

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.

1. Dezember 1894.

Nr. 23.

Inhalt: **Strasburger**, Ueber periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. — **Schinkewitsch**, Ueber die exkretorische Thätigkeit des Mitteldarmes der Würmer. — **Korotueff**, Embryonale Entwicklung der *Salpa democratica*. — **Loeb**, On some facts and principles of physiological Morphology. — **Marshall**, Neueröffnetes, wundersames Arznei-Kästlein, darin allerlei gründliche Nachrichten, wie es unsere Voreltern mit den Heilkräften der Tiere gehalten haben, zu finden sind.

Ueber periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen.

Von Professor **E. Strasburger** in Bonn a. Rh.

Im Juli dieses Jahres wurde ich aufgefordert einen Vortrag in Oxford bei der Versammlung der British Association for the Advancement of Science zu halten, und schrieb demgemäß diesen Aufsatz nieder. Es geschah dies auf Grund von Gedanken, mit denen ich mich schon seit geraumer Zeit getragen hatte. Das nach England gesandte Manuskript war Prof. Sydney Vines so gütig ins Englische zu übersetzen, und ist diese Uebersetzung im Septemberheft der vornehmlich von ihm redigierten Annals of Botany erschienen. Die seitdem verflossene Zeit benutzte ich, um das deutsche Manuskript durchzusehen, es zu erweitern und zu verbessern und bringe es nun in dieser Fassung hier zur Veröffentlichung.

Die einfachsten Organismen, die wir kennen, vermehren sich nur auf ungeschlechtlichem Wege. Es scheint als könne die geschlechtliche Differenzierung nur auf der niedrigsten Stufe der Organisation fehlen und als müsse sie sich mit Notwendigkeit einstellen, sobald eine bestimmte Höhe der Organisation erreicht ist. Sie dürfte auf Grund von Eigenschaften erfolgen, die der organischen Substanz unmittelbar zukommen, und bildete sich zweifellos unzählige Male im Laufe der phylogenetischen Entwicklung aus. Zwar sind uns im Pflanzenreich auch relativ hoch organisierte Wesen bekannt, die sich

nur auf ungeschlechtlichem Wege fortpflanzen, doch legt die vergleichende Untersuchung nahe, bei ihnen einen nachträglichen Verlust des Geschlechtes anzunehmen: So in der großen Abteilung der Pilze, so zweifellos bei apogamischen Farnkräutern. — Es scheint der Geschlechtsakt stets eine mächtige Förderung phylogenetischen Fortschrittes bewirkt zu haben, während umgekehrt jede höhere Ausbildung unterblieb, so lange die geschlechtliche Sonderung noch nicht erlangt war. Vom phylogenetischen Standpunkte müssen wir annehmen, dass alle geschlechtlich-differenzierten Wesen aus ungeschlechtlichen hervorgegangen seien. Am besten erläutern uns diesen Vorgang gewisse Chlorophyceen, welche schwärmende Gameten im Geschlechtsakt zur Vereinigung bringen. Augenscheinlich sind diese Gameten aus ungeschlechtlichen Schwärmsporen entstanden, denen sie meistens noch bis auf ihre geringere Größe, beziehungsweise auch kleinere Cilienzahl, gleichen. — Die geschlechtlich-differenzierten Pflanzen weisen in ihrem ontogenetischen Verhalten Verschiedenheiten auf, von welchen aus sich auf den Gang schließen lässt, den nach erfolgter geschlechtlicher Sonderung, die phylogenetische Entwicklung einschlug. Der einfachste Fall ist der, wo aus den Befruchtungsprodukten sich Individuen entwickeln, die denjenigen gleichen, welche diese Geschlechtsprodukte erzeugten und die den eigenen Entwicklungsgang entweder wieder mit Geschlechtsprodukten oder diesen homologen ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorganen abschließen. So ist es bei vielen Chlorophyceen, die aus der Zygote (dem Kopulationsprodukt gleichgestalteter Gameten), oder dem befruchteten Ei (dem Produkt ungleich gestalteter Spermatozoiden und Eier) eine Generation entwickeln, welche der vorhergehenden gleicht und entweder Schwärmsporen oder diesen homologe Geschlechtsprodukte bildet. Im Allgemeinen folgen einzelne geschlechtlich-differenzierte Generationen auf zahlreiche solche ungeschlechtliche, doch hängt diese Abwechslung von äußeren Umständen ab, so dass es, wie Klebs zeigte¹⁾, der Experimentator vielfach in seiner Gewalt hat, geschlechtliche oder ungeschlechtliche Generationen hervorzurufen. Es liegt in solchen Fällen eine homogene Generationsfolge vor, die keinen anderen Wechsel in sich schließt, als den der Ausbildung ungeschlechtlicher oder ihnen homologer geschlechtlicher Fortpflanzungsorgane. Die ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorgane haben meist für die rasche Vermehrung der Zahl der Individuen unter günstigen Entwicklungsverhältnissen zu sorgen, während der geschlechtlichen Fortpflanzung meist die Aufgabe zufällt, die Erhaltung der Art unter Verhältnissen zu sichern, die der vegetativen Entwicklung wenig vorteilhaft sind. Zugleich bringt die geschlechtliche Fortpflanzung den Organismen bestimmte Vorteile, die aus der Vereinigung der Ge-

1) Vergl. im Besondern: Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. Biol. Centralblatt, 1893, Bd. XIII. S. 641 ff.

schlechtsprodukte selbst erwachsen. So weit als die ungeschlechtliche Fortpflanzung in der geschlechtlichen vollständig aufging, die ursprüngliche Form der Fortpflanzung somit ganz wegfiel, deckte die geschlechtliche Fortpflanzung entweder als solche den Ausfall der ungeschlechtlichen, indem sie für eine ausreichend große Anzahl von Keimen sorgte, so etwa bei Fucaceen, oder es bildeten sich, neben der geschlechtlichen Fortpflanzung, neue Organe für eine rasche und ergiebige Vermehrung der Individuen auf ungeschlechtlichem Wege aus. Dies geschah wieder in verschiedener Weise. Entweder wurden Organe der vegetativen Vermehrung in den Entwicklungsgang der ursprünglichen Generation eingeschaltet, oder eine neue Generation aus dem Geschlechtsprodukt erzeugt. Selbständige Individualisierung einzelner Entwicklungszustände oder Glieder der geschlechtlichen Generation zu besonderen, der vegetativen Vermehrung dienenden Organen, beziehungsweise zu selbständigen Bionten, vollzog sich wohl vielfach bei den Pilzen und führte dort zur Ausbildung zahlreicher Fruchtformen. Diese vegetativen Vermehrungs-Einrichtungen vermochten unter Umständen so gut ihre Aufgabe zu lösen, dass sie zum Schwund der Geschlechtsorgane und somit der geschlechtlichen Fortpflanzung führten. — Bei den Moosen einerseits, den Gefäßkryptogamen und Phanerogamen andererseits, ging aus den Geschlechtsprodukten eine völlig neue Generation hervor, der die Aufgabe zufiel, die Pflanze auf vegetativem Wege in großer Individuenzahl zu vermehren. Die Ausbildung dieser neuen Generation wurde aber eine verschiedene, je nachdem sie sich auf die vegetative Fortpflanzung beschränkte, oder zugleich ernährungsphysiologische Aufgaben übernahm. — Bei den Muscineen schränkte sie sich dauernd auf die ungeschlechtliche Vermehrung der Individuenzahl ein und die geschlechtlichen Generationen waren es, welche in fortschreitender Ausbildung es bis zur cormophyten Gliederung, einer Differenzierung des Thallus in Axe und Blatt, brachten. Bei den Gefäßkryptogamen wurde der Schwerpunkt der phylogenetischen Entwicklung hingegen in die aus dem Befruchtungsprodukte hervorgegangene ungeschlechtliche Generation verlegt. Sie war es, welche die cormophyte Differenzierung erlangte und in derselben in anhaltender Vervollkommnung fortschritt. In dem Maße, als dies geschah, trat aber der ernährungsphysiologische Apparat der geschlechtlichen Generation in seiner Bedeutung zurück, ja er wurde überflüssig von dem Augenblick an, wo die ungeschlechtliche Generation das zur Bildung der Geschlechtsprodukte nötige Material den Sporen mit auf den Weg zu geben begann. Nach der allgemeinen Regel, welche das Schwinden überflüssig gewordener Organe in der Phylogenie beherrscht, mussten die vegetativen Teile der geschlechtlichen Generation eine immer weiter gehende Einschränkung erfahren, um schließlich auf die Bildung der einzig noch wesentlichen Teile, der Geschlechtsprodukte, fast einge-

schränkt zu werden. Daher die fortschreitende Reduktion, welche die Prothallien, von den Farnen an bis zu den Phanerogamen, erfüllen. Diese Reduktion führte schließlich zum Einziehen der ganzen unselbständig gewordenen, weil der selbständigen Ernährung nicht mehr fähigen, geschlechtlichen Generation in die ungeschlechtliche und damit auch zum Schwinden der äußeren Merkmale des Generationswechsels. Durch das Einziehen der geschlechtlichen Generation in die ungeschlechtliche wurden aber gleichzeitig die Vorteile welche letztere durch Schaffung neuer selbständiger Individuen brachte, aufgehoben, und musste daher Ersatz für diesen Verlust durch entsprechende Einrichtungen in der geschlechtlichen Generation gebracht werden. So trat die Samenverbreitung bei Phanerogamen an Stelle der Sporenverbreitung bei Kryptogamen, und die Vervielfältigung wurde nunmehr durch das entsprechend umhüllte Befruchtungsprodukt, wie zuvor durch die noch ungekeimte Spore besorgt.

