

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.

XVIII. Band.

15. Februar 1898.

Nr. 4.

Inhalt: **Rhumbler**, Zelleib-, Schalen- und Kern-Verschmelzungen bei den Rhizopoden und deren wahrscheinliche Beziehungen zu phylogenetischen Vorstufen der Metazoenbefruchtung (4. Stück und Schluss). — **v. Wagner**, M. v. Bocks Behauptungen über die Beziehungen von Teilung und Knospung im Tierreich. — **Ortmann**, Ueber Keimvariation. — **Auerbach**, Untersuchungen über die Spermatogenese von *Paludina vivipara*. — **Auerbach**, Zur Entstehungsgeschichte der zweierlei Samenfäden von *Paludina vivipara*.

Zelleib-, Schalen- und Kern-Verschmelzungen bei den Rhizopoden und deren wahrscheinliche Beziehungen zu phylogenetischen Vorstufen der Metazoenbefruchtung.

Von Ludwig Rhumbler in Göttingen.

(Viertes Stück und Schluss.)

5. Theoretische Verwertung der zusammengestellten Thatsachen.

Für alle Konjugationserscheinungen ist natürlich Grundbedingung, dass die Zellen, welche miteinander konjugieren sollen, zusammentreffen, d. h. dass sie sich gegenseitig finden. Das Zusammentreffen der konjugierenden Zellen ist bei den Rhizopoden offenbar schon auf dieselbe Weise gesichert, wie bei dem Befruchtungsakte der Metazoen; chemotropisch wirksame Substanzen führen augenscheinlich in der bei den Rhizopoden niedersten Konjugationsstufe des „Cytrotropismus“ die konjugierenden Zellen ebenso zusammen, wie sie auch die Vereinigung von Ei und Sperma leiten.

Man hat sich zwar an die Vorstellung gewöhnt, dass bei der Metazoenbefruchtung dem Sperma der Weg durch ein bloß einseitig vom Ei abgeschiedenes Chemotaktikum gewiesen würde, weil durch Pfeffer's bekannte Untersuchungen die führende Wirkung chemotropischer Substanzen auf das Sperma direkt nachgewiesen worden ist; während noch keine Versuche bekannt sind, welche umgekehrt auch die Anwesenheit einer auf das Ei wirkenden chemotropischen Substanz innerhalb des Spermas aufgefunden hätten. Ich halte es aber

für äußerst wahrscheinlich — für diejenigen Fälle, wo ein Empfängnishügel dem herantretenden Sperma entgegengestreckt wird, sogar für so gut wie sicher — dass auch das Sperma eine für das Ei chemotropisch wirksame Substanz während seines Suchens nach dem Ei abgibt, denn durch eine derartige gegenseitige Aufeinanderrückung würde die Wahrscheinlichkeit des Zusammentreffens von Ei und Sperma außerordentlich gesteigert. Das Sperma wird unter keinen Umständen wegen seiner Kleinheit und wegen der geringen Quantität chemotropisch wirksamer Substanz, die es voraussichtlich bloß enthalten kann, das ihm gegenüber gewaltige Ei zu sich heranziehen können, aber wenn es nahe genug an das Ei herangertückt ist, macht sich das in ihm enthaltene Chemotaktikum doch dadurch geltend, dass es die Oberflächenspannung an der Berührungsstelle herabmindert und dass sich deshalb alsdann die Eioberfläche hier pseudopodienartig als Empfängnishügel vorwölbt. Woher sollte das Ei bei der Bildung des Empfängnishügels merken, dass das Sperma herankommt, wenn das Sperma nicht durch Abgabe gewisser Substanzen selbst seine Ankunft meldete. Aber selbst wenn der Besitz der chemotropisch wirksamen Substanz bloß einseitig beim Ei läge, würde hierdurch die Homologie zwischen dem Herantreten des Spermas an das Ei und zwischen dem Cytotropismus der Rhizopoden nicht zerstört. Denn beide Erscheinungen könnten auch durch eine chemotaktische Wirkung von bloß einer Zelle aus mechanisch-physiologisch erklärt werden, wie aus den früheren Erörterungen (p. 24) entnommen werden kann.

Ich halte den bei Rhizopoden beobachteten *Cytotropismus* für die erste Vorstufe, für die erste Vorbedingung zur Ausbildung jedes weiteren Befruchtungsaktes.

