir sehen werden, die besondere herzförmige Gestalt der Elemente eine einfache Erklärung.

Es würde also anzunehmen sein, dass sich dem Spiremstadium mit längsgespaltene Faden im Allgemeinen Bilder anschliessen, welche dem Schema B, 2 entsprechen, dass aber das für die heterotypische Theilungsform charakteristische Bestreben der Tochterfäden, frühzeitig ihre engere Verbindung aufzugeben, unter Umständen ihre vollkommene Selbständigkeit (Taf. XII, Fig. 1) herbeiführen kann.

Im Uebrigen verläuft die heterotypische Theilung in der für Salamandra beschriebenen Weise mit typischer Ring- und Tonnenbildung, wie bereits in (6) ausgeführt worden ist. Es ist nur noch hervorzuheben, dass bei Cyclops die Schleifen im Dyasterstadium keine Längsspaltung zeigen, dass sie dagegen vielfach an ihrer polaren Umbiegungsstelle quer durchbrochen sind, so dass jede Schleife die Form eines Doppelstäbchens annimmt. Es wird weiter unten auf die Bedeutung dieser beiden Abweichungen vom Salamander-Typus zurückgekommen werden.

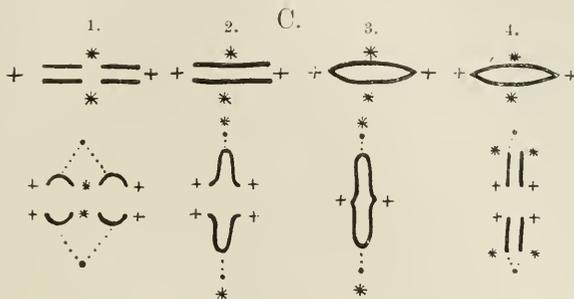
Ich möchte nunmehr versuchen, unter Berücksichtigung der bisher angeführten Thatsachen die morphologische Bedeutung der verschiedenen Abweichungen, welche die heterotypische Theilung gegenüber dem gewöhnlichen Verlauf der Mitose zeigt, darzulegen und werde dann in den folgenden Abschnitten noch einzelne Beobachtungen hervorzuheben haben, welche direct oder indirect als Stützen der hier ausgesprochenen Auffassung herangezogen werden können und vielleicht Anhaltspunkte für eine physiologische Deutung der Vorgänge liefern. Stellen wir uns dasjenige Entwicklungsstadium eines Copepoden-Eies vor, in welchem sämtliche Blastodermkerne das Asterstadium mit zweimal acht kleinen, schleifenförmigen Elementen zeigen. Kurze Zeit darauf bemerken wir dann im Innern des Eies eine grosse Zelle, deren Kern nur zweimal vier, aber beiläufig zweimal so lange Elemente aufweist. Da nun gerade die Frage nach einer etwaigen Reduction der Chromosomenzahl es ist, welche zur Zeit unter den kerngeschichtlichen Problemen ein ganz besonderes Interesse in Anspruch nimmt, so fällt in unserem Falle zunächst die im Cylcus der generativen Zellen unerwartet wiederauftretende „Reductionstheilung“ auf. Würden nun aber gegen unsere Anschauung, dass im Allgemeinen die Zahl der Chromosomen innerhalb einer Spezies die nämliche ist, auch sonst erhebliche Einwände zu machen sein und

würden wir, wie es die botanischen Autoren beschreiben, auch andern Orts in nebeneinander liegenden Kernen Zahlenunterschiede nachweisen können, so würde in unserm Fall nicht das gegenseitige Zahlenverhältniss der Chromosomen einerseits in den Blastodermkernen, andererseits in der Genitalzelle, sondern die ganz auffallend verschiedene Grösse derselben in erster Linie in die Augen springen. Es kann nun allerdings der Einwand erhoben werden, dass sich im Verlauf der embryonalen Entwicklung wohl aller Thiere in den Kernen der verschiedenen Gewebe anscheinend beträchtliche Differenzen bezüglich der Masse und Dichtigkeit der färbbaren Substanz vorfinden; aber wir haben in unserem Fall diejenige embryonale Phase vor uns, in welcher überhaupt zum ersten Male eine functionelle Differenzirung der Zellen auftritt und wir sehen die allernächsten „Verwandten“ der Genitalzelle kurz vor ihr selbst und wiederum geringe Zeit nach ihr in Theilungen eintreten. Es muss daher das scheinbar unvermittelte Auftreten grosser Theilelemente in der Genitalzelle besonders auffallen.

Versuchen wir nun die Annahme zu machen, dass sich ein Chromatinelement der Genitalzelle zusammensetze aus zwei aneinander gereihten Elementen niedrigerer Ordnung, deren jedes morphologisch und physiologisch einem Element der Blastodermkerne entspreche. Nehmen wir also an, dass die vier grossen Doppelfadensegmente der Genitalzelle den Werth von acht halb so langen blastodermalen Doppelfadenabschnitten haben. Es wäre dann, wie mir scheint, in der nächstliegenden Weise der scheinbare Widerspruch beseitigt, der darin liegt, dass in nächstverwandten Zellen hier zweimal acht kleine, dort zweimal vier grosse Elemente sich finden.

Wir würden uns also vorstellen, dass bei der gewöhnlichen Mitose bei dem Uebergang des Kerns aus dem Spiremstadium in den Aster der zusammenhängende Doppelfaden sich zunächst mittelst Quertheilung in den bei FLEMMING durch † bezeichneten Punkten in vier Doppelfadensegmente (Viertelssegmente) theile und dass diese letzteren dann eine weitere Quertheilung eingehen, indem sie in ihren Mittelpunkten (den *-Punkten im FLEMMING'schen Schema) eine abermalige Zerlegung erfahren: das Resultat sind demnach acht Doppelfadensegmente. Im Schema C (S. 10) sind in der oberen Reihe unter 1 zwei durch Zerlegung eines Viertelssegmentes entstandene Achtelssegmente dargestellt, deren Schwesterfäden im Dyasterstadium an die beiden entgegengesetzten Pole treten (C, 1, untere Reihe). Der Unterschied der heterotypische Mitosen

besteht nun darin, dass an den mit ** bezeichneten Punkten der Zusammenhang gewahrt bleibt. Anstatt dass dann im Dyasterstadium die Tochterfäden dieser acht Achtelsegmente an die Pole rücken (C, 1), nehmen die Tochterfäden der Viertelssegmente selber Schleifenform an und treten als solche an die Pole (C, 2); in Wirklichkeit zeigen freilich die Viertelssegmente des Doppelfadens eine Endverklebung der Schwesterfäden und daher wird der Vorgang nicht nach dem Schema C, 2, sondern nach C, 3 eingeleitet werden.



Mit unserer Annahme, dass wir es in der Genitalzelle mit doppelwerthigen chromatischen Theilungseinheiten zu thun haben, stehen nun, abgesehen von den Grössen- und Zahlenverhältnissen der Elemente, hauptsächlich zwei Beobachtungen bei Cyclops in vollem Einklang und finden, wie mir scheint, nur durch sie eine befriedigende Erklärung:

1) Es kommt einmal in Betracht die eigenthümliche Herzform der Schleifen, welche in gewissen Stadien der Prophase auftritt (Taf. XII, Fig. 1). Wie erwähnt, hat man sich in dieser Figur je zwei der Schleifen als zusammengehörige Tochterfäden eines Doppelfadenabschnittes vorzustellen, welche jedoch im Spiel gegeneinanderwirkender Richtkräfte vorübergehend ihre Verbindung mit einander verloren haben. Bei den Elementen von ausgeprägter Herzform entsprechen dann wohl die Gelenkstellen, in welchen die beiden Schleifenhälften in geschweiftem Bogen zusammenstossen, den *-Punkten: offenbar ist auch hier noch eine gewisse Neigung der Elemente vorhanden, an diesen Punkten zum Durchbruch zu gelangen, wie dies bei Cyclops bei der gewöhnlichen Mitose die Regel ist, und diese Tendenz, eine Segmentirung in den *-Punkten einzugehen, findet vielleicht einen weiteren Ausdruck in den mannigfachen Verschlingungen und Krümmungen, welche an den Doppelfadensegmenten der heterotypischen Mitose zur Zeit des

Asterstadiums wahrgenommen werden, und zu deren Erklärung das Vorhandensein von Kräften angenommen werden muss, welche im Innern der chromatischen Substanz wirksam sind.

2) Der secundäre Durchbruch der an die Pole gerückten Schleifen an ihren Umbiegungsstellen findet gleichfalls eine einfache Erklärung bei der Annahme, dass jede Schleife, also jeder Halbring, zwei zusammenhängende Segmente darstelle. Ich habe diesen secundären Durchbruch, wie ich früher (6) mittheilte, auf verschiedenen Bildern mit Sicherheit feststellen können, ohne mir damals über dieses Vorkommniß eine befriedigende Erklärung geben zu können. Nimmt man aber an, dass es sich hier um einen verspäteten Durchbruch an prädestinirten Stellen handle, so kann, wie ein Vergleich von Schema C, 1 und C, 4 zeigt, die Schlussphase der gewöhnlichen und diejenigen der heterotypischen Mitose direct mit einander verglichen werden: die Anzahl der an die Pole gelangten Elemente ist in beiden Fällen die nämliche, nur ihre Bewegungsweise und im Zusammenhang damit ihre besondere Gestalt eine verschiedene.