Obligater Generationswechsel liegt im Pflanzenreich nur innerhalb jener Abteilungen vor, welche aus der ungeschlechtlichen Spore die geschlechtliche Generation, und aus den Geschlechtsprodukten dieser eine ihr nicht homologe ungeschlechtliche Generation erzeugen. In allen diesen Abteilungen des Pflanzenreichs ist die ungeschlechtliche Generation ein Produkt der Befruchtung. — Es war nötig, dieses zu erinnern, um den Boden für die weiter hier zu entwickelnden Gesichtspunkte zu schaffen.

Zunächst muss festgehalten werden, dass im ganzen Pflanzenreiche, soweit dasselbe geschlechtliche Differenzierung aufzuweisen hat, ein ungeschlechtlicher Zustand dieser Differenzierung vorausging. Die geschlechtliche Differenzierung führte im Allgemeinen zur Ausbildung von Generationswechsel und zwar eines solchen, den ich als isogenen oder eines solchen, den ich als heterogenen, je nach dem phylogenetischen Ursprung bezeichnen möchte. Als isogener Generationswechsel kann derjenige gelten, in welchem homologe, nur mehr oder weniger verschieden ausgestaltete Generationen aufeinander folgen, sei es nun, dass je eine ungeschlechtliche mit einer geschlechtlichen, oder eine größere Zahl unter einander gleicher oder ungleicher ungeschlechtlicher mit einer geschlechtlichen, oder endlich, nach etwaigem Wegfall der geschlechtlichen Generation, nur ungeschlechtliche Generationen mit einander abwechseln. Als heterogenen Generationswechsel fasse ich denjenigen auf, wo nicht homologe Generationen auf einander folgen. In diesem letzten Falle ist die ungeschlechtliche Generation nicht homolog der geschlechtlichen, sie stellt nicht die ursprüngliche ungeschlechtliche Generation vor, die zur geschlechtlichen wurde, sie ist vielmehr eine Neubildung die aus den Geschlechtsprodukten der ersten Generation hervorging. So verhält es sich im Pflanzenreich bei den Muscineen, den Gefäßkryptogamen und Phanerogamen. Die geschlecht-

liche Generation derselben ist als die ältere, durch Umwandlung der ungeschlechtlichen Generation in die geschlechtliche entstandene, die ungeschlechtliche als die jüngere, aus den Geschlechtsprodukten der ersteren hervorgegangene aufzufassen. Der erste Anlauf zur Bildung einer solchen wird ja, allem Anschein nach, schon bei den Algen genommen, wenigstens lässt sich das Verhalten von *Oedogonium*, *Coleochaete* und der Florideen in diesem Sinne deuten. Bei *Oedogonium* werden aus dem befruchteten Ei zunächst vier Schwärmosporen gebildet, bei *Coleochaete* ein kleiner Gewebekörper erzeugt, der die Schwärmosporen hervorbringt. Aus jenen Schwärmosporen geht dann erst wieder die erste Generation hervor. Bei den Florideen entwickelt sich aus dem befruchteten Ei, direkt oder indirekt, die Sporenfucht und aus den Sporen derselben erst wieder die erste Generation. — Die Muscineen und Pteridophyten dürften wohl von den Chlorophyceen abzuleiten sein. Bei den Muscineen bildete sich das Befruchtungsprodukt allmählich zu dem charakteristischen Sporogon aus, bei den Pteridophyten zur sporangientragenden eormophyten Pflanze.

Es dürfte sich empfehlen, so wie es in England fast allgemein geschieht, die beiden im heterogenen Generationswechsel der höheren Pflanzen mit einander abwechselnden Generationen, ihrer Entstehung gemäß, als Sporophyt und Gametophyt zu unterscheiden.

Unser Einblick in das Wesen der Befruchtung wurde bedeutend gefördert, als Eduard van Beneden¹⁾ nachwies, dass die im Befruchtungsakt sich vereinigenden Zellkerne eine gleiche Chromosomenzahl führen. Weitere Untersuchungen stellten für das Tier- und Pflanzenreich alsbald fest, dass dem Geschlechtsakt in den generativen Kernen eine Verminderung der Chromosomenzahl, und zwar im Allgemeinen auf die Hälfte vorausgeht, und dass in solcher Weise, nach der Vereinigung von Spermakern und Eikern, der Keimkern wieder diejenige Zahl von Chromosomen erhält, welche für die vegetativen Kerne charakteristisch ist.

Wie M. Nussbaum²⁾ zuerst für das Tierreich, ich selbst³⁾ für das Pflanzenreich nachzuweisen suchten, beruht auch die Bildung der Geschlechtsprodukte auf indirekter, mit Längsspaltung der Chromosomen verbundenen Kernteilung. Entsprechende Angaben wurden dann von zahlreichen Beobachtern für das Tierreich, von Guignard⁴⁾ für das Pflanzenreich gemacht und des Näheren weiter begründet.

1) Rech. sur la maturation de l'oëuf, la fécondat. et la div. cell., p. 403. Arch. d. Biol., Vol. IV, 1883.

2) Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. XXIII, S. 170.

3) Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang, 1884, S. 16, 82; Ueber Kern und Zellteilung, 1888, S. 232.

4) Etudes sur les phénomènes morph. de la fécondation. Bull. de la société botanique de France, T. XXXVI, 1889, p. CVI u. a. a. O.

Guignard und ich stellten fest, dass die für die generativen Kerne der angiospermen Phanerogamen gültige Zahl der Chromosomen in den Pollenmutterzellen einerseits, in den Embryosackmutterzellen andererseits fixiert wird¹⁾. Die Untersuchungen der Zoologen lehrten weiter, dass diese Fixierung im Tierreich in den Samenmutterzellen und den Eimutterzellen vor sich geht. Bei Lilien hat sich im besonderen Guignard²⁾ bemüht, alle Vorgänge während der Aenderung der Chromosomenzahl in den Antherenfächern und den Samenanlagen auf das Genaueste zu erforschen. Diese Aenderung erfolgt ganz unvermittelt, sowohl in den Pollenmutterzellen als auch in der Embryosackmutterzelle, und zwar in der Weise, dass sich aus dem Kern, zur Zeit der Prophasen, die Chromosomen in der entsprechend reduzierten Zahl sofort heraussondern. Alle vorangehenden Kernteilungen haben in der Antheren- und Samenanlage von *Lilium*, mit annähernder Konstanz, 24 Chromosomen aufzuweisen; das Gerüst des ruhenden Kerns der Pollenmutterzelle und der Embryosackmutterzelle geht somit aus 24 Chromosomen hervor; nichts destoweniger gibt es in der nächsten Prophase konstant nur 12 Chromosomen den Ursprung. Bei dieser Aenderung nimmt der Kern weder an Größe noch an Masse ab; umgekehrt, er zeichnet sich durch seine Größe und seinen Chromatinreichtum aus. Ich stellte die Embryosackanlage von *Lilium* als Embryosackmutterzelle den Pollenmutterzellen gegenüber, doch ist es nötig, dass ich dazu bemerke, dass bei *Lilium*, sowie auch bei *Tulipa*, *Fritillaria*, die Embryosackanlage direkt zum Embryosack wird, ohne jene Teilungen durchzumachen, welche in anderen Fällen solche Anlagen als Mutterzellen kennzeichnen. Da ließe es sich zunächst noch annehmen, dass die Reduktion der Chromosomenzahl in dem weiblichen Kerne erst im jungen Embryosack, nicht schon in der Embryosackmutterzelle stattfände. Daher muss ich gleich hinzufügen, dass es mir auch gelungen ist³⁾, bei *Allium* und *Helleborus* die Reduktion der Chromosomen auf 8, bezw. auf 12, in der Embryosackanlage vor ihren, sie als Mutterzellen deutlich kennzeichnenden Teilungen, festzustellen. Die Embryosackanlage von *Lilium*, in welcher die Reduktion der Chromosomenzahl vor sich geht, muss danach unzweifelhaft als Embryosackmutterzelle gelten, in ihr hat sich aber eine ent-

1) Strasburger, Ueber Kern- und Zellteilung, 1888, S. 51 u. 240 ff.; Guignard, Etudes sur les phénomènes morph. de la fécondation. Bull. de la soc. bot. de France, T. XXXVI, 1889, p. CV ff. und Nouvelles études sur la fécondation. Ann. d. sc. nat. Bot., 7. sér., T. XIV, 1891, p. 246 ff.; vergl. auch: Overton, Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtsprodukte bei *Lilium Martagon*; Festschrift für Kölliker und Nägeli, 1891.

