

# Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

**Dr. M. Reess**      und      **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

**Dr. J. Rosenthal**

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.  
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

**XIV. Band.**

**5. Juli 1894.**

**Nr. 13.**

**Inhalt:** vom **Rath**, Ueber die Konstanz der Chromosomenzahl bei Tieren. — **Plateau**, Einige Fälle falscher Mitose. — **Müller**, Die Begründung einer Wissenschaft der Haustierleistungen auf anatomisch-physiologischer Grundlage. — **Bergh**, Vorlesungen über die Zelle und die einfachen Gewebe des tierischen Körpers. — **Hodgkins** - Preise.

## Ueber die Konstanz der Chromosomenzahl bei Tieren.

Von **Dr. O. vom Rath**.

Seitdem zuerst von Flemming [1] und Rabl [2], durch sorgfältige Zählungen der Chromosomen bei *Salamandra maculosa*, der Nachweis geliefert wurde, dass bei allen Mitosen dieses Tieres die Tochterkerne stets wieder genau die Chromosomenzahl der Mutterkerne erhielten, und ferner von diesen Autoren in den meisten Geweben die gleiche Chromosomenzahl (24 Schleifen) gefunden wurde, haben andere Forscher bei einer ganzen Reihe von Vertebraten und Evertrebraten gleichfalls eine Konstanz der Chromosomenzahl beobachten können. Gegenwärtig gilt es als feststehend, dass für jede Tier-Species eine bestimmte Chromosomenzahl typisch ist, und dass diese Zahl bei allen Individuen derselben Art in den Zellen aller Organe, mit Ausnahme der reifen Ei- und Samenzellen (bei welchen durch die beiden letzten Teilungen eine Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte herbeigeführt wird), mit Regelmäßigkeit gezählt werden kann. Es sind nun bekanntlich auch Abweichungen von dieser Regel beschrieben worden, indem bald geringere, bald erheblichere Schwankungen der Chromosomenzahl in verschiedenen Geweben desselben Tieres konstatiert wurden. Im Folgenden will ich einige scheinbare Ausnahmefälle, die ich selbst beobachtet habe, kritisch besprechen.

Schon Flemming [1] hatte betont, dass auch bei *Salamandra maculosa* ein ganz durchgehendes d. h. für alle Zellarten giltiges Zahlengesetz nicht existiert, da er beispielsweise bei den Spermatozyten

nur 12 Schleifen an Stelle von 24 finden konnte. Ferner wies Fleming l. c. darauf hin, dass nach den Angaben und Figuren anderer Forscher auf botanischem Gebiet, sowie nach denen Carnoy's [3] über Arthropoden, es annehmbar scheine, dass bei den männlichen Keimzellen überhaupt Neigung zur Reduktion der Segmente herrscht.

Da ich in einer Ende vorigen Jahres erschienenen Arbeit [4d] eingehend die Zahlenverhältnisse der Chromosomen und den Polymorphismus der Mitosen von *Salamandra maculosa* diskutiert habe, verweise ich auf diese Schrift und erinnere hier nur daran, dass ich die scheinbar reduzierte Schleifenzahl 12 bereits in einem wesentlich früheren Entwicklungsstadium der Sexualzellen, nämlich schon lange vor der geschlechtlichen Differenzierung, in den indifferenten Keimzellen, aufgefunden habe. Ich versuchte den Nachweis zu liefern, dass jede der 12 Schleifen in Wirklichkeit aus 2 verbundenen Schleifen bestehe und doppelwertig sei. Anstatt, dass sich nämlich im Knäuelstadium dieser Mitosen der chromatische Doppelfaden in 24 Segmente in der Querriehung durchschnürt, wie bei den Somamitosen, zerlegt er sich hier in nur 12 Segmente.

Auf das Vorkommen solcher „doppelwertiger Chromosomen“ und ihre Beziehung zur Bildung der Vierergruppen in der Spermatogenese und Orogenese hatte ich bereits früher in verschiedenen Schriften aufmerksam gemacht [4b, 4c]; nach mir hat dann auch V. Haecker<sup>1)</sup> [6c, 6d]

1) Wie ich bereits in meiner *Salamandra*-Arbeit [4d] S. 123 anführte, hatte früher V. Haecker [6c] alle Varianten der gewöhnlichen Mitose mit doppelwertigen Chromosomen als „heterotype Kernteilungen“ zusammengefasst, was aber nicht anging, da den meisten dieser Mitosen alles das fehlt, was für die heterotype Form besonders charakteristisch ist z. B. die typische Tonnenform der Spindel bei der Metakinese mit den knopfförmigen Anschwellungen etc.; ferner wäre dann auch die homöotype Variante des Salamanderhodens, die sich von der heterotypen Form doch in vielen wesentlichen Punkten unterscheidet, eine heterotype Mitose. In einer anderen Arbeit [6d] hat dann genannter Autor die Verallgemeinerung des Begriffes der heterotypen Kernteilung wieder fallen lassen und dafür die Bezeichnung „plurivalente Kernteilung“ eingeführt. Ich habe diese Bezeichnung in meiner Salamanderarbeit [4d] S. 124 als nicht besonders glücklich erklärt und vermieden. Die Gründe, weshalb ich diese Bezeichnung nicht adoptiert habe, will ich hier kurz angeben, weil ich mehrfach mündlich nach demselben befragt wurde. Bei all den in Rede stehenden Kernteilungen mit doppelwertigen Chromosomen handelt es sich gar nicht um plurivalente Kernteilungen sondern um Kernteilungen mit plurivalenten oder richtiger bivalenten Chromosomen und es scheint mir eine derartige Abkürzung gewagt, wenn durch dieselbe Missverständnisse entstehen können. Unter einer plurivalenten Kernteilung kann man sich aber leicht etwas ganz anderes vorstellen, beispielsweise eine Kernteilung, bei welcher zwei oder mehrere Kerne einer Zelle gleichzeitig in Mitose treten, oder in einem Kern mehrere Spindeln auftreten, wie bei den pluripolaren Mitosen, ferner auch eine Kernteilung, bei welcher auf amitotischem Wege ein Mutterkern sich gleich-

derartige Vorkommnisse für Copepoden des süßen Wassers beschrieben. Ich zeigte, dass Mitosen mit doppelwertigen Chromosomen teils nach dem Schema der heterotypen, teils nach dem der homöotypen Mitose, oder nach einer anderen Variante der gewöhnlichen Kernteilung verlaufen können; ich wies ferner darauf hin, dass Mitosen mit doppelwertigen Chromosomen regelmäßig vor der Bildung der Vierergruppen sowohl in der Oogenese wie in der Spermatogenese auftreten. Beiläufig habe ich in derselben Arbeit [4d] eine Reihe anderer interessanter Beobachtungen über die Zahlenverhältnisse der Chromosomen von *Salamandra maculosa* bekannt gegeben. Bei Embryonen und Larven dieses Tieres hatte ich vielfach bei Mitosen der Urniere mit absoluter Sicherheit nur 12 Schleifen (Äquator 24) gefunden, ebenso konnte ich vielfach nur 12 Schleifen bei Mitosen der Kerne des Dotters aus dem Bereiche des Mitteldarmes von jungen Larven zählen. Die in Rede stehenden Kernteilungsfiguren verrieten große Ähnlichkeit mit der homöotypen Form der Mitose, und es schien mir wahrscheinlich, dass die Schleifen als „doppelwertige“ angesehen werden müssten. Ich erwähnte ferner, dass ich im Blute der Embryonen und Larven nicht

zeitig in mehrere ungleiche Tochterkerne durchschnürt, wie ich es für die Randzellen (Follikelzellen) des *Astacus*-Hodens [4e] und für polymorphe Kerne der Sexualzellen der Amphibien [4d] beschrieben habe. Wenn ich nun in meiner Salamanderarbeit [4d] mehrfach der Kürze halber an Stelle von Mitosen mit doppelwertigen Chromosomen den völlig indifferenten Ausdruck „halbzählige Mitosen“ verwendet habe, so sollte damit sicherlich nicht gesagt sein, dass auch alle halbzähligen Mitosen doppelwertige Chromosomen hätten. Bekanntlich gibt es genug Mitosen mit halber Chromosomenzahl bei denen aber die Chromosomen unzweifelhaft einwertig sind. Wenn sich beispielsweise überzählige ins Ei eingedrungene Spermatozoen noch weiter teilen, so haben dieselben in Folge der vorausgegangenen Reduktion nur die Hälfte einwertiger Chromosomen. Dasselbe gilt für weitere Teilungen des zweiten Richtungkörpers. Ich habe übrigens selbst in verschiedenen Schriften den Nachweis geliefert, dass bei der letzten Teilung in der Spermatogenese und Oogenese [4b, c, d] nur die Hälfte der für die Species typischen Chromosomenzahl einwertiger Teilungseinheiten zur Anschauung kommt. Der Ausdruck halbzählige Mitosen, den ich übrigens nur als einen vorläufigen ausgegeben habe, sollte absolut nicht die von Haecker vorgeschlagene Bezeichnung „plurivalente Kernteilung“ ersetzen, sondern ganz allgemein alle Mitosen mit halber Chromosomenzahl, gleichgültig ob dieselben ein- oder zweiwertig sind, zusammenfassen. Ich erwähne dies hier nur deshalb, weil bei der Korrektur meiner Arbeit [4d] ein Fehler übersehen wurde, der dem Wortlaute allein nach zu einer falschen Deutung Anlass könnte. Auf S. 109 heißt es „Mitose mit doppelwertigen Schleifen (= halbzählige Mitose)“, das Gleichheitszeichen in der Klammer muss unbedingt gestrichen werden, wie sich übrigens aus der gesamten Darstellung und zumal der Anmerkung derselben Seite von selbst ergibt. Ich bitte ferner auf Seite 106 Linie 18 derselben Schrift an Stelle von Sauerzellen „Somazellen“ zu lesen.

selten Mitosen konstatieren konnte, bei welchen die Schleifenanzahl geringer war als 24, und in einigen Fällen 12 zu betragen schien.

