

# Biologisches Centralblatt.

unter Mitwirkung von

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

Prof. in Erlangen

Prof. in München

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.

---

**XVII. Band.**

**15. Oktober 1897.**

**Nr. 20.**

---

**Inhalt:** **Häcker**, Ueber weitere Uebereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Tiere und Pflanzen (Schluss). — **v. Erlanger**, Zur Kenntnis der Zell- und Kernteilung. — **Rywosch**, Ueber das Pigment und die Entstehung desselben bei einigen Tardigraden. — **Stieda**, Ueber die Homologie der Brust- und Becken-Gliedmaßen.

---

Ueber weitere Uebereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Tiere und Pflanzen.

## Die Keim-Mutterzellen.

Von Prof. **Valentin Häcker**.

(Zweites Stück und Schluss)

### 3. Ausbildung der achromatischen Teilungsfigur.

Während den Zoologen, dank der günstigen Beschaffenheit ihrer Objekte, hinsichtlich der Erforschung der Chromatinstrukturen vielfach eine führende Rolle vorbehalten war, liegt bezüglich der achromatischen Bestandteile der Teilungsfiguren der umgekehrte Fall vor, indem hier die Ergebnisse auf botanischem Gebiete auf gewisse, bisher unverständliche zoologische Befunde ein Licht zu werfen scheinen.

Ich will jedoch auch hier wieder mit den betreffenden Beobachtungen auf zoologischem Gebiet den Anfang machen. Die Untersuchungen über die Reifungsvorgänge der tierischen Geschlechtsprodukte haben vielfach zu dem Ergebnis geführt, dass die Gestalt der achromatischen Figur wesentlich von den gewöhnlichen Vorkommnissen abweicht. Hinsichtlich der Spermatogenese liegen allerdings nur vereinzelte diesbezügliche Angaben vor: es würde vielleicht in erster Linie auf die bekannten pluripolaren, mit Vierergruppen-ähnlichen Chromatinelementen versehenen Teilungsfiguren hinzuweisen sein, welche **Flemming** <sup>1)</sup> für die Samenbildung von *Salamandra* beschrieben hat.

---

1) W. Flemming, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 29, 1887.

Flemming hat diese Bilder bekanntlich als pathologische Aberrationen gedeutet, während nach meiner und vom Rath's Auffassung wenigstens die Chromatinkörper als normale, den Vierergruppen anderer Formen zu vergleichende Gebilde zu betrachten sind. Zu erwähnen wäre vielleicht noch eine Angabe Moore's<sup>1)</sup>, welche sich auf die Spermatogenese von *Branchipus* bezieht. Darnach sollen hier in den früheren Phasen der Mutterzellen die achromatischen Fäden des Zellplasmas nach mehreren (6—8) färbaren Körperchen, den „Pseudosomen“, konvergieren, welche letztere dann späterhin mit einander verschmelzen und so die Centrosomen zu Stande kommen lassen.

Von größerem Interesse als diese Vorkommnisse sind die eigentümlichen Bilder, welche bei der Ovogenese der tierischen Eier die Bildung des ersten und ebenso auch des zweiten Richtungskörpers einleiten. Schon den ersten Beobachtern des *Ascaris*-Eies war die mannigfaltige, von den gewöhnlichen Vorkommnissen durchaus abweichende Gestalt der ersten Richtungsspindel aufgefallen und speziell Carnoy hat neben zahlreichen anderen ungewöhnlichen Bildern auch

Erste Richtungsspindel.

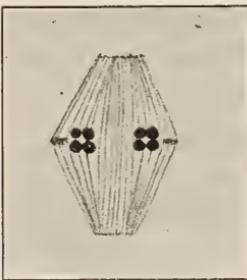


Fig. M. *Ascaris*, weibl.  
(Boveri).

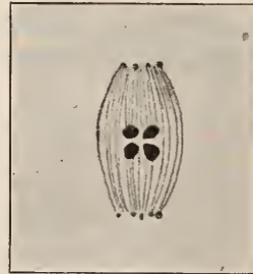


Fig. N. *Ascaris*, weibl.  
(Sala).

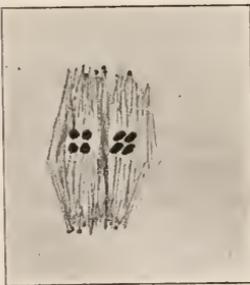


Fig. O. *Ascaris*, weibl.  
(Eig. Präp.)

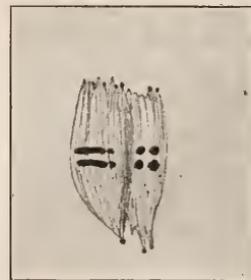


Fig. P. *Ascaris*, weibl.  
(Eig. Präp.)

1) J. E. S. Moore, Some Points on the Origin of the Reproductive Cells in *Apus* and *Branchipus*. Qu. J. Micr. Sc., V. 35, 1894.

ein paar wirkliche vielpolige Spindeln wiedergegeben. Boveri<sup>1)</sup>, welcher betreffs der normalen Beschaffenheit des von Carnoy untersuchten Materials Zweifel ausgesprochen hat, schildert die erste Richtungsspindel von *Ascaris* (Fig. M) als eine gerade abgestumpfte Figur, welche beiderseits nicht in Punkten, den „Polkörperchen“, sondern in breiten Platten endigt. Diese machen nach Boveri nicht den Eindruck von etwas Selbständigem, sondern von integrierenden Bestandteilen des faserigen Körpers. Jede Platte scheint aus einer einfachen Schicht von Körnern zu bestehen, welche kontinuierlich in den Spindelfasern sich fortsetzen.

Dieser Schilderung fügte ich vor einigen Jahren<sup>2)</sup> die Beobachtung hinzu, dass sich an den Ecken der Tonnenfigur färbbare, von einem hellen Hof umgebene Kügelchen befinden, welche ich als Centrosomen deutete. Aus der Mannigfaltigkeit in der Konstellation dieser Körperchen schloss ich auf gewisse Lageveränderungen derselben, welche eventuell mit der bekannten Drehung der ganzen Figur aus der tangentialen in die radiäre Stellung in Zusammenhang zu bringen wären.

Auch Sala<sup>3)</sup> findet an den Endplatten der Figur 2, 3, manchmal auch 4 und selten sogar 5 feinste Körnchen, von denen die an den Ecken gelegenen etwas dicker als die übrigen sind (Fig. N). In gekühlten Eiern treten an ihrer Stelle eigentliche Centrosomen auf. Die Existenz dieser Körperchen ist auch von anderen Autoren, so neuerdings von v. Erlanger<sup>4)</sup> bestätigt worden, und es scheint die Auffassung Verbreitung zu finden, dass es sich wirklich um distinkte Körperchen und nicht bloß, wie Boveri vermutet hat<sup>5)</sup>, um stärker hervortretende Knotenpunkte des Spindelfasergerüsts handle.

Eine abermalige Untersuchung desselben Objekts, welche ich im Anschluss an meine Beobachtungen bei *Cyclops brevicornis* unternahm, hat mir nun aber Bilder geliefert, auf Grund welcher ich meine Anschauung über die Gestalt der Spindelfigur noch etwas weiter modifizieren, beziehungsweise vervollständigen muss. Die Präparate stammten, wie ich ausdrücklich hervorheben will, von ganz frischem, soeben dem Pferdedarm entnommenen Material und die Konservierung mittels vom Rath'scher Flüssigkeit ließ im Uebrigen nichts zu wünschen übrig. Auf sämtlichen Präparaten besitzen die Tonnen- oder besser Garben-

1) Th. Boveri, Zellenstudien I. Jen. Zeitschr., Bd. 21, 1887, S. 443.

2) Ueber den heutigen Stand der Centrosomenfrage. Verh. deutsch. Zool. Ges., 1894.

3) L. Sala, Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung der Eier bei *Astasis megalcephala*. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 44, 1895.

4) R. von Erlanger, Ueber die Befruchtung und ersten Teilungen des Eies von *Ascaris megalcephala*. Verh. deutsch. zool. Ges., 1896.

5) Diskussion zum Vortrag: Ueber den heutigen Stand d. Centr.-Frage, S. 26.

ähnlichen Figuren nicht die sonst beschriebenen „Endplatten“, sondern die einzelnen, schmal-spindelförmigen und vielfach sich durchkreuzenden Faserbündel, welche die Garbe zusammensetzen, laufen beiderseits in kleine und kleinste Spitzen aus, welche, von der Seite gesehen, den Basen der Figur etwa das Aussehen eines unregelmäßig gezackten Gebirgskammes geben. Nicht bloß an den Ecken der Garbe, sondern häufig auch an einigen der übrigen Zaeken und Spitzen lassen sich jene dunkel färbbaren Körnchen als deutlich distinkte Gebilde erkennen (Fig. O—P). Danach möchte ich also die Auffassung vertreten, dass die *Ascaris*-Spindel in ihrem garbenähnlichen Zustand ein System von schmalen, vielfach durch gemeinsame Fasern verbundenen

## Richtungsspindel.

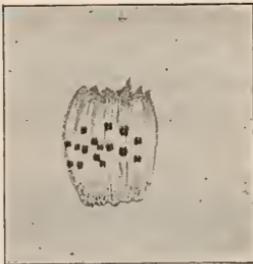


Fig. Q. *Heterocope*, weibl.  
(Eig. Präp.)