2) Nouvelles études sur la fécond. Ann. d. sc. nat. Bot., 7. sér., T. XIV, 1891, p. 173, 182.

3) Ueber Kern- und Zellteilung, S. 243.

sprechende Verkürzung der Entwicklungsvorgänge vollzogen. Die Teilungsschritte der Embryosackmutterzelle liefern übrigens auch, wo sie noch, wie bei *Allium*, *Helleborus* und den meisten andern Fällen erfolgen, außer dem Embryosack nur reduzierte Zellen, die alsbald nach der Anlage wieder verdrängt und resorbiert werden. — Während bei Pflanzen eine Reduktion der Chromosomenzahl sich unmittelbar in den Kernen der Pollen- und Embryosackmutterzelle in einwandfreier Weise feststellen lässt, scheint es umgekehrt, als wenn in den Samenmutterzellen und Eimutterzellen der Metazoen zunächst eine Verdopplung der Chromosomenzahl erfolge. Diese Zunahme der Chromosomenzahl ist aber nur eine scheinbare, denn sie beruht nur auf einer doppelten Längsspaltung der Chromosomen¹⁾, durch welche die Teilungsprodukte derselben gleich für die beiden Teilungsschritte, welche die Geschlechtsprodukte liefern sollen, vorbereitet werden²⁾. Es liegt in diesem Spaltungsvorgang somit nur eine Verkürzung der Kernteilungen vor, die Zusammenziehung der in zwei aufeinanderfolgenden Teilungsschritten sich sonst vollziehenden Spaltungsvorgänge der Chromosomen auf einen einzigen. Die Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte kommt in solcher Weise erst in den Geschlechtsprodukten zur unmittelbaren Anschauung, thatsächlich ist sie aber schon in deren Mutterzellen erfolgt.

Wie ist nun aber diese Reduktion der Chromosomenzahl in den Geschlechtsprodukten zu deuten? Ihr physiologischer Nutzeffekt lässt sich ja leicht begreifen, denn er bewirkt es, dass die Chromosomenzahl nicht in jeder folgenden Generation sich verdoppelt, außerdem, dass beide Eltern mit einer gleichen Zahl von Chromosomen in dem Kinde vertreten sind, ihre Substanz-Elemente somit in gleichem Maße auf die Nachkommen übertragen. Die morphologische Ursache der Reduktion und der Gleichheit der Chromosomenzahl in den Geschlechtszellen bei derselben Art, ist hingegen meiner Ansicht nach, eine phylogenetische. Ich betrachte dieselbe als ein Zurückgehen auf die ursprüngliche Generation, aus der ja erst, nachdem sie geschlechtliche Differenzierung erlangte, die Produkte mit doppelter Chromosomenzahl hervor-

1) Die umfangreiche Litteratur zu diesem kontroversen Gegenstand habe ich in „Schwärmosporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung“ S 151 zusammengestellt.

2) Da die Samenmutterzellen und Eimutterzellen der Metazoen durch zwei Teilungsschritte die Geschlechtsprodukte liefern, so sind sie streng genommen deren Großmutterzellen. So, oder auch Spermatozyten I. Ordnung, möchte sie daher Boveri (Befruchtung, Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, herausgeg. von Merkel und Bonnet, 1892, S. 445, 451) nennen, wenn ich trotzdem hier und später, wie O. Hertwig, die Bezeichnung „Mutterzellen“ anwende, so geschieht es, weil mir auch in der Botanik diese Bezeichnungsweise geläufig ist und wir thatsächlich schon von jeher die Großmutterzellen der Sporen und Pollenkörner Mutterzellen nennen.

gingen. Nicht also um einen nachträglich ausgebildeten Reduktionsvorgang handelt es sich bei der Verminderung der Chromosomenzahl auf die Hälfte, vielmehr um die Wiederherstellung der ursprünglichen Chromosomenzahl, wie sie den Kernen jener Organismen zukam, die sich geschlechtlich erst differenziert haben.

Von diesem Gesichtspunkt aus wird manches leichter verständlich: so das unmittelbare, plötzliche Eintreten der Reduktion; der Entwicklungszustand auf dem sie erfolgt; der verschiedene Abstand, der sie vom Geschlechtsakt in der Ontogenie trennt.

Die in den Pollenmutterzellen der Angiospermen festgesetzte Zahl der Chromosomen wird bis zur Ausbildung des Spermakerns eingehalten. Vier Teilungsschritte sind es, innerhalb welcher die Entwicklung sich hier vollzieht: zwei Teilungen in den Pollenmutterzellen, welche die vier Pollenkörner liefern, dann die Teilung im Pollenkorn durch welche dasselbe in eine generative und eine vegetative Zelle zerlegt wird, endlich als vierte Teilung die Verdopplung des generativen Kerns und seiner Zelle im Innern des Pollenschlauchs. Die in der Embryosackmutterzelle der Angiospermen festgesetzte Chromosomenzahl hält durch eine je nach den Arten verschiedene Zahl von Teilungsschritten an, bevor sie im Ei ihre generativ-funktionelle Bedeutung erlangt. Im Allgemeinen teilt sich die Embryosackmutterzelle zunächst zwei Mal, worauf erst die untere der so erzeugten Eukelzellen zum Embryosack auswächst. In letzterem folgen drei Teilungsschritte aufeinander, bis dass der Eikern erzeugt wird. Fünf Teilungsschritte, und nicht vier wie bei Anlage der Spermakerne, pflegen hier somit die Reduktion und Fixierung der Chromosomenzahl von der Bildung des zu befruchtenden Eikerns zu trennen und dass es auf die Zahl dieser Teilungsschritte nicht ankommt, zeigen jene Pflanzen, bei welchen die Zahl dieser Teilungsschritte in den Embryosackmutterzellen eine andere ist, beispielsweise *Lilium*, *Tulipa*, wo sie nur drei, *Ornithogalum*-, *Commelyna*-, *Agraphis*-Arten, wo sie vier beträgt. In noch anderen Fällen wächst diese Zahl über fünf an, so im besonderen bei *Rosa livida*¹⁾, wo jedoch der Augenblick der Reduktion erst noch festzustellen ist, womit ja erst erwiesen wäre, welche Zelle wirklich als die Embryosackmutterzelle gelten darf. — Nach dieser Erörterung wird es wohl nicht mehr auffällig erscheinen, dass unter Umständen auch in Pollenschläuchen, so denjenigen von *Scilla*, *Ornithogalum*, die Teilung des Spermakerns sich über das gewohnte Maß hinaus wiederholen kann²⁾. Thatsächlich werden da häufig vier Spermakerne statt zwei erzeugt. — Man hat sich demgemäß auch vergeblich

1) Vergl. Strasburger, Angiospermen und Gymnospermen, 1879, S. 14, Tafel IV.

2) Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen, 1884, S. 17.

bemüht, eine Homologisierung zwischen den einzelnen Teilungsschritten, welche in den Pollenmutterzellen zur Bildung des Spermakerns und in den Embryosackmutterzellen zur Bildung des Eikerns führen, aufzufinden. Der ganze Vorgang tritt in ein neues Licht, sobald wir von der Vorstellung ausgehen, es sei in den Sporenmutterzellen höherer Pflanzen, sowie den Samen- und Eimutterzellen der Metazoen, jene Zahl gegeben, welche den Vorfahren, vor Ausbildung der geschlechtlich erzeugten Generation, allein zukam.

In den als Beispiel zunächst herangezogenen Pollen- und Embryosackmutterzellen der Angiospermen ist somit die Reduktion der Chromosomenzahl nicht als eine Vorbereitung zum Geschlechtsakt aufzufassen, sie bedeutet vielmehr nur den Beginn der neuen Generation, die mit der ursprünglichen Zahl von Chromosomen anhebt. — Diese ursprüngliche Generation musste aber eine starke Reduktion erfahren, bevor sie zu jener beschränkten Ontogenie gelangte, die sie uns bei den Angiospermen jetzt aufweist. Zugleich bildete sich ein geschlechtlicher Dimorphismus in ihr aus, indem sie sich in zwei parallelläufige Entwicklungsreihen, eine männliche und eine weibliche, spaltete. Der Weg, den jene Reduktion durchschritt, so wie die Ausbildung des geschlechtlichen Dimorphismus auf demselben, lässt sich nach rückwärts mit einiger Sicherheit verfolgen.