Nicht minder interessante Schwankungen der Chromosomenzahl als beim Salamander fand ich neuerdings in verschiedenen Geweben eines etwa 3 Wochen alten Hundes. Leider waren die Chromosomen so zahlreich und obendrein so winzig klein, dass ich weder bei Sexual- noch Somazellen eine genaue Zählung, sondern nur eine annähernde Schätzung vornehmen konnte. Relativ große Mitosen von Somazellen (Regenerationszellen) traf ich im Blasenepithel an und zwar in den tieferen Schichten, während die oberen Schichten vielfach Amitosen erkennen ließen. Bei den Spindeln dieser „Regenerationszellen“ waren die Chromosomen im Äquator in Form einer großen völlig ausgefüllten Scheibe aufgestellt und ihre Zahl betrug wesentlich mehr wie 32 und vielleicht 64. Große Abweichungen konstatierte ich dann in den Mitosen der Milz und des Knochenmarks desselben Individuums. Ich sah zunächst sowohl in Riesenzellen wie in kleineren Zellen häufig pluripolare Mitosen mit sehr verschiedener, nicht genau bestimmbarer Chromosomenzahl, ich sah ferner Mitosen, deren Chromosomenzahl schätzungsweise theils wesentlich größer, theils wesentlich geringer war als die typische Zahl. Ein besonderes Interesse beanspruchten aber kleine Zellen, die ich ihrem Gesamthabitus nach als Leukozyten auffassen muss, deren Mitosen bei Polansichten im Äquator nur 8 recht große kugelige oder kubische in Kranzform angeordnete Chromosomen erkennen ließen. Auch in anderen Geweben, z. B. im Blasenepithel und in selteneren Fällen auch im Hoden konstatierte ich solche charakteristische Mitosen mit geringer Chromosomenzahl, ein Befund, der meine Auffassung, dass es sich hier um Leukozyten (Wanderzellen) handelt, wesentlich stützt. Die auffallende Größe und die geringe Anzahl der Chromosomen dieser Mitosen deutet allein schon darauf hin, dass ein jedes derselben in Wirklichkeit ein Multiplum verschiedener gewöhnlicher Chromosomen repräsentiert; da nun aber die typische Zahl 32 wesentlich übersteigt und vielleicht 64 beträgt, so haben wir ein schönes Beispiel dafür, dass es außer zwei- und vierwertigen<sup>1)</sup> Chromosomen auch noch vielwertige geben kann

1) Dass vier Chromosomen mit einander zu einem scheinbar einheitlichen Chromosom vereinigt sein können, habe ich bereits früher eingehend diskutiert [4b, e, d]. Wenn z. B. vor den beiden letzten Theilungen in der Spermatogenese oder Oogenese unmittelbar vor der Bildung der Vierergruppen Chromatirringe auftreten, wie ich es z. B. für die Spermatogenese von *Gryllotalpa* und *Rana*, ferner für die Oogenese von *Euchaeta* Nr. 4c beschrieben habe, so besteht jeder Ring aus 4 verbundenen Chromosomen und aus jedem Ring differenzieren sich dann auch wieder vier Chromosomen heraus. Dass man jeden derartigen Ring und ebenso die aus jedem Ring entstehende Vierergruppe nicht als ein einziges vierteiliges Chromosom auffassen darf, glaube ich in meiner letzten Schrift Nr. 4d genügend begründet zu haben. Ich habe

und dies obendrein bei Somazellen. Dass übrigens die typische Chromosomenzahl dieses Hundes ein Vielfaches der Zahl 8 ist, scheint mir aus Analogiegründen sehr wahrscheinlich zu sein. Ich will an anderem Orte noch näher auf die so sehr verschiedenen Mitosen der Gewebe des Hundes sowie auch auf die Amitosen unter Beifügungen von Abbildungen eingehen. Man wird sich die Entstehung von vielwertigen Chromosomen am besten in der Weise vorstellen, dass im Knäuelstadium der längsgespaltene Chromatinfaden in wesentlich weniger Segmente in der Querrichtung zerlegt wird als bei den gewöhnlichen Mitosen der Somazellen. Für eine Annahme, dass die geringe Zahl der Chromosomen durch einen Reduktionsvorgang oder Chromatinatrophie hervorgerufen sein könnte, ist nach meinen Präparaten nicht der geringste Anhaltspunkt vorhanden.

Auch bei Evertebraten konnte ich interessante Schwankungen der Chromosomenzahl beobachten und ich werde im Folgenden einige wichtige Beispiele von *Ascaris megalcephala* und *Artemia salina* eingehend besprechen.

Die Zahlenverhältnisse der Chromosomen von *Ascaris megalcephala* beanspruchen eine besondere Beachtung, da bei diesem Spulwurme des Pferdes die typische Zahl nach den übereinstimmenden Beobachtungen vorzüglicher Untersucher eine auffallend geringe ist, und ferner ganz erhebliche Verschiedenheiten in der Zahl, Größe und Gestalt dieser Chromosomen sowie in dem Verlaufe der Mitosen zur Anschauung kommen. Ich erinnere zunächst an die wichtige Beobachtung Bo-

mich davon überzeugt, dass die Vierer jeder Gruppe in einzelnen Fällen nur durch Linien, in anderen aber durch Chromatin verbunden sein können, ich glaube aber nicht, dass dies in der Beurteilung derselben einen Unterschied macht, zumal ich im vorliegenden Aufsätze gezeigt habe, dass auch mehr wie vier Chromosomen miteinander so innig vereinigt sein können, dass sie scheinbar nur ein einheitliches chromatisches Teilungselement darstellen. Wie früher halte ich auch jetzt die Auffassung der Autoren, welche die Entstehung der Vierergruppen durch eine zweimalige Längsspaltung behaupten, für unrichtig. Ich werde an anderem Orte zeigen, dass auch bei *Ascaris megalcephala* sowohl in der Spermatogenese wie in der Orogenese die Vierergruppen genau so entstehen, wie ich es zuerst für *Gryllotalpa* und dann für *Salamandra* und viele andere Objekte beschrieben habe. Ich habe übrigens ganz ähnliche Bilder vor Augen gehabt, wie sie Brauer [10c] abgebildet hat, doch konnte ich mich in keinem Falle von einer doppelten Längsspaltung überzeugen, vielmehr ließen meine Präparate ebenso wie die in Rede stehenden Figuren Brauer's und der anderen Autoren sehr wohl eine andere Deutung zu. Beiläufig möchte ich hier noch erwähnen, dass die Entstehung der Vierergruppen und der Verlauf der Reduktionsteilungen in der Spermatogenese von *Triton palmatus* genau so erfolgt, wie ich es für *Salamandra mac.* beschrieben habe. Dieser Befund muss jeden Zweifel an der Richtigkeit der Reihenfolge der von mir abgebildeten Entwicklungsphasen völlig ausschließen. Bilder wie Fig. 5—10 l. c. habe ich bei *Triton palmatus* sehr häufig vor Augen gehabt.

veri's [7], dass bei diesem Tiere zwei Varietäten vorkommen, von denen die eine 4 schleifenförmige Chromosomen (Typus Carnoy), die andere deren aber nur 2 (Typus van Beneden) besitzt. Die erste Varietät wird nach dem Vorgang O. Hertwig's [8] meist als *Ascaris megaloccephala* bivalens, die andere als univalens bezeichnet. Es treten nun keineswegs in allen Mitosen dieses Nematoden die Chromosomen in der typischen Schleifenform auf, vielmehr lösen sich in bestimmten, noch näher zu besprechenden Mitosen, die Schleifen in kleinere Unterabteilungen, in Teilungseinheiten niederer Ordnung auf, so dass an Stelle jeder Schleife im Äquator eine bald größere, bald geringere Zahl von kugel- oder stäbchenförmigen Elementen zu erkennen ist. So fand Boveri [7b] in den Furchungszellen dieses Objektes eigenförmliche Kerndifferenzierungen, welche er als Scheidung der Furchungszellen in somatische Zellen und Propagationszellen deutete. Diese Differenzierungen sollen im zweizelligen Stadium manchmal auch später beginnen, indem in der einen der beiden Zellen und zwar in der an Größe etwas zurückstehenden, bei der Varietät univalens, die Chromosomen ganz den Charakter der zwei Chromosomen des sich teilenden Eies bewahren und sich in regulärer Weise in zwei Tochterelemente spalten, während in der anderen von jedem Chromosom die verdickten Enden und damit die Hauptmasse des gesamten Chromatins als dem Untergang bestimmt abgestoßen werden, und der übriggebliebene mittlere Teil des Bandes in eine große Anzahl winzig kleiner kurzer Stäbchen zerfällt. Nur diese Stäbchen erleiden nach Boveri eine quere Spaltung und ihre Hälften werden genau auf die beiden Tochterzellen verteilt. Dieser Vorgang wiederhole sich bei den weiteren Teilungen der Blastomeren und zwar im Ganzen fünfmal. Von den Zellen mit Chromatinabstoßung und Zerfall der Schleifen in Stäbchen sollen dann die Somazellen abstammen, während von der Zelle mit ursprünglichem Kern und schleifenförmigen Chromosomen, welche nach der fünften Teilung übrig bleibt (Urgeschlechtszelle), die Sexualzellen ihren Ursprung nehmen.