Fig. R. *Cyclops brevic.*, weibl.  
(Eig. Präp.)



Fig. S. *Cyclops brevic.*, weibl.  
(Eig. Präp.)



Fig. T. *Cyclops brevic.*, weibl.  
(Eig. Präp.)



Fig. U. *Basidiobolus*  
(Fairchild).



Fig. V. *Equisetum*, Spor.  
(Osterhout).

Einzelbündeln darstellt. Sie würde also als „vielpolig“ zu bezeichnen sein: ob aber freilich jene Körnchen die wirklichen Centrosomen oder irgend welche Körper anderer Provenienz (zerbröckelte Nukleolarsubstanz u. dergl.) darstellen, darüber möchte ich mich nicht sicher entscheiden.

Erwähnt soll noch werden, dass, wie vorzugsweise Boveri und Sala angegeben haben, das Aussehen der zweiten Richtungsspindel im Allgemeinen das nämliche ist, wie das der ersten.

Wenden wir uns nun, um Anhaltspunkte für einen Vergleich zu gewinnen, zu der Ovogenese der Copepoden, bei welchen die Richtungsspindeln in einer Reihe von sehr verschiedenen Gestalten zur Beobachtung kommen. Die erste Richtungsspindel von *Cyclops brevicornis* und *Heterocope*<sup>1)</sup> zeigt in ihren jüngsten Anfangsphasen vielfach die Gestalt einer aus mehreren Bündeln zusammengesetzten Garbe: in dieser Form (Fig. Q u. R) erinnert sie sehr an die Befunde bei *Ascaris*, unsomehr, als auch bei *Cyclops* die achromatische Figur, namentlich an den Seiten, scharf gegen das umliegende Plasma abgegrenzt ist, weshalb sie auf den Schnittbildern beinahe reliefartig hervortritt<sup>2)</sup>. In den späteren Phasen, vom eigentlichen Aterstadium bis zur Abschnürung des zweiten Richtungskörpers, ist bei *Cyclops* der innere Boden der nunmehr tonnenförmigen Spindel „häufig von einer dunkel gefärbten Plasmahaube bedeckt“, welche an die Polplatten der bei den Protozoen, z. B. bei *Actinosphaerium*, beobachteten Teilungsfiguren erinnert. Die zweite Richtungsspindel von *Cyclops* hinwiederum ist zunächst tonnenförmig (Fig. S). Die Tonne zeigt gleichfalls in ausgesprochener Weise eine Zusammensetzung aus mehreren gesonderten, den einzelnen Chromosomenpaaren entsprechenden Bündeln und trägt an ihrem inneren Boden eine Anzahl dunkel gefärbter Körnchen. „Mitunter ist je eines derselben an den Ecken der Figur wahrzunehmen, doch kommen auch Fälle vor, in denen mehrere in gleicher Weise gefärbte Körnchen — in einem Fall waren es sechs — auf den inneren Boden der Tonne verteilt sind“. Unmittelbar vor und während der dicentrischen Wanderung

1) Unsere Titisee-Heterocope ist nach O. Schmeil (Deutschlands freilebende Süßwasser-Copepoden, Stuttg. 1896, S. 94) die echte *Heterocope saliens* Lillj., die in Deutschland mit Sicherheit nur noch im Chiemsee gefunden wurde. Die Bodensee-Heterocope, welche Rückert vorlag, ist *H. weismanni* Imhof. Irgend ein Unterschied in ovogenetischer Hinsicht wird wohl schwerlich angenommen werden dürfen.

2) Einige dieser Bilder, welche übrigens nur mit Rücksicht auf die Chromatinstrukturen ausgewählt worden waren, habe ich in einer früheren Arbeit (Ueber die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile während der Embryonalentwicklung von *Cyclops*. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 46, 1896) wiedergegeben.

der Elemente spitzt sich der innere Pol zu (Fig. T) und die achromatische Figur erhält so die Form einer Granate. Bei der zweiten Richtungsspindel findet demnach in noch ausgesprochenem Maße, als bei der ersten, der allmähliche Uebergang aus der Garben- oder Tonnengestalt zu den gewöhnlicheren Formen statt.

Ueber das Vorkommen von Centrosomen habe ich, abgesehen von den erwähnten Körnchen, nichts Sicheres feststellen können, jedoch fand vom Rath <sup>1)</sup> bei den weit ausgebauchten ersten Richtungsspindeln <sup>2)</sup> mariner Copepoden-Eier, welche gewissermaßen eine Zwischenform zwischen der Tonnen- und eigentlichen Spindelfigur darstellen, an jedem der Pole zwei nebeneinander liegende Centrosomen (Fig. X).

Die vom Rath'schen Bilder führen hinüber zu den von anderen Autoren gemachten Befunden, wonach auch bei den ersten Richtungsspindeln eigentliche „Centrosomen“ in dem von Boveri ursprünglich aufgestellten und daher unbedingt festzuhaltenden Sinne vorkommen können, nämlich kuglige, beziehungsweise ellipsoidische, scharf begrenzte, dunkel färbbare, mit einem noch dunkleren Centralkorn versehene Körper, welche häufig durch einen hellen Hof — vermutlich das Produkt einer künstlichen Schrumpfung — gegen das umgebende Plasma abgegrenzt zu sein pflegen. Derartig ausgestattete Richtungsspindeln finden sich nach van der Stricht <sup>3)</sup> bei der Seeplanarie *Thysanozoon*, nach Mac Farland <sup>4)</sup> bei dem Opisthobranchier *Diaulula*. Sie schließen sich in ihrem Bau vollkommen den Befunden bei der Spermatogenese von *Ascaris* (Brauer), bei der Furchung von *Ascaris* (Boveri) und *Sida crystallina* an.

Schon die vorstehende Uebersicht, in welcher, wie ich glaube, alle speziellen Vorkommnisse durch Typen vertreten sind, zeigt deutlich einen genetischen Zusammenhang jener extremen Garben- und Tonnenformen mit den gewöhnlichen schmalen Kernspindeln. Es wird sich nun darum handeln, ob sich sonstwo in den beiden Organismenreichen Figuren oder Figurenreihen vorfinden, welche mit den Bildern der ersten Richtungsspindeln verglichen werden können und vielleicht auf die eigentümlichen Umwandlungen derselben ein Licht werfen.

Es ist nun eine auffallende Thatsache, dass Bilder, welche an die oben aufgezählten Befunde Anklänge zeigen, uns zunächst in den

1) Neue Beitr. z. Frage d. Chrom. Red., Tab. 7 u. 8.

2) Es handelt sich um die „Bereitschaftsstellung“ der ersten Richtungsspindel, d. h. um denjenigen Zustand des Eies, in welchem dasselbe bei den Copepoden, wie überhaupt bei zahlreichen anderen Formen, befruchtet zu werden pflegt.

3) V. van der Stricht, De l'origine de la figure achromatique de l'ovule en mitose chez le *Thysanozoon Brocchi*. Verh. Anat. Ges., 1894.

4) F. M. Mac Farland, Celluläre Studien an Mollusken-Eiern. Zool. Jahrb. (Abt. f. Anat.), Bd. 10, 1897.

Grenzgebieten der beiden Organismenreiche, bei den Einzelligen und bei den Pilzen, in den Weg treten.

Jene Entwicklungsphasen der ersten Richtungsspindel von *Cyclops* z. B., in welchen der innere Boden der Tonne von einer im optischen Durchschnitt sichelförmigen Plasmahaube bedeckt ist, können äußerlich mit den Bildern verglichen werden, welche durch R. Hertwig, Schewiakoff, Brauer und neuerdings namentlich durch Schaudinn<sup>1)</sup> für die Teilungen verschiedener Rhizopoden und Heliozoen bekannt geworden sind. Ich will jedoch dabei nicht länger verweilen, da weder dort, bei *Cyclops*, noch hier über die Natur und Bildung dieser Polplatten oder Polhauben etwas Näheres gesagt werden kann.

Gehen wir über zu den aus schmal-spindligen Faserbündeln zusammengesetzten Garbenformen, wie sie uns bei *Ascaris* und — in etwas abweichender Form — bei *Cyclops* entgegnetreten, so zeigen dieselben eine auffallende Aehnlichkeit mit einem Vorkommnis bei einem Pilze, nämlich bei der Entomophthoree *Basidiobolus ranarum*. Auch hier handelt es sich um eine vorbereitende Teilung und zwar ist es derjenige Teilungsakt, welchen die beiden zwei benachbarten Mycel-Zellen angehörenden Kopulations-Kerne vor ihrer Vereinigung ausführen. Fairchild<sup>3)</sup> schildert diese Spindel folgendermaßen (Fig. U): sie scheint aus Faserbündeln aufgebaut zu sein, die nicht immer gerade laufen, sondern nach den Polen in Büscheln konvergieren, welche den Anschein einer Vielpoligkeit der Spindel erwecken. „Jedes dieser Büschel endigt in einem bestimmten, sich stärker färbenden Körper; ob wir es hier mit Centrosomen zu thun haben, vermag ich nicht zu entscheiden“.

Es wird wohl niemand die auffallende, beinahe Punkt für Punkt gültige Aehnlichkeit dieser Schilderung mit der obigen Beschreibung der garbenförmigen *Ascaris*- und *Cyclops*-Spindeln von sich weisen können.

