

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.

15. Dezember 1894.

Nr. 24.

Inhalt: **Strasburger**, Ueber periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen (Schluss). — **Bateson**, Materials for the study of variation treated with especial regard to discontinuity in the origin of species. — **Aus den Verhandlungen gelehrter Gesellschaften**: Sitzungsberichte der Niederrh. Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zu Bonn.

Ueber periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen.

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

(Schluss.)

Es ist jetzt bekannt und wird durch die Beobachtungen an *Ascaris nigrovenosa* besonders gestützt ¹⁾, dass bei der Befruchtung die Chromosomen der beiden Eltern ihre Selbständigkeit nicht aufgeben. Bei *Ascaris nigrovenosa* machen Spermakern und Eikern getrennt die Prophasen der Teilung durch und erst die gesonderten Chromosomen ordnen sich in die gemeinsame Spindel des Keimkerns ein. Bei jedem folgenden Teilungsschritt der Kerne finden sich dann die Chromosomen in jener Zahl ein, welche der Summe der elterlichen Chromosomen entspricht. Demgemäß bleiben auch in Bastarden die Chromosomen von Vater und Mutter neben einander thätig. Im Verhalten der Bastarde zeigen sich aber Unterschiede, welche recht lehrreich auch für die Beurteilung der Vererbungserscheinungen bei Nachkommen aus einer normalen Verbindung sind. Die Bastarde weisen entweder in allen ihren Teilen eine Verschmelzung der Charaktere beider Eltern auf, oder sie zeigen sie nur in gewissen Teilen, in anderen hingegen getrennte Merkmale des einen oder des anderen Elters, oder sie gleichen überhaupt mehr dem einen der beiden Eltern, oder endlich sie stimmen vollständig mit dem einen Elter überein. Naudin machte bereits

1) Edouard van Beneden, Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation, Taf. XIX bis und ter.

darauf aufmerksam, dass in gewissen Bastarden die Charaktere, statt verschmolzen zu sein, sich nur an einander gereiht zeigen. Diese Aneinanderreihung könne sich in allen Teilen der Pflanze offenbaren, besonders mache sie sich in den Blüten und Früchten geltend¹⁾. Der Bastard bilde in solchem Falle eine Art von Mosaik, die aus Teilen der beiden Eltern zusammengefügt sei. Auf Bastarde, die dem Vater oder der Mutter mehr ähneln, ja im Extrem einem der beiden nur gleichen, hat Millardet neuerdings ganz besonders hingewiesen²⁾. Die Bastarde mit mosaikartigem Aufbau könnten vielleicht als Beweise für erbungleiche Teilung der Kerne verwertet werden, besonders in einem Falle wie ihn Millardet für den York-Madeira, einen Weinstock-Bastard, schildert. Dieser Bastard soll aus der spontanen Kreuzung von *Vitis aestivalis* und *V. labrusca* hervorgegangen sein. Er weist an der Unterseite seiner Blätter nicht nur die eingesenkten Spaltöffnungen von *Vitis aestivalis* und die vorgewölbten von *V. labrusca*, sondern auch alle Uebergänge zwischen beiden auf. Daraus ließe sich der Schluss ziehen, dass die Blattepidermis dieses Bastards aus Zellen besteht, die entweder dem Typus des Vaters oder dem Typus der Mutter oder einem intermediären Typus angehören. Der Typus wäre somit schon in einzelnen Zellen ausgeprägt, da die beiden Schließzellen der Spaltöffnung aus einer einzigen Mutterzelle hervorgehen. Wollte man dieses auf eine durch erbungleiche Teilung veranlasste Verschiedenheit der Zellkerne zurückführen, welche diesen Zellen zufielen, so könnte das ja plausibel erscheinen; diese Annahme würde aber in vollem Widerspruch zu denjenigen Fällen treten, wo der Bastard ganz dem Vater oder der Mutter gleicht, Fällen die nicht nur in der Gattung *Vitis* sondern auch bei *Rubus*, bei *Fragaria* beobachtet werden. Da müsste doch bei erbungleicher Teilung in irgend welchem Körperabschnitt des Bastards sich auch ein Ueberschuss zu Gunsten des benachteiligten Elters ergeben. Das tritt aber nicht ein; daher mir die Annahme allein möglich erscheint, dass die Wechselwirkung der Chromosomen im Kern Interferenzerscheinungen nach sich zieht. In denjenigen Fällen, wo der Bastard ganz dem Vater oder der Mutter gleicht, werden die Chromosomen des einen Elters durch diejenigen des anderen Elters in ihrer Wirkung völlig neutralisiert. In anderen Bastarden werden durch Interferenz die einen Eigenschaften geschwächt, die anderen gesteigert; in noch anderen halten sich die Chromosomen der beiden Eltern in jeder Thätigkeit das Gleichgewicht. — Die Verschiedenheit im Verhalten der Bastarde wirft Licht auf das Verhalten der Nachkommen von Eltern derselben Art. Auch da halten die Kinder

1) Sur l'hybridité dans les végétaux. Nouv. Arch. du Muséum, I, 1865, p. 33, 49, 151.

2) Note sur l'hybridation sans croisement, ou fausse hybridation. Mémoires de la société des sciences physiques et natur. de Bordeaux, T. IV, 4e Série, 1894.

entweder die Mitte zwischen den beiden Eltern oder zeigen sich mehr dem Vater oder der Mutter in ihren Eigenschaften genähert. Dass die in ihrer Wirkung neutralisierten Iden nicht aufgelöst oder sonstwie zerstört werden, das zeigen aber atavistische Erscheinungen deutlich an. Als auf ein besonders lehrreiches Beispiel dieser Art will ich auf das Verhalten des pelorischen Löwenmauls (*Antirrhinum majus*) hinweisen, über welches Charles Darwin berichtet hat¹⁾. Individuen des pelorischen Löwenmauls, mit eigenem Pollen bestäubt, liefern nur pelorische Pflanzen; mit Pollen der gewöhnlichen Form bestäubt geben sie hingegen ausschließlich normale Pflanzen. Ebenso entstehen nur normale Pflanzen, wenn pelorischer Pollen auf normale Blüten übertragen wird. Die Wirkung der Chromosomen, welche Pelorie veranlasst hätten, wird somit in beiden letzten Fällen durch den Einfluss der Chromosomen der normalen Form neutralisiert. Zerstört werden die Chromosomen der pelorischen Form aber nicht, denn die Nachkommen der normal entwickelten Individuen von halbpelorischem Ursprung sind zum Drittel wieder pelorisch.