Ich werde weiter unten noch einmal auf diese Vorgänge zurückkommen und dieselben mit meinen abweichenden Befunden vergleichen. In letzter Zeit hat dann von Wasielewski [9] Mitosen mit Zerfall der Schleifen in Teilungseinheiten niederer Ordnung in der Keimzone der Eiröhre von *Ascaris megaloccephala* univalens beobachtet. Im Stadium der Äquatorialplatte mit völlig ausgebildeter Spindel konstatierte genannter Autor einen Zerfall der sonst schleifenförmigen Chromosomen in eine nicht genau zu bestimmende Zahl von 8—10 kubischen Elementen und sah ferner, dass sich an jedes Element eine Spindelfaser ansetzt. Von Wasielewski glaubt, dass durch diese Vorkommnisse der Unterschied zwischen Zahl und Größe der chromatischen Elemente bei *Ascaris megaloccephala* und anderen Nematoden

eine Erklärung fände. „Gleichwertig würden den chromatischen Elementen, die z. B. bei *Ascaris lumbricoides* auftreten, diese kubischen der Chromatinfäden bei *Ascaris megalcephala* sein. Für das Wesen der karyokinetischen Teilung ist es vollständig gleichgültig, ob der Faden im Ganzen, oder die Fadensegmente geteilt werden“. Derselbe Autor konnte bei seinen Kernteilungsfiguren in der Keimzone der Eiröhre, die von Boveri l. c. für die Mitosen der Furchungszellen beschriebenen Chromatinausscheidungen nicht auffinden und betont, dass seine Befunde die Auffassung Boveri's nicht stützen könnten. Es hat dann vor kurzem Brauer [10c] beim Studium der Spermatogenese von *Ascaris megal.* einen Zerfall des Chromatinfadens in kubische Elemente, wie es v. Wasielewski für die Eiröhre beschrieben hat, in keinem einzigen Fall beobachten können. Ich bin auf Grund eigener Studien desselben Objektes in der Lage, wichtige Aufschlüsse über die vorliegenden Fragen zu geben, leider habe ich aber, trotzdem ich ein recht reichliches Material zur Verfügung hatte, immer nur die Varietät bivalens beobachten können. Ich habe nun sowohl in der Ei- wie in der Hodenröhre (bei den Mitosen der Urei- und Ursamenzellen) den durch v. Wasielewski für die Keimzone der Eiröhre beschriebenen Teilungsmodus mit Zerfall der Schleifen in kubische Elemente recht häufig zur Anschauung bekommen, und dann auch dieselben Vorkommnisse bei ganz jungen Tieren in Mitosen der Sexualzellen vor der geschlechtlichen Differenzierung (indifferente Keimzellen) häufig feststellen können. Ferner sah ich, dass bei den Mitosen der Ureizellen, der Ursamenzellen und der indifferenten Keimzellen unmittelbar neben solchen Teilungsfiguren mit Auflösung der Schleifen in Teilungseinheiten niederer Ordnung hin und wieder auch gewöhnliche Mitosen mit schleifenförmigen Chromosomen auftraten; ich sah ebenso interessante Uebergangsstadien, indem ich in völlig ausgebildeten Spindeln im Aequator zwar einen Zerfall jeder Schleife in Unterabteilungen feststellen konnte, mich aber davon überzeigte, dass diese Teilungseinheiten niederer Ordnung durch schwach färbare Verbindungsbrücken miteinander in Verbindung standen. Wenn aber ein völliger Zerfall jeder Schleife in kubische Elemente stattgefunden hatte und sicherlich zwischen den einzelnen Chromatinstücken auch nicht die geringste Verbindung mehr bestand, zählte ich bei Polansichten mit einer großen Regelmäßigkeit 12 rundliche oder kubische Chromosomen, an welche wie die Seitenansichten der Spindel sehr deutlich zeigten, jeweils eine Spindelfaser antrat. Im Aequator befanden sich nach der Längsspaltung 24 kugelige Chromosomen. In einigen recht seltenen Fällen fand ich aber bei den Mitosen der Ursamenzellen mit Sicherheit nur 8 große kubische Chromosomen; ich beobachtete ferner auch bei den Mitosen der Ureizellen, der Ursamenzellen und der indifferenten Keimzellen solche Spindeln, bei welchen jede Schleife in eine wesentlich größere Zahl kleiner Stäbchen

zerfallen war als 12; diese letzteren Mitosen erinnerten mich lebhaft an die Abbildungen Boveri's von den Furchungszellen, doch war von einer Chromatinabstoßung auf meinen Präparaten nichts zu sehen. Die Frage, ob man nun mit mehr Recht die Schleifen oder die Unterabteilungen der Schleifen als die wahren Teilungseinheiten zu zählen hat, kann ich einstweilen nicht definitiv entscheiden, da ich zu meinem größten Bedauern auch bei ganz jungen Exemplaren keine Mitosen reifer Somazellen finden konnte und nicht weiß, ob bei diesem die Chromosomen in Kugel- oder Stäbchenform oder als Schleifen vorkommen. Einstweilen scheint es mir richtiger zu sein, die Schleifen als die typischen Teilungselemente zu zählen, da bei einem Zerfall jeder Schleife nicht immer die gleiche Zahl von Teilungseinheiten niederer Ordnung auftreten. Beiläufig möchte ich hier noch erwähnen, dass ich bei den Kernteilungen der indifferenten Keimzellen außer den eben geschilderten Mitosen mit scheinbar verschiedener Chromosomenzahl gar nicht selten Bilder von Amitosen und Kerndegenerationen gesehen habe.

Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.

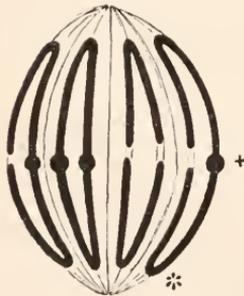


Fig. 5.

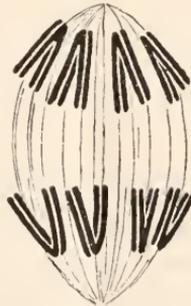
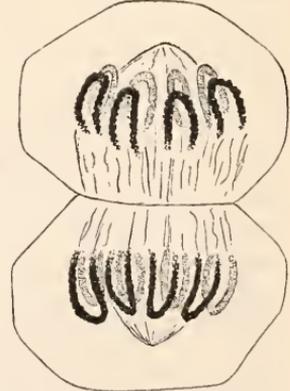


Fig. 6.



Wenden wir uns jetzt zu einer Beschreibung der Teilungsvorgänge der ersten Furchungszelle desselben Tieres zu, so werden wir außer

interessanten Schwankungen der Chromosomenzahl auch noch eine große Mannigfaltigkeit der Teilungsvorgänge selbst kennen lernen. Auf Grund eigener Beobachtungen bin ich in der Lage einige auffallende Differenzen in den Angaben von Beneden's [5] und Boveri's [7] in befriedigender Weise erklären zu können. Während von Beneden bei der Teilung dieser ersten Furchungszelle bei dem gleichen Individuum außer gewöhnlichen Mitosen heterotype Varianten und Uebergangsformen neben einander gefunden hat, stellte Boveri l. c. das Vorkommen von heterotyper Mitose entschieden in Abrede. Um diese interessante Streiffrage endgiltig zu entscheiden, muss ich etwas näher auf das Wesen der heterotypen Form der Mitose eingehen.

Nachdem bekanntlich zuerst Flemming [1a] auf das Vorkommen von heterotypen Mitosen im Hoden von *Salamandra maculosa* aufmerksam gemacht hatte, wurde ein heterotyper Teilungsmodus durch von Beneden [5] auch in der ersten Furchungszelle von *Ascaris megalocephala* beschrieben. Flemming [1c] gab darauf in einer neuen Arbeit eine sorgfältige Beschreibung der verschiedenen Phasen der heterotypen Teilung beim Salamander und verglich diese Befunde mit den von von Beneden für *Ascaris* gemachten Angaben. Kurze Zeit später wurde dann durch von Beneden und Neyt [5c] der Verlauf der heterotypen Teilung bei *Ascaris* noch einmal eingehend diskutiert<sup>1)</sup>.