Steigen wir nun von den Grenzgebieten der beiden Reiche wieder aufwärts und wenden uns den höheren Pflanzen zu, so treffen wir hier bei der Reifung der Geschlechtsprodukte auf Vorkommnisse, welche Anklänge an die früher beschriebenen zeigen und bei welchen sich die Entstehung und die Bedeutung der Bildungen annähernd sicher feststellen lässt.

1) F. Schaudinn, Ueber die Teilung von *Amoeba binucleata* Gruber. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde, Berlin, 1895.

2) F. Schaudinn, Ueber die Kopulation von *Actinophrys sol* Ehrbg. Sitzungsber. d. k. preuß. Akad. d. Wiss., 1896.

3) D. G. Fairchild, Ueber Kernteilung und Befruchtung bei *Basidiobolus ranarum*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 30, 1897 (Cytol. Stud. a. d. Bonner Bot. Inst.) S. 136.

Schon seit längerer Zeit ist den Botanikern das Vorkommen drei- und mehrpoliger Spindelanlagen bekannt gewesen<sup>1)</sup> und Belajeff<sup>2)</sup>



Fig. W. *Lilium candid.*, männl.  
(Mottier).

hat speziell für die Pollenmutterzellen von *Larix* und *Lilium* die Vermutung ausgesprochen, dass es sich um Uebergangsstadien handle, welche unter Verschmelzung der Pole zur Bildung der zweipoligen Spindel führen. Mottier<sup>3)</sup> hat die Richtigkeit dieser Ansicht für die Pollenmutterzellen verschiedener Phanerogamen feststellen können und gleichzeitig darauf hingewiesen, dass die vier- und dreipoligen Stadien verhältnismäßig längere Zeit dauern als die mit noch zahlreicheren Polen<sup>4)</sup> (vergl. Fig. W).

Ebenso entsteht bei der Teilung der Sporenmutterzellen von *Equisetum* nach Osterhout<sup>5)</sup> zunächst eine vielpolige Spindel (Fig. V). Es können häufig mehr als 12, ja sogar mehr als 20 Pole ausgebildet werden, jedoch kommt es schließlich durch Zusammenrücken und Verschmelzung zur Bildung einer zweipoligen Spindel.

Auch bei den Sporenmutterzellen mehrerer Lebermoose konnte Farmer<sup>6)</sup> die Bildung einer vierpoligen Spindel und die paarweise Verschmelzung der Pole vor Beginn der Teilung beobachten. In einzelnen Fällen, so bei *Pellia*, kann die vierpolige Spindel noch während des ersten Teilungsaktes fortbestehen. Obgleich jedoch der Zellkörper, entsprechend den vier künftigen Einzelzellen, bereits eine Zerlegung in vier Lappen zeigt und obgleich die vier Pole der Spindel häufig auf diese vier Lappen verteilt sind, findet keine gleichzeitige Teilung des Kerns in die vier Einzelkerne statt, vielmehr zeigt es sich, dass „the four spindle-arms when present act in pairs“<sup>7)</sup>. Dieser Fall führt dann offenbar hinüber zu den Vorkommnissen bei *Pallavicinia*, wo nach Farmer<sup>8)</sup> eine gleichzeitige Teilung des Kerns in die vier Einzelkerne erfolgt.

1) Vergl. Mottier, l. c., S. 22.

2) Zur Kenntn. d. Karyok. b. d. Pfl., S. 5 u. 9.

3) l. c., S. 22.

4) l. c., S. 25.

5) Entst. d. karyokin. Spind. b. *Equis*, S. 8.

6) Spore-Form. *Hepat.*, S. 474 u. a. a. O.

7) l. c., S. 500.

8) J. B. Farmer, Studies in *Hepaticae*. Ann. of Bot., Vol. 8, 1894.

Bei den vorhin erwähnten Gefäßpflanzen (Phanerogamen und Gefäßkryptogamen) zeigt übrigens, wie aus den Angaben von Mottier<sup>1)</sup> und Osterhout<sup>2)</sup> hervorgeht, auch die zweite Teilung der Reifungsphase, sowohl, was die Entstehung, als auch was den Bau der achromatischen Figur anbelangt, im Allgemeinen die nämlichen Verhältnisse, wie die erste Teilung.

Blicken wir nun auf die für die höheren Pflanzen gemachten Angaben zurück, so lässt sich wohl kaum verkennen, dass auch hier wieder, wie bei den Einzelligen und Pilzen, einzelne der Bilder, so z. B. Osterhout's Fig. 12 (Fig. V) oder Mottier's Fig. 11 (Fig. W), in vielen Punkten den Bildern bei *Ascaris* und *Cyclops* entsprechen.

Nicht nur die allgemeine Gestalt der „Garben“, ihre Zusammensetzung aus einzelnen Bündeln und das Auslaufen dieser Bündel in gesonderten Spitzen, wie es, hier wie dort, bald in mehr, bald in weniger ausgeprägter Weise zu beobachten ist, sondern auch der Charakter dieser Gestaltungen als einer Durchgangsphase<sup>3)</sup> und ihr übereinstimmendes Vorkommen zu Beginn der ersten und zweiten Reifungsteilung weisen darauf hin, dass hier wiederum eine jener merkwürdigen Konvergenzen zwischen beiden Organismenreihen vorliegt.

Es würde gewiss von großem Interesse sein, durch ausgedehnte vergleichende Untersuchungen diesen Uebereinstimmungen näher zu treten und von dieser Grundlage aus den physiologischen und biologischen Sinn der Erscheinungen zu erörtern.

Nicht ohne Bedeutung würde dabei die Thatsache sein, dass die Garben- und Tonnenformen der Reifungsteilungen der Metazoen und Metaphyten ihr einziges wirkliches Gegenstück bei den Teilungsvorgängen der Einzelligen und Thallophyten, und zwar hauptsächlich wieder bei den „vorbereitenden“ Teilungen, finden<sup>4)</sup>. Man würde so vielleicht dazu geführt werden, den Begriff des „Atavismus“ in die Frage hereinzutragen.

Der Gedanke an eine „atavistische“ Erscheinung wird auch noch durch eine andere Beobachtungsreihe erweckt, nämlich durch die Thatsache, dass bei den Lebermoosen das Auftreten vierpoliger Spindeln unter Umständen mit einer simultanen Vier-Teilung der Sporenmutterzellen zusammenfallen kann (*Pallavicinia*), während in andern

1) l. c., p. 9.

2) l. c., p. 39.

3) Auch für die Richtungsspindeln des *Amphioxus* giebt Sobotta soeben (Die Reifung und Befruchtung des Eies von *Amphioxus lanceolatus*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 50, 1897, S. 31) an, dass die „Form mit offenen Polen“ ein früheres Entwicklungsstadium der Formen mit „geschlossenen“ Polen darstelle.

4) Vergl. die vorbereitende Teilung der konjugierenden Kerne von *Basidiobolus* (Fairchild) und die Richtungskörperbildung bei *Actinophrys* (Schauddinn).

Fällen eine Rückbildung der vierpoligen Spindel und eine Verteilung des Vierteilungsprozesses auf zwei hintereinander folgende Teilungsakte zu beobachten ist. Allem nach scheint es hier das Natürliche zu sein, anzunehmen, dass der erste Fall ein ursprüngliches, die letzteren ein sekundäres, gewissermaßen atavistisches Verhältnis darstellen. Wenn wir daher sehen, dass auch bei der Reifung der Metazoen und Metaphyten vielpolige Spindeln aus- und wieder zurückgebildet werden, so würde man vielleicht auch hier an eine sekundäre, „atavistische“ Erscheinung denken dürfen.

Wie es sich aber auch mit dem atavistischen Charakter jener Bilder verhalten mag, so viel dürfen wir jedenfalls sagen, dass bei den Reifungsvorgängen sehr vieler Formen der vorübergehende Uebergang der achromatischen Figur in ein mehrpoliges Stadium als eine normale, physiologische Erscheinung betrachtet werden darf. Man wird sich daher auch hüten müssen, in den Fällen, wo mehrpolige Phasen in mehr unregelmäßiger Weise oder ausnahmsweise auftreten, so z. B. bei den Samen-Mutterzellen von *Salamandra*, ohne Weiteres von pathologischen Vorkommnissen zu sprechen. Denn wer will beweisen, dass nicht auch hier nachträglich eine retrogressive Umwandlung des vielpoligen Stadiums in ein zweipoliges stattfinden kann?

Offenbar ist die Neigung zur Pluripolarität bei der Reifungsspindel der Metazoen und Metaphyten vorhanden: in den einen Fällen scheint dieselbe in regelmäßiger Weise aufzutreten, in andern jedoch bedarf es vielleicht nur eines geringen, durch irgend welche äußere Faktoren gegebenen Reizes, um jene Pluripolarität ausnahmsweise hervorzurufen, gleichzeitig aber auch dieselbe durch eine retrogressive Umwandlung zu korrigieren.