3) Das sonstige Auftreten der heterotypischen Theilung im Cyclus der generativen Zellen bei Cyclops. Wir haben gesehen, dass sich einerseits in den Follikeln des Salamanderhodens, andererseits in der frühesten genitalen Anlage bei einer Crustaceen-Art Kerntheilungsvorgänge finden, welche einmal nach ihrem Verlauf im Allgemeinen und ausserdem nach dem Habitus der dabei als Theilungseinheiten figurirenden chromatischen Elemente als homologe Erscheinungen aufgefasst werden dürfen. Es handelt sich nunmehr um die Frage, ob die in beiden Fällen festgestellte besondere Form der Kerntheilung auch hier wie dort die gleiche physiologische Bedeutung habe.

Zunächst fällt auf, dass man es in dem einen, wie in dem anderen Falle mit Gewebeelementen zu thun habe, welche dem generativen Zellen-Cyclus angehören. Da es aber weit von einander abliegende Etappen dieses Kreislaufes und zwar bei zwei durchaus verschiedenen Thierformen sind, wo diese beiden typischen Fälle vorkommen, so muss gesucht werden, ob nicht bei den beiden Formen auch in vollkommen homologen Organen beziehungsweise Entwicklungsstadien vergleichbare Verhältnisse sich wiederfinden.

Ich habe daher meine Copepoden-Präparate einer erincuten Durchsicht unterzogen und ich kam dabei zu dem Ergebnisse, dass in der That nicht nur an derjenigen Stelle der Eientwicklung, welche nuthmasslich dem FLEMMING'schen Stadium entspricht, sondern auch andern Orts innerhalb des Cyclus der generativen Zellen Theilungsformen auftreten, welche nach dem Schema der heterotypischen Theilung verlaufen oder als Verkürzungen derselben betrachtet werden können.

Zunächst wandte ich mich der letzten Theilung der Ureizellen zu, also demjenigen im Ovarium sich abspielenden Theilungsvorgang, welcher die Eimutterzellen liefert. Diese letzteren Zellen treten dann, bekanntlich zunächst ohne eine weitere Theilung einzugehen, in die „Wachstumsphase“ ein und speichern in den Endabschnitten des Ovariums und in den Eigängen, welche mit mehrfachen blinden Ausläufern die blutführenden Gewebe durchsetzen, das Dottermaterial in sich auf. Erst kurz vor der Eiablage gehen dann die Kerne der Eimutterzellen die beiden Theilungen der „Reifungsphase“ ein, deren Produkte die Richtungskörper und die befruchtungsfähige Eizelle sind.

Schon früher waren mir bei *Canthocamptus* und noch mehr bei *Cyclops signatus* die eigenthümlichen Bilder aufgefallen, welche bei der letzten Theilung der Ureizellen auftreten und welche in ihrem Habitus sich in keiner Weise mit den Bildern, wie sie die gewöhnliche Mitose bei *Cyclops* zeigt, decken. Ich bin jedoch desshalb nicht weiter auf dieselben eingegangen, weil ich damals das Hauptgewicht auf andere Stadien legte und weil sich eine genaue Analyse der ersteren als mit grossen Schwierigkeiten verbunden herausstellte. Denn leider bewegen sich die fraglichen Bilder so nahe an der Grenze dessen, was Oel-Immersionen und Apochromaten zu leisten im Stande sind, dass nur eine vergleichende Betrachtung zum Ziele führen kann. Nachdem mir nun aber innerhalb des Keimzellen-Cyclus der Copepoden vergleichbare Vorkommnisse zur Beobachtung gekommen waren, konnte ich bei *Cyclops signatus*, welcher unter allen von mir untersuchten Copepoden in dieser Beziehung die günstigsten Verhältnisse darbietet, wenigstens in ein wichtiges Stadium einen vollkommen befriedigenden Einblick erlangen. Es handelt sich um diejenige Phase, in welcher sich die bereits gesonderten Fadensegmente zum Aster anordnen. Diese Bilder, von denen ich in Taf. XII, Fig. 2 einige wieder-

gebe, entsprechen, wie ich vorausschicken möchte, den FLEMMING'schen Figuren 13—20 (4) und meinen Figuren 6—9 (6).

Es geht aus der hier wiedergegebenen Skizze hervor, dass sich die Fadenzüge mehr und mehr senkrecht zu einer und derselben Durchmesserenebene des Kerns, dem späteren Spindeläquator, anordnen (Fig. 2, a, e), wobei häufig einzelne Fadenabschnitte in weitem Bogen in den freien Kernraum ausspringen, während der Rest in schwer entwirrbarem Gefüge sich zu einem „äquatorialen Kranz“ zusammenschliesst (Fig. 2, d). Es kommen auf diese Weise Bilder zu Stande, welche allein schon in ihrem Gesamthabitus jeden Vergleich mit irgend einem der Stadien von sich abweisen, welche die gewöhnliche Mitose bei Cyclops darbietet, und welche schon bei Anwendung schwächerer Vergrösserungen an das Asterstadium der heterotypischen Theilung erinnern. Es kommt hinzu, dass einzelne abgesprengte Fadenabschnitte die Form in sich geschlossener Ringe zeigen und dass dieselben dann schätzungsweise ein Viertel der gesammten Masse der chromatischen Substanz umfassen (Fig. 2, a, e), und nicht minder bedeutungsvoll sind diejenigen Bilder, in denen die Schenkel eines hufeisenförmigen Abschnitts unter spitzen Winkeln mit je einem andern, im Gewirr des Fadencomplexes sich verlierenden Fadenabschnitte zusammenstossen (Fig. 2, a, rechts; d, links oben; f, oben). Wir haben es hier offenbar jedesmal mit einem durch Endverklebung zweier Schwesterfäden entstandenen Ringe zu thun, dessen eine Hälfte freiliegt, während die andere in die verworrene Hauptmasse der Fäden eintaucht.

Bezüglich der Prophasen, d. h. der den Aster vorbereitenden Phasen, habe ich nachträglich zu bemerken, dass im Stadium des Doppelfadenspirems und noch später beim Uebergang zum Aster fast mit Regelmässigkeit ein blindes Fadenende den kleinen, bläschenförmigen Nucleolus mit dem excentrisch im Kernraum gelagerten Fadenknäuel verbindet (Fig. 2, a, b, c, e). Bei unserer Unkenntniss betreffend die Rolle, welche der Nucleolus während der Kerntheilung spielt, ist eine sichere Deutung dieser Beziehung selbstverständlich nicht möglich. Ich möchte hier nur darauf hinweisen, dass auch bei dem Umordnungsprocesse, den die Doppelfadenschlinge in der Eizelle von *Cantho camptus* vor den Richtungstheilungen eingeht, Lagerungsbeziehungen zwischen Nucleolus und chromatischer Substanz sich bemerklich machen. Dieselben äussern sich darin, dass in den Anfangsstadien des fraglichen Processes die Züge der Fadenschlinge im Allgemeinen die Richtung nach der Einbuchtung des

bohnenförmigen Kernkörpers annehmen, dass dann aus demselben unter plötzlicher Verkleinerung eine Masse austritt und dass auch später der chromatische Ring an einer Stelle mit dem Rest des Kernkörpers in direkter Verbindung steht. Da in beiden Fällen das Wachsthum der chromatischen Substanz beendet ist, so wird man am ehesten noch zu der Verstellung geführt, dass die zur Theilung sich anschickende chromatische Substanz dem Kernkörper Stoffe entnimmt, welche bei der Dissociation der Theilungselemente chemisch wirksam sind.

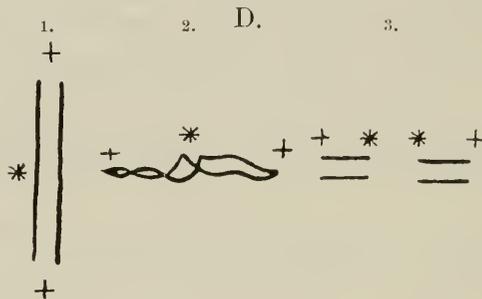
Was die Anaphasen, d. h. die Vorgänge zwischen dem Auseinanderrücken der Schwester-elemente bis zum Uebergang derselben in das Tochtterspirem, anbelangt, so ist vor Allem zu bemerken, dass die an die Pole rückenden Elemente nicht die Gestalt von Schleifchen oder Winkeln, sondern von geraden Stäbchen haben, welche parallel zur Spindelaxe liegen (vgl. Fig. 2, g). Wir hätten es also auch hier mit derjenigen Abart der heterotypischen Theilung zu thun, bei welcher die Viertelssegmente während der Wanderung an die Pole nachträglich in Paare von Achtelssegmenten zerfallen (S. 10, Schema C, 4). Diese in der Urgenitalzelle vereinzelt vorkommende Theilung tritt hier offenbar in regelmässiger Weise ein.

Es ist weiter von Bedeutung, dass die acht stäbchenförmigen Elemente, welche an jeden der Pole treten, bereits bei ihrem Auseinanderrücken die Andeutung einer Längsspaltung zeigen. Es ist dies diejenige Längsspaltung, welche der chromatische Faden während des ganzen ferneren Verlaufs der Oogenese beibehält. Zunächst zerlegen sich die Stäbchen allerdings in eine bestimmte Anzahl von Chromatin-Doppelkugelchen, welche aber durch feine Linien-Doppelfäden verbunden bleiben, allein während der Wachstumsphase der Eizelle schliessen sich diese Doppelkugelchen wieder zusammen und es entsteht dadurch zunächst eine continuirliche Doppelfadenschlinge.