1) von Beneden und A. Neyt haben sich über die heterotype Teilung in den Blastomeren von *Ascaris megalocephala* [5c], p. 249—253 wie folgt ausgesprochen: „Dans les blastomères de *l'Ascaris*, les anses jumelles ou secondaires restent parfois unies entre elles à leurs extrémités, alors qu'elles sont déjà notablement écartées l'une de l'autre dans la plus grande partie de leur longueur. Leur écartement est alors maximum vers leur milieu et décroît vers leurs extrémités. Quand cette union terminale se maintient pendant longtemps, l'ensemble de la figure chromatique prend l'aspect d'un tomean, caractéristique de la figure doliforme de Flemming. — Nous avons reconnu que, à tous les stades de la segmentation, il se présente, chez *l'Ascaris*, des variations individuelles d'un oeuf à l'autre, qui font qu' à même stade de la segmentation, tantôt la mitose s'accomplit suivant le type ordinaire, tantôt suivant la forme hétérotypique. Dans certains oeufs, la division longitudinale des anses se fait simultanément dans toute la longueur de ces éléments, et les étoiles secondaires résultant du dédoublement de l'étoile primaire, s'écartent l'une de l'autre tout d'une pièce; c'est à peine si, au moment où elles commencent à s'éloigner l'une de l'autre, pour se rapprocher des pôles, et même au stade dyaster, les extrémités des anses s'inclinent légèrement vers l'équateur: les étoiles secondaires siègent tout entières dans deux plans parallèles entre eux et perpendiculaires à l'axe de la figure dicentrique. Dans d'autres oeufs l'union des anses secondaires, à leurs extrémités, se maintient encore dans le plan équatorial, alors que les convexités des anses se trouvent déjà fort écartées du plan équatorial et fort rapprochées des pôles. On rencontre alors de belles figures doliformes, comme celle que nous avons représentée, planche IV, figure 3. On trouve toutes les transitions possibles entre ces formes extrêmes. L'existence de ces formes de transition et le fait que l'on rencontre, à un même stade de

Flemming und die belgischen Forscher sind sich darüber einig, dass die in Rede stehenden Teilungen bei *Salamandra* und *Ascaris*, trotz einiger Abweichungen im Prinzip, die gleichen sind. Boveri will dem gegenüber sämtliche Mitosen der ersten Furchungszellen von *Ascaris megalocephala* als gewöhnliche Mitosen auffassen, indem er folgende Einwände macht: „Bei *Ascaris meg.* ist die Ringform der beiden Schwesterfäden passiv erzeugt durch den Zug der auseinanderweichenden Spindelhälften, in den Spermatoocyten von *Salamandra* ist die Erreichung dieser Form ein selbständiger Akt der chromatischen Elemente, der sich vor der Ausbildung der Spindel vollzieht; dort ist die „Tonne“ ein Bewegungsstadium und darum in ihrer Form kontinuierlich wechselnd, hier ein Ruhestadium, der Gleichgewichtszustand der Spindel, und darum unveränderlich; bei *Ascaris meg.* wird die Tonnenform durch das gemeinsame Auseinanderweichen aller Tochterelemente, den eigentlichen Kernteilungsakt, erst hervorgerufen, in den Spermatoocyten von *Salamandra* wird sie durch den Beginn dieses Prozesses beendet. Die einander entsprechenden Stadien beider Teilungsformen sind also nicht diese sich äußerlich ähnlichen Zustände, sondern die Tonnenform der *Salamandra*-Spermatoocyten entspricht der Äquatorialplatte des Ascaridencies, Flemming's Fig. 22 u. 23 (Tafel XXIV) meiner Fig. 44a, seine Fig. 24 meiner Fig. 44b, seine Fig. 26 ungefähr meiner Fig. 65a. Die Teilung des Ascaridencies fällt vollkommen unter das Schema der

la segmentation, de grandes variations d'un oeuf à l'autre, en ce qui concerne la métakinèse, prouvent que ces variations n'ont qu'une importance très secondaire“. Es wird dann von den belgischen Autoren auf einige Verschiedenheiten bei den heterotypen Teilungen von *Ascaris* und von *Salamandra* hingewiesen. „Un fait que l'on constate constamment dans la forme hétérotypique, chez l'*Ascaris*, c'est que jamais les extrémités incurvées des anses secondaires ne sont dirigées directement vers les pôles de la figure bicentrique, comme le représente Flemming dans la figure 4, planche XXXI de son dernier mémoire. Sans vouloir émettre le moindre doute sur la réalité, chez la *Salamandre*, de la disposition figurée par Flemming, nous pouvons affirmer que généralement, peut-être même toujours, chez l'*Ascaris*, les parties des anses secondaires qui avoisinent le point de rebroussement des courbes se trouvent dans un seul et même plan, perpendiculaire à l'axe de la figure, leurs extrémités seules étant obliquement dirigées vers le plan équatorial. Cette disposition se maintient au stade dyaster, c'est à dire après l'écartement des anses jumelles du plan équatorial. Il en résulte que, dans la figure doliforme, une portion des anses secondaires répond aux fonds du tonneau, les méridiens étant constitués, non par les anses complètes, comme dans la figure de Flemming, mais seulement par les portions terminales de ces éléments. Ceci revient à dire que, à la fin de la métakinèse et, plus tard, au stade dyaster, chacune des branches de chaque anse secondaire décrit une ligne brisée. On peut se représenter la figure réelle en s'imaginant le trajet que suivraient des méridiens tracés à la surface d'une sphère molle, après qu'elle aurait été aplatie à ses deux pôles, de façon à former une sphère doublement tronquée ou un tonneau“.

„gewöhnlichen Mitose“, wo ja gleichfalls bei dem passiven Auseinanderweichen der Tochterelemente eine Tonnenfigur zustande kommt (Rabl, Fig. 18, Tafel IX, Flemming, Schema Fig. 3, Tafel XXVI)“.

Wie ich im Folgenden näher begründen will, kann ich diese Einwände Boveri's nicht gelten lassen und ich muss im Wesentlichen van Beneden darin Recht geben, dass (wenigstens bei der Varietät bivalens) gewöhnliche Mitosen, heterotype Mitosen und scheinbare Uebergangsformen bei ein und demselben Individuum nebeneinander vorkommen können. Unter den von mir untersuchten Exemplaren zeigten im Stadium der ersten Furchungszelle ziemlich viele Individuen heterotype Teilung und bei diesen Tieren folgten die meisten Eier diesem Teilungsmodus, doch traten auch gewöhnliche Mitosen in einigen selteneren Fällen neben den heterotypen auf. Ich habe Schnittserien, auf welchen auf demselben Schmitte zwischen Eiern mit heterotyper Teilung auch vereinzelt gewöhnliche Mitosen mit absoluter Sicherheit zu erkennen sind. Die Eier anderer Individuen folgten im Stadium der ersten Furchungszelle größtenteils dem Schema der gewöhnlichen Mitose, doch zeigten in seltenen Fällen einige Eier auch die heterotype Form und ich sah bei solchen Tieren sehr häufig die nachher noch näher zu besprechenden Uebergangsformen.

Bevor ich nun auf eine Beschreibung des heterotypen Teilungsmodus bei *Ascaris* eintrete, muss ich in kürze einige Bemerkungen über die heterotype Mitose des Salamanderhodens vorausschieken. Des besseren Verständnisses halber habe ich einige schematische Abbildungen Flemming's (Fig. 1—6) und einige naturgetreue Abbildungen Boveri's (Fig. 13—17) und van Beneden's (Fig. 18—19) kopiert und Originalzeichnungen (Fig. 7—12) nach eigenen Präparaten angefertigt; von letzteren ist die Fig. 8, die mit Benutzung einer halbschematischen Abbildung van Beneden's entworfen wurde, etwas schematisiert.

Die heterotype Mitose des Salamanderhodens Fig. 1—6 unterscheidet sich nach den Untersuchungen Flemming's [1c], die ich vollauf bestätigen und erweitern konnte [4d] von den gewöhnlichen Mitosen desselben Tieres in folgenden Punkten, die ich mit mehrfacher Benutzung der Flemming'schen Ausdrucksweise kurz anführen will: Es fehlen die fein- und enggewundenen Anfangsstadien der Knäelform, wie sie bei Epithel- und Bindegewebszellen stets vorkommen; der Knäuel ist ein lockerer. Mit der ersten Spirembildung wird bereits die Längsspaltung der Fäden deutlich und es erfolgt hier auch die völlige Längstremung der Schwesternpaare, mit Ausnahme der freien Enden, die miteinander auf das innigste verbunden bleiben, oder aber, wenn sich dieselben wie es hin und wieder vorkommt getrennt haben, nachher wieder verkleben. Es entstehen auf diese Weise völlig geschlossene Ringe. In den Abbildungen (Fig. 1—6) sind die Verklebungsstellen nach dem Vorgange Flemming's mit einem Kreuz bezeichnet. Während