#### 4. Charakter der ersten Reifungsteilung.

Beziehungen zum heterotypischen Teilungsmodus. Es wurde schon oben, als von dem Stadium der „Diakinese“ die Rede war, darauf hingewiesen, dass die Bilder, welche die zur Teilung sich vorbereitenden Chromatinelemente in den verschiedenen Kategorien der Keim-Mutterzellen zeigen, in vieler Hinsicht sich entsprechen. Die Uebereinstimmungen, welche speziell die tierischen Ei- und Samenmutterzellen und die Embryosack- und Pollenmutterzellen zeigen, sind im Wesentlichen folgende: frühzeitiges Auseinanderweichen der Spalthälften, Bildung von Ring- und Ueberkreuzungsfiguren, starke Verkürzung und Verdichtung der Elemente vor der Einstellung in den Äquator.

Während also in den vorbereitenden Phasen eine gewisse Gleichartigkeit der Bilder ohne weiteres zu erkennen ist, macht sich ein derartiger einheitlicher Typus während der eigentlichen

Teilung keineswegs auf den ersten Blick bemerklich. Immerhin scheinen aber die Beobachtungen und Erörterungen der letzten Jahre wenigstens einen Punkt immer schärfer hervortreten zu lassen, nämlich die nahen Beziehungen, welche die erste Reifungsteilung der tierischen und pflanzlichen Geschlechtsprodukte zum „heterotypischen“ Teilungsmodus Flemming's zeigt.

Erste Reifungsteilung.

Tierischer Typus.

Pflanzlicher Typus.

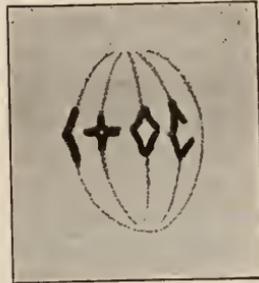
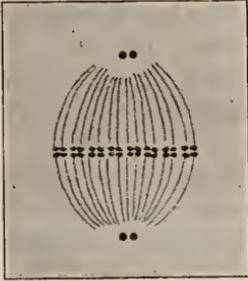


Fig. X. Marine Copepoden, weibl.  
(vom Rath).

Fig. Y. *Larix*, männl.  
(Belajeff).



Fig. Z. *Allium*, männl.  
(Ischikawa).

Fig. AA. *Prostheceraeus*, weibl.  
(v. Klinekowström).

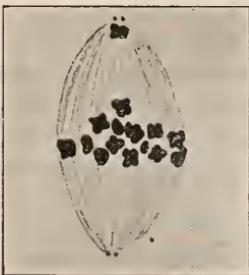


Fig. BB. *Pteris*, Spor.  
(Calkins).

Fig. CC. *Thysanozoon*, weibl.  
(eig. Präp.).

Schon vor längerer Zeit, ehe noch die betreffenden pflanzlichen Stadien genauer bekannt waren, machte ich den Versuch<sup>1)</sup>, die Vorstadien der tierischen Ei- und Samenreife, mit Rücksicht auf die vorbereitenden Veränderungen der Chromatinelemente und auf ihre Zahlenverhältnisse, zum heterotypischen Schema in Beziehung zu bringen. Botanischerseits wurde durch Miss Sargent<sup>2)</sup>, sowie Farmer und Moore<sup>3)</sup> gezeigt, dass die erste Teilung der Embryosack- und Pollenmutterzellen im Wesentlichen dem in Salamanderhoden vorkommenden heterotypischen Modus entspricht.

Wenn schon in diesem doppelten Vergleich ein Hinweis auf eine gewisse Homologie der tierischen und pflanzlichen Bilder liegt, so ergeben sich noch deutlichere Beziehungen bei einer speziellen Betrachtung der einzelnen Vorkommnisse, im besondern der Aster- und metakinetischen Phasen.

Fasst man die Gesamtheit der bisherigen Beobachtungen auf der einen und auf der andern Seite ins Auge, so ergibt sich allerdings zunächst, dass die Hauptmasse der tierischen Objekte gewissermaßen auf einem, die der pflanzlichen auf dem andern Flügel steht. Aber die beiden Flügel sind durch eine gut zusammenhängende Reihe von Uebergangsformen miteinander verbunden, und es wird sich im Folgenden zeigen, dass der „tierische“ Typus auch unter den Pflanzen, der „pflanzliche“ auch unter den Tieren vorkommt.

Betrachten wir zunächst die beiden sozusagen extremen Vorkommnisse. Wenn es erlaubt ist, auch hier wieder diejenigen zoologischen Beobachtungen zum Ausgangspunkt zu nehmen, welche sich um *Gryllotalpa* und die Copepoden gruppieren, so würde als ein besonders häufiges und charakteristisches Bild die „Bereitschaftsstellung“ der ersten Richtungsspindel<sup>4)</sup>, beziehungsweise das ihr entsprechende Aequatorialplatten-Stadium der ersten Teilung der Samenreife zu erwähnen sein: die stark verdichteten und verkürzten Chromatin-Elemente („Viererguppen“ oder „Viererstäbchen“) sind im Aequator in einer oder zwei Ebenen angeordnet und verharren in diesem Kontraktionszustand und in dieser Stellung geraume Zeit, bis das eigentliche dicentrische Auseinanderweichen der Elemente erfolgt (Fig. X).

Bei den höheren Pflanzen dagegen kommen die metakinetischen Phasen, in denen das allmähliche Auseinanderrücken der Spalthälfte erfolgt, verhältnismäßig häufig zur Darstellung und dürften daher einen längeren Zeitraum in Anspruch nehmen; eine Vierwertigkeit der Elemente ist nicht ohne weiteres zu erkennen, vielmehr zeigen

1) Die heterotype Kernt. im Cykl. d. gen. Z., 1892, S. 175 ff.

2) Some Details of the First Nucl. Div., 1895, p. 286, sowie deren spätere Schriften.

3) On the essent. Similar., 1895.

4) Vergl. S. 726, Anm. 2.

die Bilder die verschiedenen Doppel- $V$ -, Doppel- $\Omega$ -<sup>1)</sup> und Kreuz-Figuren, deren Entstehung, Bedeutung und Schicksal durch die gemeinsamen Bemühungen mehrerer botanischer Autoren in der letzten Zeit völlig klargelegt worden ist (Fig. Y).

Dies in ganz rohen Zügen das Bild der ersten Spindel im Tier- und Pflanzenreich. Wie gesagt, fehlt es aber nicht an zahlreichen Uebergangsformen, welche in der vorhin angedeuteten Weise den Tier- und Pflanzen-Typus der ersten Reifungsspindel miteinander in Verbindung bringen.

Pflanzliche Bilder, welche direkt an die *Grylotalpa*- und Copepoden-Präparate erinnern, hat z. B. ganz neuerdings Isechikawa für *Allium* abgebildet<sup>2)</sup> (Fig. Z), und ebenso gab Calkins<sup>3)</sup> für die erste Teilung der Sporenmutterzellen der Pteridophyten Bilder, welche wohl jeder, der ihre Herkunft nicht kennt, zunächst den Arthropoden zusprechen würde (Fig. BB).

Auf der andern Seite finden sich z. B. bei den Seeplanarien echte heterotypische Figuren, wie man sie etwa bei den Liliaceen antrifft. So hat Klinekowström<sup>4)</sup> echte metakinetische Stadien mit allen möglichen längsgestreckten Ring- und Kreuzfiguren abgebildet (Fig. AA) und ebenso ein etwas späteres Stadium, in dem diese Figuren bereits einen einseitigen Durchbruch im Aequator erfahren haben. Ich habe selbst Gelegenheit gehabt, von einer Reihe von Seeplanarien [*Thysanozoon*, *Cycloporus*, *Leptoplana*<sup>5)</sup>] die Reifungs- und Befruchtungsstadien zu untersuchen und habe speziell bei *Thysanozoon* Bilder gefunden, welche bezüglich der Beschaffenheit der Chromatin-Elemente der Klinekowström'schen Darstellung vollkommen entsprechen (Fig. CC). Ähnliches hat Mac Farland bei einem Opisthobranchier (*Diabula*) angetroffen<sup>6)</sup>, und dass ein außerordentlich reger Konnex zwischen derartigen Figuren und den echten Vierergruppen besteht, geht aus der Arbeit Moore's über die Spermatogenese der Elasmobranchier<sup>7)</sup> hervor. Moore, im Uebrigen ein Gegner der von Rückert, vom

1) Vergl. Moore, Struct. Changes Repr. Cells Elasmobr., p. 289.

2) Entw. d. Pollenk. v. *Allium*, Fig. 50—70.

3) Chrom.-Red. *Pteridoph.*, Fig. 11 u. 20.

4) A. von Klinekowström, Beiträge zur Kenntnis der Eireifung und Befruchtung von *Prostheceraeus vittatus*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 48, 1897, Fig. 4—6.

5) Das meiste Material habe ich dieses Frühjahr in Neapel gesammelt. — *Cycloporus papillosus* legte in den Aquarien in der zweiten Hälfte des März, eine *Leptoplana*-Species zu Anfang April reichlich Eier ab. Einen Teil des *Thysanozoon*-Materials verdanke ich der Güte des Herrn Kollegen van der Stricht, welcher sich in freundlicher Weise mit der Veröffentlichung der obigen Figur (Fig. CC) einverstanden erklärt hat.

6) Cell. Stud. an Moll.-Eier, Fig. 25.

7) Struct. Changes Repr. Cells Elasm., Fig. 43—47.