Auf diese Längsspaltung der Chromatinstäbchen werde ich unten zurückzukommen haben. Sie erinnert an den von FLEMMING für Salamandra beschriebenen „sonderbaren und einstweilen unerklärlichen Vorgang“: die „zweite“ Längsspaltung der Dyaster-schleifen, welche nach diesem Autor in normaler und durchgehender Weise bei der heterotypischen Theilung in den Spermato-cysten auftritt.

Verfolgen wir weiter die Vorgänge, die sich im ferneren

Verlauf der Ovogenese von Cyclops abspielen. Wir stehen nunmehr vor einem zweiten Theilungsvorgang, der mit der heterotypischen Theilungsform in Verbindung zu bringen ist: es ist die erste Theilung der Reifungsphase (Bildung des ersten Richtungskörpers). Der Doppelfaden zerlegt sich zunächst wieder in vier Doppelfadensegmente, welche an ihren Enden (an den +-Punkten) eine Verklebung, in ihrer Mitte (bei *) eine Knickung aufweisen (Schema D, 2). Allein es scheint eine bedeutende Verkürzung des Theilungsvorgangs stattzufinden, indem es nicht zu einer Umlagerung der Fäden in der Weise kommt, dass die Verklebungsstellen in die Aequatorebene zu liegen kommen, während die *-Punkte die Winkel der Schleifen bilden, vielmehr findet in den *-Punkten selbst eine Zerlegung statt und die acht Segmente verkürzen sich sodann unter Aufgabe der Endverklebung zu acht Doppelstäbchen,



von denen vier in den ersten Richtungskörper eingehen, vier im Ei verbleiben. Die die Vertheilung einleitenden Vorgänge, d. h. die anfängliche Zerlegung in Viertelssegmente (anstatt einer mehr oder weniger subitanen Zerlegung in Achtelssegmente, wie bei der gewöhnlichen Mitose von Cyclops), die Endverklebung der Schwesterfäden und endlich die vielfachen Verschlingungen und Krümmungen der Doppelfadensegmente weisen darauf hin, dass auch hier ursprünglich eine heterotypische Theilung angesetzt wurde, dass dieselbe aber — wohl in Anpassung an die spezielle Bedeutung des Theilungsvorgangs, dem überhaupt der Stempel des Rudimentären aufgedrückt ist — von der Metakinese an einen abgekürzten Verlauf genommen hat.

Eine noch weitere Verkürzung tritt in der unmittelbar darauf folgenden zweiten Theilung der Reifungsphase (Bildung des zweiten Richtungskörpers) auf, indem hier einfach die acht im Ei verbleibenden Elemente zu vierten auf Eikern und zweiten Richtungs-

körper vertheilt werden und zwar wahrscheinlich in der Art, dass die Doppelstäbchen als solche eine Vertheilung auf die beiden Theilkerne erfahren.

Es würde zu weit führen, wenn ich hier den Versuch machen wollte, die zahlreichen Beobachtungen früherer Forscher, welche auf die Reifungsvorgänge bei der Ei- und Samenzelle Bezug haben, mit der obigen Darstellung, welche zunächst nur für Cyclops Geltung hat, in Einklang zu bringen. Ich möchte nur mit ein paar Worten auf diejenigen Fälle zurückkommen, in denen vor Beginn der Reifungstheilungen Vierergruppen von kleinen kugligen Elementen beobachtet worden sind. Solche Bilder hat BOVERI (1) für die Eizelle einer Meduse (Tiara), HENKING (7, Fig. 20) für die Samenzellen von *Pyrrhocoris* und O. VOM RATH (13) für die Samenzellen verschiedener Pulmonaten (*Helix pomatia*, *Limax agrestis*) und für diejenigen von *Grylotalpa* angegeben. Bei letzterer Form findet vor der ersten Reifungstheilung eine Zerlegung des Doppelfadens statt. „Während aber früher bei den Ursamenzellen durch Quertheilungen des Doppelfadens stets 12 Segmente hervorgingen, wird der Doppelfaden jetzt nur an 6 Stellen der Quere nach durchgeschnürt; es kann folglich jeder der jetzt entstandenen Abschnitte zwei Segmenten gleichgesetzt werden.“ Durch Endverklebung der Schwesterfäden entstehen 6 Chromatiringe und aus diesen gehen 6 Vierergruppen in der Weise hervor, dass sich aus jedem Ring 4 sternchenförmige durch Linien mit einander verbundene Chromosomen herausdifferenzieren. Bei der ersten Theilung wird das Viereck durch eine dem einen Paar der Seitenwände parallele Trennungslinie getheilt und bei der zweiten Theilung ist die Theilungslinie senkrecht auf der ersten, geht also dem andern Paar der Wände des ursprünglichen Vierecks parallel. Jedes der vier durch die beiden Theilungen aus einer Samenmutterzelle hervorgehende Spermatozoon erhält also je ein Chromosom aus jedem Viereck.

Man kann diese Bilder mit den bei Cyclops vor der ersten Reifungstheilung auftretenden Ringen (Schema D, 2) direct vergleichen: Ein sternchenförmiges Chromosom bei *Grylotalpa* entspricht bei Cyclops jedesmal dem vierten Theil eines durch Endverklebung der Schwesterfäden entstandenen Ringes, also je einem zwischen einem +- und einem *-Punkt gelegenen Fadenabschnitt. Wie bei Cyclops, so bleiben auch hier zwei im ursprünglichen Spirem hintereinander liegende Segmente, dort zwei Fadenabschnitte oder Stäbchen, hier zwei

Kugelchromosomen, in engerem Zusammenhang und vereinigen sich mit dem entsprechenden Schwesterpaare zu einem ringförmigen, viertheiligen Gebilde. Der Unterschied besteht also nur darin, dass bei *Grylotalpa* eine Segmentirung des Doppelfadens in Elemente niedrigerer Ordnung stattfindet: vielleicht entsprechen dieselben physiologisch je einem der Kugelsegmente, aus welchen jedes Stäbchen von *Cyclops* zusammengesetzt ist. Es geht aus dem Vergleich hervor, dass die beiden Theilungsrichtungen, nach welchen die Vertheilung der vier Chromosomen der Vierergruppe von *Grylotalpa* erfolgt, unter sich nicht gleichwerthig sind. Die eine entspricht einer Längstheilungs-, die andere einer Segmentirungs- oder Quertheilungsebene.

Bemerkenswerth sind bezüglich des Zusammenhanges zwischen den beiden bei *Salamandra* und *Cyclops* einerseits, bei *Grylotalpa* andererseits auftretenden Theilungsformen, zwei Vorkommnisse, auf welche mich Herr Dr. VOM RATH in freundschaftlichster Weise hingewiesen hat. Es finden sich nämlich sowohl in der Spermatogenese einer einheimischen *Rana*-Spezies, als auch in der Ovogenese bei einzelnen marinen Copepoden¹⁾ Ringbildungen, welche, wie ich mich an VOM RATH'S Präparaten überzeugen konnte, vollkommen mit den Bildern bei *Grylotalpa* übereinstimmen. Nun treten aber bei nahen Verwandten der obgenannten Formen, bei *Salamandra* und beziehungsweise bei *Cyclops*, an den betreffenden Stellen Doppelfadensegmente mit Endverklebung der Schwesterfäden auf und es wäre damit vom vergleichenden Standpunkt aus ein Beweis für die Homologie der Doppelfadenringe und der Vierergruppen geliefert.

Es ist vorläufig nicht zu entscheiden, in welcher von den beiden Formen sich uns die ursprünglicheren Verhältnisse darstellen oder ob sie nicht vielleicht in einem und demselben noch einfacheren Grundschema ihre gemeinsame Wurzel haben.

Ganz ähnliche Bilder, wie sie die Vierergruppen von *Grylotalpa* darstellen, beschreibt FLEMMING als anomale Abweichungen für die Spermatocytenbildung von *Salamandra* (4, Fig. 46—50): „die chromatischen Segmente sind zum kleinen Theil noch deutlich als zwisehenklige Fädenschleifen gekennzeichnet. Die meisten Segmente aber sind so abgeändert, dass jeder Schleifenschenkel auf der Form eines Kügelchens angeschwollen ist, dabei die je zwei Schenkel noch eben zusammenhängen, zugleich aber die je zwei

¹⁾ Nähere Einzelheiten hierüber, sowie über die Verhältnisse bei den Amphibien, werden demnächst von Dr. O. VOM RATH an anderer Stelle veröffentlicht werden.

Schwesterschleifen (aus der Längsspaltung) sich nicht von einander dislocirt haben, wie es sonst in der Metakinese geschieht: sondern sie beharren bei einander und es finden sich also Gruppen von je vier Kügelchen, von denen je zwei aneinanderhängen. Diese liegen anscheinend ganz regellos über die ganze Spindel hingestreut, nur offenbar mit der Tendenz, sich nach den Polen anzuhäufen.“ Diejenigen Bilder FLEMMING's, welche pluripolare und asymmetrische Theilungen zeigen, würden nun allerdings auf zufällige Aberrationen der Kerntheilung hinweisen, aber die Anordnung des Chromatins zu Vierergruppen, welche eine so allgemeine Verbreitung in den reifen Keimeizellen zeigen, und die unregelmässige Art, wie diese Gruppen über die Spindel hingestreut sind, legen die Vermuthung nahe, dass man es hier mit den vorbereitenden Stadien, welche der ersten Theilung der Reifungsphase vorangehen, zu thun hat.