nun bei den gewöhnlichen Mitosen im Spirem der Doppelfaden durch Querteilungen in 24 Doppelfäden zerlegt wird, erfolgt bei der heterotypen Mitose nur ein Zerfall in 12 Doppelfäden; es bleiben auf diese Weise stets zwei Segmente mit einander vereinigt, die bei der gewöhnlichen Mitose von einander getrennt werden. Die Vereinigungsstellen sind in den Abbildungen mit einem Stern bezeichnet. Nach dem eben gesagten besteht jeder Ring nicht aus 2 Segmenten wie es äußerlich scheinen könnte, sondern aus 4 Segmenten oder 4 Chromosomen [4d]. Die Ringe werden nun allmählich so über die Spindel geschlungen, dass je ein Sekundärfaden auf eine Polseite gezogen wird, also die Mitte derselben zu der Stelle der polaren Umknickung wird, während die knopfförmig angeschwollenen Verklebungsstellen in den Äquator zu liegen kommen. Auf diese Weise kommt eine für die heterotype Mitose charakteristische Tonnenform<sup>1)</sup> der Spindelfigur zu Stande. Flemming betonte bereits, dass dieser Vorgang im Wesentlichen völlig dem Verlauf der gewöhnlichen Mitose entspricht, da auch bei dieser die abgespaltenen Fäden in der Art auf verschiedene Polseiten verlagert werden, dass später ihre Mitten den polaren Umknickungen der Tochter-schleifen entsprechen und ihre Enden nach dem Äquator gerichtet sind; der Unterschied besteht abgesehen von den verschiedenen Zahlenverhältnissen der Chromosomen darin, dass die Enden unverklebt bleiben und der Parallelismus der Schwesterfäden bis kurz vor ihrer endgültigen Trennung gewahrt bleibt, während er bei der heterotypen Form schon früher verloren geht. Es erfolgt nun bei der Metakinese

1) Wenn Boveri auch von einer Tonnenform der Epidermiszellen von *Salamandra maculosa* spricht mit Hinweis auf eine Abbildung Rabl's Nr. 2, Taf. IX, Fig. 48, so möchte ich hierzu bemerken, dass der Ausdruck „Tonnenform“ von Flemming für eine ganz bestimmte charakteristische Kernteilungsfigur der heterotypen Mitose eingeführt und allgemein acceptiert ist, und dass es zur Verhütung von Missverständnissen besser wäre, diese Bezeichnung bei Mitosen, die mit einer heterotypen Teilung nichts zu schaffen haben, bei denen aber eine äußere Aehnlichkeit der Spindelfigur mit einer Tonne existiert, völlig zu vermeiden. Bei den in Rede stehenden Epidermiszellen von *Salamandra* kann, wie es übrigens auch Boveri selbst annimmt, von einer heterotypen Teilung absolut nicht die Rede sein; die Schleifen sind in der typischen Zahl 24 (Äquator 48) vorhanden und eine Verklebung der freien Enden der Schwesternpaare findet überhaupt nicht statt. Ich möchte hier aber noch erwähnen, dass ich die Bezeichnung Tonnenform bei der heterotypen Mitose keineswegs als eine besonders glückliche ansprechen kann; die Aehnlichkeit der betreffenden Kernteilungsfigur mit einer Tonne beruht eigentlich nur auf dem Vorkommen von geschlossenen Ringen oder Reifen, die übrigens obendrein hier in der Längsrichtung der Tonne verlaufen. Es gibt thatsächlich bei gewöhnlichen Mitosen Spindelfiguren, die mit einer Tonne viel mehr äußere Aehnlichkeit haben als die betreffende Figur der heterotypen Mitose des Salamanders, ich erinnere beispielsweise an die an beiden Polen stark abgeflachte erste Richtungsspindel von *Ascaris megalocéphala*.

dieser heterotypen Mitose ein Durchbruch der Ringe an den knopf-förmigen Anschwellungen im Aequator und es wird je ein halber Ring (= 2 Schleifen) nach jedem Pol angezogen. Eine Trennung der beiden Schleifen jedes Halbringes findet für gewöhnlich nicht statt, viel-

Fig. 7.

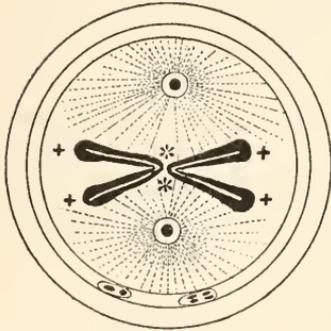


Fig. 8.

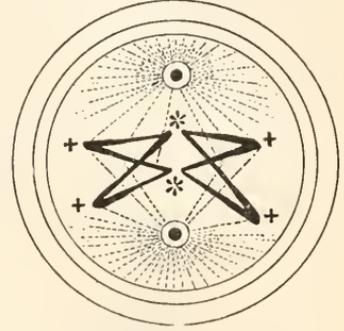


Fig. 9.

Fig. 10.

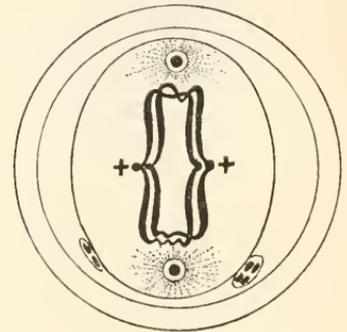
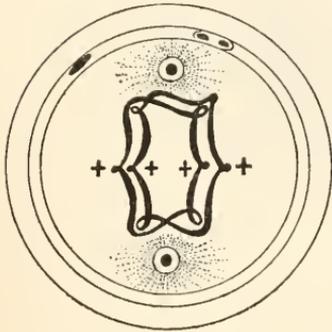


Fig. 11.

Fig. 12.



mehr bleiben auch im Dyaster die jeweils verbundenen 2 Schleifen auch weiterhin vereinigt; nur bei der letzten Teilung der Ursamenzellen kommt es zu einem Durchbruch an diesen Umknickungsstellen, wie ich es [4d] eingehend beschrieben habe. Im Dyaster erfolgt dann noch in allen Fällen eine früher unverständliche sekundäre Längsspaltung der Schleifen. Ich habe [4d], nachzuweisen versucht, dass

diese Längsspaltung nicht als eine zweite Längsspaltung derselben Mitose, sondern als eine vorzeitige Längsspaltung der nächstfolgenden Kernteilung aufzufassen ist [4d].

Die heterotype Mitose der ersten Furchungszelle von *Ascaris megalocephala* (Varietät *bivalens*) verläuft nun im Wesentlichen ebenso wie die eben geschilderte heterotype Mitose der Samenzellen des Salamanders. Der Einfachheit halber will ich nur die wichtigsten Punkte hervorheben und bitte ich zunächst die Figuren 1—6 einerseits mit 7—12 andererseits zu vergleichen.

Bei der heterotypen (Fig. 7—12) und ebenso bei der gewöhnlichen Mitose (Fig. 13 u. ff.) dieses Spulwurmes habe ich die Längsspaltung des Chromatinfadens, welche bei *Salamandra* in allen Mitosen schon im Spirem kenntlich ist, immer erst im Aequator der fertig ausgebil-

Fig. 13.

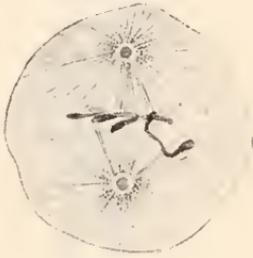


Fig. 14.

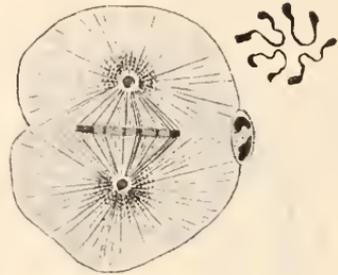
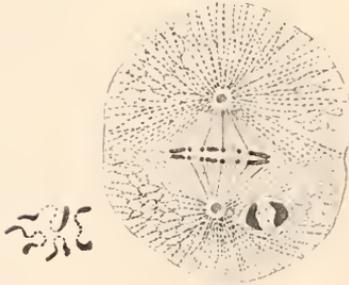


Fig. 15.



deten Spindel mit Sicherheit beobachten können. Bei der gewöhnlichen Mitose sieht man nun im Aequator stets 4 Schleifen, nach der Längsspaltung 8, bei der heterotypen Teilung aber nur 2 Schleifen, nach der Längsspaltung 4. Wie bei der heterotypen Mitose des Salamanders sind nun auch bei der von *Ascaris* die Schleifen doppelwertig, da der chromatische Faden nicht wie bei der gewöhnlichen Mitose in 4, sondern in nur 2 Segmente zerlegt wird. Die Anordnung der Schleifen im Aequator der Spindel der gewöhnlichen und der heterotypen Mitose ist aber wie ein Blick auf die Abbildungen 7 und 14 zeigt eine wesentlich verschiedene. Bei der gewöhnlichen Mitose Fig. 13, 14, 15 liegen in der fertigen Spindel die vier (nach der Längsspaltung 8)