Rath und mir vertretenen Auffassungen, hat einen direkten Uebergang heterotypischer Bilder aus echten Vierergruppen, welche durchaus an die Vorkommnisse bei Arthropoden erinnern und nach Moore's Beobachtungen auch die nämliche Entstehung zeigen, in der schönsten Weise zur Darstellung gebracht<sup>1)</sup> (Fig. *DD* u. *EE*).



Fig. *DD*. *Pristiurus*, männl.  
(Moore).

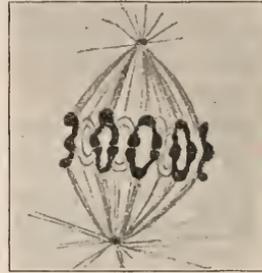


Fig. *EE*. *Pristiurus*, männl.  
(Moore).

In diesen wechselseitigen Beziehungen scheint mir wiederum ein deutlicher Hinweis auf die Homologie der verschiedenen Formen der Keim-Mutterzellen zu liegen. Es tritt dieselbe umso mehr hervor, wenn man bedenkt, dass echte Vierergruppen bis jetzt noch in keiner andern Zellkategorie zur Beobachtung gelangt sind.

*Metakinetische Streckung der Chromatin-Elemente.* In denjenigen Fällen, in welchen bei zoologischen Objekten nicht bloß die Asterstadien, sondern auch die späteren Phasen zur Darstellung gekommen sind, zeigt sich mitunter während der Metakinese eine ebensolche Streckung und Verdünnung der Elemente, wie sie bei der Teilung der Pollen- und Embryosackmutterzellen, z. B. bei den Liliaceen, in regelmäßiger Weise vorzukommen scheint<sup>2)</sup>.

Eine derartige „metakinetische Streckung“ der Elemente, welche sich zwischen die „astrale“ und „dyastrale Verkürzung“<sup>3)</sup> einschleibt, ist z. B. bei den Eiern von *Cyclops brevicornis* zu beobachten. Ähnliche Bilder kommen nach vom Rath bei der Eireifung mariner Copepoden<sup>4)</sup>, nach v. Klinkowström<sup>5)</sup> und nach eigenen Beobachtungen bei derjenigen der Seeplanarien vor.

Diese Vorkommnisse werfen vielleicht auch ein Licht auf die Beobachtungen Korschelt's am *Ophryotrocha*-Ei. Neben ersten Richtungsspindeln mit körnchenförmigen Chromosomen fand nämlich Korschelt<sup>6)</sup> auch

1) Moore hat auf das von ihm (Fig. 43) abgebildete Stadium mit typischen Vierer-Ringen (vergl. Fig. *DD*) bei seinen theoretischen Auseinandersetzungen keine weitere Rücksicht genommen.

2) Vergl. z. B. Belajeff, Zur Kenntn. d. Karyok., Fig. 8, und Sargant, Format. Sex. Nucl. in *Lil. Mart.*, I, Fig. 23.

3) Ueber d. Selbst. d. vät. u. mütt. Kernbest., S. 586, Fig. 15—16.

4) Neue Beiträge z. Frage der Chrom. Red., Fig. 37—38.

5) l. c., Fig. 6.

6) l. c., S. 611 ff., Fig. 128—139.

solche, bei denen die Chromosomen die Gestalt hufeisenförmiger Schleifen hatten, und zwar zeigten die betreffenden Spindeln stets schon das Tochtersternstadium. Korschelt kommt daher zu dem Schluss, dass die hufeisenförmigen Kernschleifen der Tochterplatten aus den Körnern der Äquatorialplatten hervorgehen, glaubt jedoch, dass es sich um eine außergewöhnliche Erscheinung, um ein Zurückfallen in die früheren ursprünglichen Verhältnisse handle.

Man kann dieses Stadium mit schleifenförmigen Chromosomen als ein Vorkommnis betrachten, welches der „metakinetischen Streckung“ bei andern Formen entspricht. Der Korschelt'schen Darstellung zur Folge könnte man auch daran denken, dass dieses Stadium auch bei *Ophryotrocha* nicht bloß eine Folgephase der Äquatorialplatte mit körnchenförmigen Chromosomen darstellt, sondern unter Umständen auch wiederum ein Dyasterstadium mit körnchenförmigen Elementen, wie es z. B. in Fig. 100 u. 102 dargestellt ist, aus sich hervorgehen lässt, dass es sich also in mehr regelmäßiger Weise als „metakinetische Streckung“ zwischen die „astrale“ und „dyastrale“ Verkürzung einschleibt<sup>1)</sup>.

Allgemeine Zahlenverhältnisse. „Normalzahl“. Die Mehrzahl der Autoren, welche den Ausdruck „Normalzahl“, „typische Zahl“ gebrauchen, wird wohl zur Zeit diejenige Zahl der Chromatinelemente darunter verstehen, welche bei einer bestimmten Tier- und Pflanzenspecies durch Zerlegung des Chromatinfadens im Maximum gebildet wird. Man könnte auch sagen, der Chromatinfaden zeigt bei der Teilung die Tendenz, sich in die der Species zukommende „Normalzahl“ zu zerlegen.

Diese Fassung des Begriffes „Normalzahl“ dürfte historisch durchaus begründet sein. *Salamandra maculosa* war bekanntlich das erste zoologische Objekt, bei welchem die Konstanz der Chromosomenzahl in den verschiedenen Geweben des erwachsenen Tieres, sowohl in Epithelien als im Bindegewebe, festgestellt werden konnte: diese Zahl beträgt „24“. Alle Autoren, welche sich auf dieses Objekt berufen, haben auch unbedenklich dem Salamander die „Normalzahl“ 24 zuerkannt, trotzdem während der Spermatogenese (nach vom Rath bei der Teilung der Ursamenzellen) und in larvalen Geweben Mitosen mit nur zwölf Elementen auftreten<sup>2)</sup>.

Da wir nun einmal in den Untersuchungen am Salamander eine ganz unzweideutige, historisch begründete Basis für die Zählungen haben, so scheint es mir nur folgerichtig zu sein, wenn man auch bei

1) Ich habe bei verschiedenen tierischen Eiern den Eindruck gewonnen, dass die Anzahl der in der Reifungsperiode sich folgenden, durchaus verschiedenartig aussehenden Phasen eine viel größere ist, als man anzunehmen geneigt ist, dass aber trotzdem von jedem einzelnen Ei die ganze Folge in regelmäßiger Weise durchlaufen wird. Ich glaube, dass man sich gerade hier außerordentlich in Acht nehmen muss, auffällige Bilder als „abnorm“ zu betrachten.

2) O. vom Rath, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von *Salamandra maculosa*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 57, 1893, S. 106, Anm. 1.

anderen Formen bei Bestimmung der Normalzahl nach derselben Richtschnur verfährt, d. h. in erster Linie von den somatischen (nicht-geschlechtlichen) Zellen erwachsener Tiere ausgeht. vom Rath<sup>1)</sup> und ich<sup>2)</sup> haben uns seit mehreren Jahren an diese Regel gehalten, und, so viel ich den betreffenden Arbeiten entnehmen kann, haben auch Rückert und andere Autoren das Wort „Normalzahl“ in demselben Sinn gebraucht.

Die „Normalzahl“ würde also, um es kurz zusammenzufassen, die in den somatischen Zellen der erwachsenen Tiere auftretende Chromosomenzahl sein, sie beträgt im Allgemeinen das Maximum der von der betreffenden Species überhaupt erreichten Zahl, während die im generativen Zellen-Cyklus, ferner bei der Furchung (*Cyclops brevicornis*) und in larvalen Geweben (*Salamandra*) beobachteten niedrigeren Zahlen bei der Aufstellung der Normalzahl erst in zweiter Linie in Betracht kommen dürfen.

Diese Definition ist, wie gesagt, nicht nur historisch genügend begründet, sondern sie gibt den Zählungen in den verhältnismäßig nicht häufigen Fällen, in welchen solche überhaupt leicht auszuführen sind<sup>3)</sup>, eine sichere Grundlage.

Von dem erwähnten Sprachgebrauch weicht, wie ich hier bemerken will, Korschelt insofern ab, als er sich bei Bestimmung der Normalzahl von *Ophryotrocha* u. a. auf die Verhältnisse bei der Samen- und Eibildung und bei der Eifurchung stützt und von den beiden, in Embryonal- und Larvenstadien nebeneinander vorkommenden Zahlen „4“ und „8“ die kleinere als typisch betrachtet. Ich habe selbst die Embryonen und Larven<sup>4)</sup> von *Ophryotrocha* auf diesen Punkt zu untersuchen Gelegenheit gehabt und habe die Erfahrung gemacht, dass die Vierzahl der Elemente in den ektodermalen und ento-mesodermalen Geweben der Embryonen und im Körperepithel der Larven nicht selten vorkommt, dass sich aber in mindestens ebenso vielen sicheren Fällen daselbst die Achtzahl nachweisen lässt. Es scheinen mir daher die Verhältnisse bei *Ophryotrocha* sich ziemlich genau den bei *Cyclops brevicornis* beobachteten anzuschließen, wo die kleinere Zahl in den ersten Furchungsstadien zunächst in allen Blastomeren vorkommt, später aber sich mehr und mehr auf gewisse Elemente, im

1) l. c., S. 118, Anm.,

2) V. Häcker, Ueber generative und embryonale Mitosen, sowie über pathologische Kernteilungsbilder. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43, 1894, S. 763 unten.