Wie eigen auch die Mischung der elterlichen Charaktere sein mag, die ein Bastard uns vorführt, sie kehrt wieder bei allen Bastarden desselben Ursprungs. Nicht so ist es bei den Nachkommen der mit eigenem Pollen bestäubten Bastarde. Solche Nachkommen zeichnen sich vielmehr durch große Variabilität aus. In den aufeinander folgenden Generationen derselben macht sich, bei steter Bestäubung mit eigenem Pollen, die Neigung immer mehr geltend, zu dem Typus der ursprünglichen Erzeuger zurückzukehren. Nur ganz wenige Bastarde pflanzen sich, mit eigenem Pollen bestäubt, unverändert fort und sind solcher Weise wirklich zu neuen Arten geworden. Die Variabilität der Nachkommen von Bastarden sucht Weismann²⁾ durch Reduktionsteilungen bei Anlage der Geschlechtszellen zu erklären. Diese Reduktionsteilungen sollen ja ungleiche Produkte liefern, und die Vereinigung der ungleichen Produkte dann Ursache der Veränderung sein. Die Möglichkeit einer solchen Erklärung ist aber thatsächlich ausgeschlossen, da es Reduktionsteilungen weder im Pflanzenreich, noch auch überhaupt gibt. — Die Variabilität der Nachkommenschaft von Bastarden muss somit andere Ursachen haben. Wir suchen dieselben in den Vorgängen, welche sich bei der Reduktion der Chromosomenzahl in den Sporenmutterzellen abspielen. Dass Bastarde gleichen Ursprungs in der ersten Generation mit einander übereinstimmen, hängt damit zusammen, dass die Chromosomen beider Eltern neben einander in allen Kernen dieser Bastarde fortbestehen und in einer bestimmten Weise die Entwicklungsvorgänge beeinflussen. Anders die Nachkommen dieser

1) Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Deutsche Uebersetzung, 1868, Bd. II, S. 92

2) Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung, 1892, S. 293.

Bastarde, wohl aus dem Grunde, weil bei der Bildung der Sporenmutterzellen (Pollen- und Embryosack-Mutterzellen) im Bastard eine Verschmelzung seiner elterlichen Chromosomen und eine entsprechende Reduktion seiner Idenzahl sich vollziehen muss. Da werden die Verschmelzungen in verschiedener Weise vor sich gehen, Interferenzerscheinungen verschiedener Art sich geltend machen und dann durch entsprechende Beeinflussung der Entwicklungsvorgänge Veranlassung zu einer Verschiedenheit der Produkte geben. Ein unverändertes Fortbestehen der Nachkommen von Bastarden dürfte nur in denjenigen Fällen möglich sein, in welchen die Chromosomen und Iden der ursprünglichen Eltern, auch nach erfolgter Reduktion und Verschmelzung fortfahren sich in demselben Verhältnis wie zuvor das Gleichgewicht zu halten.

Wir haben es versucht, die Bedeutung der Chromosomenzahl, wie sie sich zu Beginn der geschlechtlichen Generation im heterogenen Generationswechsel der Pflanzen vollzieht, phylogenetisch zu erklären; wir fassten sie auf als eine Rückkehr zu dem ursprünglichen Zustand, in einem Worte als eine Wiederholung der Phylogenie in der ontogenetischen Entwicklung. Diese Auffassung scheint mir auch die einzig zulässige im Tierreich zu sein. Anders die Frage, ob die Doppeltteilungen der Samenmutterzellen und Eimutterzellen, die bei Metazoen zur Bildung der Geschlechtsprodukte führen, eine besondere Generation bedeuten. Ich neige entschieden zu dieser Annahme. Diese Generation wäre aber bis auf jene Vorgänge reduziert, die für Bildung der Geschlechtsprodukte notwendig sind. Daraus ließe sich auch die Uebereinstimmung erklären, welche die Bildung der Geschlechtsprodukte in den verschiedenen Abteilungen der Metazoen zeigt. Ja, auch die auffällige Uebereinstimmung mit den Vorgängen, welche zur Bildung der Geschlechtskerne bei den Infusorien führen, würde dadurch in ein anderes Licht treten.

Damit gelangen wir aber zu einer andern Frage, welche diejenigen Teilungsvorgänge betrifft, die zur Bildung der Geschlechtsprodukte führen.

Die Bedeutung dieser Vorgänge sei hier zunächst für das Pflanzenreich ins Auge gefasst.

Dass die Zahlenreduktion der Chromosomen als solche, so groß auch deren Bedeutung für den Befruchtungsvorgang ist, nicht in unmittelbarer Beziehung zur Bildung der Geschlechtsprodukte steht, dürfte nunmehr wohl sicher gestellt sein. Andererseits konstatierten wir auch, dass die Zellkerne, in welchen die Chromosomenreduktion sich vollzieht, durch ihren Chromatinreichtum ausgezeichnet sind. Dieser ihr Chromatinreichtum ist es jedenfalls, der sie zu rascher Teilungsfolge anregt; demgemäß sehen wir übereinstimmend die Sporenmutterzellen der höheren Kryptogamen, sowie die Pollen- und Embryosack-

mutterzellen der Phanerogamen, sich schnell hintereinander teilen. Der Mutterzellkern macht nach dem ersten Teilungsschritt kaum eine Ruhepause durch, zum Mindesten bleibt er sehr chromatinreich ohne in den sonst üblichen chromatinarmen Ruhezustand einzutreten. In gewissen Fällen, so in Sporenmutterzellen der früher erwähnten Lebermoose, wird sogar simultan eine Vierteilung des Mutterzellkerns ausgeführt. Das erinnert Alles auffallend an die raschen Teilungsschritte in den Samen- und Eimutterzellen der Tiere, ohne dass bei den Pflanzen Geschlechtsprodukte dabei entstehen und ohne dass die erzeugten Zellen sich, wie es bei den Geschlechtsprodukten der Fall ist, zur weiteren Teilung unfähig zeigen. Andererseits lässt sich auch im Pflanzenreich Chromatinreichtum bei denjenigen Kernen konstatieren, die zur Bildung von Geschlechtsprodukten verwandt werden. Auch da pflegt der Chromatinreichtum zu rasch aufeinander folgenden Kernteilungen anzuregen. Diese Teilungen liefern Produkte, die ohne Befruchtung meist unfähig zur weiteren Entwicklung sind. Bei starker Ausdehnung der geschlechtlichen Generation der mit heterogenem Generationswechsel versehenen Pflanzen trennt ein weiter Zwischenraum die raschen Teilungsvorgänge, die auf die Zahlenreduktion der Chromosomen folgen, von denjenigen, die sich bei Bildung der Geschlechtsprodukte einstellen. In dem Maße, als die geschlechtliche Generation eine Verkürzung erfährt, rücken beide Vorgänge näher aneinander und schließen zuletzt im Embryosack der Angiospermen unmittelbar zusammen. Im Embryosack von *Lilium* sind es ja nur noch drei Teilungsschritte, welche die Bildung des Eies von der Zahlenreduktion im Mutterzellkern trennen. Alle drei Teilungen folgen sich unmittelbar und zeigen unausgesetzt den gleichen Chromatinreichtum der Kerne. — In den Samenmutterzellen und Eimutterzellen der Tiere wird die Anregung zur Teilung, die von dem Chromatinreichtum der Mutterkerne bei der Zahlenreduktion der Chromosomen ausgeht, gleich zur Bildung der Geschlechtsprodukte verwandt. Die beiden Vorgänge, die uns bei Pflanzen zuerst getrennt entgegentreten, fallen hier vollständig zu einem einzigen Vorgang zusammen. Dieselben Ursachen aber, welche veranlassen, dass in den Sporenmutterzellen der Pflanzen auf die Zahlenreduktion der Chromosomen eine rasche Vierteilung folgt, mögen auch im Anschluss an den nämlichen Vorgang die so allgemein verbreitete Vierteilung der Samenmutterzellen und Eimutterzellen bei Metazoen bedingen, da diese dort aber unmittelbar die Geschlechtsprodukte liefert, zugleich auch deren Vierzahl bestimmen.