Es sei endlich noch auf Bilder von CARNOY¹⁾ (2) hingewiesen, welche beweisen, dass eine dem Salamandertypus sehr nahe stehende Abart der heterotypischen Theilungsform auch in der Gruppe der Würmer bei der Reifung der Eizelle auftritt. Und zwar ist dieses Vorkommniss desshalb bedeutungsvoll, weil daraus hervorgeht, dass ursprünglich auch die zweite Theilung der Reifungsphase nach dem heterotypischen Schema sich anlegt. Die fraglichen Bilder beziehen sich auf einen Namatoden aus dem Magen von *Vespertilio auritus*, *Ophiostomum mucronatum*. Die Schleifenzüge des Keimbläschens stellen beim Eintritt in die erste Theilung 6 parallel zur Spindelaxe gelegene Segmente dar; dieselben verkürzen sich und schnüren sich im Aequator ein, während sich zugleich an ihnen eine Längsspaltung bemerklich macht (CARNOY, Fig. 184). Dieses Stadium entspricht offenbar der Phase B, 3 im heterotypischen Schema (s. Tafel X). Es findet nun die Vertheilung der Halbringe auf Ei und ersten Richtungkörper statt, aber anstatt dass die 6 im Ei verbliebenen Halbringe oder Doppelstäbchen sich (wie bei Cyclops) zu dreien auf Eikern und zweiten Richtungkörper vertheilen, wiederholt sich im ersteren der gleiche Theilungsvorgang.

¹⁾ Es ist mir hier nicht möglich, auf das von CARNOY in seiner umfangreichen Arbeit: *La Cytodiérèse chez les Arthropodes. La Cellule. Tome I 1885* niedergelegte Material einzugehen. Zahlreiche Bilder CARNOY's erinnern sehr an die heterotypische Theilungsform, ich muss jedoch im Interesse der Kürze und Uebersichtlichkeit darauf verzichten, eine Kritik der einzelnen Beispiele zu unternehmen, zumal das Vorkommen der heterotypischen Theilung bei den Arthropoden durch die obigen Ausführungen genügend erwiesen ist.

Es scheinen nämlich, wie aus CARNOY's Figuren 192 und 194 hervorgeht, die 6 Halbringe (nach abermaliger Endverklebung der Schwesterfäden) sich wieder in der bekannten Tonnenform anzuordnen und zum zweiten Male in der bekannten Weise sich zu theilen. Offenbar tritt hier also wieder eine besondere Modification auf, welche sich aus zwei ursprünglich hintereinander folgenden heterotypischen Theilungen herausgebildet hat. Ich bemerke übrigens, dass die von mir hier gegebene Darstellung sich selbstverständlich nicht mit der CARNOY'schen deckt.

Bei einer weitergehenden Heranziehung anderer Beobachtungsgruppen stösst man auf mehr oder weniger erhebliche Schwierigkeiten, im Besonderen gelingt es nicht wohl, das klassische Untersuchungsobject für diese Fragen, *Ascaris megalocephala*, in den Rahmen des heterotypischen Schemas einzufügen. Wenn wir auch nach dem bisher Gesagten so viel feststellen können, dass bei den verschiedensten Thierformen innerhalb des Cyklus der generativen Zellen von der gewöhnlichen Mitose abweichende Theilungsformen auftreten, so ist ja, wie oben angedeutet wurde, noch lange nicht erwiesen, dass gerade der Salamander-Typus den Ausgangspunkt und die Grundform für dieselben bildet, obwohl seine einfachen Beziehungen zur gewöhnlichen Mitose darauf hinzuweisen scheinen. Jedenfalls ist es von Bedeutung, dass bei so verschiedenen Formenreihen, wie es einerseits die Wirbelthiere, andererseits die Arthropoden sind, ein und dasselbe Schema auftritt, und ich glaube, dass es von einigem Werth ist, wenigstens eine Anzahl mit Sicherheit vergleichbarer Vorkommnisse vor einem einheitlichen Gesichtspunkte aus zusammenfassen zu können. Ueberall da, wo eine Zerlegung des Doppelfadenspirems in Doppelfadensegmente stattfindet, deren Anzahl geringer und zwar im Allgemeinen halb so gross als die in den somatischen Zellen auftretende „Normalzahl“ ist, überall, wo wir eine temporäre Endverklebung der Doppelfadenabschnitte (Ringbildung) und eine Anordnung dieser geschlossenen Schleifen in parallel zur Spindelaxe verlaufenden Zügen (Tonnenbildung) antreffen, werden wir die Vorkommnisse auf das heterotypische Schema (Salamander-Typus) zurückführen können. In den Fällen ferner, wo die auseinanderrückenden und an die Pole tretenden Halbringe (durch Spaltung an der Umbiegungsstelle) die Form von Doppelstäbchen annehmen, wird es sich um eine besondere Abart (Cyclops-Typus)

handeln, welche sich insofern wieder mehr der gewöhnlichen Mitose anschliesst, als die resultirende Anzahl der Theilungselemente und deren qualitativer Werth genau den Verhältnissen bei letzterer entspricht. Sehr wahrscheinlich kommt dann noch die weitere Abart vor, dass die Doppelfadensegmente sich parallel zur Spindelaxe einstellen, aber ohne eine Umordnung in der Weise zu erfahren, dass die Verklebungsstellen in den Aequator zu liegen kommen. Vielmehr gleiten bei der Metakinese die Schwesterfäden gewissermassen nur aneinander vorbei und wandern, immer noch parallel zur Spindelaxe gerichtet, den Polen zu. Endlich ist eine letzte Abart im *Gryllotalpa*-Typus zu suchen, bei welchem die vier zu einem Ring sich zusammenschliessenden Elemente Theilungseinheiten niedrigerer Ordnung repräsentiren.

Auch in dem mehr oder minder hohen Grade von Vollständigkeit, mit welcher sich der zweite Theilungsprocess der Reifungsphase abspielt, zeigt sich, man möchte sagen, die grösste Willkür, und diese Verschiedenheit bringt es mit sich, dass in dem einen Fall die Paare von Schwester-elementen als solche auf Ei und Richtungskörper vertheilt werden (*Cyclops*), in andern Fällen ihre Trennung erfolgen kann.

Gerade darin aber, dass in der reifenden Keinzelle auf so verschiedenen Wegen immer wieder dasselbe Ziel, die Halbiring der Anzahl der chromatischen Elemente, erreicht wird, kann wohl eine Stütze für diejenigen Theorien erblickt werden, welche den Vorgängen während der Reifungsphase eine hochbedeutsame biologische Rolle zuerkennen.

Wir haben die heterotypische Mitose bei *Cyclops* in der Ur-genitalzelle, bei der letzten Theilung der Ureizellen und endlich in verkürzter Form bei den Theilungen der Reifungsphase wieder gefunden. Sie tritt aber noch an einer vierten Stelle im Zyklus der generativen Zellen auf, nämlich in der ersten Furchungstheilung. Es sind mir neuerdings von zwei *Cyclops*-Arten (*brevicornis* Claus und *agilis* Koch) die betreffenden Stadien mehrfach zu Gesicht gekommen, und ich bin daher im Stande den Verlauf der Copulation und der ersten Furchungstheilung in ihren Hauptzügen zu schildern. Ich kann dabei noch zwei weitere Arten (*signatus* Koch und *strenuus* Fisch.) heranziehen, von welchen ich gleichfalls einzelne Stadien besitze. Während des Austritts des Eies aus dem Genitalporus ist die Chromatinmasse des weiblichen Kerns noch auf die vier Stäbchen vertheilt, welche derselbe bei der zweiten Rich-

tungstheilung übernommen hatte. Dieselben zeigen in manchen Fällen (*Cyclops signatus*) noch eine paarweise Anordnung. Zu gleicher Zeit tritt der Spermakern, welcher gleichfalls vier Chromatinstäbchen enthält, in die Eizelle ein. Die beiden Kerne legen sich nunmehr für einige Zeit neben einander und zeigen die bekannte Bläschenform mit feinem Fadengerüst; es wird damit der Satz bestätigt, dass in den meisten, genauer untersuchten Fällen Ei- und Spermakern nicht verschmelzen (BOVERI). Dieser Wachstums- und Erholungszustand dauert mehr oder weniger lange. Ich kann keine genaueren Angaben über diejenigen pelagischen Copepoden machen, welche ihre Eier einzeln ablegen (*Heterocope*, *Cetochilus*). Bei den „halb-pelagischen“ Formen jedoch, welche den letzteren bezüglich des Verlaufs der Eireife und Eientwicklung am nächsten stehen, z. B. bei *Cyclops strenuus*, bei welchem die neuen Eiersäckchen hervorzutreten beginnen, ehe sich noch die Embryonen des vorhergehenden Satzes vom Mutterthiere befreit haben, scheint dieses Stadium einen ziemlichen Zeitraum einzunehmen, während es bei *Cyclops brevicornis* und *agilis*, deren Eiersäcke längere Zeit nach dem Freiwerden der vorigen Nauplius-Generation gebildet werden, von kürzerer Dauer ist. Die Kernmembranen lösen sich nunmehr auf und es bildet sich ein typisches Doppelfadenspirem aus. Während aber bei *brevicornis* die chromatischen Substanzen der beiden Geschlechtskerne ihre Selbständigkeit wahren, bildet bei *Cyclops agilis* das Doppelfadenspirem ein vollständig zusammenhängendes Ganzes¹⁾ (Taf. XII, Fig. 3a). Es kann nunmehr vorübergehend zur Segmentirung des Doppelfadens in acht Doppelstäbchen kommen und die Schwester-elemente können dabei sogar zeitweise ihre paarweise Zusammenlagerung aufgeben, es kann aber auch nur eine Zerlegung in Viertelsegmente mit Endverklebung der Schwesterfäden und Knickung in den *-Punkten erfolgen (Fig. 3b), in der Weise, wie dies bei der Vorbereitung zur ersten Richtungstheilung auftritt. In jedem Falle aber ordnen sich zum Schluss beim Auftreten der achromatischen Spindel die vier Doppelfadensegmente mit ihrer Längsrichtung parallel zur Spindelaxe an und es kommt auf diese Weise eine typische Tonnenform zu Stande (Fig. 3c), wie ich dies sowohl für *Cyclops agilis* als für *brevicornis* feststellen konnte. Jedenfalls ist

¹⁾ Bei *Cyclops tenuicornis* Claus fand ich noch im Zweizellenstadium die Abkömmlinge des männlichen und weiblichen Geschlechtskernes als selbständige Gebilde nebeneinanderliegen (5).

bemerkenswerth und für die heterotypische Theilungsform charakteristisch, dass in der ersten Furchungsspindel ringförmige Chromatidgebilde auftreten, deren Anzahl halb so gross ist als die Normalzahl (8) der chromatischen Elemente. Da nun in der Furchungsspindel während der metakinetischen Phase 16 Elemente zu erwarten sind, so muss jeder Ring, wie es dem heterotypischen Schema entspricht, aus 4 Elementen zusammengesetzt sein.