Dass auch bei Gymnospermen die Kerne der Pollenmutterzellen und der Embryosäcke nur die halbe Zahl der Chromosomen, im Verhältnis zu der aus dem befruchteten Ei sich entwickelnden Pflanzen führen, hat Overton zuerst hervorgehoben. Derselbe war überhaupt schon auf Grund seiner Beobachtungen an *Lilium* zur richtigen Fragestellung gelangt, „ob nicht vielleicht auch bei den höheren Kryptogamen (Gefäßkryptogamen und Moosen) die Reduktion in denjenigen Zellen stattfindet, welche mit den Pollenmutterzellen und den Mutterzellen der Embryosäcke morphologisch gleichwertig sind, mit anderen Worten, ob die Reduktion nicht in den Sporenmutterzellen — also bei dem Wechsel der Generationen stattfindet“¹⁾. — In den Pollenmutterzellen von *Ceratozamia* zählte Guignard²⁾ 8 Chromosomen und stellte fest, dass diese Zahl in den folgenden Teilungsschritten festgehalten wird. Overton fand die nämliche Zahl von Chromosomen in den jungen Endospermzellen des Embryosacks³⁾. Guignard konstatierte bei *Ceratozamia*, ich selbst bei zahlreichen Coniferen, dass alle Teil-

1) Ueber die Reduktion der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. Vierteljahrsschrift der naturforsch. Gesellschaft in Zürich, Bd. XXXVIII, 1893. Zuvor schon in den Berichten der Schweizer bot. Gesellschaft, Heft III, 1893 (unter: Jahresbericht der Züricher bot. Gesellschaft, 1891—1892, Sitzung vom 21. Jan. 1892) und Ann. of Botany, Vol. VII, Nr. XXV, March 1893).

2) Journal de Botanique, Bd. III, 1889, p. 232.

3) Ueber die Reduktion der Chromosomen etc.

lungsvorgänge in den Pollenmutterzellen und Pollenkörnern mit Längsspaltung der Segmente verbunden sind¹⁾. Ich hob gleichzeitig die Uebereinstimmung der Zahl der Chromosomen in den Pollenkörnern und Eiern der Coniferen hervor. Dass auch bei Gymnospermen²⁾ die Chromosomenzahl schon in der Embryosackmutterzelle fixiert werde, stellte ich dort als wahrscheinlich auf. Letzterer Nachweis ist noch zu liefern, da auch Henry H. Dixon in einer, im Bonner bot. Institut im Frühjahr 1893 ausgeführten Arbeit, zunächst sich darauf beschränken musste, die Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte in dem Endospermgewebe von *Pinus silvestris* zu konstatieren³⁾. Dass bei den Gymnospermen die Reduktion der Chromosomenzahl aber in der Embryosackmutterzelle, ebenso wie in der Pollenmutterzelle, erfolgt, ist kaum noch zu bezweifeln. Will man sich übrigens nur an das halten, was bereits sicher gestellt ist, d. h. an den Nachweis der Reduktion der Chromosomenzahl in der Endospermanlage lange vor Beginn der Archegonien-Bildung, so zeigt auch dieser schon, dass die Zahl der Teilungsschritte, welche die Kerne mit reduzierter Chromosomenzahl in den männlichen und weiblichen Parallelgenerationen der Gymnospermen zurückzulegen haben, eine durchaus verschiedene ist und sich aus ihr somit durchaus keine Anknüpfungspunkte zum Vergleich der einzelnen Teilungsschritte ergeben. Bei *Biota orientalis* trennen beispielsweise nur fünf Kernteilungen die Pollenmutterzelle von der Bildung der Spermakerne: Die Pollenmutterzelle teilt sich zwei Mal, die erzeugten Pollenkörner nur ein Mal, um in die kleinere generative und die größere vegetative Zelle zu zerfallen; die generative Zelle führt noch einen Teilungsschritt aus, und die vordere ihrer beiden Zellen bildet schließlich durch nochmalige Teilung im Pollenschlauch die beiden generativen, zu der befruchtenden Thätigkeit befähigten Zellen⁴⁾. — Man vergegenwärtige sich dagegen die zahlreichen freien Kernteilungen, die im Embryosack eines Lebensbaumes erfolgen, bevor es zur Gewebebildung in demselben kommt und zähle dann auch noch alle die Zellteilungen hinzu, welche den Beginn der Gewebebildung von der Fertigstellung des Archegoniums trennen. Dixon⁵⁾ fand bei *Pinus silvestris* nur 8 Chromosomen in den Kernen der Endospermanlage, so auch im Ei während der Kanalzellbildung; ich hatte hingegen 12 Chromosomen für die Pollenkörner derselben

1) Guignard l. c. Strasburger, Ueber das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen, 1892, S. 34.

2) l. c. S. 35.

3) Fertilisation of *Pinus silvestris*. Ann. of Botany, Vol. VIII, Nr XXIX, p. 21, 1894.

4) Strasburger, Ueber das Verhalten des Pollen etc. bei den Gymnospermen, S. 19.

5) l. c. S. 29 ff.

Pflanze früher angegeben¹⁾. Nach wiederholter, in diesem Frühjahr vorgenommener Untersuchung darf ich annehmen, dass auch die Pollenmutterzellen und Pollenkörner von *Pinus silvestris* nur 8 Chromosomen führen. Die Zählungen der Chromosomen sind in diesem Falle sehr schwer vorzunehmen und meist unsicher, weil der Bereich der einzelnen Chromosomen sich nicht scharf abgrenzen lässt, außerdem die chromatischen Glieder in den zur Teilung sich anschickenden Chromosomen stark gegen einander abgesetzt sind, daher oft den Eindruck selbständiger Chromosomen machen. Die Kerne im Nucellus und in den Integumenten derselben *Pinus*-Art fand Dixon mit 16 Chromosomen versehen und meine älteren Präparate zeigen mir deutlich, dass die sich teilenden Kerne der Embryonalanlage im unteren Ende (dem morphologischen Scheitel) des Eies von *Pinus silvestris*, deutlich mehr als 8 Chromosomen, wohl deren 16, führen. Sie stimmen, was ihre Zahl anbetrifft, mit den Bildern überein, die ich 1880 für *Picea vulgaris* veröffentlicht habe²⁾.

Overton³⁾ hebt bereits hervor, dass die Vorgänge, die in den Sporenmutterzellen der Gefäßkryptogamen und Moose sich abspielen, so sehr an die Vorgänge erinnern, bei welchen die Reduktion der Chromosomenzahl in den Pollenmutterzellen sich vollzieht, dass sie wohl dieselbe Bedeutung haben dürften. Der direkte Nachweis der Chromosomenzahl stöße aber bei den Muscineen, wegen der sehr geringen Größe der Kerne, bei Gefäßkryptogamen, wegen der großen Chromosomenzahl auf Schwierigkeiten. — Was nun die Gefäßkryptogamen zunächst anbetrifft, so ist in der That die Chromosomenzahl in denselben in manchen Fällen bedeutend, doch in anderen nicht größer als bei Phanerogamen, und gibt *Osmunda regalis* beispielsweise ein Objekt ab, an welchem sich die Zählungen leicht ausführen lassen. Ich konstatierte in den Sporenmutterzellen von *O. regalis* 12 Chromosomen. Die Differenzierung derselben aus dem Ruhezustande des Sporenmutterkerns erfolgt ebenso unvermittelt und unter ganz denselben Erscheinungen wie in den Pollenmutterzellen der Phanerogamen. Sie wird in den beiden folgenden Teilungen, welche die vier Sporen liefern, wie ebenfalls leicht abzuzählen ist, festgehalten. Hingegen führen die Kerne der Sporangienanlagen, vor der Differenzierung der Sporenmutterzellen, eine größere Zahl von Chromosomen, die im Allgemeinen das Doppelte beträgt, oder sich annähernd auf das Doppelte abschätzen lässt. Diese höhere Zahl verbleibt nach Differenzierung der Sporenmutterzellen den außerhalb derselben gelegenen Geweben des Sporangiums. Das lehrt schon der Vergleich der Figuren von J. Ellis

1) Ueber das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen, S. 34.

2) Zellbildung und Zellteilung, 3. Aufl., Taf. III, Fig. 158.

3) l. c. Sonder-Abzug, S. 12.