Die raschen Kernteilungen, welche bei Pflanzen auf die Zahlenreduktion der Chromosomen in den Sporenmutterzellen folgen, verhindern bei denselben nicht die weitere Entwicklungsunfähigkeit der Teilungsprodukte. Die raschen Teilungen, welche dort, getrennt von den ersteren, zur Bildung der Geschlechtsprodukte führen, müssen so-

mit, um deren selbständige Entwicklungsfähigkeit aufzuheben, noch von besonderen Erscheinungen begleitet sein. Ich habe versucht, mir über die Ursachen dieser Verhinderung, auf Grund der gesammelten Erfahrungen, eine bestimmte Vorstellung zu bilden. — Fassen wir die Anfänge geschlechtlicher Differenzierung im Pflanzenreiche ins Auge, wo sie in so einfacher Form wie bei *Ulothrix* uns entgegentreten, so finden wir, dass über ein bestimmtes Maß hinausgehende Zellteilungen es sind, welche die Entwicklungsunfähigkeit der Geschlechtsprodukte bedingen¹⁾. Dieselbe Zelle, die bei einer begrenzten Zahl von Teilungen entwicklungsfähige ungeschlechtliche Schwärmosporen liefert, erzeugt bei einer größeren Zahl von Teilungen entwicklungsunfähige geschlechtliche Gameten. Diese Gameten unterscheiden sich von den Schwärmosporen nur durch geringere Größe und durch den Besitz von nur zwei Cilien an Stelle von vier. Ich war seinerzeit bemüht, eine Beziehung der Cilien bei Schwärmosporen, Gameten und pflanzlichen Spermatozoiden zum aktiven Bestandteil des Cytoplasma, der auch die Strahlungen um die Centrosphären, die Spindelfasern und Verbindungsfäden in sich teilenden Zellen bildet, und den ich Kinoplasma nannte²⁾, nachzuweisen³⁾. Die Verminderung der Cilienzahl an den Gameten von *Ulothrix*, könnte danach der sichtbare Ausdruck für eine Verminderung ihres Kinoplasma sein, die geringere Größe dieser Gameten zugleich eine entsprechende Abnahme ihres Nährplasma, oder Trophoplasma⁴⁾, bedeuten. Die mit einander kopulierenden Gameten von *Ulothrix* gleichen einander, und so wäre denn anzunehmen, dass die ganz aufgehobene oder doch sehr beschränkte Entwicklungsfähigkeit dieser Gameten⁵⁾ bei nicht eintretender Vereinigung sowohl durch Mangel an Kinoplasma als auch an Trophoplasma bedingt sei. Bei einem Mangel an diesen Substanzen würde der Kern zur Teilung eben nicht angeregt werden, auch wenn er als solcher teilungsfähig verbliebe. Ihn für teilungsfähig zu halten liegt aber nah, da nicht einzusehen ist, warum ihm unter entsprechenden Ernährungsbedingungen die Fähigkeit des Wachstums und somit auch der Teilung abgehen sollte. — Mit fortschreitender Differenzierung der pflanzlichen Geschlechtsprodukte bildete sich dann eine Arbeitsteilung zwischen denselben aus. Den männlichen Zellen fiel, so möchte ich annehmen, das für die Teilungsvorgänge nötige Kinoplasma, den weiblichen das nötige Trophoplasma zu. Den männlichen Geschlechtszellen wurde andererseits das für ihre

1) Strasburger, Schwärmosporen, Gameten etc. Histol. Beitr., Heft IV, 1892, S. 88.

2) Ebendas. S. 60.

3) Ebendas. S. 96 u. a, m.

4) Strasburger, Ueber die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellengröße. Histol. Beitr., Heft V, 1893, S. 98.

5) Vergl. Schwärmosporen, Gameten etc., S. 88.

Teilung nötige Trophoplasma, den weiblichen das nötige Kinoplasma entzogen. Daher erst die Vereinigung beider Zellen ein entwicklungs-fähiges Produkt ergeben kann. In solcher Weise möchte ich zum Mindesten die bei meinen Untersuchungen über Schwärmosporen, Gameten und pflanzlichen Spermatozoiden¹⁾ gewonnenen Erfahrungen verwerten, denn dieselben lehrten mich, dass einerseits auch den extremsten Formen pflanzlicher Spermatozoiden außer dem Kern ein kinoplasmatischer Bestandteil zukommt²⁾, während dieselben den trophoplasmatischen Teil ihrer Mutterzelle in einem Bläschen abstoßen; dass andererseits die Eier meist auffallend reich an Trophoplasma sind. Auch die männlichen Zellen im Pollenschlauch der Angiospermen enthalten außer dem Zellkern nur Kinoplasma³⁾, während der trophoplasmatische Inhalt der Eier sich an körnigen Einschlüssen stets kenntlich macht. Schon bei den Florideen, unter den Algen, büßen die Spermatozoiden die zum Trophoplasma gehörenden Chromatophoren ein⁴⁾, und werden daher unfähig sich zu ernähren; so gehen die Chromatophoren den männlichen Zellen auch aller höheren Pflanzen ab, während sie den pflanzlichen Eiern dauernd erhalten bleiben⁵⁾.

Meine Ansicht geht also dahin, dass bei der Vereinigung von Spermatozoiden und Eiern im Vorgang der Befruchtung das Spermatozoid dem Ei das mangelnde Kinoplasma zuführt, selbst aber im Ei das ihm fehlende Trophoplasma vorfindet. Durch die Vereinigung beider Zellen sind dann die Bedingungen geschaffen, die zu neuen Kernteilungen und damit auch zur weiteren Entwicklung anregen. So würde sich auch die von den Gebrüderu Hertwig⁶⁾ festgestellte Thatsache erklären, dass auch solche in das Ei eingedrungene Spermakerne sich dort teilen können, die nicht zur Vereinigung mit dem Eikern kamen, so auch die weitere scheinbar noch auffälliger, von den Gebrüderu Hertwig⁷⁾ und von Boveri⁸⁾ beobachtete Erscheinung, dass Spermakerne in kernfreien Bruchstücken von Eiern sich zu teilen und Furchungserscheinungen zu veranlassen vermögen. Darnach dürften die Verhältnisse im Tierreich nicht anders als im Pflanzenreich liegen und im Sinne

1) Histol. Beiträge, Heft IV.

2) Ebendas. S. 118.

3) Ebendas. S. 133.

4) Schmitz, Chromatophoren der Algen, Sep.-Abdr., S. 122.

5) Vergl. Schimper, Untersuchungen über die Chlorophyllkörper etc. Zeitschr. f. wiss. Bot., Bd. XVI, 1885, S. 6.

6) Ueber den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluss äußerer Agentien, 1887, S. 15 ff.

7) Ebendas. S. 107 und O. Hertwig, Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 36, S. 85.

8) Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. zu München, Sitzung vom 16. Juli 1889.

meiner Auffassung sich auch die Angaben von Boveri¹⁾ und Henking²⁾ verwerten lassen, dass bei *Ascaris* und in einigen andern Fällen an den Kernspindeln in den Eimutterzellen, im Gegensatz zu denjenigen in den Samenmutterzellen, keine Centrosomen zu erkennen sind. Da die Centrosomen individualisierte kinoplasmatische Centren darstellen und sich als Centren der kinoplasmatischen Strahlung besonders markieren, so müssen sie bei Mangel an Kinoplasma und somit auch bei fehlender Strahlung, wenig sichtbar werden. Das spricht wohl andererseits alles für die von mir hier vertretene Ansicht, dass die Unfähigkeit der Geschlechtsprodukte zu selbständiger Weiterentwicklung nicht durch die Teilungsunfähigkeit ihrer Kerne als solcher, sondern durch den Mangel anderweitiger zu deren Teilung notwendiger aktiver Substanzen bedingt sei. Ob die Zuführung der fehlenden Substanz bei der Befruchtung einfach nur als eine Ergänzung dieser Substanz gelten kann und durch deren Ergänzung allein schon die Bedingungen für die weitere Entwicklung schafft oder ob nicht etwa ihr besonderer Ursprung als Reiz mitwirkt, mag dahingestellt bleiben. Letztes anzunehmen liegt nah und lässt sich durch solche Konjugationsvorgänge bei Infusorien stützen, bei welchen die beiden konjugierenden, sich nach der Konjugation wieder trennenden Individuen ihre Spermakerne (Konjugationskerne) austauschen und allem Anschein nach dieselben Elemente an einander abgeben, die sie von einander empfangen.

Während die rasch aufeinander folgenden Teilungen bei *Ulothrix* zur Bildung von Gameten führen, denen es sowohl an Kinoplasma wie an Trophoplasma zur Weiterentwicklung fehlt, wird bei Bildung differenzierterer Geschlechtsprodukte der schließliche Mangel an Trophoplasma in den männlichen, an Kinoplasma in den weiblichen Zellen, nicht allein durch die rasche Aufeinanderfolge der Teilungen, sondern augenscheinlich auch durch Absonderung oder Auflösung der betreffenden Substanzen bewirkt. So bleiben oft bei Bildung pflanzlicher Spermatozoiden körnige Substanzreste unverbraucht zurück, vielfach werden sie auch in einem anhängenden Bläschen von den Spermatozoiden mit auf den Weg genommen, vor der Befruchtung aber abgeworfen. Andererseits stoßen manche Eier, wie die von *Vaucheria* und einiger Oedogonien³⁾ vor der Befruchtung farblose Plasmamassen aus, die wohl Kinoplasma sein könnten.

1) Zellstudien Heft I S. 22, Heft II a. a. O. und Befruchtung, in: Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, herausgegeben von Merkel und Bonnet, 1892, S. 469.

2) Ueber plasmatische Strahlungen. Verh. d. deutsch. zool. Ges., 1891.

3) Nicht bei allen, wie Klebahn neuerdings zeigte: Studien über Zygoten II, die Befruchtung von *Oedogonium Boscii*. Zeitschr. f. wiss. Bot., Bd. XXIV, 1892, S. 248.

Unter allen Umständen wird aber dafür gesorgt, dass die Geschlechtszellen aus dem Gewebeverbande gelöst oder doch so von der Umgebung abgegrenzt werden, dass sie ihr nicht die fehlenden cytoplasmatischen Substanzen direkt entnehmen können. Auffällig ist in dieser Beziehung der Abschluss, den die männlichen Zellen bei den Phanerogamen zeigen, da ihm eine andere Bedeutung nicht zukommen kann. Diese Zellen bleiben ja im Cytoplasma des Pollenschlauches eingebettet, werden von diesem an ihren Bestimmungsort geführt, brauchen sich nicht selbständig zu bewegen, bleiben aber trotzdem bis zuletzt durch eine Hautschicht von der Umgebung abgeschlossen.

Bei Nematoden und *Pterotrachea* hat Boveri, bei *Asteracanthion* O. Hertwig, die schon einmal berührte bemerkenswerte Beobachtung gemacht, dass eine parthenogenetische Entwicklung der Eier eingeleitet wird, wenn die zweite Polzelle von der Eimutterzelle nicht abgeschnürt wird, vielmehr in derselben verbleibt, und ihr Kern mit seinem Schwesterkern, dem Eikern, wieder verschmilzt. Da bleibt in der That im Ei diejenige aktive Substanz auch zurück, die zur Ausführung der zweiten Kernteilung in der Eimutterzelle führte und diese mag sich weiter durch Assimilation vermehren und eine parthenogenetische Entwicklung einleiten können. Dass diese Substanz aber nicht die durch die männliche Zelle einzuführende vollgiltig zu ersetzen vermag, dass zeigt das mehr oder minder früh erfolgende Absterben der Keime¹⁾. Die Entwicklungsfähigkeit des Kinoplasma der Eier ist also allem Anschein nach herabgesetzt und leidet, auch bei unvollständiger Beseitigung, nur mangelhafte Entwicklung ein, es sei denn, dass neuerlangte Eigenschaften die Eier zu parthenogenetischer Entwicklung völlig geeignet machen.

Wie die Reaktionen der pflanzlichen Spermatozoiden und der männlichen Zellen der Phanerogamen lehren, kommt es bei der Befruchtung auf die Einführung nur sehr geringer Mengen von Kinoplasma in die weiblichen Zellen an²⁾. Das eingeführte Kinoplasma mag sich durch Zueignung neuer Substanzteile vermehren.

Die direkte Beobachtung lehrt, dass, von Ausnahmefällen abgesehen, die generativen Kerne nicht nur mit gleicher Chromosomenzahl, sondern auch mit gleichen Substanzmengen im Befruchtungsakt zur Vereinigung kommen. Die Gleichheit der Substanzmenge in den kopulierenden Kernen braucht aber nicht die Folge einer gleichen Zahl vorausgegangenen Teilungsschritte zu sein. Das lehren deutlich fast alle Entwicklungsgeschichten der Geschlechtszellen im Pflanzenreich. Um zunächst an zwei Beispiele zu erinnern, welche neuerdings schon von Boveri und O. Hertwig, wenn auch in anderer Absicht wie hier, herangezogen wurden, so sind es einander entsprechende Zellen

1) Vergl. O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe, 1893, S. 239.

2) Vergl. auch Strasburger, Schwärmosporen, Gameten etc., S. 143 u. a. m.