Schleifen Fig. 14 ihrer ganzen Länge nach im Aequator und die Schwesternpaare, die zuerst genau parallel übereinanderstanden, trennen sich dann vollständig und rücken den Polen zu (Fig. 15). Bei der fertigen Spindel der heterotypen Mitose Fig. 7 liegen aber die zwei (nach der Längsspaltung 4) Schleifen keineswegs im Aequator, vielmehr ist jede Schleife und dem entsprechend auch ihre durch die Längsspaltung entstandene Schwesterschleife in der Mitte eingeknickt und nur diese Knickungsstellen befinden sich im Aequator, während der eine Schenkel (Doppelschenkel) nach diesem Pol, der andere nach jenem Pol schräg absteht (Fig. 7). Es bleiben nun wie beim Salamander auch bei der heterotypen Mitose von *Ascaris* beim Auseinanderrücken der jeweiligen Schwesternpaare der Schleifen die freien Enden miteinander auf das innigste verklebt, während die übrigen Teile der Schleifen sich völlig von einander lösen. Die Knickungsstellen sind aber nichts anderes als die Verbindungspunkte von je zwei vereinigten primären Schleifen und jeder der Schenkel entspricht einer primären Schleife. In meinen Abbildungen habe ich wie beim Salamander die Verbindungspunkte von je zwei primären Schleifen mit einem Stern, die Verklebungsstellen von zwei Schwesterschleifen mit einem Kreuz bezeichnet (Fig. 7—10). Es erfolgt jetzt allmählich eine vollständige Drehung der chromatischen Figur in der Weise, dass die Verklebungspunkte in den Aequator, die Verbindungspunkte, die früher im Aequator lagen, in die Polgegend zu liegen kommen; es wird somit bei *Ascaris* genau dasselbe Resultat angestrebt wie beim Salamander, aber auf einem etwas verschiedenen Wege erreicht (vergl. die Einwände Boveri's S. 455). Die schematisierte Fig. 8 zeigt deutlich, wie die Drehung zu Stande kommt; dabei bitte ich auf die Ansatzstellen der Spindelfasern zu achten. Es kommt schließlich zur Bildung einer typischen Tommenfigur mit 2 Reifen und diese zeigen im Aequator die charakteristischen knopfförmigen Anschwellungen (Fig. 9). Dass jeder der beiden Ringe aus 4 Schleifen besteht, ergibt sich aus dem eben gesagten von selbst. Die zuerst gedrungene Tommenform (Fig. 9) wird beim weiteren Verlaufe der Teilung mehr und mehr in die Länge gezogen (Fig. 10) und es kommt dann im Aequator zum Durchbruch (Fig. 11). Jeder Tochterkern erhält auf diese Weise 2 Halbringe, die zusammen 4 Chromosomen entsprechen (Fig. 12). Eine Durchtrennung an den mit einem Stern bezeichneten Verbindungspunkten von je zwei primären Schleifen erfolgt aber in keinem Fall, vielmehr bleiben die so verbundenen Schleifen auch weiterhin vereinigt. Ob nun im Dyaster (Fig. 12) wie beim Salamander noch eine sekundäre Längsspaltung der Schleifen stattfindet, habe ich auf meinen Präparaten niemals sehen können; wenn sie aber wirklich erfolgen sollte, wie es van Beneden l. c. annimmt, so kommt es auf jeden Fall nachträglich zu einer Wiedervererschmelzung der Spalthälften, denn in den Prophasen der nächst-

folgenden Mitose sind immer nur 2 Schleifen (= 4 Chromosomen) sichtbar, die erst im Aequator der fertigen Spindel eine Längsspaltung mit Sicherheit erkennen lassen.

Fig. 16.

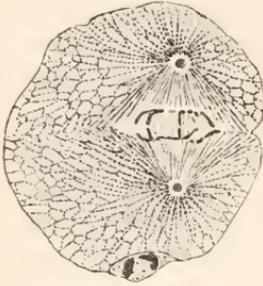


Fig. 17.

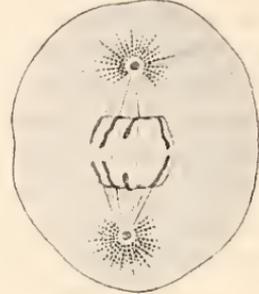
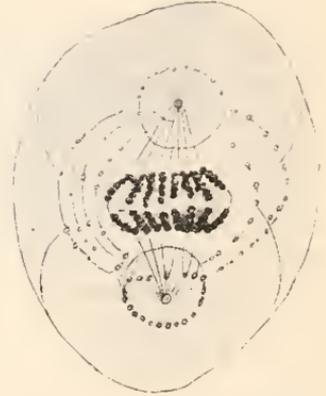


Fig. 18.



Fig. 19.



Was nun die sog. Uebergangsformen angeht, von denen ich einige Kopien nach Boveri (Fig. 16 u. 17) und van Beneden (Fig. 18 u. 19) angefertigt habe, so sind alle diese Formen nur verkappte gewöhnliche Mitosen; es fehlt ihnen alles das, was für die heterotype Teilung charakteristisch ist, die Aehnlichkeit der Figuren ist nur eine rein äußere. Im Aequator der fertigen Spindel befinden sich bei diesen Uebergangsformen stets 4 Schleifen (nach der Längsspaltung 8); bei dem Auseinanderrücken der Schwester Schleifen bleiben nun häufig die freien Schleifenenden jedes Schwesternpaares für bald kürzere bald längere Zeit einander genähert, während die übrigen Teile der betreffenden Schleifen bogenförmig den Polen zustreben. Hält diese Annäherung der Schleifenenden besonders lange an, so können die 8 Schenkel der einen Polseite mit den 8 Schenkeln der anderen, 4 Ringe bilden, welche aber die charakteristischen knopfförmigen Anschwellungen der Tommenform der heterotypen Mitose vermissen lassen. Man trifft übrigens häufig bei den Eiern desselben Individuums die größten Mannigfaltigkeiten bei der Metakinese an, indem

die definitive Trennung der Schwesterschleifen nicht nur bei den verschiedenen Eiern zu einer verschiedenen Zeit erfolgt; es können auch innerhalb desselben Eies die Schwesterschleifen eines Paares bereits vollkommen getrennt sein, während bei anderen Paaren der Zusammenhang, beziehungsweise die Annäherung, der Schleifenenden noch gewahrt ist; ja es kann vorkommen, dass bei ein und demselben Schleifenpaar 2 Schenkel noch dicht aneinander anliegen, während die beiden anderen sich bereits nach den beiden Polen zurückgezogen haben. Nach dem eben gesagten ist es jetzt leicht begreiflich, dass diese sogenannten Uebergangsformen häufig neben gewöhnlichen Mitosen in der ersten Furchungszelle vorkommen, da sie eben gar nichts anderes als modifizierte gewöhnliche Mitosen sind, während sie bei Individuen mit heterotyper Teilung, bei denen überhaupt nur in seltenen Fällen gewöhnliche Mitosen neben heterotypen zur Anschauung kommen, so gut wie gar nicht angetroffen werden.

Aus der vorstehenden Schilderung haben wir ersehen, dass bei der heterotypen Teilung im Salamanderhoden und in der ersten Furchungszelle von *Ascaris meg. bivalens* im wesentlichen die gleichen Vorgänge stattfinden und dass die Verschiedenheiten im Teilungsmodus, auf welche Boveri hingewiesen hat, so unwesentliche sind, dass wir die heterotype Teilung des *Ascaris*-Eies ebensogut eine echte heterotype Teilung nennen müssen als die entsprechende Teilung des Salamanderhodens.

Nach den Angaben Boveri's und nach seinen Abbildungen zu urteilen, scheint mir die Annahme berechtigt, dass genannter Autor hauptsächlich oder gar ausschließlich Individuen, deren Eier dem Schema der gewöhnlichen Mitose folgten vor Augen gehabt hat. Beiläufig möchte ich noch bemerken, dass eine Verwechslung der Kernteilungsfiguren der heterotypen Mitose der Varietät *bivalens* mit solchen gewöhnlicher Mitosen der Varietät *univalens* in manchen Phasen, wegen der scheinbar gleichen Chromosomenzahl sehr leicht stattfinden kann<sup>1)</sup>. Es haben mir einige Bekannte Präparate, die der Varietät *univalens* angehören sollten, vorgelegt, die aber, wie ich bald feststellen konnte, heterotype Mitosen von *bivalens* zeigten. Leider habe ich von der Varietät *univalens* nicht ein einziges Präparat ansehen können, so dass

---

1) Ich möchte hier darauf hinweisen, dass man allein an der Chromosomenzahl der Richtungkörper nicht immer sofort Eier der Varietäten *bivalens* und *univalens* unterscheiden kann, da man beispielsweise bei Totopräparaten der Eier von *Ascaris meg. bivalens* meist auf die Kante des ersten Richtungkörpers sieht und dann dessen 4 Chromosomen nicht gleichzeitig erkennen kann, während die zwei Chromosomen des zweiten Richtungkörpers recht deutlich zur Anschauung kommen. Auf Schnittpräparaten dagegen sieht man häufig die vier Chromosomen des ersten Richtungkörpers mit befriedigender Sicherheit.

ich nicht angeben kann, ob bei dieser Varietät in der ersten Furchungszelle auch heterotype Mitose vorkommt.