Auch ISCHIKAWA (10) ist bei seinen eingehenden Untersuchungen über die Befruchtung bei einem Calaniden (*Diaptomus*), übrigens von andern Betrachtungen aus, zu einem Vergleich mit FLEMMING's heterotypischer Mitose geführt worden. Er schreibt wenigstens bezüglich der vor der ersten Furchungstheilung in den beiden Geschlechtskernen auftretenden Elemente: „Their number is, however, no longer four but eight. Whether this is brought about by the transverse division of the elements or by a longitudinal division, I am not able to tell. Still I think I am quite justified in supposing that this doubling of the number of chromatic elements before the formation of a spindle is the same phenomenon as that observed by FLEMMING and others in the division of many animal and vegetable cells (FLEMMING's „heterotypische Form“).“

Es sei zum Schluss bemerkt, dass ich mehrfach an den Polen der Spindel je 2 dicht neben einander liegende Centrosomen wahrnahm, und ich glaube, dass mit dieser unvollständigen Vereinigung derselben die eigenthümlich flache Ausbreitung der Attraktionsphären in Zusammenhang steht.

4. Die heterotypische Theilungsform im Salamanderhoden. FLEMMING hat im Salamanderhoden neben der heterotypischen Theilungsform noch einen zweiten Modus gefunden, den er unter der Bezeichnung „homöotypische Theilung“ beschrieben hat. Die Abweichungen desselben von der in Epithel- und Bindegewebskernen auftretenden Mitose sind abgesehen von der halb so grossen Anzahl der Theilungseinheiten (12 anstatt 24) folgende: „1) wiederum die Lockerheit der Knäuelform (wie bei der heterotypischen Theilung; 2) in der Metakinese eine relativ frühere, völlige Separation der Schwestertäden der Längsspaltung; 3) Prolongation der Metakinese in der Weise, dass die so separirten und dislocirten Segmenthälften noch längere Zeit in der Nähe des Aequators verweilen, ehe sie sich zu den Tochtersternen ordnen“.

Die zeitliche Vertheilung der beiden Formen der heterotypischen und homöotypischen Mitose ist folgende: bei der ersten Vermehrung des Canalepithels, welche zur Bildung der Spermatocysten führt, wurde stets die homöotypische Form beobachtet. Bei der im Sommer auftretenden reichlichen Zellvermehrung, welche die drei Generationen der Spermatocyten liefert, tritt anfänglich (bei der ersten Generation) mit wenigen Ausnahmen die heterotypische Form auf, bei der zweiten Generation stellt sich bereits wieder die homöotypische Form reichlich neben der heterotypischen ein und endlich bei der letzten Generation zeigen sich beide Formen ziemlich gleich häufig.

Ich citiere hier noch eine auf die räumliche Vertheilung beider Zelltheilungsformen bezügliche Bemerkung FLEMMING'S: „Fast durchweg findet man in je einer Spermatocyste alle Theilungen entweder von heterotypischer oder von homöotypischer Form. Selten kommen Ausnahmen davon vor; diese aber sind ganz sicher. In zwei Fällen bis jetzt habe ich Cystendurchschnitte mit Zellen des grössten im Sommer vorkommenden Kalibers gefunden, in denen die grösste Zahl der Zellen in heterotypischer Theilung, eine Minderzahl aber in homöotypischer standen, und es konnte dabei ganz sichergestellt werden, dass beide einer und derselben Cyste angehörten; Zellen mit Mitosen der einen Form grenzen unmittelbar an solche mit der andern. In einigen Fällen habe ich dies ebenso bei Tochtergenerationen gefunden“.

Die von FLEMMING beschriebene heterotypische Theilung wurde mehrfach, im besondern neuerdings von OSKAR HERTWIG (9) zu den Reifungstheilungen während der Ei- und Samenbildung, wie sie für andre Formen beschrieben worden sind, in Beziehung gesetzt. Der eben genannte Forscher vergleicht die Endverklebung der Schwesterfäden mit einem Stadium, welches die erste Theilung der Samenmutterzelle von *Ascaris megalcephala* (also die erste Theilung der Reifungsphase) einleitet. Ein wichtiger Unterschied besteht allerdings darin, dass bei *Ascaris* die Verklebung in der Mitte der Tochterfäden eintritt. Bezüglich der bei *Salamandra* auftretenden zweiten Längsspaltung der Dyasterschleifen äussert sich O. HERTWIG in folgender Weise: „Ich glaube, dass der bei *Ascaris* genau festgestellte Hergang den Schlüssel zum Verständniss liefert. Die zweite Längsspaltung der Fäden ist wahrscheinlich auch schon früher vorbereitet und sie wird gegen Ende der ersten Theilung der Samenmutterzelle äusserlich sichtbar, weil an die erste Theilung sich unmittelbar eine zweite mit Ueberspringung des Ruhestadiums sich

anschliesst. FLEMMING bemerkt zwar in seiner Arbeit von einem solchen Vorgang nichts; da aber bei Salamandra man auf ein Combiniren der einzelnen Stadien angewiesen ist, muss wohl diese Möglichkeit in das Auge gefasst und noch einmal geprüft werden. Einen Hinweis könnte man in der Bemerkung FLEMMING's finden, dass die Metakinese bei den Spermatocysten auffallend lange dauert. Ist meine Deutung richtig, so ist die Uebereinstimmung mit *Ascaris* eine grosse. Im bläschenförmigen Kern der Samenmutterzelle werden aus der Kernsubstanz anstatt 24 nur 12 primäre Fäden angelegt, diese aber werden ihrer Länge nach zweimal gespalten, zuerst in Tochterfäden, dann in Enkelfäden, sodass die Gesamtzahl schliesslich auf 48 anwächst. Die Spaltung in secundäre Fäden erfolgt wie bei *Ascaris* schon im bläschenförmigen Kern, während die Spaltung in tertiäre oder Enkelfäden in abweichender Weise erst am Ende des ersten Theilprocesses auftritt. Diese 48 Fäden werden durch eine zweimalige Zelltheilung ohne eingeschobenes Ruhestadium auf vier Samenzellen vertheilt, so dass jede zwölf, also die Hälfte der für Salamandra typischen Zahl von chromatischen Elementen erhält“.

Ich habe die Worte O. HERTWIG's ausführlich wiedergegeben, weil aus denselben hervorgeht, dass die Deutung der heterotypischen Theilung im Salamanderhoden als erste Theilung der Reifungsphase nur unter der Annahme zulässig ist, dass eine zweite Theilung FLEMMING vollständig entgangen ist.

Es sprechen aber gegen die Homologie beider Vorgänge in erster Linie die FLEMMING'schen Befunde selbst, nach welchen die heterotypische Theilung in drei aufeinanderfolgenden, durch die verschiedene Grösse der Zellen wohl unterscheidbaren Generationen zu beobachten ist und zwar neben einer andern, der gewöhnlichen Mitose sich nähernden Theilungsform, nach welchen also das Auftreten jenes besonderen Typus sich keineswegs mit einer speziellen Entwicklungsphase deckt. Nun wurde aber für die Reifungstheilungen der Ei- und Samenzelle, seit dem dieselben von PLATNER zum ersten Mal zu einander in Homologie gesetzt worden sind, immer wieder als charakteristische Eigenthümlichkeit bestätigt, dass dieselben durch einen längeren Ruhezustand des Kerns von den Theilungen der Vermehrungsphase zeitlich und örtlich abgegrenzt sind, dass sie — abgesehen von den parthenogenetischen Eiern — in der Zweizahl auftreten und dass die beiden Theilungen sich selbst unmittelbar aufeinanderfolgen. Keiner dieser Punkte tritt mit genügender Klarheit hervor, wenn man die heterotypischen Theilungsvorgänge im Sala-

manderhoden mit einer oder mit den beiden Reifungstheilungen homologisirt.