Sobald die cytotropisch zusammengeführten nackten Zellen zur Aneinanderlagerung gebracht worden waren, war auch die Möglichkeit zu einer Verschmelzung der Zellen, mit anderen Worten zur Plastogamie gegeben. Die zähflüssigen Leiber der nackten Zellen mussten unter solchen Umständen nämlich dann verschmelzen, wenn ihre Oberflächenspannung nicht groß genug war, um einer vielleicht mehr oder weniger energischen Berührung gegenüber die Verschmelzung zu verhindern. Was kann aber die Oberflächenspannung zweier aneinandergelagerten Amöben zu gewissen Zeiten so herabgemindert haben, dass sie an den Berührungsstellen zusammenfließen, während sie doch zu anderen Zeiten, wenn man sie künstlich aneinanderbringt, und während sie auch mit andersartigen Amöben nicht verschmelzen?

Ich glaube, dass die Wirkung derselben von den Zellen abgegebenen chemotropisch wirksamen Substanzen, welche die Zellen im Cytotropismus zusammenführen (cf. oben pag. 23), auch die Verschmelzung besorgen konnte. Es werden durch die Einwirkung dieser Sub-

stanzen an den Berührungsflächen chemisch identische Verbindungen sehr leicht entstehen können; die Oberflächenspannung der aneinander gelagerten Flächen konnte somit = 0 werden und die Verschmelzung war dadurch gegeben.

Huppert¹⁾ hat in neuerer Zeit gezeigt, dass die Zellen verschiedener Lebewesen jedenfalls verschiedene chemische Eigenart besitzen, und Jensen²⁾ ist es sogar gelungen zu zeigen, dass die chemische Konstitution ein und derselben Zelle bei sonst gleichem Aussehen zu verschiedenen Zeiten eine verschiedene sein muss. Es lässt sich hieraus begreifen, warum bei Berührungen nackte Amöbenkörper nicht zu allen Zeiten und nicht unter jeden Umständen, fremdartige Amöbenkörper aber überhaupt nicht miteinander verschmelzen.

Wenn zwei Individuen der *Amoeba verrucosa* trotz des bei ihnen beobachteten Cytotropismus bei gegenseitiger Berührung nicht miteinander verschmelzen, so wird das der eigentümlichen hautartigen Beschaffenheit ihres Ektoplasmas zuzuschreiben sein.

Da zur Verschmelzung zweier aneinander liegenden Amöbenkörper bloß eine ausreichend geringe Oberflächenspannung notwendig ist, und da, wie aus den angeführten Untersuchungen Jensen's geschlossen werden darf, die Oberflächenspannung eines nackten Rhizopodenkörpers zu verschiedenen Zeiten eine verschiedene sein muss, so ist es erklärlich, dass plastogamische Verschmelzungen, von cytotropischer Annäherung abgesehen, auch dann eintreten können, wenn andere Umstände die Spannung in der Oberflächenschicht der Amöben genügend herabsetzen (cf. pag. 38).

Hierdurch haftet der Plastogamie noch der Charakter einer gewissen Zufälligkeit an, sie kann zu sehr verschiedenen Zeiten eintreten. So wenig zeitlich fixiert demnach die Plastogamie bei den Rhizopoden erscheint, so ist doch kein Zweifel, dass sie die Entwicklungsbasis für die weiteren Befruchtungsvorgänge abgegeben hat.

Ohne vorausgegangene Verschmelzung der Zelleiber (Plastogamie) war natürlich eine Verschmelzung von Kernen (Karyogamie) nicht möglich; wie hätten die Kerne verschiedener Individuen zur Vereinigung kommen sollen, wenn nicht ihre Zelleiber bereits eine Verbindung eingegangen gewesen wären.

Die Plastogamie ist die zweite Vorstufe für die weitere Ausbildung des Befruchtungsaktes.

Die Verschmelzung der Zelleiber während der Plastogamie musste aus rein physikalischen Gründen (osmotische Gesetze) einen gesteigerten Austausch von Substanzen zwischen den zusammengetretenen Zellen bewirken, da die Körpermassen derselben nicht mehr durch verdichtete Oberflächenschichten getrennt waren.

1) Huppert, „Ueber die Erhaltung der Arteeigenschaften“. Prag 1896.