Der Umstand nun, dass bei den Eiern desselben Individuums im gleichen Entwicklungsstadium sowohl heterotype wie gewöhnliche Mitose nebeneinander auftritt, beweist allein schon zur Genüge, dass ein wesentlicher Unterschied zwischen diesen beiden Mitosen nicht bestehen kann und macht es uns auch leichter verständlich, dass im Hoden von *Salamandra* die heterotype und homoeotype Mitose nebeneinander und nacheinander vorkommt. Welches aber die feinere physiologische Bedeutung der heterotypen, der homoeotypen oder sonstigen Variante der Mitose mit doppelwertigen Chromosomen sein mag, bleibt einstweilen noch dunkel (vergl. 4d S. 122).

Ueber die ferneren Furchungsstadien kann ich nur einige wenige aber immerhin beachtenswerte Angaben machen, da ich nur in relativ seltenen Fällen die späteren Furchungsstadien bei meinen, den frischgeschlachteten Pferden entnommenen Exemplaren auffinden konnte.

Bei mehreren Individuen, deren Eier in der ersten Furchungszelle heterotype Mitose zeigten, fand ich im zwei-, vier- und achtzelligen Stadium ausnahmslos heterotype Mitosen. Bei einigen anderen Individuen, deren Eier dem Schema der gewöhnlichen Mitose folgten, habe ich im zwei-, vier- und achtzelligen Stadium nur gewöhnliche Teilungen gesehen, aber vergeblich nach den von Boveri l. c. beschriebenen bereits oben auf S. 455 erwähnten Kerndifferenzierungen mit Chromatinabstoßungen gesucht. Bei einem Exemplar sah ich allerdings im zwei- und vierzelligen Stadium mit großer Deutlichkeit und auffallender Regelmäßigkeit neben den völlig ruhenden Kernen im Zellplasma große Chromatinbrocken liegen, die ihrer Größe und ihrem Gesamthabitus nach sehr gut abgestoßene Enden von Chromatinschleifen sein können; diese Chromatinbrocken waren aber im Gegensatz zu den Befunden Boveri's in allen Blastomeren zu erkennen. Wenn ich nun auch keinen Augenblick an der Richtigkeit der Beobachtungen Boveri's zweifle, so möchte ich mich doch bis auf Weiteres den Deutungen dieses Forschers keineswegs anschließen. Soviel scheint mir nach meinen eigenen Präparaten sicher zu sein, dass die von genanntem Autor beschriebenen Kerndifferenzierungen der Furchungszellen keine allgemein gültige Regel bilden und der Verdacht, es könnten die Chromatinabstoßungen keine völlig normalen Vorkommnisse sein, ist keineswegs unbedingt zurückzuweisen. Abnorme Zustände sind übrigens in den Furchungszellen von *Ascaris meg.*, wie es auch schon van Beneden l. c. und Boveri l. c. angegeben haben, ziemlich häufig. Ich habe selbst Zellen mit 3 bis 7 und mehr an Größe sehr verschiedenen Kernen nicht selten vor Augen gehabt, ebenso zählte ich mehrfach in der ersten Furchungsspindel 6 Schleifen. Bei weiteren Teilungen bleibt selbstverständlich diese abnorme Schleifenzahl

bestehen, da bei jeder Mitose die Tochterkerne die Chromosomenzahl des Mutterkerns erhalten; ob aber aus solchen Eiern ein normaler Embryo entsteht, ist fraglich. Die Zahl 6 kann entweder durch Eindringen eines zweiten Spermatozoons oder durch Unterbleiben der Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers erfolgen. Polyspermie habe ich bei *Ascaris meg.* recht häufig beobachtet<sup>1)</sup>.

Zum Schluss will ich noch auf einige Schwankungen der Chromosomenzahl bei *Artemia* hinweisen. In einer vor kurzem erschienenen Arbeit über die Reifung des sich parthenogenetisch entwickelnden Eies von *Artemia salina* machte Brauer [10d] auf größere Differenzen aufmerksam, die in Bezug auf die Chromosomenzahl in gelegentlichen Angaben von Weismann und mir [11] und seinen Befunden bestehen.

Da nun derselbe Autor bereits in einer früheren Mitteilung [10b] auf diese verschiedenen Angaben hingewiesen hatte, habe ich bereits in meiner Salamanderarbeit [4d] S. 136—138 eine Erklärung dieser scheinbar schwer zu vereinbarenden Befunde gegeben. Leider hat Brauer in seiner definitiven Arbeit [10d] meinen Erklärungsversuch nicht mehr

1) Beiläufig möchte ich hier noch einen nicht völlig aufgeklärten Befund Boveri's besprechen.

Dieser Autor fand häufig in Keimbläschen, welche bereits die beiden vierteiligen für die erste Richtungsspindel bestimmten Chromosomen (acht Chromosomen nach meiner Zählung) erkennen ließen, neben diesen noch zwei kleinere kugelige ganz ebenso intensiv färbbare Körperchen, welche später auf eine unbekannt Weise verschwinden. „Man könnte, sagt Boveri, diese beiden Gebilde als degenerierte Chromosomen ansehen und die Reduktion käme falls diese Deutung richtig wäre, dadurch zu Stande, dass die Hälfte der Chromosomen durch Atrophie zu Grunde geht“. Ich habe ebenfalls diese beiden Körperchen recht deutlich beobachten können und zweifle meinerseits keinen Augenblick daran, dass dieselben mit einer Chromatintrophie und Reduktion absolut nichts zu schaffen haben; ihrem Aussehen nach können dieselben am ersten als Nukleolen aufgefasst werden, die mehr und mehr verblassen und sich dann gänzlich der Beobachtung entziehen. Weniger Wahrscheinlichkeit kann eine Annahme beanspruchen, dass es im Kern gelegene Centrosomen seien, die erst später aus dem Kern austreten und dann bei der Ausbildung der Spindel an die Pole rücken. Wenn allerdings Boveri ein Vorkommen von Centrosomen bei der ersten Richtungsspindel von *Ascaris meg.* überhaupt in Abrede stellt, so ist dies ein entschiedener Irrtum. Ich habe auf Präparaten, die mit Pikrinessigsmiumsäure [4a] konserviert und mit Hämatoxylin gefärbt waren, die Centrosomen dieser Richtungsspindel in Uebereinstimmung mit Nussbaum und Lebrun (Anat. Anzeiger, 1893) mit solcher Klarheit und Regelmäßigkeit gesehen, dass an ihrem Vorkommen gar kein Zweifel mehr sein kann. Nach mündlichen Mitteilungen hat dieselben in letzter Zeit auch V. Haecker konstatieren können. Sie sind in der Vierzahl vorhanden, zwei an jedem Pole. Weitere interessante Befunde bei *Ascaris megalocephala*, die sich auf die Entstehung der Vierergruppen vor den beiden letzten Teilungen und auf die Reduktionsfrage beziehen, werde ich demnächst an anderem Orte publizieren.

benutzen können. Ich muss mich hier darauf beschränken, auf meine diesbezüglichen letzten Angaben zu verweisen, und erinnere nur daran, dass ich unter den Richtungsspindeln von *Artemia* solche beobachtet habe, bei denen die Chromosomen in großer Zahl in zwei parallelen völlig ausgefüllten Scheiben im Aequator übereinander aufgestellt waren, und andere Spindeln in geringerer Zahl, bei denen die weniger zahlreichen Chromosomen in Form von zwei parallelen Kränzen gruppiert waren. Die Annahme, dass sich die letzteren Spindelfiguren aus den ersteren durch Verschmelzen von jeweils mehreren Chromosomen zu einem größeren entwickelt haben könnten, war eigentlich sehr naheliegend und nach den in diesem Aufsatz besprochenen Befunden auch wohl berechtigt, natürlich unter der Voraussetzung, dass beide Spindeln völlig normale Bildungen seien, was ich bei den wenigen Präparaten, die mir zur Durchsicht übergeben waren (vergl. S. 25 der *Amphimixis*) [11], nicht entscheiden konnte.

Nach der neuerdings erschienenen eingehenden Arbeit Brauer's [10d] muss ich dem früher [4d] S. 136 u. ff. gesagten, noch hinzufügen, dass die in Rede stehenden Zahlendifferenzen der Chromosomen vielleicht auch in den wesentlich verschiedenen Lebensbedingungen unserer Untersuchungsobjekte, oder auch in einer Verschiedenheit des Materials selbst ihren Grund haben mögen. Brauer hat seine Artemien in den Salinen von Capodistria gefangen und konserviert, während die Tiere unserer Präparate aus Eiern getrockneten Schlammes, der aus der Umgegend von Marseille stammte, in einem Süßwasseraquarium im Zoologischen Institute von Freiburg gezogen waren. Dass unter so verschiedenen Existenzbedingungen leicht die mannigfaltigsten Variationen, sogar in Bezug auf die Chromosomenzahl auftreten können, ist nach den Befunden bei *Ascaris meg.* keineswegs unmöglich und wird durch interessante Beobachtungen Brauer's bei *Artemia* sogar bis zu einem gewissen Grade von Wahrscheinlichkeit erhoben. Es fand nämlich genannter Autor im Uterus derselben Individuen Eier, bei denen die im Ei verbliebene Hälfte der ersten Richtungsspindel sich sofort zum Eikern umwandelt, neben Eiern, bei denen auch die zweite Teilung vollzogen, der zweite Richtungskörper aber nicht ausgestoßen wurde. In dem einen Fall bestand die Furchungsspindel aus 84, in dem anderen Fall aus 168 Chromosomen. Auch bei den weiteren Furchungsstadien blieb die Zahlendifferenz erhalten. Brauer ist der Ansicht, dass ein jedes der 84 Chromosomen doppelt soviel Chromatin enthält als ein einzelnes der 168, es ist dies eine Auffassung, welche sich ganz gut mit meinen eigenen Befunden von doppelwertigen Chromosomen vereinbaren lässt. Ich darf ferner nicht unerwähnt lassen, dass mir bei einem Aufenthalte in Marseille von einem Anatomen die überraschende Mitteilung gemacht wurde, dass unter den dort vorkommenden Artemien Exemplare gefunden wurden, die von der ächten *Artemia salina* nicht

unerhebliche Verschiedenheiten aufweisen und, wenn nicht als besondere Species, so doch als Varietät bezeichnet werden können. Da nun, wie ich bereits oben erwähnte, die Eier aus denen unsere Artemien sich entwickelten, aus der Umgegend von Marseille, aus den Salinen von la Valduc stammten, ist es auch möglich, dass Brauer und wir ein ganz verschiedenes Material untersucht haben. Welcher von den gegebenen Erklärungsversuchen der richtige ist, muss ferneren Beobachtungen überlassen werden.