Es wurde oben vermuthungsweise ausgesprochen, dass eine der von FLEMMING als abnorm bezeichneten, im Salamanderhoden auftretenden Theilungsformen in die eigentliche Reifungsphase einzureihen ist. Ich vermag die Richtigkeit dieser Vermuthung nicht an Präparaten erweisen. Das würde nur möglich sein, wenn es gelänge, die Vorbereitungsstadien, welche diese „anormalen“ Theilungen einleiten, genauer kennen zu lernen. Unter denselben müsste, wie aus allen Analogien hervorgeht, ein Doppelfadenstadium zu finden sein, dessen Doppelfaden früher oder später durch Spaltung eines einfachen Fadens entstanden ist. Nun habe ich aber für die Reifung des Copepodeneies gezeigt, dass die Spaltung des Fadens sich durch ein Stadium hindurch, in welchem der Doppelfaden in ein System von Chromatin-Doppelkugeln und Linin-Doppelfäden zerlegt ist, zurückverfolgen lässt bis auf die Dyaster der letzten Theilung der Ureizellen, indem bereits in diesen die Elemente eine Längsspaltung zeigen. Diese Dyaster stellen aber die Endphasen einer Theilung vor, welche in allen wesentlichen Punkten mit dem heterotypischen Schema übereinstimmt. Wir werden also zu der Vermuthung geführt, dass wir in der heterotypischen Theilung im Salamanderhoden die eigentliche Homologie zu den Theilungen der Ursamenzellen und speziell zur letzten derselben vor uns haben und dass die sekundäre Längsspaltung der Dyasterschleifen derjenigen frühzeitigen Längsspaltung entspricht, welche bei der letzten Theilung der Ureizellen der Copepoden an den Dyasterschleifen auftritt, dass sie also die bis auf die letzte Theilung der Ursamenzellen zurückverschobene Verdoppelung der chromatischen Elemente darstellt. Ich glaube nicht, dass sich als Einwand gegen diese Auffassung anführen lässt, dass, wenn die drei innerhalb der Spermatocysten stattfindenden Theilungen zu den Theilungen der Ursamen- bzw. Ureizellen in Beziehung gesetzt werden, jene allerersten Theilungen bei Salamandra ohne Homologie darstehen, durch welche die erste Vermehrung des Canalepithels und damit die erste Bildung der Spermatocysten oder Follikel selbst erzielt wird: es ist einleuchtend, dass der Aufbau und die Reifung des zusammengesetzten Wirbelthierhodens eine viel komplizirtere Aufeinanderfolge von Zellgenerationen zur Voraussetzung hat, als dies bei dem einfachen Geschlechtsdrüsen Schlauch niederer Crustaceen der Fall ist. In welcher Weise freilich mit diesem zusammengesetzten Bau die

„homöotypischen Theilungen“, welche gleichfalls halb so viel Theilungseinheiten zeigen, als die Mitosen somatischer Gewebe, im Zusammenhang stehen, darüber müssen erneute Untersuchungen Aufschluss geben.

Ich habe die frühzeitige Längsspaltung des Chromatinfadens und die damit verbundene Verdopplung der Anzahl der Elemente bei Betrachtung der Copepoden als einen Vorgang aufgefasst, der höchst wahrscheinlich unabhängig von den beiden Theilungen der Reifungsphase ist. Abgesehen von der weiten Zurückverlegung desselben bis in das Stadium unmittelbar nach der letzten Theilung der Urcellen schien mir ein Zusammenhang mit der ersten Theilung der Reifungsphase deshalb unmöglich, weil bei den Copepoden bei der letzteren die Doppелеlemente als solche auf Ei und ersten Richtungskörper vertheilt werden, weil also die Produkte der Längsspaltung zunächst überhaupt nicht auseinanderrücken. Eine Beziehung der Längsspaltung zur zweiten Theilung hat aber zur Voraussetzung, dass beide Theilungen nach zwei verschiedenen Richtungen hin abnorm sind; dies schien mir unannehmbar zu sein, namentlich mit Rücksicht auf den im übrigen gleichartigen Charakter der beiden Theilungen. Aus diesen Betrachtungen schien hervorzugehen, dass die Verdopplung des Fadens (Diplose) ein unabhängiger Vorgang ist, und es lag nahe, ihn mit Rücksicht auf die im Ovarium eintretende vorübergehende Disgregation des Doppelfadens als einen reduzierten Kerntheilungsprocess zu betrachten, der vielleicht an Stelle einer letzten Theilung der Urcellen getreten ist.

Nachdem sich nun aber, wie aus den obigen Ausführungen hervorgeht, herausgestellt hat, dass die beiden Theilungen der Reifungsphase bei allem Gemeinsamen, das sie in Anlage und Durchführung zeigen, dennoch so viel spezifische Abweichungen, so viel Verschiedenheiten, namentlich auch bezüglich des Grades, bis zu welchem ihre Verkürzung fortschreitet und bezüglich des Zeitpunktes, in welchem dieselbe einsetzt, zeigen, möchte ich es für weniger bedenklich halten, die Verdopplung auch bei den Copepoden direkt mit der ersten Theilung in Verbindung zu bringen. Auffallend bleibt immerhin die Einschaltung des Disgregationsstadiums, in welchem sich die längsgespaltene Chromatinstäbchen in ein System von Chromatindoppelkugelchen und Lini-Doppelfäden zerlegen, um sich sodann wieder zu einer kontinuierlichen Fadenschlinge zusammenzuschliessen. Dasselbe dürfte dann nicht wohl anders denn als vorübergehendes „Ruhestadium“ mit persistirender Längsspaltung gedeutet werden.

Wenn unsere Anschauung über die morphologische Bedeutung der heterotypischen Theilung richtig ist, dann findet also in den Theilungen, welche im Salamanderhoden nach diesem Schema verlaufen, keine Reduktion der Chromosomenzahl statt, da ja jede Schleife ein doppelwerthiges Element darstellt und unzerlegt an den Pol tritt. In letzterem Punkte äussert sich ein kleiner Unterschied gegenüber dem Cyclops-Typus, welcher jedoch nach den Ausführungen des zweiten Kapitels von keiner principiellen Bedeutung ist. In dem einen Fall — bei *Salamandra* — bleiben nämlich die an die Pole rückenden Schleifen, deren jede zwei Elemente darstellt, an ihrer Umbiegungsstelle undurchbrochen, bei Cyclops dagegen findet während der Wanderung an die Pole, theilweise vielleicht schon früher eine sekundäre Zerlegung der Viertelssegmente in Achtelssegmente und damit eine Verwandlung der „Schleifen“ in „Doppelstäbchen“ statt.

Wie mir Herr Dr. VOM RATH mündlich mittheilte und wie ich mich an seinen Präparaten selbst überzeugen konnte, treten auch im Hoden der Tritonen heterotypische Theilungen mit schönen Tonnenformen auf und zwar wurden solche bis jetzt gefunden bei sämtlichen drei in nächster Umgebung von Freiburg vorkommenden Spezies, nämlich bei *Triton cristatus*, *igneus* (*alpestris*) und *palmatus* (*helveticus*). Die Figuren bei der kleinsten von diesen drei Arten, *T. palmatus*, stehen denen bei *Salamandra* an Grösse und Deutlichkeit kaum nach, wie uns ein Vergleich mit Präparaten zeigte, welche von zahlreichen im Juni durch VOM RATH selbst gefangenen und sofort konservirten Exemplaren von *Salamandra maculosa* stammten. Die betreffenden *Palmatus*-Präparate rührten von den Monaten Juni — August her.

5. Die heterotypische Theilungsform im Mäusehoden. Nach den Untersuchungen von HERMANN (8) gehen in den Kernen der Spermatozysten des Mäusehodens aus dem lockeren Spirem mit längsgespaltene Faden Ringe hervor, welche ausschliesslich in der Peripherie des Kernes gelagert sind. Die einzelnen Chromatinringe stehen dabei mit einander durch achromatische Fasern in Verbindung, welche nach HERMANN wahrscheinlich die erste Andeutung der achromatischen Spindel darstellen. Vielleicht wird durch diese Figuren das Asterstadium ersetzt. Ungemein häufig ist das Stadium der Metakinese (Äquatorialplatte): „es haben sich die Chromatinringe

zu der inzwischen ausserordentlich deutlich auftretenden Spindel orientirt, und es besitzt die chromatische Figur die eigenthümliche Form einer Tonne, deren Längsreifen eben von den Chromatinringen gebildet werden“. „Mit dem Nachweis dieser eigenthümlichen Ringbildung dürften wir wohl berechtigt sein zu der Annahme, dass in ähnlicher Weise wie beim Salamander, auch bei der Maus die Theilung der Spermatocytenkerne abweichend von dem Schema der gewöhnlichen Karyokinese erfolgt, unter Bildung ähnlicher Formen, wie sie von FLEMMING beim Salamander als charakteristisch für den heterotypischen Typus festgestellt wurden.“ Es erfolgt dann später im Aequator eine Theilung der Chromatinringe in je zwei typische u-förmige Schleifen, welche rasch auseinanderrücken.

Eine secundäre Längsspaltung der an die Pole rücken-den Tochterschleifen konnte von HERMANN „bei der Subtilität der ganzen Verhältnisse“¹⁾ nicht beobachtet werden.