Humphrey¹⁾ der im vorigen Winter im hiesigen botanischen Institut die Kerne von *Osmunda* auf das Verhalten der Centrosomen und Nukleolen hin untersuchte. So zeigt die Fig. 11 (l. c.) von Humphrey eine Mutterzelle von *Osmunda regalis* in erster, die Fig. 12 in zweiter Teilung, während die Fig. 10 gleichzeitig die Teilung einer Tapetenmutterzelle vorführt. Prothallien-Anlagen von *Osmunda regalis*, die sich in großer Menge aus Sporen, welche ich in entsprechender Nährstofflösung aussäete, entwickelten, zeigten mir in allen Teilungszuständen 12 Chromosomen, also ebensoviel, wie die Sporenmutterzellen. In den Prothallien-Anlagen muss man freilich mit Geduld nach Kernteilungen suchen, denn, soweit meine Erfahrungen reichen, wird keine bestimmte Tageszeit für diesen Vorgang bevorzugt. Man findet Teilungszustände daher stets nur vereinzelt vor. Auch meine Versuche, durch niedrigere Temperaturen die Teilungsvorgänge aufzuhalten, damit sie alsdann in gesteigertem Maße sich einstellen, blieben erfolglos. Einflüsse, die sich seinerzeit bei *Spirogyra* bewährt hatten, übten hier somit keine merkbare Wirkung aus. Es blieb mir also nur übrig, das zu verschiedenen Tageszeiten in großen Mengen durch Einlegen in Alkohol fixierte und entsprechend tingierte Material auf Teilungsstadien durchzusehen. Ich habe die Zählungen bis zur Anlage der Antheridien und Spermatozoiden verfolgt und annähernd stets die gleiche Chromosomenzahl gefunden. Es stellten sich auch bei Anlage der Geschlechtsprodukte keinerlei Vorgänge ein, welche eine nochmalige Sicherstellung oder gar Reduktion der Chromosomenzahl hätten bewirken können — sie wären ja auch thatsächlich überflüssig gewesen, da die den Geschlechtsprodukten zukommende Chromosomenzahl, von den Sporenmutterzellen an, dauernd innerhalb der ganzen Generation festgehalten wird. So steht es denn für *Osmunda regalis* und damit wohl überhaupt für die Farne fest, dass deren geschlechtliche Generation nur halb so viel Chromosomen in den Kernen wie die ungeschlechtliche führt. Dass die geschlechtliche Generation der Farne die ältere ist, lässt sich schlechterdings nicht in Zweifel ziehen. Die zweite entstand erst nach Erlangung der geschlechtlichen Differenzierung durch die erstere, aus dem Befruchtungsprodukt, durch fortschreitende phylogenetische Ausgestaltung desselben: daher die doppelte Chromosomenzahl in den Kernen der zweiten Generation.

Bei Muscineen sind entsprechende Zählungen neuerdings von J. Bretland Farmer vorgenommen worden²⁾. Er fand bei *Pallavicinia decipiens*, einem Lebermoose aus den Höhenregionen von Ceylon, in den sich teilenden Kernen der geschlechtlichen Generation vier Chromosomen; in der ungeschlechtlichen, aus dem befruchteten Ei her-

1) Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1894, Heft 5, Taf. VI.

2) Studies in Hepaticae. On *Pallavicinia decipiens* Mitten. Ann. of Bot., Vol. VIII, Nr. XXIX, March 1894, p. 44.

vorgegangenen Generation, dem Sporogon, rechnete er acht Chromosomen. Weiter stellte er auch fest, dass die Sporenmutterzellen wieder nur vier Chromosomen ausbilden, somit eine Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte sich in denselben vollzieht. Die Sporenmutterzellen nehmen vor der Teilung bedeutend an Größe zu, wobei vier kugelige Ausstülpungen in tetraedrischer Anordnung sich aus denselben hervorwölben. Zwischen diesen Ausstülpungen wachsen gleichzeitig Scheidewände gegen die Mitte des gemeinsamen Zellraums vor. Hierauf bildet sich um den Kern eine vierseitige Spindel, deren Pole nach den vier Ausstülpungen gerichtet sind. In dem Kern der Sporenmutterzelle differenzieren sich alsdann die vier Chromosomen; sie erfahren, wie Farmer glaubt sicher behaupten zu können, eine zweimalige Spaltung, worauf je vier Enkelchromosomen in jede Sporenanlage wandern. Schließlich werden die Scheidewände ausgebildet, welche die vier Sporen von einander trennen. — Dieselben Vorgänge sollen sich in den Sporenmutterzellen der *Aneura* abspielen. Photographische Aufnahmen der Präparate, welche ich der Güte des Verfassers verdanke, so wie seine Präparate, die ich zu sehen Gelegenheit hatte, sprechen für die Richtigkeit der von ihm gemachten Angaben.

Es könnte müßig erscheinen, hier weitere Spekulationen darüber anzustellen, wie sich das Zahlenverhältnis der Chromosomen bei den niederen Kryptogamen, den Algen und Pilzen, gestalten wird. Immerhin möchte ich die entsprechende Aufgabe, wie sie sich für die Untersuchung dieser Organismen jetzt ergibt, bereits formulieren und so deren Inangriffnahme vielleicht anregen. — Thatsächlich sind Zählungen der Chromosomen in sich teilenden Kernen bei den niederen Kryptogamen noch kaum vorgenommen worden, zum Teil der großen Schwierigkeiten wegen, welche dieser Zählung dort entgegenstehen, zum Teil aber weil die Wichtigkeit solcher Zählungen noch nicht erkannt war. Man könnte vor allem fragen, ob bei den niederen Kryptogamen, denen der heterogene Generationswechsel, mit Abwechslung nicht homologer geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Generationen, abgeht, die Zahl der Chromosomen in den Kernen überhaupt fixiert ist, und wenn dies der Fall, ob und wann eine Reduktion der durch Befruchtung verdoppelten Chromosomenzahl sich dort einstellt. — Was zunächst die Frage betrifft, ob eine fixierte Chromosomenzahl auch den Algen und Pilzen zukommt, so neige ich dazu, diese Frage im positiven Sinn bereits zu beantworten. Denn ich konnte schon vor längerer Zeit¹⁾ eine konstante Zahl von Chromosomen, und zwar die Zwölfzahl, in den Kernplatten von *Spirogyra polytaeniata* feststellen, welche Zahl auch von J. W. Moll²⁾ für *Spirogyra crassa* konstatiert

1) Ueber Kern- und Zellteilung, 1888, S. 11.

2) Observations on karyokinesis in *Spirogyra*. Verh. d. kon. Akad. van Wet. te Amsterdam, Tweede Sectie, Deel I, Nr. 9, 1893, p. 29.

wurde. Marcus M. Hartog teilte mir brieflich mit¹⁾, dass den Saprolegnien eine Vierzahl von Chromosomen in den Kernen zukomme; endlich bin ich einer Konstanz der Chromosomenzahl in den Kernen von *Trichia fallax*, also einem Organismus der niedersten Art, fast sicher. Ich glaube, dass den Kernen von *Trichia fallax* 12 Chromosomen zukommen. Diese Zählung nahm ich an meinen älteren Präparaten vor, die mir zahlreiche Kernteilungen in jungen Sporangienanlagen zeigen. Die Kerne von *Trichia fallax* sind freilich so klein, dass volle Sicherheit der Zählung nicht zu erreichen ist; unter allen Umständen kann man sich aber des Eindrucks einer großen Uebereinstimmung unter den Teilungsbildern²⁾ nicht erwehren. Reicht aber die Konstanz der Chromosomenzahl bis zu den Myxomyceten hinab, dann könnte ihr wohl allgemeine Geltung zukommen, dann wäre aber auch bei den geschlechtlich differenzierten niederen Kryptogamen ein Reduktionsvorgang der Chromosomenzahl auf einen bestimmten Entwicklungszustand wahrscheinlich. Dass dieser Reduktionsvorgang bei Anlage der Geschlechtsprodukte erfolgen sollte, dazu liegen in dem Beobachtungsmaterial keinerlei Anknüpfungspunkte vor; auch spricht dagegen das Verhalten der höheren Kryptogamen. Die Reduktion müsste also wohl gleich bei der Keimung des Befruchtungs-Produktes erfolgen. Denn wenn aus dem Befruchtungsprodukt sich unmittelbar wieder die erste ursprüngliche Generation entwickelt, stellt ja dieses Befruchtungsprodukt, die Zygote, den Anfang und das Ende jener Entwicklungsphase vor, welche bei Muscineen, Gefäßkryptogamen und Phanerogamen die ungeschlechtliche Generation zwischen Befruchtung und Sporenmutterzellbildung einschaltet. Hingegen könnte wohl, aus später zu erörternden Gründen, bei *Oedogonium*, *Coleochaete*, den *Florideen*, die den Beginn eines heterogenen Generationswechsels zeigen, die Reduktion der Chromosomenzahl sich erst bei Anlage der Sporen, beziehungsweise bei deren Keimung, vollziehen.

Es ist zweifellos von größtem Belang, dass die generativen Kerne mit übereinstimmender und konstanter Zahl von Chromosomen zur Vereinigung kommen, weil hierdurch der gleiche Einfluss der Eltern im Befruchtungsakt gewährleistet wird. In der Befruchtung liegt aber für alle höher organisierten Wesen der Schwerpunkt der Erhaltung und Fortbildung der Species. Andererseits sind aber doch in den somatischen Zellen der Pflanze, sowohl denjenigen der geschlechtlichen wie der ungeschlechtlichen Generation, Schwankungen in der Chromosomenzahl der Kerne öfters festzustellen. So weit meine Erfahrungen reichen, handelt es sich aber stets, bei veränderter Chromosomenzahl, um Kerne von Zellen, die sich nicht mehr in dem indifferenten embry-

1) Am 30. August dieses Jahres.