3) Ich glaube, dass bei den meisten Objekten überhaupt nur Polansichten des Asterstadiums und Querschnitte durch die Tochterschleifengruppen des Dyasterstadiums sichere Zählungen ermöglichen. Seitenansichten der Dyaster werden in vielen Fällen eine zu geringe Zahl vortäuschen.

4) Im Speziellen ist mir auch das Larvenstadium mit elf parapodientragenden Segmenten, welchem die Korschelt'schen Figuren 6 u. 7 entnommen sind, vorgelegen.

Fall von *Cyclops* auf die Keimbahn, beschränkt, während die übrigen Zellen zur größeren Zahl („Normalzahl“) abfallen<sup>1)</sup>.

Geht man von der obigen Definition der „Normalzahl“ aus, so lässt sich, wie seit Boveri's Untersuchungen mehr und mehr zu Tage getreten ist und wie neuerdings z. B. auch von Wilson angegeben wird als Regel aussprechen, dass die Zahl der „primären“ Chromatinkörper (Vierergruppen, Viererstäbe, Ringe, Tetraden) bei ihrem ersten Auftreten im Keimbläschen und im Kern der Samen-Mutterzelle die Hälfte der Normalzahl beträgt („is one-half the usual number of Chromosomes“).

Ganz dieselbe Regel gilt nun auch für die höheren Pflanzen. Für die Pollen- und Embryosackbildung der Liliaceen ist dieses Verhältnis bereits durch Guignard's Untersuchungen<sup>2)</sup> bekannt geworden und alle neueren Forscher — ich nenne nur Sargent, Dixon, Ischikawa — haben dasselbe für die Lilien und andre Phanerogamen immer wieder bestätigt. Danach beträgt die Anzahl der in der Pollen- und Embryosackmutterzelle auftretenden längsgespaltenen Elemente die Hälfte der in den vegetativen Zellen gefundenen, höchsten Chromosomenzahl. Ebenso finden sich nach Calkins in den Sporenmutterzellen der Farne nur halb so viel Tetraden vor, als in den vorhergehenden Teilungen Chromosomen aufgetreten waren.

Für die zusammengesetzten Chromatinkörper, welche in verschiedenen, durch mannigfache Uebergänge miteinander verbundenen Formen bei der Teilung der tierischen und pflanzlichen Keim-Mutterzellen auftreten, lässt sich also als gemeinsame Regel angeben, dass ihre Zahl die Hälfte der „Normalzahl“ beträgt.

Die Scheinreduktion bei der ersten Reifungsteilung. Die Beobachtungen vom Rath's, Rückert's und meine eigenen bei *Canthocamptus* und *Cyclops brevicornis* gewonnenen Bilder haben zu den übereinstimmenden Ergebnis geführt, dass die zusammengesetzten Chromatin-Elemente, welche bei den betreffenden Objekten zu Beginn der ersten Reifungsteilung auftreten, vierwertig sind und der Formel  $\frac{a\ b}{a\ b}$  entsprechen<sup>3)</sup>. Ich erinnere an die aus vier Kugel-

1) Als Konsequenz würde sich ergeben, dass auch bei der ersten Reifungsteilung von *Ophryotrocha* die an die Pole rückenden Schleifen zweiwertig sind, wie dies bei andern Formen als Regel angenommen werden darf.

2) L. Guignard, Nouvelles études sur la fécondation, Ann. sc. nat., Bot., Sér. 7, T. 14, 1891, S. 255.

3) Heißen die im Chromatinfaden hintereinander folgenden Segmente  $a, b, c \dots$ , so wird der längsgespaltene Chromatinfaden sich durch  $\left\{ \begin{array}{l} a, b, c \dots \\ a, b, c \dots \end{array} \right\}$  darstellen lassen und die Formel für eine Vierergruppe ist  $\left\{ \begin{array}{l} a, b \\ a, b \end{array} \right\}$  (das Keimbläschen, I. Teil, 1893, S. 464).

chromosomen zusammengesetzten Ringe und an die quergekerbten Doppelstäbe der Copepoden. Auch aus andern Darstellungen geht der vierwertige Charakter der entsprechenden Gebilde mit Sicherheit hervor. So wird jeder Unbefangene zugeben, dass die von Moore<sup>1)</sup> abgebildeten Ringfiguren (vergl. oben Fig. DD), welche die gleiche Entstehung wie die entsprechenden Elemente von *Gryllotalpa* zeigen, zwei und nicht bloß eine Symmetrieebene besitzen. Wenn also bei diesen Ringen überhaupt von einer Zusammensetzung aus einzelnen Chromatin-Individuen gesprochen werden darf, dann sind es eben vier und nicht bloß zwei solche Komponenten.

Auf indirektem Wege bin ich seinerzeit zu demselben Schlusse gekommen.

Nachdem ich bei der heterotypischen Teilung der Urogenitalzellen von *Cyclops* gefunden hatte, dass hier nur die halbe Normalzahl von Elementen sich vorfindet, nachdem sich ferner eine nachträgliche Querteilung der an die Pole wandernden Schleifen in je zwei Stäbchen gezeigt hatte, gelangte ich zu der Annahme, dass bei der betreffenden Teilung die volle Chromosomenzahl in latenter Weise vorhanden sei. Aus gewissen Aehnlichkeiten, welche die Vierergruppen mit den Elementen der Urogenitalzellen zeigen, schloss ich, dass auch die Vierergruppen längsgespaltene, bivalente Chromosomen darstellen<sup>2)</sup>.

Auch für die höheren Pflanzen lassen sich verschiedene Gründe anführen, welche darauf hinweisen, dass in den Chromatinkörpern der ersten Reifungsteilung noch die volle Anzahl von Chromosomen in latenter Weise vorhanden ist, dass es sich also auch hier um eine Scheinreduktion und nicht um eine vorausgegangene Reduktion in Boveri'schem Sinne handle.

Diese Gründe sind folgende:

1. Die Vierergruppen-ähnlichen Bilder, welche Calkins für die Sporenbildung der Pteridophyten, Ischikawa für die Pollenbildung von *Allium* gegeben hat (Fig. Zu. BB) lassen sich am ungezwungensten durch die Annahme einer Vierwertigkeit deuten. Da nun aber die entsprechenden Elemente bei andern höheren Pflanzen, z. B. bei den Lilien und bei *Larix*, die nämliche Entstehungsweise zeigen, da die hier vorkommenden Bilder außerdem durch mannigfache Uebergangsstufen mit jenen verbunden sind, so wird die Möglichkeit einer Verallgemeinerung der obigen Hypothese nahe gelegt.

1) Struct. Changes Repr. El. Elasm., Fig. 43.

2) Es ist daher eine Verkehrung des Sachverhalts, wenn Moore (Essent. Simil. Proc. Chrom. Red., p. 436) mir vorwirft, ich habe mich bei der Aufstellung des Begriffs der „Scheinreduktion“ von dem dogmatischen Glauben an die universelle Existenz der Reduktionsteilungen leiten lassen. Vergl. die het. Kernt. im Cykl. d. gen. Z., 1892.

2. Schon Guignard hatte für die Liliaceen festgestellt, dass der untere (chalazale) der beiden Kerne, welche durch Teilung des Embryosackkerns entstehen, nicht 12, sondern häufig 16, 20, ja selbst 24 Chromosomen zeigt, trotzdem sein Mutterkern (der primäre Embryosackkern) und ebenso sein Schwesterkern (der mikropylare Kern) nur 12 Chromosomen aufweist<sup>1)</sup>.

Nach einer schon von Boveri<sup>2)</sup> aufgestellten Regel differenzieren sich aber bei der Kernteilung ebenso viel Chromosomen aus dem Kerngerüst heraus als in die Bildung desselben eingetreten waren. Dreht man diesen Satz um, so würde sich ergeben, dass sich aus der Zahl der bei der folgenden Teilung hervortretenden Chromosomen die Zahl der in das Kerngerüst eingegangenen Elemente entnehmen lässt. Kommen also bei der Teilung des chalazalen Kerns 24 Chromosomen zum Vorschein, so müssen auch 24 Chromosomen in das Kerngerüst eingegangen sein: die zwölf bei der Teilung des Mutterzellkerns von den Tochterkernen übernommenen Elemente müssen also doppelwertig (bivalent) sein.

3. Dixon<sup>3)</sup> hat für die Teilung der Pollenmutterzelle von *Lilium longiflorum* die Angabe gemacht, dass sich die Chromatinschleifen bei der diecentrischen Wanderung in ihre zwei Schenkel zerlegen, er hat also hier genau die nämliche Thatsache gefunden, welche bei der Teilung der Urgenitalzelle von *Cyclops* festzustellen ist und welche von mir im Sinn einer Zweiwertigkeit der Elemente gedeutet worden ist<sup>4)</sup>.

„Finally, at the poles, or before the V-shaped chromosomes have reached the poles, they each break into two portions lying parallel to one another, and representing the legs of the V“. Dixon gelangt auch zu der nämlichen Deutung: I think it probable that each of the chromosomes into which the nuclear thread of the pollen-mother-cells breaks, prior to karyokinesis, corresponds to two chromosomes of previous divisions“.

Ischikawa<sup>5)</sup> giebt für die Pollenmutterzellen von *Allium* gleichfalls an, dass die V-förmigen Chromosomen, an den Polen angelangt, an ihren Umknickungsstellen durchbrechen.