Wir werden eine solche selbstverständlich nur in dem Fall zu erwarten haben, wenn die bei der Maus beobachtete Entwicklungsphase genau derjenigen entspricht, in welcher bei Salamandra die heterotypische Theilung mit längsgespaltene Dyasterschleifen vorkommt. Nun ist nach dem bisher Gesagten innerhalb der Spermatoeysten oder Follikeln nicht nur eine Reihenfolge von mehreren Generationen von Ursamenzellen, sondern es sind hier ausserdem noch die beiden Theilungen der Reifungsphase zu suchen. Wir sind aber bereits bei einem anderen Objecte darauf aufmerksam geworden, dass, wenn überhaupt bei einer Form die heterotypische Theilungsform im Cyclus der generativen Zellen auftritt, sowohl während der Vermehrungs-, als während der Reifungsphase Theilungsvorgänge auftreten können, welche sich auf dieses Schema zurückführen lassen. Wenn also im Mäusehoden eine heterotypische Theilungsform auftritt, so ist immerhin die Möglichkeit vorhanden, dass dieselbe der letzteren Entwicklungsphase angehört, auch dann, wenn die im Salamanderhoden beobachtete heterotypische Theilung aus theoretischen Gründen an anderer Stelle eingereiht werden muss.

Es wäre sehr gut denkbar, dass in der That keine secundäre Längsspaltung der Dyasterschleifen vorhanden ist. Dann würde uns vielleicht eine andere Beobachtung HERMANN'S Anhaltspunkte

¹⁾ VOM RATH und ich haben uns davon überzeugt, dass die Verhältnisse bei der Maus in der That nicht sehr günstig liegen. Immerhin sahen wir mehrfach Spindeln, welche im Aequator deutlich acht Ringe zeigten.

für eine Deutung des Theilungsvorgangs liefern. HERMANN gibt nämlich an, dass das Polarkörperchen oder Centrosoma stets aus zwei hart nebeneinander liegenden Pünktchen besteht. Nun wurde aber von verschiedenen Autoren eine während der ersten Theilung der Reifungsphase auftretende frühzeitige Verdopplung der beiden Centrosomen angegeben, so schon von PLATNER (11) für die vorletzte Theilung der Spermatoocyten von *Limax agrestis*, wo bereits während des Endstadiums der Karyokinese an der äussersten Spitze des Pols zwei dunkle runde nebeneinander liegende Körperchen beobachtet wurden. Von der unmittelbar folgenden zweiten Theilung haben sich also hier gewisse Specialvorgänge, z. B. die Verdopplung des Centrosomas, in die vorangehende Theilung hereingeschoben. Nun folgen allerdings auch die Theilungen der Ursamenzellen rasch aufeinander und wir wissen nicht, ob nicht durch eine genauere Untersuchung bei einem geeigneten Object auch hier eine frühzeitige Verdopplung des Centrosomas festgestellt wird; vorläufig würde aber sowohl das Fehlen der secundären Längsspaltung der Dyasterschleifen als auch die Verdopplung des Centrosomas sehr gut mit der Annahme im Einklang stehen, dass der von HERMANN beschriebene heterotypische Theilungsvorgang die erste Reifungstheilung, also die vorletzte in der Spermatogenese verlaufende Theilung darstellt.

6) Zusammenfassung.

Wir haben in folgenden Fällen das Auftreten der heterotypischen Theilung beziehungsweise ihrer Verkürzungsformen festgestellt:

- 1) im Hoden von Salamandra: ? letzte Theilung der Ursamenzellen (*Salamandra*-Typus); ebenso im Hoden von 3 Tritonen (*cristatus*, *igneus*, *palmaris*);
- 2) im Hoden der Maus: ? erste Theilung der Reifungsphase;
- 3) im Ovarium von Cyclops: letzte Theilung der Ureizellen;
- 4) im Ovarium von Cyclops: in verkürzter Form die erste und in noch mehr verkürzter Gestalt die zweite Theilung der Reifungsphase;
- 5) im Ei von Cyclops: erste Furchungstheilung;
- 6) im Ei von Cyclops: erste Theilung der Ur genitalzelle (*Cyclops*-Typus).

In allen Fällen begegnen wir einer Zerlegung des Doppelfadens in eine halb so grosse Anzahl von Segmenten, verglichen mit der Anzahl der Segmente in somatischen Zellkernen (bei der Maus konnte dies nicht festgestellt werden), die Doppelfadensegmente bilden sich durch Endverklebung der Schwesterfäden zu Ringen um und diese Ringe ordnen sich zur Tonnenfigur an. Es tritt später eine Spaltung der Ringe im Aequator ein und die Halbringe rücken an die entsprechenden Pole (*Salamandra*-Typus).

Secundäre Längsspaltung der Dyasterschleifen wurden in den Fällen 1) und 3) festgestellt.

Secundäre Quertheilung der Dyasterschleifen in den Umbiegungsstellen (*-Punkten), also nachträgliche Wiederherstellung der „Normalzahl“, liess sich im Fall 3) immer, in den Fällen 5) und 6) mitunter konstatiren (*Cyclops*-Typus).

Direct vergleichbar sind nun ohne Weiteres alle diejenigen in der Ovogenese und Spermatogenese auftretenden Fälle, wo vor dem Eintritt in die Reifungstheilungen das Chromatin sich anfangs in Ringform anordnet und wo dann aus diesen Ringen vier im Viereck gestellte Kugelchromosomen hervorgehen. Es kommt hier nur deshalb nicht zu den typischen Bildern, weil jeder Fadenabschnitt (Achtelsegment bei *Cyclops*) auf ein kugliges Gebilde niedrigerer Ordnung reducirt erscheint. Ich möchte diese besondere Abart, welche demnach ihre Ursache in einer relativ weitergehenden Segmentirung hat, als den *Grylotalpa*-Typus der heterotypischen Theilung bezeichnen, weil es die Samenzellen von *Grylotalpa* sind, bei welchen unter den bisher bekannt gewordenen Fällen die Verhältnisse, was Grösse und Anzahl der chromatischen Elemente anbelangt, am günstigsten liegen. Dieser Typus wurde festgestellt bei Arthropoden (*Pyrrhocoris*, *Grylotalpa*, marinen Copepoden), Mollusken (*Helix*, *Limax*) und Amphibien (*Rana*).

Wenn wir einen Blick auf die obige Zusammenstellung werfen, so fällt in erster Linie auf, dass es stets Stadien aus dem *Cyclus* der generativen Zellen sind, in welchen die heterotypische Theilung vorkommt. Es muss gleich hier bemerkt werden, dass allerdings die Kerntheilungen der übrigen Gewebe in der Regel kleinere und weniger gut zu interpretirende Bilder darbieten und dass sie sich auch im Allgemeinen bis jetzt keiner so eingehenden Untersuchung erfreut haben: aber andererseits ist anzuführen, dass gerade bei den beiden Formen, bei welchen die fragliche Theilung in typischer Gestalt auftritt, in genügender Weise

Theilungen von somatischen Kernen bekannt geworden sind, bei *Salamandra* solche von Epithel- und Bindegewebskernen, bei *Cyclops* von embryonalen Ektoderm-, Entoderm- und Mesodermkernen. Soweit sich also nach den bisherigen Untersuchungen feststellen lässt, treten die heterotypische Theilung und ihre Abarten ausschliesslich im *Cyclus* der generativen Zellen auf. Ihr besonderes Wesen würde darin begründet sein, dass sie bezüglich der Zerlegung des Doppelfadens in Segmente um eine Stufe zurückbleibt gegenüber den somatischen Mitosen: es findet in den Prophasen nur ein Durchbruch in den †-Punkten, aber nicht mehr in den *-Punkten statt. Secundär, nämlich während des Auseinanderrückens der Schleifen, kann dann der Durchbruch in den prädestinirten *-Punkten erfolgen (*Cyclops*-Typus).

Auch STRASBURGER (14) konstatirt in den generativen Zellen der Pflanzen eine Neigung zur Reduction der Segmentzahl. So führen z. B. die Pollenmutterzellen von *Lilium*, *Tradescantia*, *Helleborus foetidus* 12, die von *Alstroemeria* und *Allium* 8 Kernfäden, während bei allen diesen Pflanzen in den vegetativen Geweben 16 Segmente auftreten. Dies gilt speciell für die Kerne der Antherenwandung, andererseits aber auch für die sich theilenden Archesporzellen, die Urmutterzellen des Pollens. Es mag fraglich erscheinen, ob man es bei dieser Reduction der Chromosomenzahl in den Pollenmutterzellen mit einer wirklichen Reduction zu thun hat, welche der in den thierischen Ei- und Samenzellen vor der Befruchtung auftretenden Reduction entspricht, oder ob dieselbe nur scheinbar ist, ob also hier Verhältnisse in Betracht kommen, die mit dem heterotypischen Theilungsschema in Zusammenhang zu bringen sind.

Man kann sich noch fragen, welche physiologische Bedeutung das Ausbleiben der letzten Segmentirung bei den Theilungen der generativen Kerne hat. Es liegt vielleicht nahe, an die Erhaltung ursprünglicherer Charaktere innerhalb des *Cyclus* der generativen Zellen gegenüber den somatischen Zellen zu denken. Voraussetzung wäre dabei, dass die phyletische Weiterentwicklung der Kerntheilungen Hand in Hand mit einer zunehmenden Segmentirung des Fadens im Asterstadium geht. Aber auch dann, wenn wirklich die heterotypische Theilung gewissermassen eine primitivere Stufe der Mitose darstellen würde, verglichen mit den Mitosen, welche in den somatischen Geweben vorkommen, so ist damit in keiner Weise ihr

191] DIE HETEROTYPISCHE KERNTHEILUNG IM CYKLUS DER GENERATIVEN ZELLEN. 32

in den verschiedensten Thiergruppen paralleles Auftreten innerhalb des Cyclus der generativen Zellen erklärt. Es ist vielmehr anzunehmen, dass dieser Zusammenhang eine tiefere biologische Bedeutung hat. Es wird bei ausgedehnteren Untersuchungen bei zahlreicheren Objecten möglich sein, dieser Frage näher zu treten. Vorläufig dürfte der Befund in der Urogenitalzelle von Cyclops eine mehr practisch-diagnostische Bedeutung haben, insofern bei einer etwaigen Wiederauffindung des heterotypischen Theilungsmodus in embryonalen Zellen eine Interpretation der letzteren als genitaler Elemente nahe gelegt wird, auch dann, wenn die Verfolgung ihres weiteren Schicksals mit Schwierigkeiten verbunden ist.