2) Zur Entwicklungsgeschichte der Sporangien von *Trichia fallax*. Bot. Zeitung, 1884, Taf. III, Fig. 6.

nenale Zustände der Keimanlage oder der Vegetationspunkte befinden, die vielmehr in eine bestimmte Entwicklungsrichtung schon eingetreten sind und die im gewohnten Verlauf der weiteren Ausbildung nicht mehr die Bestimmung haben, die Anlage von Geschlechtsprodukten einzuleiten. Vielfach fielen Guignard und mir die Schwankungen der Chromosomenzahl innerhalb des Nucellar- und Integumentgewebes der Samen-Anlagen auf. So auch fand Guignard¹⁾ bei *Lilium*-Arten, dass der untere Embryosackkern, der zur Anlage von Antipoden-Zellen verwandt wird, nicht zwölf Chromosomen wie der obere, den Eiapparat bildende Kern, vielmehr häufig 16, 20, ja selbst 24 Chromosomen bei Eintritt in die Prophase ausbildet. Der sekundäre Embryosackkern, der durch seine Teilung die Bildung des Nährgewebes im Embryosack der Angiospermen einleitet, geht aus der Verschmelzung von zwei Kernen, des oberen und des unteren Polkerns, hervor, muss daher so viel Chromosomen wie beide zusammen besitzen. Daher man in den Endospermkernen von *Lilium* zum mindesten 24, meist aber mehr als 24 Chromosomen antrifft, ungeachtet diese Kerne jener Generation angehören, der typisch nur 12 Chromosomen zukommen. — Schon vor längerer Zeit habe ich außerdem die häufigen Verschmelzungen beschrieben, die nachträglich noch im Endosperm der Angiospermen sich einstellen, wenn bei der Abgrenzung der Zellräume im protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosacks mehrerer Kerne in einzelnen Zellräumen zu liegen kommen²⁾. — Bei den Gymnospermen wird, wie zum mindesten Henry H. Dixon für *Pinus silvestris* feststellen konnte, die fixierte Chromosomenzahl in den Prothalliumkernen des Embryosackes festgehalten bis zur Anlage der Archegonien. Sind diese aber abgegrenzt, so kann in den übrigen Prothalliumzellen, und zwar jetzt ohne alle Gefahr für die generativen Vorgänge, die fixierte Zahl der Chromosomen sich verändern und sie steigt in den großen Kernen der Wandzellen der Archegonien bis über das doppelte³⁾.

Das Angeführte zeigt hinlänglich, dass der fixierten Zahl der Chromosomen gegenüber, auch Aenderungen in der Chromosomenzahl möglich sind. Solche Aenderungen werden für das Tierreich ebenfalls angegeben, doch lasse ich sie unberührt, da ich ihre Tragweite dort nicht zu beurteilen vermag⁴⁾. Unter den dem Pflanzenreiche entlehnten Beispielen dürfte das von Guignard⁵⁾ so eingehend studierte Verhalten des unteren Embryosackkerns der Lilien besonders lehrreich erscheinen. Dieser Kern geht aus 12 Chromosomen hervor, um meist

1) Nouvelles études, p. 187

2) Vergl. im Besonderen: Zellbildung und Zellteilung, 3. Aufl., 1880, S. 25.

3) l. c. S. 32.

4) Vergl. hiezu besonders: Valentin Haecker, Ueber generative und embryonale Mitosen etc. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43, S. 773, 1894.

5) l. c. S. 18.

eine größere Zahl derselben in der nächsten Prophase aufzuweisen. Man könnte darnach zu der Vorstellung neigen, auch die Reduktion der Chromosomenzahl, wie sie in den Sporenmutterzellen der Pflanzen, den Samen- und Eimutterzellen der Tiere sich einstellt, brauche keiner phylogenetischen Erklärung; die Annahme eines Zurückgehens auf einen früheren Zustand sei überflüssig, da ja eine Aenderung der Chromosomenzahl auch sonst möglich sei. Da liegen die Verhältnisse aber doch wesentlich anders. Die Aenderung der Chromosomenzahl in den Kernen zu Beginn der geschlechtlichen Generation im heterogenen Generationswechsel ist noch an andre Vorgänge geknüpft, die sich uns im veränderten Aussehen der betreffenden Mutterkerne zu erkennen geben. Es handelt sich dabei offenbar um einen tief in das Wesen dieser Kerne eingreifenden Vorgang, dessen Ergebnis demgemäß auch konstante Chromosomenzahlen liefert, nicht zufällige, wie sie uns bei den Zahlenänderungen in beliebigen Gewebekernen entgegentreten. Eine Veränderung letzterer Kerne im Aussehen ist auch nicht festzustellen, vielmehr oft nur eine Größenzunahme, welche auf begünstigte Ernährung schließen lässt. So wächst der untere Embryosackkern von *Lilium* zu einem wesentlich größeren Volumen als der obere Embryosackkern an, bevor er in die Prophasen der Teilung tritt. — Bestimmte Ursachen könnten dahin wirken, dass auch bei apogamischen Farnen die aus dem Prothallium hervorsprossende ungeschlechtliche Generation die ihr zukommende Chromosomenzahl erlange¹⁾. Ob die Chromosomenzahl in den Kernen solcher Sprossungen überhaupt zunimmt, muss freilich erst durch entsprechende Untersuchungen festgestellt werden. In den Adventivkeimen die bei verschiedenen Angiospermen aus dem Nucellargewebe in den Embryosack hincinsprossen²⁾, ist die richtige Chromosomenzahl in den Kernen unmittelbar gegeben; Aenderungen brauchen somit nicht zu erfolgen. Endlich müsste bei den aposporen Farnen, welche Prothallien an Stelle von Sporangien an der ungeschlechtlichen Pflanze ausbilden, eine Reduktion der Chromosomenzahl erfolgen, da ja die ungeschlechtliche Generation der Farne doppelt so viel Chromosomen in ihren Kernen als die geschlechtliche führt. Dasselbe wäre in den Sprossungen zu erwarten, die sich aus den Sporogonien verschiedener Laubmoose gewinnen lassen und Individuen der geschlechtlichen Generation den Ursprung geben. Pringsheim³⁾ und Stahl haben solche Sprossungen erzielt. Pringsheim aus den zerschnittenen Sporogonstielen⁴⁾ von *Hypnum*- und *Bryum*-

1) Vergl. hierzu auch Overton l. c., Sonder-Abzug, S 14, 15.

2) Vergl. Strasburger, Ueber Polyembryonie. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch., XII. Bd., Neue Folge V. Bd., 1878, S. 647.

3) F. O. Bower, On Apospory and allied Phenomena. Transact. of the Linn. Soc. Ser. Bot., Vol. II, Part 14, 1887, p 301.

4) Ueber vegetative Sprossung der Moosfrüchte. Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wiss., 10. Juni 1876.

Arten, Stahl bei *Ceratodon purpureus* und zwar nicht nur aus Zellen der Seta, sondern auch der Kapselwand¹⁾. In allen solchen Fällen könnten korrelative Einflüsse vielleicht dahin wirken, dass die Chromosomen in den Kernen auf die der betreffenden Generation zukommende Zahl gebracht werden. Ein ähnlicher Einfluss könnte sich auch bei parthenogenetischer Entwicklung geltend machen. Bei solchen Eiern der Metazoen die nach Abgrenzung nur eines Richtungskörpers in parthenogenetische Entwicklung eintreten, würde die richtige Chromosomenzahl im Eikern gegeben sein, da ja eine Doppelspaltung der Chromosomen der Teilung des Kerns der Eimutterzelle bei Metazoen vorausgeht. Wo ein zweiter Richtungskörper angelegt wird, sein Kern aber wieder mit dem Eikern verschmilzt, wie das in bestimmten Fällen beobachtet wurde, tritt das parthenogenetische Ei ebenfalls mit richtiger Chromosomenzahl in die Entwicklung ein. Nach Bildung von zwei Richtungskörpern hingegen hebt die parthenogenetische Entwicklung mit der halben Zahl von Chromosomen an²⁾. Es wird auch hier erst Aufgabe der späteren Forschung sein, festzustellen, ob im letzten Falle die Chromosomen sich vermehren, ob dies allmählich oder plötzlich und auf welchem Entwicklungszustand dies geschieht.