1) Vergl. auch Miss Sargent, Format. Sex. Nucl., I, p. 471: „the chalazal nucleus exhibits from twenty-four to thirty-two chromosomes in its nuclear plate, though formed itself from the twelve chromosomes of the first division. The true explanation is still to be found“. Da Sargent auf die theoretischen Fragen, deren sie im ersten Abschnitt ihrer Arbeit gedenkt, nicht weiter zurückkommt, so ist nicht ersichtlich, ob sie an die obige Erklärung gedacht hat.

2) Th. Boveri, Zellenstudien III, Jen. Zeitschr., Bd. 24, 1890, S. 374.

3) Chrom. *Lil. longifl.*, S. 714.

4) Die heterotyp. Kernt. im Cykl. d. gen. Z., S. 170.

5) Stud. Reprod. Elem., III, p. 204.

Aehnliche Bilder finden sich auch in Miss Sargant's<sup>1)</sup> Arbeit über die Ovogenese von *Lilium Martagon* und sind schon von Wilson<sup>2)</sup> dahin gedeutet worden, dass es sich um einen nachträglichen Durchbruch der winkelförmigen Schleifen handle. Die Verfasserin wehrt sich nun freilich gegen diese Deutung<sup>3)</sup>, giebt aber auch in ihrer neueren Arbeit über die Pollenbildung der gleichen Pflanze wiederum Bilder, welche sehr gut mit den Befunden Dixon's und Ischikawa's im Einklang stehen<sup>4)</sup>.

In Bezug auf letztere lässt sich Folgendes sagen: Setzt sich wirklich der Chromatinfaden aus einer bestimmten Anzahl von selbständigen Chromatin-Einheiten zusammen (Individualitäts-Hypothese), so würde der Vorgang der nachträglichen Spaltung oder, wie ich ihn nennen möchte, die *Metalyse*<sup>5)</sup> darauf hinweisen, dass die Gesamtheit jener Einheiten auch noch während der ersten Reifungsteilung vorhanden ist; darf man aber nur davon sprechen, dass der Faden aus strukturellen, gewissermaßen physikalischen Gründen überhaupt die Neigung hat, in eine bestimmte Anzahl von Teilstücken zu zerfallen, so würden die Beobachtungen Dixon's und Ischikawa's diese Tendenz gleichfalls in bester Weise illustrieren.

Wie man sich also auch das Verhältnis der Einzelchromosomen zum unzerlegten Fadenknäuel vorstellen mag, so viel dürfen wir wohl sagen, dass auch bei den höheren Pflanzen eine ganze Reihe von Erscheinungen zu Gunsten der Hypothese spricht, wonach beim ersten Teilungsvorgang der Reifungsperiode nur eine Schein-Reduktion besteht. Und zwar handelt es sich um lauter Thatsachen, welche die ältere, von Boveri stammende Reduktionshypothese nicht zu erklären im Stande ist: es sind dies die Zusammensetzung der Vierergruppen (*Allium*, Farne), das Wiederauftreten der „Normalzahl“ im chalazalen Kern und die nachträgliche Spaltung der Elemente im Dyasterstadium („Metalyse“). Für diejenigen Forscher, welche sich gegenüber der Hypothese der Scheinreduktion ablehnend verhalten, erwächst also die Aufgabe, die Möglichkeit irgend einer andern Erklärung für die eben aufgezählten Erscheinungen anzudeuten<sup>6)</sup>.

1) Form. Sex. Nucl. *Lil. Mart.*, I, Fig. 23—24.

2) The Cell. in Dev. a. Inh., p. 197.

3) E. Sargant, The Formation of the Sexual Nuclei in *Lilium Martagon*: II. Spermatogenesis, Ann. of Bot., V. II, 1897, p. 221, Postser.

4) Form. Sex. Nucl. *Lil. Mart.*, II, Fig. 13—14.

5) Diesen Ausdruck habe ich in einem früheren Aufsatz (das Keimbl., I, S. 463) für die nachträgliche Zerlegung zweiwertiger Elemente in einem speziellen Fall angewandt. Vielleicht ist es zweckmäßig, ihn auf die oben besprochenen Vorkommnisse zu übertragen.

6) Vergl. hiezu die Versuche Moore's, bei der Behandlung des ganzen Problems den „profoundly fundamental character“ der Synapsis in den Vordergrund zu rücken, Struct. Chang. Repr. Cells. Elasmobr., p. 311.

Im Hinblick auf das oben beigebrachte Thatsachenmaterial dürfte sich auch der Ausspruch Strasburger's nicht mehr ganz aufrecht erhalten lassen: „dass die in reduzierter Anzahl sich einstellenden Chromosomen doppelwertig seien, wird nur aus theoretischen Erwägungen angenommen, sie zeigen zunächst von dieser doppelten Zusammensetzung nichts. Morphologisch ist die Doppelwertigkeit somit nicht vorhanden, wenn sie auch physiologisch in der That von Anfang an zu bestehen scheint“<sup>1)</sup>. Die unter 1. und 3. genannten Punkte können, so viel ich sehe, sehr wohl als Anzeichen einer morphologischen Doppelwertigkeit gedeutet werden.

**Schluss.** Es wurde in diesem Aufsatz auf eine Reihe von Veränderungen hingewiesen, welche das Chromatin, die Nukleolarsubstanz und die achromatische Figur der ersten Reifungsteilung in einer großen Zahl von Fällen<sup>2)</sup> in einer bei Tieren und höheren Pflanzen übereinstimmenden Weise erfahren. Es scheint mir, dass die Gesamtheit der dabei hervorgetretenen Homologien geeignet ist, den im Eingang ausgesprochenen Satz zu begründen, wonach das Mutterzellenstadium und die darauf folgende erste Teilung der tierischen und pflanzlichen Geschlechtsprodukte als entsprechende Stadien aufgefasst werden dürfen und auf einen homologen biologischen Charakter hinweisen.

Welches die biologische Bedeutung dieser Phasen und überhaupt der Reifungsvorgänge ist, wird freilich erst dann in vollständigerer Weise beurteilt werden können, wenn über die bei der zweiten Teilung sich abspielenden Vorgänge eine größere Klarheit und Sicherheit geschaffen ist und der Wert der etwa bestehenden Ähnlichkeiten und Unterschiede genauer erkannt werden kann.

Dass auch bei den höheren Pflanzen während des zweiten Teilungsaktes Vorgänge besonderer Art sich vollziehen, darüber kann wohl nach den bisherigen Beobachtungen kein Zweifel bestehen und irgend ein Versuch, die zweite Teilung nach einem der geläufigen Schemata zu deuten, wird mit großen Schwierigkeiten zu kämpfen haben. Die besonderen Zustände der chromatischen Substanz, welche mit der zeitlichen Verkürzung oder gänzlichen Unterdrückung des vorhergehenden Ruhezustands im Zusammenhang stehen, und die eigentümlichen metakinetischen Phasen lassen sich nicht ohne Weiteres mit den Schlagworten „Heterotypic“

1) Ueber Cytoplasmastrukt., S. 247.

2) Um jedem Missverständnis entgegenzutreten, möchte ich hinzufügen, dass es mir selbstverständlich fernliegt, in diesem Aufsatz eine Norm für die Entwicklung der Keim-Mutterzellen aufstellen oder gar abweichende Befunde für weniger typisch betrachten zu wollen. Die angeführten Beispiele sollen nur dazu dienen, den Eingangs zitierten Satz zu begründen.

und „Homöotypie“ erklären. Es darf auch nicht vergessen werden, dass bei der Pollenbildung die folgende dritte Teilung, aus welcher der generative und vegetative Kern des Pollenkerns hervorgeht nach den Angaben von Sargant<sup>1)</sup> und Ischikawa<sup>2)</sup> nicht nur durch einen längeren Zeitraum beziehungsweise einen vollständigen Ruhezustand, von der zweiten Teilung getrennt ist, sondern auch, wie aus

Zahlentafel von *Cyclops brevicornis*.



Fig. FF. Keimbläschen  
(12 Vierergruppen).

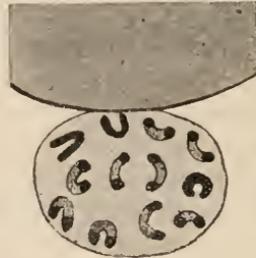


Fig. GG. 1. Richtungskörper  
(12 Schleifen).

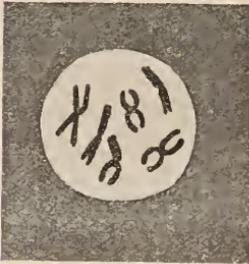


Fig. III. 2. Richtungsspindel  
(6 zusammengesetzte Elemente).



Fig. JJ. 1. Furchungsspindel  
(in jeder Hälfte 6 Schleifen).

2. Richtungsspindel.

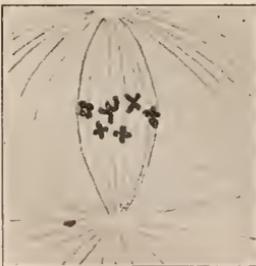


Fig. KK. *Prostheceraeus*, weibl.  
(v. Klinckowström).