Freiburg i. B., den 23. Juli 1892.

Literatur.

1. BOVERI, TH. Zellen-Studien III. Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungkörper und bei der Befruchtung. Jen. Zeitschr. 24. Bd. 1890.
2. CARNOY, J. B. La cytodièrese de l'oeuf. La vésicule germinative et les globules polaires chez quelques Nématodes. La Cellule. 3. Bd. 1886.
3. FLEMMING, W. Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. III. Theil. Arch. f. mikr. Anat. 20. Bd. 1882.
4. FLEMMING, W. Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. 29. Bd. 1887.
5. HÄCKER, V. Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. und Ontog. 5. Bd. 1892.
6. HÄCKER, V. Die Kerntheilungsvorgänge bei der Mesoderm- und Entodermbildung von Cyclops. Arch. f. mikr. Anat. 39. Bd. 1892.
7. HENKING, H. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. II. Ueber Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwicklung bei Pyrrhocoris apterus L. Zeitschr. f. wiss. Zool. 51. Bd. 1891.
8. HERMANN, F. Beiträge zur Histologie des Hodens. Arch. f. mikr. Anat. 34. Bd. 1889.
9. HERTWIG, O. Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Arch. f. mikr. Anat. 36. Bd. 1890.
10. ISCHIKAWA, C. Studies of reproductive elements. I. Spermatogenesis, ovogenesis, and fertilization in Diaptomus sp. Journ. of the Coll. of Sc., Imp. Univ., Japan. 5. Bd. 1891.
11. PLATNER, G. Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat. 33. Bd. 1889.
12. RAEL, C. Ueber Zelltheilung. Morph. Jahrb. 10. Bd. 1885.
13. VOM RATH, O. Zur Kenntniss der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris Latr. Mit besonderer Berücksichtigung der Frage der Reductionstheilung. Arch. f. mikr. Anat. 40. Bd. 1892.
14. STRASBURGER, E. Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche, nebst einem Anhang über Befruchtung. Jena 1888.
15. WALDEYER, W. Ueber Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Arch. f. mikr. Anat. 32. Bd. 1888.
16. WEISMANN, A. Amphimixis oder: Die Vermischung der Individuen. Jena 1891.

Erklärung der Abbildungen auf den Tafeln und im Text.

Tafel X.

- Schema A. Gewöhnliche Mitose (nach FLEMMING).
1. Spirem.
 2. Aster.
 3. Metakinese.
 4. Dyaster.

Tafel XI.

- Schema B. Heterotypische Mitose (frei nach FLEMMING).
1. Spirem.
 2. Aster.
 3. Metakinese.
 4. Dyaster.

Tafel XII.

Fig. 1. a: Urogenitalzelle (A) und Urmesodermszelle (B) im Ei von *Cyclops brevicornis*. (Nach 6, Taf. XXIV, Fig. 6). b: Herzförmige Schleife aus der Urogenitalzelle.

Fig. 2. Letzte Theilung der Ureizellen von *Cyclops signatus*. a—f: Anordnung zum Aster. Man sieht häufig ein blindes Fadenende mit dem bläschenförmigen Nucleolus in Verbindung treten. g: Dyaster der besten Theilung. Die Schleifen haben sich an der Umbiegungsstelle gespalten und die Einzelstäbchen zeigen die Längsspaltung (Diplose).

Fig. 3. 1. Furchungstheilung. a) Spiremstadium bei *Cyclops agilis*. Oberflächenansicht. Die Fadenzüge stehen in Verbindung mit einander. b) Uebergang zum Asterstadium bei *Cyclops brevicornis*. Die väterlichen und mütterlichen Elemente sind in zwei getrennten Gruppen gelagert. c) *Cyclops agilis*: erste Furchungsspindel mit flacher Ausbreitung der Attraktionssphären.

Schema C (Text S. 10).

1. Schema der gewöhnlichen Mitose. 2—4. Schema der heterotypischen Mitose.

Schema D (Text S. 15).

Schema der ersten Richtungstheilung bei *Cyclops*.

A.

Fig. 1.

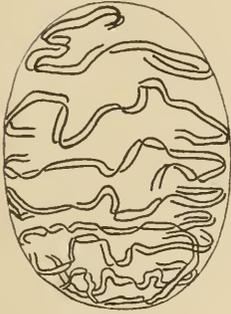


Fig. 2.

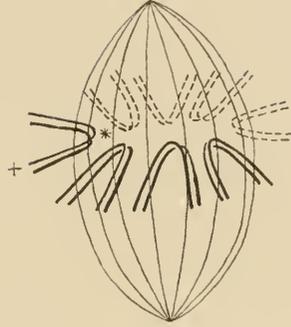


Fig. 3.

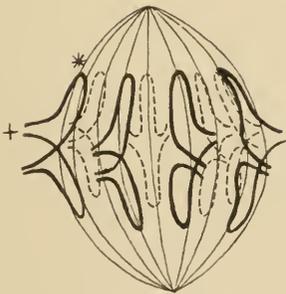
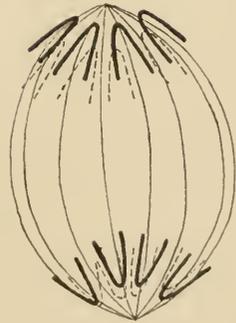


Fig. 4.



B.

Fig. 1.

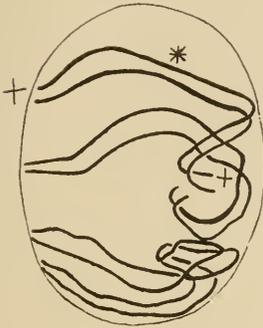


Fig. 2.

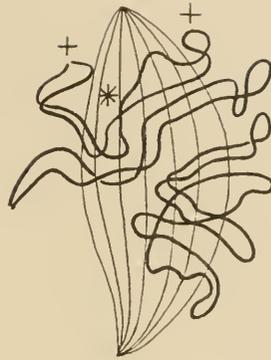


Fig. 3.

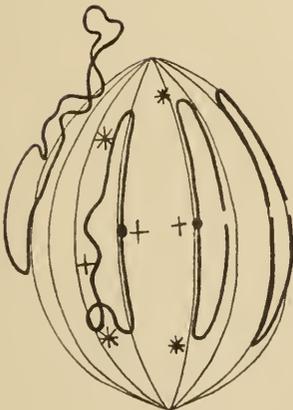


Fig. 4.

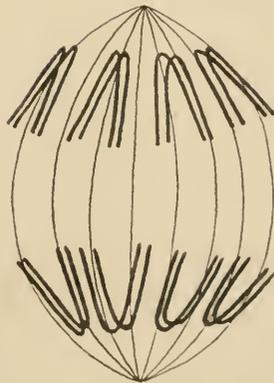


Fig. 1.

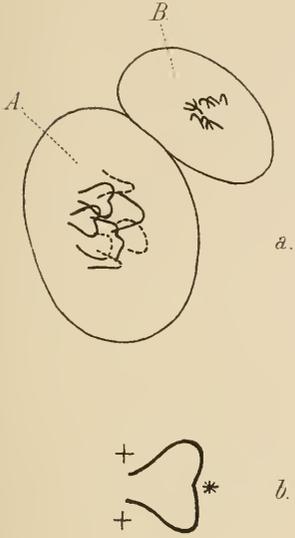


Fig. 2.

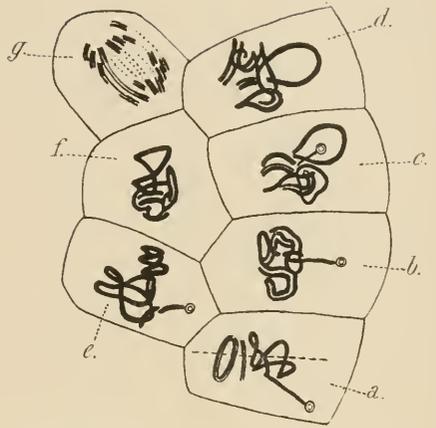
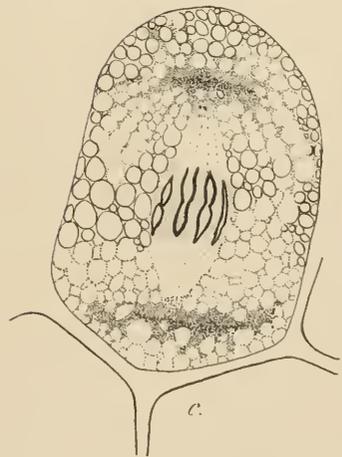
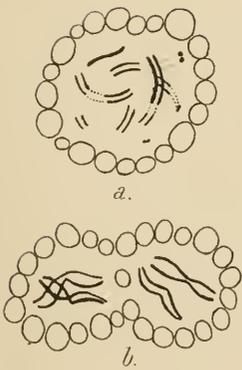


Fig. 3.



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: 1892

Band/Volume: [6](#)

Autor(en)/Author(s): Haecker (Häcker) Valentin

Artikel/Article: [Die heterotypische Kerntheilung im Cyklus der generativen Zellen. 160-195](#)