Die behandelten Vorgänge regen aber von Neuem die Frage an, wie es sich überhaupt mit der Selbständigkeit der Chromosomen in den aufeinander folgenden Kerngenerationen verhalte. Für das Pflanzenreich kann es jetzt als ausgemacht gelten, dass im ruhenden Kern die Chromosomen keine freien Enden besitzen. Guignard³⁾, dessen Angaben durchaus zutreffend sind⁴⁾, fand in allen näher untersuchten Kernen nur einen einzigen Faden zu Beginn der Prophase. Dieser Faden zerfällt dann in eine bestimmte Anzahl von Chromosomen und zwar nicht durch succeedane, sondern durch simultane Teilung. Daher vielfach auch solche Chromosomenzahlen, beispielsweise 12, vorkommen, die nicht aus gleichartiger Zweiteilung hervorgehen könnten. Ungeachtet dessen aber, dass dem ruhenden Kern ein kontinuierliches Fadengerüst zukommt, muss angenommen werden, dass die Chromosomen ihre physiologische Individualität im ruhenden Kern nicht einbüßen. Denn sonst wäre es unbegreiflich, dass so allgemein sich dieselbe

1) Ueber künstlich hervorgerufene Protonemabildung an dem Sporogonium der Laubmoose. Bot. Zeitg., 1876, S. 692, 694.

2) Vergl. hierzu Boveri, Zellen-Studien, Heft 3, Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung, 1890, S. 69 ff., und O. Hertwig besonders in: Die Zelle und die Gewebe, 1893, S. 238 ff., dort auch die Angaben von Platner, Blochmann und Henking.

3) Nouvelles études, S. 253.

4) Strasburger, Schwärmsporen, Gameten etc. Hist. Beitr., Heft IV, 1892, S. 147.

Chromosomenzahl aus dem Kerngerüst in den aufeinander folgenden Kernteilungen herausbildet. Wenn man solche Musterkarten aufeinander folgender Kernteilungsstadien betrachtet, wie man sie gelegentlich beim Freilegen protoplasmatischer Wandbelege aus Embryosäcken vor Augen hat, so kann man sich des Eindrucks nicht erwehren, dass es immer wieder dieselben Chromosomen sind, die sich in den aufeinander folgenden Teilungsschritten aus den ruhenden Kernen heraussondern. Man sieht in der Prophase die Chromosomen genau in derselben Lage, wie sie in der vorausgehenden Anaphase gegeben war, wieder in die Erscheinung treten. Ein entsprechend vergrößertes Bild jener Anaphase würde das Bild der Prophase vollständig decken. Das zwingt in einem Worte fast zur Annahme, dass die Individualität der Chromosomen in dem ruhenden Kern fortbesteht und eine Sonderung des Kernfadens in entsprechend viel Chromosomen in jeder Prophase demgemäß bestimmt. Einer in gegebenen Augenblicken wirklich eintretenden Aenderung der Chromosomenzahl muss somit eine Aenderung der Zahl dieser chromosomatischen Individualitäten vorausgehen, sei es, dass sich dieselben vermehren oder vermindern. Bei der Reduktion auf die halbe Chromosomenzahl im heterogenen Generationswechsel könnte es sich um die Vereinigung von je zwei solcher Individualitäten handeln, aus Ursachen für welche sich zunächst nur phylogenetische Gründe anführen lassen. Diese Verschmelzungen von Chromosomen zu Beginn der geschlechtlichen Generation scheinen sich nur unter zutreffenden Bedingungen vollziehen zu können. Abnorme Aenderungen des inneren Zustandes stören sie. So sehen wir, dass die embryonale Substanz der Vegetationspunkte von Sprossen, die durch Knospenvariation verändert wurden, häufig unfruchtbar bleibt. Aehnliche Folgen hat vielfach Hybridation.

Auch meine entwicklungsgeschichtlichen Studien über pflanzliche Spermatozoiden¹⁾ mussten mir die Ueberzeugung aufdrängen, dass ein Aufgeben der morphologischen Selbständigkeit für Chromosomen nicht gleichbedeutend mit dem Aufgeben der physiologischen Individualität ist. Denn nur die Erhaltung der letzteren kann dahin führen, dass aus einem Kern, der im Spermatozoiden ein fast homogenes Band darstellte, sich im Ei die Chromosomen in vorbestimmter Zahl herausdifferenzieren.

Es ist für die höher organisierten Pflanzen sicher erwiesen, dass alle Kernteilungen, die zur Bildung der Geschlechtsprodukte führen, normale, mit Längsspaltung verbundene Mitosen sind, und somit auch bis zuletzt eine gleiche Zahl von Chromosomen liefern. Reduktionsteilungen, die zur Herabsetzung der Chromosomenzahl auf die Hälfte führen sollten, gibt es im Pflanzenreich nicht. Für solche Reduktionsteilungen wird angenommen, dass ganze ungespaltene Chromosomen

1) Schwärmsporen, Gameten etc., p. 145.

des Mutterkerns in zwei Gruppen geschieden und so den Tochterkernen zugewiesen werden sollen¹⁾. Die Tochterkerne könnten dann in der That nur halb so viel Chromosomen wie die Mutterkerne, die Enkelkerne, bei Wiederholung des Vorgangs, nur halb so viel als die Tochterkerne aufweisen. Ein derartiger Vorgang ist an keiner Stelle im Pflanzenreich zu beobachten, eine Thatsache, mit welcher die Vererbungs-Theorien rechnen müssten. Auch im Tierreich lässt sich, wie neuere Untersuchungen wohl lehren, die sog. Reduktionsteilung in den Samen- und Eimutterzellen auf vorausgegangene Längsspaltung der Chromosomen zurückführen und somit aus gewöhnlicher Kernteilung ableiten²⁾; doch wenn diese Zurückführung auch nicht gelungen wäre³⁾, die Vorgänge im Pflanzenreich liegen, bei sonst gleichen Erscheinungen der Vererbung und Variation, so klar vor, dass sie jede Missdeutung ausschließen und daher vor allem Berücksichtigung verlangen⁴⁾.

Ebensowenig wie das Pflanzenreich die Annahme von Reduktionsteilungen zulässt, sind auch die an pflanzlichen Zellkernen gesammelten Erfahrungen dazu angethan, die Vorstellung erbungleicher Teilungen bei der Karyokinese zu stützen. So weit meine Kenntnisse reichen, sprechen auch die Beobachtungen im Tierreich gegen dieselbe. Seitdem ein richtiger Einblick in die Längsspaltung der Chromosomen bei der Kernteilung und in die gleiche Verteilung dieser Spaltungsprodukte auf die Tochterkerne gewonnen ist, konnte sich in mir die Vorstellung nur befestigen, dass der Vorgang einer qualitativ gleichen Halbierung der Chromosomen diene. — Theoretische Spekulationen, die über das Gebiet der Erfahrung hinausgehen, müssen von sichergestellten Thatsachen ausgehen. Eingehendes Studium der Längsspaltung der Chromosomen, kann aber schlechterdings nur die Vorstellung einer gleichen, nicht aber einer ungleichen Teilung erwecken; für die Annahme der letzteren fehlen jede thatsächlichen Anhaltspunkte. Daher ich mich auch, von Anfang an, in den theoretischen Deutungen der Entwicklungsvorgänge, auf den Standpunkt der Epigenese gestellt habe⁵⁾.

1) Weismann, Ueber die Zahl der Richtungskörper und ihre Bedeutung für die Vererbung, S. 79, 1894.

2) Vergl. Boveri, Zellen-Studien, Heft I, 1887, S. 13 ff., 77 und Heft III, 1890, S. 51, und Aug. Brauer, Ueber das Ei von *Branchipus Grubii* v. Dyb. von der Bildung bis zur Ablage; Anhang zu den Abh. der Akad. d. Wissenschaften zu Berlin, 1902. Auch O. Hertwig gibt diese Möglichkeit zu; Vergleich der Ei- und Samenbildung bei den Nematoden; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 36, 1890, Sep.-Abdr., S. 65 ff.

3) Vergl. hierzu im Besonderen: Valentin Haecker, Ueber generative und embryonale Mitosen etc. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43, S. 759, 1894.

4) Vergl. auch meine Arbeit über Schwärmsporen, Gameten etc., S. 151.

5) Vergl. das Protoplasma und die Reizbarkeit, 1891, S. 20, 27.

Ich kann mir die Entwicklung nur vorstellen als eine Aufeinanderfolge von Zuständen, so zwar, dass jeder schon erreichte Zustand die Bedingungen für den folgenden schafft und ihm mit Notwendigkeit auslöst. Die Entwicklung gehört meiner Auffassung nach in das Gebiet der korrelativen Vorgänge und kann nur von diesem Standpunkt aus begriffen werden. Die Zellkerne sind und bleiben mit den gesamten Eigenschaften der Art dauernd ausgestattet, in welchem Teil des Körpers sie sich auch befinden; ihre Thätigkeit wird aber durch die geschaffenen Bedingungen in bestimmter Richtung angeregt. Wäre das nicht der Fall, so könnten nicht an jeder beliebigen Stelle eines Pflanzenkörpers Neubildungen entstehen, welche die ganzen Eigenschaften der Art reproduzieren; es könnten nicht durch künstliche Eingriffe besondere Thätigkeiten angeregt und diese oder jene Manifestationen ererbter Fähigkeiten veranlasst werden. — In ähnlicher Weise stelle ich mir auch den Einfluss jener äußeren Einwirkungen vor, welche beispielsweise die geschlechtliche oder ungeschlechtliche Fortpflanzung bei Algen veranlassen, oder den Einfluss, der von bestimmten, im Organismus selbst erzeugten Substanzen ausgeht und beispielsweise Blütenbildung in den Vegetationspunkten auslöst.