die bei *Eudorina* durch Teilung 16 oder 32 Spermatozoiden, oder ohne Teilung nur ein Ei bilden, die bei *Volvox globator* zum Mindesten 64 Spermatozoiden, aber nur ein Ei erzeugen. In den Antheridien der *Fucus*-Arten werden 64 Spermatozoiden, in den Oogonien nur 8 Eier angelegt. Bei allen höheren Kryptogamen ist die Zahl der Teilungen in den Antheridien vielfach größer als in den Archegonien und so auch stimmt die Zahl der Teilungen, welche die männlichen und weiblichen Geschlechtszellen bei den Phanerogamen liefern, durchaus nicht überein. — Auch im Tierreich ist die Zahl der Teilungsschritte, welche die Urmutterzellen von den Samenmutterzellen einerseits, den Eimutterzellen andererseits trennt, sehr verschieden groß und zwar im ersteren Falle weit größer, wie sich das ja unmittelbar schon aus dem Vergleich der weit bedeutenderen Menge erzeugter Spermatozoen mit der Zahl der Eier ergibt. Eingehende Untersuchungen haben andererseits aber gelehrt, dass bei Metazoen eine Uebereinstimmung der letzten beiden Teilungsschritte der Mutterzellen, welche die vier Spermatozoen einerseits, ein befruchtungsfähiges und drei reduzierte Eier andererseits ergeben, besteht. Man hat aus dieser Uebereinstimmung hier auf die Homologie beider Vorgänge geschlossen, während sie wohl nur die Folge der in gleicher Weise durch den in den Mutterzellen erfolgten Reduktionsvorgang angeregten Teilungen ist. Im Pflanzenreich, wo der Reduktionsvorgang und die Bildung der Geschlechtsprodukte auseinander liegen, herrscht eine ähnliche Uebereinstimmung der Teilungsschritte bei Bildung der Geschlechtsprodukte nicht, hingegen tritt sie uns in den Teilungsvorgängen der Sporenmutterzellen allgemein entgegen, selbst auch dort, wo, wie bei der Bildung der Makrospore der Hydropteriden, von den vier erzeugten Zellen eine sich nur weiter entwickelt, drei hingegen nachträglich verdrängt werden. Diese Vierteilungen folgen aber auch hier alle auf den Reduktionsvorgang der Chromosomen. Das letzte Beispiel würde im gewissen Sinne der Eibildung bei den Metazoen entsprechen. Wie bei der Bildung jener Makrosporen, so auch derjenigen tierischer Eier, hätte sich wohl schon eine direkte Umbildung der Mutterzelle zu der einen Makrospore, beziehungsweise dem einzigen notwendigen Ei eingestellt, wenn nicht innere Ursachen zur Vierteilung drängten. Diese Ursachen können hier aber nur in dem Reduktionsvorgang gegeben sein, da er den einzig übereinstimmenden Ausgangspunkt der beiden Vorgänge abgibt.

Dass die Richtungskörperchen, oder wie sie jetzt besser zu nennen sind, die Polzellen tierischer Eier, „rudimentäre Zellen seien, denen atavistische Bedeutung zukomme“ sprach zuerst Giard¹⁾, dass sie als

1) Sur les modifications qui subit l'oeuf des Méduses phanérocoques avant la fécondation. Comptes rendus de l'Acad. des sciences, Paris, 19 mars, 1877.

Abortiveier zu deuten seien zuerst Mark¹⁾ aus; Bütschli²⁾ und Boveri³⁾ suchten diese Auffassung weiter zu begründen. Auf die Uebereinstimmung, welche die Teilungsvorgänge in den Samenmutterzellen und Eimutterzellen zeigen, wurde dann von Platner⁴⁾ und besonders eingehend von O. Hertwig⁵⁾ hingewiesen. So lange die Polzellen der tierischen Eier als Sekretionskörper gelten konnten, welche die Beseitigung bestimmter Bestandteile des Eies vermitteln und in direkter Beziehung zum Befruchtungsvorgang stehen, konnte man auch versucht sein, gewisse, an manchen pflanzlichen Eiern beobachtete Substanzausstöße oder Abgrenzungen mit den „Richtungskörperchen“ zu vergleichen. Jetzt ist die Lage eine ganz andre geworden und könnte es sich allenfalls nur fragen, ob nicht etwa die Bauchkanalzellen, die von den Eiern der höheren Kryptogamen und meisten Gymnospermen durch Zellteilung abgetrennt werden, als abortive Schwesterzellen der Eier und somit dann thatsächlich als Polzellen noch gelten können. Ein wenig beachteter, wenn auch schon richtig gedeuteter⁶⁾ Fall, welcher die Bildung von Polzellen im Pflanzenreiche in einer dem Tierreiche ganz entsprechenden Weise zeigt, ist aber bei Fucaceen gegeben. Ich gehe auf diesen Fall hier ein, weil er in seinem ganzen phylogenetischen Zusammenhang noch vorliegt und somit zur weiteren Bestätigung der bei Tieren gewonnenen Deutung noch dienen kann. Bei *Fucus* wird der Mutterkern des Oogoniums durch succedane Teilung in acht Kerne zerlegt, die sich gleichmäßig im Cytoplasma verteilen, welches hierauf ohne Rest sich in acht Eier zerlegt. Bei *Ascophyllum nodosum* konnte nun Oltmanns auch eine succedane Teilung des Mutterkerns des Oogoniums in acht Kerne nachweisen. Die Kerne verteilen sich zunächst gleichmäßig, ändern aber später ihre Lage, so dass vier sich tetraedrisch anordnen, vier nach der Mitte rücken. Dann werden simultan vier große befruchtungsfähige peripherische, und vier fast nur auf die Kerne beschränkte zentrale reduzierte Eier erzeugt⁷⁾. An der Deutung der letzteren als

1) Maturation, Fecundation and Segmentation of *Limax campestris*, Bull. of the Mus. of Com. Zool. Harv. Coll. Cambridge, Mass., Vol. VI, 1881.

2) Gedanken über die morph. Bedeutung der sog. Richtungskörperchen. Biol. Centralbl., 1885, S. 5.

3) Ueber die Bedeutung der Richtungskörper. Sitzungsber. der Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. III, Heft 3, 1887 und Zellenstudien, Heft 3, 1890, S. 72.

4) Ueber die Bedeutung der Richtungskörperchen. Biol. Centralbl., Bd. VIII, 1889, S. 718.

5) Vergl. die Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 36, 1890.

6) Durch Oltmanns, Beiträge zur Kenntnis der Fucaceen. Bibliotheca botanica, Heft 14, 1889.

7) l. c. S. 86.

solchen, lässt der Vergleich mit *Fucus* keinen Zweifel. Im Oogonium von *Pelvetia canaliculata* werden zunächst auch acht Kerne erzeugt, zwei derselben stellen sich hierauf in die Brennpunkte des annähernd elliptischen Organs, die sechs anderen ordnen sich zu einem peripherischen Kreise im Aequator an. Hierauf entstehen durch simultane Teilung des Cytoplasma zwei große befruchtungsfähige und sechs ganz kleine reduzierte Eier¹⁾. Im Oogonium von *Himanthalia lorea* endlich sieht man, nachdem die Kerne sich auf acht vermehrten, einen Kern sich in die Mitte stellen, die anderen in der Peripherie verteilen. Ein großes Ei wird hierauf um den zentralen Kern, sieben reduzierte um die peripherischen Kerne gebildet²⁾. So können wir bei den Fucaceen eine stufenweise Reduktion der acht Eier auf ein Ei verfolgen, ein Vorgang, auf den bei den Metazoen nur durch Vergleich mit der Samenbildung geschlossen werden kann. — Nicht unwichtig ist es vielleicht, hier noch einmal darauf hinzuweisen, dass das Pflanzenreich auch einen, der vorgreifenden Längsspaltung der Chromosomen in den Samenmutterzellen und Eimutterzellen der Metazoen analogen Fall aufzuweisen hat. Dieser Fall kommt bei den Lebermoosen vor, spielt sich aber nicht bei Bildung der Geschlechtsprodukte, sondern bei der Teilung der Sporenmutterzellen ab. Bei *Pallavicinia*, *Aneura*, werden im Kern der Sporenmutterzelle, wie Farmer zeigte³⁾, die Chromosomen gleich für die beiden folgenden Kernteilungen durch Spaltung vorbereitet und hierauf eine simultane Vierteilung des Kerns vollzogen. Die durch den Chromatinreichtum des Mutterkerns angeregte rasche Aufeinanderfolge der Teilungen hat hier somit zu einer vollständigen Zusammenziehung von zwei Teilungsvorgängen auf einen geführt, einer Verkürzung des Vorgangs, der noch über den in den Samenmutterzellen und Eimutterzellen der Metazoen gegebenen hinausgeht. Dass dieser Vorgang in den Sporenmutterzellen der Lebermoose in keinerlei Beziehung zu der Befruchtung steht, braucht nicht erst hervorgehoben zu werden; dass es bei demselben auch nicht auf eine Verteilung ganzer, unter sich verschiedener Chromosomen auf die einzelnen Sporen abgesehen sein kann, leuchtet ohne Weiteres ein.