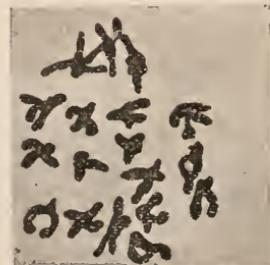


Fig. LL. *Hemerocallis*, männl.  
(Juel).

1) Form. Sex. Nucl. *Lil. Mart.*, II, p. 208.

2) Stud. Repr. El., III, p. 208.

Ischikawa's Figuren 122—132 hervorgeht, schon in einem frühen Spiremstadium in deutlichster Weise die Längsspaltung hervortreten lässt. Diese Verhältnisse, welche sich im Wesentlichen bei dem vierten Teilungsschritt<sup>1)</sup> wiederholen, lassen diese späteren Teilungsakte als typische, den gewöhnlichen Kernteilungen näher stehende Vorkommnisse erscheinen, während der besondere Charakter der zweiten Teilung durch diesen Gegensatz um so schärfer hervorgehoben wird. Scheint ja doch nach allen vorliegenden botanischen Berichten die Entscheidung darüber, ob vor der zweiten Teilung eine Längsspaltung auftritt oder ob eine solche fehlt, mit ganz außerordentlichen Schwierigkeiten und Unsicherheiten verknüpft zu sein, während sich der betreffende Vorgang bei der ersten, dritten und vierten Teilung ohne weiteres den Augen darzubieten scheint.

Alle diese Schwierigkeiten, welche mit dem zweifellos besonderen Charakter der zweiten Teilung verbunden sind, werden dem Beobachter noch deutlicher zum Bewusstsein gebracht, wenn man da und dort wieder plötzlich überraschende und handgreifliche Vergleichspunkte hervortreten sieht.

Ich möchte mit wenigen Worten auf einen Punkt aufmerksam machen, in welchem eine derartige, zunächst äußerliche Aehnlichkeit hervortritt:

Bei der Oogenese von *Cyclops brevicornis*<sup>2)</sup> erhalten bei der ersten Teilung Eikern und erster Richtungskörper je zwölf Schleifen, wie sich namentlich gut im Richtungskörper, wo die Schleifen sehr bald eine lockere Verteilung zeigen, nachweisen lässt (Fig. GG). Eine Längsspaltung ist nicht festzustellen. In der Äquatorialplatte der zweiten Teilung treten dann sechs ans je zwei Schleifen zusammengesetzte Gebilde auf, welche nur durch Aneinanderlegung von je zweien jener zwölf Schleifen entstanden sein können (Fig. III).

Bei der Seeplanarie *Prostheceraeus*<sup>3)</sup> erhält der Eikern bei der ersten Teilung 6 Elemente, welche zunächst die Gestalt von Hufeisen mit eng zusammenliegenden Schenkeln haben. Vor der zweiten Teilung findet eine Trennung der Schenkel im Schleifenwinkel statt: sie lagern sich dann zu einer kreuzförmigen Figur zusammen, welche nach der Formel  $a \times b$  zusammengesetzt zu sein scheint und außerordentlich an die Vorkommnisse bei *Cyclops* erinnert (Fig. KK).

1) „Ces éléments offrent de bonne heure les indices du dedoublement longitudinal“, sagt Guignard von *Lilium Martagon*, und von demselben Objekt schreibt übereinstimmend Miss Sargent: „Longitudinal fission of the chromosomes is apparent at a comparatively early period in the history of the generative nucleus“.

2) V. Häcker, Ueber d. Selbständ. d. vät. u. mütt. Kernbest., 1896, S. 586.

3) A. v. Klinekowström, l. c., 1897, S. 594.

Auf der anderen Seite beschreibt nun ein Schüler Strasburger's, Juel<sup>1)</sup>, welcher sich mit der Pollenbildung von *Hemerocallis* beschäftigt hat, die Chromosomen der zweiten Teilung als zusammengesetzte Gebilde, die aus je zwei in verschiedener Weise zusammenhaftenden Stäbchen bestehen und welche äußerlich ebenso sehr von den längsgespaltene Chromosomen gewöhnlicher Aequatorialplatten abweichen, als sie an die X- und H-Figuren bei *Cyclops* und *Prostheceraeus* erinnern (Fig. LL).

Neue, bisher unbearbeitete Objekte werden vielleicht einmal den Weg weisen, auf welchen man zu einer Verständigung und zu einer Aufklärung dieser äußerlichen Ähnlichkeiten gelangen kann.

Vielleicht ist auch die Zeit bereits gekommen, um bei einem der nächsten Kongresse die entscheidenden Präparate mit Nutzen zusammenstellen und einem größeren Kreis von Fachgenossen zur Beurteilung vorführen zu können.

### Zusammenfassung.

#### I. Wachstumsperiode der Keim-Mutterzellen.

1. Frühzeitiger Eintritt der Kerne in das Knäuelstadium und lange Dauer desselben, häufig verbunden mit frühzeitiger Längsspaltung [Beispiele: *Canthocamptus* weibl., *Pristiurus* weibl. — *Larix* männl., *Lilium Martagon* weibl.; vergl. Fig. A u. B].
2. Vorübergehende Konzentrierung des Knäuels auf eine Seite des Kernraums, Synapsis“ Moore's [Beispiele: *Ascaris* männl., *Canthocamptus* weibl. — *Lilium* männl., *Lilium* weibl. — *Pteris*; vergl. Fig. C u. D].
3. Verhältnismäßig frühzeitiger Eintritt und lange Dauer einer dem „segmentierten Knäuel“ entsprechenden Phase, „Diakinese“, lose Verteilung der Chromatin-Elemente, Neigung der Chromatin-Elemente zur wandständigen Lagerung, weites Auseinanderrücken der Schwesterfäden in den jüngeren Entwicklungsstadien, Bildung von Ring- und Ueberkreuzungsfiguren [Beispiele: *Pristiurus* weibl., Copepoden weibl. — *Lilium* männl., *Lilium* weibl.; vergl. Fig. E bis H], außerordentliche Zusammenziehung und Massenverdichtung der Chromatinkörper in den älteren Entwicklungsstadien [Selachier männl., Copepoden weibl. — *Larix* männl., *Lilium* männl., *Lilium* weibl. — *Equisetum*, *Pteris*; Fig. I, K, DD].
4. Auftreten eines „Hauptnukleolus“ in den früheren Phasen und Hinzutreten von blässerem, „adventiven“ Kernkörpern („Neben-

1) H. O. Juel, Die Kernteilungen in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* und die bei denselben auftretenden Unregelmäßigkeiten. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 30, 1897 (Cytol. Stud. a. d. Bonner bot. Inst.), S. 56.

nukleolen“) in den späteren Phasen [Beispiele: Selachier männl., Copepoden weibl. — *Larix* männl.],

individuelle Verschiedenheiten im Verhalten der Nukleolar-substanz [Beispiele: Selachier weibl., *Ophryotrocha* weibl. — Phanerogamen männl.],

Fortbestand der Kernkörper während der Teilung [Beispiele: *Myzostoma* weibl., *Lilium Martagon* männl.; vergl. Fig. L].

## II. Erste Reifungsteilung.

5. Garben- und tonnenähnliche, beziehungsweise vielpolige Spindeln als Durchgangsstadien zur zweipoligen Form (Beispiele: *Ascaris* weibl., *Cyclops* weibl. — *Lilium* männl., *Larix* männl. — *Equisetum*; vergl. Fig. M bis W).

6. Beziehungen zum heterotypischen Teilungsmodus,

entweder: lange Dauer des Aequatorialplatten-Stadiums mit stark verdichteten und verkürzten Chromatin-Elementen, tierischer Typus [Beispiele: *Gryllotalpa* männl., *Cyclops strenuus* weibl., marine Copepoden weibl. — *Allium* männl. — *Pteris*; vergl. Fig. X, Z, BB),

oder: längere Dauer der metakinetischen Phasen mit Doppel-V-, Doppel- $\Omega$ - und Kreuzfiguren, pflanzlicher Typus [Beispiele: *Pristiurus* männl., *Prostheceraeus* weibl., *Thysanozoon* weibl., *Diaulula* weibl. — *Larix* männl., *Lilium* männl.; vergl. Fig. Y, AA, CC, EE),

„metakinetische Streckung“ der Elemente [Beispiele: *Cyclops brevicornis* weibl., *Ophryotrocha* weibl. — *Lilium* männl., *Lilium* weibl.],

Auftreten der zusammengesetzten Chromatin-Elemente der ersten Teilung in der halben „Normalzahl“,

Hinweise auf die Bivalenz der in die erste Teilung eintretenden Elemente.

Freiburg im Breisgau, den 1. August 1897.

---

## Zur Kenntnis der Zell- und Kernteilung.

Von R. v. Erlanger,

a. o. Prof. in Heidelberg.

### I. Ueber die Spindelbildung in den Zellen der Cephalopodenkeimscheibe.

Wenig Objekte dürften für die Untersuchung der feineren Vorgänge bei der Kern- und Zellteilung so günstig sein, wie die Zellen der jungen Keimscheibe der Cephalopoden, welche sich erstens durch ihre Größe, zweitens durch den gänzlichen Mangel an Dotter und sonstigen gröberen Einschlüssen auszeichnen, sodass gewissermaßen

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: [17](#)

Autor(en)/Author(s): Häcker Valentin

Artikel/Article: [Ueber weitere Uebereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Tiere und Pflanzen. 721-745](#)