Dass ich nun außer den Befunden bei *Salamandra*, *Canis*, *Ascaris* und *Artemia* noch eine ganze Reihe in gleicher Weise zu deutender eigener und fremder Beobachtungen hätte anführen können, braucht wohl kaum erwähnt zu werden.

Auf Beispiele mit ganz geringfügigen Schwankungen der Chromosomenzahl bin ich absichtlich nicht eingegangen, da es in den meisten Fällen, in welchen einige Chromosomen zuviel oder einige zuwenig zur Beobachtung kommen, recht schwer ist, den wahren Grund der Unregelmäßigkeiten ausfindig zu machen. Es muss in solchen Fällen in erster Linie daran gedacht werden, dass bei der Konservierung leicht einige Chromosomen miteinander verbacken, andere beim Schneiden durch das Mikrotommesser herausgerissen werden können, während wieder andere in angeschnittenem Zustande zur Beobachtung kommen; es muss ferner daran erinnert werden, dass bei allen lebhaften Kernteilungen, so bei Regenerationen nach Verletzungen und ebenso bei den oft schnell aufeinanderfolgenden Kernteilungen der Sexualzellen pathologisch veränderte Mitosen mit abnormer Chromosomenzahl, ja asymmetrische Mitosen keineswegs besonders selten gefunden werden.

Schwankungen der Chromosomenzahl bei Pflanzen habe ich nicht angeführt, da ich hierüber keine eigene Beobachtungen angestellt habe; nach den Angaben Strasburger's [12] scheinen aber Unregelmäßigkeiten wenigstens bei den Somazellen recht häufig vorzukommen.

Aus dem vorstehenden Aufsätze ergibt sich nun, dass keineswegs in allen Fällen die im Aequator einer völlig ausgebildeten und normalen Spindel befindlichen chromatischen Elemente die für die Species typische Chromosomenzahl zeigen, ohne aber hiermit gegen das Gesetz der Konstanz der Chromosomenzahl zu verstoßen. Wir haben gesehen, dass es einerseits zwei-, vier- und vielwertige Chromosome gibt und dass andererseits ein Chromosom sich in Teilungseinheiten niederer Ordnung auflösen kann. Beim Bestimmen der für die Species typischen Chromosomenzahl wird man sich daher hüten müssen, allein bei Sexualzellen, Furchungszellen und Embryonalzellen, ja auch bei Blutzellen und Leukocyten die Zahl zu eruieren, da bei den Mitosen dieser Zellen die Chromosomen vielfach in verkappter Gestalt auftreten. Am besten eignen sich hiefür die Mitosen der Epithel- und Endothelzellen.

Zoologisches Institut der Universität Freiburg. Ende Mai 1894.

## Litteratur-Verzeichnis.

- [1] Flemming, a) Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XVI, XVIII, XX (1878—1881).  
 b) Zellsubstanz, Kern und Zellteilung, 1882.  
 c) Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 29, 1887.
- [2] Rabl, a) Ueber Zellteilung. Morph. Jahrb., 10. Bd., 1885.  
 b) Ueber Zellteilung. Anat. Anzeiger, 1889.
- [3] Carnoy, a) La vésicule germinative etc. chez *l'Ascaris megalocéphala*. La Cellule, T. II, fasc. I, 1886.  
 b) La segmentation chez les Nématodes. La Cellule, T. III, fasc. I, 1886.
- [4] vom Rath, a) Ueber die Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Hoden. Zool. Anzeiger, 1891.  
 b) Ueber die Reduktion der chromatischen Elemente in der Samenbildung von *Gryllotalpa*. Berichte d. naturf. Gesellschaft Freiburg, Bd. VI, Heft 9, 1891.  
 c) Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Gryllotalpa*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 40, 1892.  
 d) Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von *Salamandra mac.* In, II. Zeitschr. f. wiss. Zool., LVII. Bd., Heft 1, 1893.
- [5] van Beneden, a) Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand et Leipzig, 1883.  
 b) Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation. Archives de Biologie, Tome IV, 1883.  
 c) idem und Julin, La spermatogenèse chez *l'Ascaride mégalocephale*. Bull. Acad. roy. des Sciences etc., 1884.  
 d) idem und Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division cellulaire caryokinétique chez *l'Ascaris* de cheval. Le Moniteur Belge, 1887.  
 e) idem und Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez *l'Ascaride mégalocephale*. Bulletin de l'Ac. royale Belgique, III. série, t. XIV, 1887.
- [6] Haecker, a) Die Eibildung bei *Cyclops* und *Canthocamptus*. Zool. Jahrb., 5. Bd., 1892.  
 b) Die Kernteilungsvorgänge bei der Mesoderm- und Entodermbildung von *Cyclops*. Archiv f. mikr. Anatomie, 32. Bd., 1892.  
 c) Die heterotypische Kernteilung im Zyklus der generativen Zellen. Ber. Naturf. Gesellsch., Freiburg 1892.  
 d) Das Keimbläschen etc. I. Archiv für mikr. Anatomie, 41. Bd., 1893.
- [7] Boveri, a) Zellstudien Heft I—III, Jena 1887—1890.  
 b) Ueber die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei *Ascaris megalocéphala*. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol., München 1892.

- [8] Hertwig O., Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 36, 1890.
- [9] von Wasielewski, Die Keimzone in den Genitalschläuchen von *Ascaris megalcephala*. Arch. f. mikr. Anat., 41. Bd., 1893.
- [10] Brauer, a) Ueber das Ei von *Branchipus*. Abh. d. Preuß. Akad. d. Wiss., Berlin 1892.  
 b) Zur Kenntnis des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von *Artemia salina*. Zool. Anz., XVI, 1893.  
 c) Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Ascaris megalcephala*. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 42, 1893.  
 d) Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von *Artemia salina*. Archiv f. mikr. Anatomie, Band 43.
- [11] Weismann A., Amphimixis. Jena 1891.
- [12] Strasburger, Ueber Kern- und Zellteilung im Pflanzenreiche, nebst einem Anhang über Befruchtung, Jena 1888.

## Einige Fälle falscher Mimikry.

### Nach F. Plateau in Gent.

Während wir zahlreiche Arten von Tieren kennen, welche Ähnlichkeit mit Gesteinen, Baumrinde, Stengeln, Blättern zeigen und dadurch sicherlich Schutz vor Verfolgungen erlangen, findet sich die eigentliche Mimikry seltener, d. h. die Erscheinung, dass ein Tier ein anderes in Gestalt und Farbe nachahmt und dadurch für die Bethätigung oder Verteidigung seines Lebens Vorteile gewinnt.

Die Fälle, in denen man solche Mimikry vermutet, erheischen eine sorgfältige und umsichtige Prüfung; es genügt nicht, dass ein Tier im großen und ganzen oder in gewissen hervorstechenden und kennzeichnenden Zügen einem Tiere einer anderen Gruppe gleicht, es müssen auch noch andere Bedingungen erfüllt sein. Die beiden in Betracht kommenden Arten müssen dieselbe Gegend bewohnen und sich unter denselben Verhältnissen wiederfinden; sie müssen, wenn es sich z. B. um Insekten handelt, in derselben Jahreszeit auftreten: es muss endlich die nachgeahmte Art wirksame Verteidigungsmittel (Waffen, Gift, ekelhaften Geruch oder Geschmack) besitzen, welche der nachahmenden Art fehlen.

Ist nicht dies alles zutreffend, dann ist die Mimikry falsch; es handelt sich dann nur um eine zufällige Ähnlichkeit, die dadurch zu erklären ist, dass in der Natur die Kombinationen von Farben und Formen nicht in unbegrenzter Anzahl auftreten und sich daher unvermeidlich wiederholen müssen.

Im nachstehenden folgen einige Fälle, die wahrscheinlich in diesem Sinne zu deuten sind.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Rath Otto von

Artikel/Article: [Ueber die Konstanz der Chromosomenzahl bei Tieren  
449-471](#)