Die jetzigen Erfahrungen auf dem Gebiet der Befruchtungslehre gehen im allgemeinen dahin, dass Spermakern und Eikern mit gleicher Chromosomenzahl im Befruchtungsakt zur Vereinigung kommen. Die auffälligste Ausnahme von dieser Regel stellt bis jetzt der Fall von *Arion empiricorum* vor, bei welchem nach Platner der Spermakern nur zwei, der Eikern relativ zahlreiche Chromosomen führen soll⁴⁾.

1) l. c. S. 88.

2) Ebendas.

3) On *Pallavicinia decipiens*. Ann. of Botany, Vol. VIII, 1894, p. 49.

4) Ueber die Befruchtung bei *Arion empiricorum*. Arch. f. mikr. Anat., 1866, Bd. 27, S. 32.

Die Feststellung der Tragweite der Chromosomengleichheit von Spermakern und Eikern für die Vererbungsfragen führte zur Vernachlässigung der früheren Angaben über gewisse Schwankungen in der Chromosomenzahl der Geschlechtsprodukte. Man war geneigt, diese Schwankungen auf Beobachtungsfehler zurückzuführen. Thatsächlich ist es aber richtig, dass geringe Abweichungen von der typischen Chromosomenzahl in den Geschlechtsprodukten möglich sind, und dass die Natur wohl im Allgemeinen, nicht aber ganz ausnahmslos, sich an die gegebene Zahl bindet. In den Pollenmutterzellen, die es besonders leicht gestatten, dass man sichere Zählungen in großer Anzahl ausführe, lassen sich Differenzen von einigen wenigen Chromosomen über und unter der normalen gelegentlich bestimmt feststellen. So gab ich beispielsweise bereits an¹⁾, auch nachdem ich die Bedeutung erkannt hatte, welche eine konstante Chromosomenzahl in den Geschlechtsprodukten für den Befruchtungsakt besitzt, dass bei *Chlorophytum Sternbergianum* Antherenfächer vorkommen können, deren Pollenkörner 14 statt 12 Chromosomen führen. Doch das sind belanglose Abweichungen; denn angenommen, ein Spermakern von 14 Chromosomen verbände sich bei *Chlorophytum* mit einem Eikern von 12 Chromosomen, so würde das ein kleines Uebergewicht den männlichen Elementen verschaffen, das wenig in Betracht käme, eventuell in einer späteren Generation sich in umgekehrter Richtung wieder ausgleichen könnte. Anders dagegen, wenn Spermakern oder Eikern mit dauernd bevorzugter Chromosomenzahl zur Ausbildung gelangen sollte. Derartige Fälle, und zwar mit Bevorzugung des Eikerns, liegen nun allem Anschein nach im Pflanzenreich vor und beweisen uns von Neuem, dass sich die organische Entwicklung durch von uns abstrahierte Regeln nicht zu binden braucht. Die gedachten Fälle sind im Pflanzenreich vorwiegend an vielkernige Algen und Pilze, das heißt an solche Organismen, die innerhalb eines cytoplasmatischen Zellkörpers zahlreiche Kerne führen, geknüpft. Den Angaben von Schmitz²⁾ und J. Behrens³⁾ nach sollen im Oogonium von *Vaucheria* zahlreiche Zellkerne verschmelzen, um den Eikern zu bilden⁴⁾. Diese Verschmelzung der Kerne müsste entsprechend zahlreiche Chromosomen im Eikern ergeben, während die Befruchtung desselben durch einen Spermakern erfolgt, der einem einzigen Zellkern den Ursprung

1) Ueber Kern- und Zellteilung im Pflanzenreich. Histol. Beitr., Heft I, 1888, S. 49.

2) Ueber die Zellkerne der Thalloyphyten. Sitzungsber der niederrh. Gesellschaft f. Natur- und Heilkunde zu Bonn, 1879, S. 349, Sonder-Abdr. S. 5.

3) Einige Beobachtungen über die Entwicklung des Oogons und der Oosphäre von *Vaucheria*. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1890, S. 316.

4) Klebahn hält die Angaben bei *Vaucheria* noch nicht für erwiesen, Studien über Zygoten II. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXIV, S. 237.

dankt. Aehnlich geht aus den Beobachtungen von Rauwenhoff¹⁾ mit aller Wahrscheinlichkeit hervor, dass während die Spermatozoen von *Sphaeroplea annulina* nur einen Zellkern bei ihrer Entstehung erhalten, der weit größere Eikern aus der Verschmelzung einer großen Zahl entsprechender Kerne hervorgeht. Ebenso behauptet auch schon Schmitz²⁾, dass der Eikern von *Aphanomyces laevis* durch Verschmelzung zahlreicher kleiner Kerne gebildet werde. Nach den Angaben von Wagner³⁾, die Marcus M. Hartog⁴⁾ bekräftigt, fallen von den zahlreichen Kernen eines Oogoniums von *Peronospora parasitica* zwei oder mehr dem Ei zu, wo sie zu einem einzigen Eikern verschmelzen, während die übrigen, in großer Mehrzahl, außerhalb des Eies im Periplasma zu liegen kommen. Bei Saprolegnien endlich verdanken nach Marcus M. Hartog die Eikerne ebenfalls einer wiederholten Fusion von Kernen ihre Entstehung⁵⁾. In allen diesen Fällen soll aber die Befruchtung durch Spermakerne erfolgen, die einkernigen Ursprungs sind. Bei *Saprolegnia* unterbleibt meist diese Befruchtung und eine parthenogenetische Entwicklung tritt ein, die Marcus M. Hartog sich durch die inneren Fusionen bei Bildung des Eikerns begünstigt denkt. Er stellt sich diesen Vorgang vor als eine Verschmelzung potentieller Gameten und möchte in demselben eine Art innerer Befruchtung erblicken. Eine Verschmelzung von Kernen zur Bildung des Eikerns mag in der That parthenogenetische Entwicklung fördern, ein ähnlicher Effekt wird ja, wie wir zuvor schon berührten, erzielt, wenn der Kern der zweiten Polzelle von Metazoen mit dem Eikern kopuliert. Eine innere Befruchtung möchte ich in einem solchen Vorgang aber ebensowenig erblicken wie in der von Berthold⁶⁾ geschilderten Verschmelzung von Kernen, die auch bei Bildung der Schwärmosporen in den Sporangien der vielkernigen Schlauchalge *Derbesia* sich vollzieht. Das Wesen der Befruchtung liegt für mich nicht im morphologischen Vorgang einer beliebigen Kernverschmelzung, vielmehr in dem physiologischen Nutzeffekt der Vereinigung von bestimmten hierzu vorbereiteten Zellen zum Zwecke des Ausgleichs individueller Abweichungen, beziehungsweise auch der Schaffung von neuen individuellen Abweichungen. Von diesem Stand-

1) Recherches sur la *Sphaeroplea annulina*. Archives néerlandaises des sc. exactes et nat., Tome XXII, 1887, S. 140 u. 141.