Ebenso wie ich die erbungleiche Teilung der Kerne schon aus dem Grunde verwerfe, weil die direkte Beobachtung der Kernteilungsvorgänge gegen dieselbe spricht, möchte ich auch, dass Vererbungstheorien nicht die ihnen theoretisch notwendig scheinenden Strukturen in die Kerne hineinkonstruieren, vielmehr von Demjenigen ausgehen, was von Kernstrukturen thatsächlich bekannt ist. Den von Weismann¹⁾ gebildeten Begriff des Ids, als eines Elementes im Kern, das die Summe sämtlicher erblicher Eigenschaften der Art in sich schließt, halte ich von diesem Standpunkt aus für einen glücklichen, und zwar weil es mir scheint, dass er durch direkte Beobachtung sich stützen lässt. Ich betrachte als Iden die chromosomatischen, scheibenförmigen Glieder die mit so auffallender Regelmäßigkeit, bei völliger gegenseitiger Uebereinstimmung in Bau und Gestalt, in den sich zur Teilung bereitenden Chromosomen, aufeinanderfolgen. Im Ruhezustand der Kerne hat sich die Substanz jedes Ids, zum Zweck der Ernährung, über einen gestreckten Faden verteilt, in jeder Prophase sammelt sie sich zu einem Glied der Reihe wieder an. Es ist nicht etwa im Id nur das vertreten, was zuvor in Gestalt kleiner Chromatinkörnchen im Liningerüst verteilt war, nein, auch Gerüstteile dieses Fadens finden sich in dem Id wieder ein, ja sie mögen die Hauptmasse desselben bilden. Denn es ist ja bekannt, dass die Tingierbarkeit des Kerninhalts in den Prophasen bedeutend zunimmt, die Hauptmasse desselben in jenen leicht tingierbaren Zustand übergeht, den wir als Zunahme

1) Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung, S. 84.

des Chromatins betrachten, um in den Anaphasen die umgekehrte Veränderung durchzumachen. Dass die einzelnen Glieder der zur Teilung sich anschickenden Chromosomen die Summe der erblichen Eigenschaften in sich schließen, also die wahren Iden sind, dafür lassen sich wohl auch die mikroskopischen Vivisektionen einzelliger Organismen anführen, deren Stücke sich zu den ganzen Individuen regenerieren, wenn ihnen auch nur ein kleines Stück des zerschnittenen Kerns zugefallen ist¹⁾. So auch hatte ich beobachtet, dass, wenn bei der Teilung der Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* einzelne Chromosomen, was nicht selten vorkommt, in der Äquatorialebene der Kernspindel zurückbleiben, ohne in einen der beiden Tochterkerne eingezogen zu werden, sich normale, nur kleinere Pollenkörner um dieselben bilden. Das kleine Chromosom grenzt sich von der Umgebung ab und das Cytoplasma der Mutterzelle wird ihm im Verhältnis zu seiner Größe zugeteilt²⁾. Das oft nur sehr kleine Pollenkorn entwickelt sich dann völlig normal weiter und zeigt alle jene Eigentümlichkeiten der Struktur, welche für die betreffende Species charakteristisch sind. Die im Chromosom aufeinander folgenden Iden sind für mich Wiederholungen, und einen Unterschied zwischen denselben lässt in der That auch die direkte Beobachtung nicht erkennen. Es ist möglich anzunehmen, dass sie Wiederholungen sind, welche aufeinander folgenden Generationen entsprechen, dass sie also wirklich Ahnenplasmen vorstellen, so wie es Weismann will. Durch ihre gleichzeitige Wirksamkeit wird die relative Konstanz der Art demgemäß gewahrt. Denn das Zusammenwirken so vieler Iden muss einen Gesamteffekt ergeben, der die Mitte zwischen allen individuellen Schwankungen der aufeinander folgenden Generationen hält. Wird andererseits durch wiederholte Vereinigung von Individuen mit gleicher Abweichung die Zahl der Iden vermehrt, welche ähnliche Tendenzen repräsentieren, so muss sich diese Abweichung befestigen. — Durch jede Längsspaltung der Chromosomen im Kernteilungsakt werden die sämtlichen Iden halbiert und in gleichem Maße den aufeinander folgenden Kerngenerationen zugeteilt. Die Zahl der Iden müsste aber mit jedem Zeugungsakt sich verdoppeln, fände nicht eine Reduktion derselben in einem gegebenen Augenblicke statt. Da bei Pflanzen weder eine Ausstoßung noch eine Auflösung von Chromosomen zur Zeit der Zahlenreduktion zu beobachten ist, so bleibt nur die Annahme übrig, dass alsdann die Zahl der Iden ganz so wie diejenige der Chromosomen durch Verschmelzung auf die Hälfte herabgesetzt wird. Bei jenen Differenzierungsvorgängen, die sich während der Prophase im Sporenmutterkern abspielen, sammelt sich, allem Anschein nach, die

1) Vergl. im Besonderen: A. Gruber, Mikroskopische Vivisektion. Ber. der naturf. Gesellsch. in Freiburg i. B., Bd. VII, Heft I.

2) Ueber den Teilungsvorgang der Zellkerne, S. 20 u. Taf. II, Fig. 63–65, 1882.

Substanz von je zwei Iden zu einem einzigen Id an. In solcher Weise würde das Idioplasma zahlreicher, jedoch verschiedener Almen, an dem Aufbau eines jeden Ids beteiligt sein. Dieses Almenidioplasma denke ich mir aber in den Iden nicht getrennt fortbestehend, sondern zur Einheit verschmolzen. Die Zahl der Iden ist wohl, so wie diejenige der Chromosomen, erblich fixiert. Doch steht die Zahl der Iden zu derjenigen der Chromosomen sicher nicht in einem bestimmten Verhältnis, da ja selbst nahverwandte Pflanzen-Arten, die anscheinend gleich große Iden führen, verschieden viel Chromosomen aufweisen können. In der Familie der Liliaceen führen die Sporenmutterzellen je nach den Arten 8, 12, 16 und 24 Chromosomen. Es scheint somit die Chromosomenzahl als solche eine tiefere Bedeutung nicht zu haben. Weisen doch auch die beiden, äußerlich nicht unterscheidbaren Varietäten des vielgeprüften Pferdespühlwurmes, *Ascaris megalcephala*, in ihren Kernen die eine nur halb so viel Chromosomen als die andere auf.

(Schluss folgt.)

Ueber die exkretorische Thätigkeit des Mitteldarmes der Würmer.

Von **W. Schimkewitsch.**

In der letzten Zeit wurde durch die Arbeiten von Cuénot, Saint-Hilaire u. a. die exkretorische Thätigkeit der Leber bei den Crustaceen und Mollusken bewiesen. Während ich im Sommer 1893 an der biologischen Station Solowetzky den im Weißen Meere lebenden *Dinophilus* untersuchte, habe ich auch den Versuch gemacht, ihn sowohl mit durch verschiedene Farbstoffe gefärbten Algen zu füttern, wie auch einfach ihn in verschiedenen Farbenlösungen zu halten. Zugleich habe ich auch einige andere Würmer auf dieselbe Weise in verschiedenen Farbenlösungen gehalten. Dabei habe ich einige Beobachtungen gemacht, zufolge deren es mir höchst wahrscheinlich scheint, dass das Epithelium des Mitteldarmes der Würmer einige Farbstoffe aufnehmen und dann sie wieder in den Darm ausscheiden kann.

Bei *Dinophilus* färben Safranin, saures Fuchsin und Methylenblau das Epithelium des Vorder-, Mittel- und Hinterdarmes. Die Färbung des Epitheliums des Vorder- und des Hinterdarmes ist diffus. Das in großer Masse die Zellen des Mitteldarmes überfüllende Pigment lässt nicht unterscheiden, wie sich der Mitteldarm färbt. Was das Rektum betrifft, so wird es auf ganz andere Weise gefärbt. Wahrscheinlich unterscheidet sich die Zelleneuticula des Rektums durch irgend welche Eigenschaften von den Zellenhüllen des Epitheliums der übrigen Abschnitte des Darmkanals und deshalb wird von den obengenannten Farbstoffen nur die Basis der Flimmerhaare

ZOBODAT - 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): Strasburger Eduard

Artikel/Article: [Ueber periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. 817-838](#)