2) l. c., Sonder-Abdr., S. 15.

3) Observations on the structure of the Nuclei in *Peronospora parasitica* etc. Ann. of Bot., Vol. IV, 1889—1891, S. 139.

4) Some Problems of Reproduktion etc. Quart. Journ. of micr. science, Vol. XXXIII, 1891, Sonder-Abdr., S. 22.

5) Ebendas. S. 23.

6) Zur Kenntnis der Siphoneen und Bangiaceen. Mitt. aus der zool. Stat. zu Neapel, II. Bd., 1. Heft, 1880, S. 77.

punkte aus beurteile ich auch die bei den Florideen an den Befruchtungsvorgang sich anschließenden Erscheinungen, deren eingehende Kenntnis wir Schmitz verdanken¹⁾. Im einfachsten Fall tritt uns auch bei den Florideen nur der gewohnte Befruchtungsvorgang entgegen. Das Ei wird durch das Spermatozoid (hier meist Spermatium genannt) befruchtet und treibt Zellfäden, die sich verzweigen und Sporen, Carposporen, bilden. In andern Fällen legen sich diese sporenbildenden Fäden zunächst an andere Zellen, deren Inhalt sie durch feine Poren oder weitere Oeffnungen aufnehmen, um dann so erst zur Carposporenbildung zu schreiten. Da liegt augenscheinlich nur ein besonderer Ernährungsvorgang vor, der die Carposporenbildung fördert. In noch andern, und zwar den zahlreichsten Fällen, tritt die Kopulation eines von der befruchteten Eizelle getriebenen Fortsatzes mit einer Auxiliarzelle ein, wobei die Zellkörper und Kerne beider Zellen verschmelzen; oder zahlreiche Schläuche, Ooblasteme, sprossen aus dem befruchteten Ei hervor, um mit entsprechenden Auxiliarzellen in gleicher Weise zu kopulieren. Das mit der Auxiliarzelle erzeugte Kopulationsprodukt kann endlich noch ähnliche Fusionen mit Nachbarzellen eingehen. Aus dem letzten Kopulationsprodukt gehen dann schließlich stets Büschel sporenbildender Fäden hervor. — Wie oben schon begründet wurde, bin ich geneigt, in allen diesen Fällen nur einen Befruchtungsvorgang anzunehmen, denjenigen Vorgang, durch welchen die Vereinigung des Spermatozoids mit dem Ei vollzogen wird. Die folgenden Fusionen fügen ja nur den Chromosomen des Spermakerns und Eikerns die Chromosomen von Kernen hinzu, die wohl die Sporenbildung, nicht aber den physiologischen Nutzen der Befruchtung fördern können. Denn handelt es sich um eine monöcische Art, und ist dieselbe mit den eigenen Spermatozoiden befruchtet worden, so fügen die Auxiliarzellen, im Hinblick auf das durch die Befruchtung erzeugte Verhältnis, gewissermaßen nur indifferente Chromosomen dem Eikern hinzu; handelt es sich aber um eine diöcische Art oder stammen bei der monöcischen Art die Spermatozoiden von einem andern Individuum, so wird der Nutzeffekt der Befruchtung durch Hinzufügung von Auxiliar-Chromosomen der weiblichen Pflanze nur geschwächt. Hätten beispielsweise Spermakern und Keimkern je vier Chromosomen für den Keimkern geliefert, so würden nach der Kopulation mit der Auxiliarzelle nur vier Chromosomen der männlichen Pflanze acht Chromosomen der weiblichen gegenüberstehen bei zweimaliger Kopulation mit Auxiliarzellen, vier männliche Chromosomen zwölf weib-

1) Untersuchungen über die Befruchtung der Florideen. Sitzungsber. der Berl. Akad. d. Wissensch., 1883, S. 215; kleinere Beiträge zur Kenntnis der Florideen. *La Nuova Notarisa*, 1892, Serie III, p. 110; Engler, Syllabus der Vorlesungen über spezielle und medizinisch-pharmazeutische Botanik, große Ausgabe, 1892, Florideen bearbeitet von Schmitz, S. 16.

lichen. Auf diesem Wege wird durch sich wiederholende Kopulationen der Nutzeffekt der Befruchtung schließlich fast ganz aufgehoben. Es stellt sich da das nämliche Ergebnis ein, wie bei solchen Algen und Pilzen, deren Eikern aus mehreren Kernen, deren Spermakern aber nur aus einem Kern hervorgeht. Anderweitiger Vorteile wegen werden in solchen Fällen die aus der Befruchtung entspringenden eben geopfert, wie es denn auch parthenogenetische und apogamische Einrichtungen im organischen Reiche gibt, durch welche die Befruchtungsvorgänge bei manchen Organismen ganz beseitigt worden sind. Solche auxiliäre Kopulationsvorgänge, wie sie die Florideen aufweisen, würde ich demgemäß nicht als wiederholte Befruchtungsvorgänge, sondern als Kräftigungsvorgänge bezeichnen, nicht als Fekundation, sondern, um einen neulateinischen in der medizinischen Wissenschaft geläufigen Ausdruck zu brauchen, als Roboration.

Welche Bedeutung den von Dangeard¹⁾ geschilderten Verschmelzungen der beiden Kerne in den Telentosporen der Uredineen und dem ähnlichen Vorgang bei der Sporenbildung der Ustilagineen zukommt, mag noch dahingestellt bleiben, ebenso auch die Beurteilung der Verschmelzungen, welche nach Rosen²⁾ und nach Wagner³⁾ zwei oder auch mehr Kerne in den Basidien der Hymenomyceeten eingehen, um denjenigen Kern zu erzeugen, der durch seine Teilung die vier Sporenkerne liefert. Wenn die Kerne, die auf solche Weise zur Vereinigung kommen, weit auseinander liegenden Teilungsschritten in der Pflanze ihren Ursprung verdanken, so könnte immerhin durch ihre Vereinigung ein gewisser Ausgleich erzielt werden, der eine unveränderte Erhaltung der Art sichern möchte. Diese Verschmelzung der Kerne ließe sich dann in der That in ihrem physiologischen Nutzeffekt mit einem Befruchtungsvorgang vergleichen. Thatsächlich fehlen aber noch die Auknüpfungspunkte für einen verschiedenen Ursprung dieser verschmelzenden Kerne, ebenso wie für ihre Verschiedenheit überhaupt, und kann man daher geneigt sein, den Schwerpunkt der Verschmelzung hier in die Stärkung der ernährungsphysiologischen Funktionen dieser Kerne zu verlegen.

Es ist denkbar, dass bei den niederen Pflanzen mit isogenem Generationswechsel die durch Befruchtung geschaffene, vermehrte Anzahl der Chromosomen allmählich durch korrelativen Einfluss herabgesetzt wird. Es ist aber auch möglich, dass dort plötzlich, gleich bei der Keimung, eine Zahlenreduktion der Chromosomen erfolgt und dass der

1) Recherches sur la reproduction sexuelle des champignons, Le Botaniste Sér. III, Heft 6, S. 221.

2) Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzelle in Cohn's, Beitr. zur Biol. der Pflanzen, Bd. VI, 1892, S. 260.

3) On Nuclear Division in the *Hymenomyceetes*. Annals of Bot., Vol. VII, 1893, S. 489.

durch die Befruchtung erzeugte Keimkern gleich mit herabgesetzter Chromosomenzahl in die Prophasen der Teilung eintritt. Dass eine Reduktion überhaupt erfolgen muss, unterliegt wohl keinem Zweifel; wie könnte sonst Marcus M. Hartog nur vier Chromosomen in den sich teilenden Kernen der Saprolegnien finden, da doch eine Mehrzahl von Kernen bei Bildung des Eikerns verschmilzt, und dieser somit, selbst bei parthenogenetischer Entwicklung, eine große, in jeder Generation weiter steigende Zahl von Chromosomen besitzen müsste. Spätere Untersuchungen werden hoffentlich die Art und Weise sicherstellen, in der sich die Zahlenreduktion der Chromosomen bei den niederen Gewächsen vollzieht, und auch den Ort dieser Reduktion ermitteln, inzwischen lässt sich aber bereits auf einige Erscheinungen hinweisen, welche dafür sprechen, dass diese Reduktion schon bei der Keimung des befruchteten Eies erfolgen dürfte. So gibt Klebahn an¹⁾, dass bei den Desmidiaceen *Closterium* und *Cosmarium* der Kern der keimenden Zygoten sich rasch zweimal hintereinander teilt, worauf erst die Zygote in zwei Zellen zerfällt, von welchen somit jede je zwei Kerne erhält. Nur je einer dieser Kerne bleibt aber in jeder der beiden Zellen bestehen. In der Zygote von *Spirogyra* erfolgt nach Chmielewski²⁾ ebenfalls eine Viertelung des Kerns, ohne von irgend einer Zellteilung begleitet zu werden. Zwei von diesen vier Kernen sollen sich zu einem fortbestehenden Kern vereinigen, zwei aufgelöst werden. O. Hertwig³⁾ meint, die von Klebahn beobachteten Vorgänge hätten wohl „denselben Zweck wie die Reduktionsteilung bei der Reife der Ei- und Samenzelle. „Wie dort vor der Befruchtung durch die doppelte Teilung des Kerns eine Reduktion der Kernsubstanz auf die Hälfte eines Normalkerns herbeigeführt und so eine Summierung der Kernsubstanz durch Verschmelzung zweier Kerne in Folge der Befruchtung verhindert wird, so scheine bei den Desmidiaceen erst nach der Befruchtung eine Reduktion der Kernsubstanz noch nachträglich vorgenommen und die durch die Kopulation zweier Vollkerne hervorgerufene Verdoppelung der Kernmasse wieder zum Normalmaß zurückgeführt zu werden. Der Keimkern wird anstatt in zwei Tochterkerne durch sich unmittelbar folgende Teilungen in vier Enkelkerne zerlegt, anstatt halbiert, geviertelt: der Protoplasmakörper aber wird nur halbiert und jede Teilhälfte erhält nur einen in Funktion tretenden Kern, während zwei der vier Kerne als entbehrlich geworden zu Grunde gehen.“ — Ich erblicke in der bei der Keimung der

1) Studien über Zygoten I, Die Keimung von *Closterium* und *Cosmarium*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXII, 1891, S. 415.

2) Abhandlung in russischer Sprache, eingehender Bericht in Famintzin's Uebersicht der Leistungen auf dem Gebiete der Botanik in Russland, während des Jahres 1890, S. 16.

3) Die Zelle und das Gewebe, S. 225.

Desmidiaceen- und *Spirogyra*-Zygoten beobachteten raschen Vierteilung des Kerns nur einen Anknüpfungspunkt für die Annahme einer in diesem Kern vollzogenen Zahlenreduktion der Chromosomen. Ist dieser Reduktionsvorgang, wie auch sonst, mit Chromatinzunahme verknüpft, so treibt diese den Kern zur raschen Teilung an. Es wäre das derselbe Vorgang, wie er in den Sporenmutterzellen der höheren Pflanzen sich vollzieht, in den Pollenmutterzellen auch vielfach Kernteilungen ohne gleichzeitige Zellteilungen veranlasst. Zu dem Befruchtungsvorgang, der die Zygoten erzeugt, würde dieser Vorgang ebensowenig Beziehung haben wie die Teilungen einer Sporenmutterzelle der höheren Pflanzen zur Bildung der Geschlechtsprodukte derselben. Ist die Angabe von Chmielewski richtig, dass zwei der erzeugten Kerne bei *Spirogyra* wieder zu einem verschmelzen, so müsste in diesem eine anderweite Reduktion der Chromosomenzahl nachträglich erfolgen.

Dass mit den Sporenmutterzellen, Pollen- und Embryosackmutterzellen die neue Generation im heterogenen Generationswechsel der höheren Pflanzen wirklich anhebt, wird auch durch die Loslösung dieser Zellen aus dem Gewebeverbande ihrer Mutterpflanze angezeigt. Von ihrer Selbständigkeit machen diese Zellen tatsächlich keinen Gebrauch; notwendig wird dieselbe erst für die Teilungsprodukte dieser Zellen: die Sporen und Pollenkörner. Der Schwerpunkt der Entwicklungsvorgänge, die sich in den Sporangien, sowohl in den Mikro- wie in den Makrosporangien, bei den höheren Kryptogamen als auch bei den Antheren und Samenanlagen der Phanerogamen abspielen, kann somit nicht in jene Zellen, Zellreihen oder Zellkomplexe verlegt werden, welche das sporogene Gewebe liefern und von Goebel als Archesporium bezeichnet wurden¹⁾. Das Archesporium gehört noch der ungeschlechtlichen Generation an, erst die Sporenmutterzellen bilden den Anfang der geschlechtlichen Generation. Aus diesem ergibt sich auch, dass auf das Vorhandensein eines besonders abgegrenzten Archespors kein besonderer Nachdruck zu legen ist. Das Archespor stellt eben nur das meristematische Gewebe vor, aus dem die Sporenmutterzellen hervorgehen, ein Gewebe, welches in den meisten Fällen frühzeitig gegen andere es umgebende, sich anders differenzierende Gewebe abgegrenzt wird, doch nicht unter allen Umständen abgegrenzt zu sein braucht. Eine prinzipielle Bedeutung kommt seiner Abgrenzung jedenfalls nicht zu.

Bateson, Materials for the study of variation treated with especial regard to discontinuity in the origin of species.

London. Macmillan 1894. 588 pag. 209 Fig.

„Es ist höchst sonderbar“ sagt Bateson in der Einleitung zu seinem vorstehend angeführten Buche, „wenige Leute kümmern sich

1) Vergl. Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane, 1883, S. 384.

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. 849-866](#)