2) Arch. d. ges. Phys., Bd. 62, 1895, S. 172—200.

Unter manchen vielleicht sehr gleichgiltigen Substanzen, welche hier von der einen Zelle in die andere wahrscheinlich übertraten, mögen nun einige gewesen sein, welche nicht nur in die lebende Materie der Tiere aufgenommen wurden, sondern die in den aus der Konjugation hervorgegangenen Tieren, einerlei ob die Tiere auch nach der Konjugation zu einem Tiere verschmolzen weiterlebten, oder ob sie nach der Konjugation wieder auseinandertraten, eine hervorragende Rolle zu spielen im Stande waren.

Zwar lässt sich über die speziellere Bedeutung und Art dieser Stoffe vorläufig eine befriedigende Theorie nicht aufstellen, immerhin aber wird die Annahme erlaubt sein, dass von allen wechselseitig ausgetauschten Stoffen die am wertvollsten waren, die nach dem Austausch in die Kerne der Tiere aufgenommen werden konnten. Die hervorragende Rolle, welche den Kernen bei den höheren Befruchtungsvorgängen zukommt, und die Ueberzeugung, dass die Plastogamie und die höheren Befruchtungsvorgänge dem Prinzip nach ähnlichen Zwecken, wenn auch in sehr verschiedenem Grade dienen, machen diese Annahme sehr wahrscheinlich.

Es ist ja a priori unbestreitbar, dass der Kern während des Lebens der Zellen Substanzen aus dem Zelleibe aufnehmen muss, wie sollte er sonst wachsen. Sind aber während der Plastogamie Substanzen aus einem anderen Tiere in den Zelleib übergetreten, so können sie geeigneten Falls auch von hier aus in dem Zellkern aufgenommen werden.

Die Stoffaufnahme des Kerns aus dem Zelleib heraus scheint zur Zeit der Kernteilung ganz außerordentlich gesteigert zu sein.

Es ist nämlich eine ganz bekannte Erscheinung, dass bei Eintritt der Kernteilung der Kern sich mehr oder weniger mächtig aufbläht, und es ist schon von verschiedenen Seiten (Flemming, Schewiakoff, Rhumbler) die wohlbegründete Vermutung ausgesprochen worden, dass die Aufblähung des Kernes auf den ersten Stadien seiner Teilung dem Eindringen von Zelleibflüssigkeit in den Kern zuzuschreiben ist. Bei Pigmentzellen kann man sogar die direkte Wahrnehmung machen, dass vor der Kernteilung im Zelleib gelegene Pigmentkörnchen während der ersten Stadien der Kernteilung in das Kernlumen hineingeschwemmt werden, sobald sich die Kernmembran aufgelöst hat; hierdurch ist die Flüssigkeitsaufnahme des Kerns ad oculos demonstriert, und wenn ich auch in einer früheren Arbeit¹⁾ diese Flüssigkeitsaufnahme als einen zur karyokinetischen Teilung mechanisch notwendigen und durch die vorausgehenden Zellveränderungen (Ausbildung der Astrosphäre) selbst mechanisch begründeten und me-

1) Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. III, 1896, S. 527—623 und Bd. IV, 1897, S. 659—730.

chanisch verständlichen Vorgang dargestellt habe, so wird man doch annehmen dürfen, dass in der mechanischen Bestimmung die Bedeutung dieser Flüssigkeitsaufnahme von Seiten des Kerns noch nicht erschöpft ist. Im Uebrigen ist die Flüssigkeitsaufnahme von Seiten des Kerns zu Beginn seiner Teilung keineswegs auf die Karyokinese beschränkt, auch bei der Teilung der Foraminiferen, die offenbar bei den verschiedenen Gruppen in verschiedener Weise vor sich gehen kann, tritt eine manchmal außerordentlich erhebliche Flüssigkeitsaufnahme ein, so habe ich z. B. bei *Saccamina* eine recht bedeutende Flüssigkeitsaufnahme des Kerns zu einer Periode konstatieren können, die offenbar ganz kurze Zeit vor der Fortpflanzung und der damit wahrscheinlich verbundenen simultanen multiplen Kernvermehrung lag. Diejenigen Foraminiferenkerne, welche sich nach den Schaudinn'schen multiplen Teilungstypen vermehren, nehmen sogar nach den Beobachtungen Schaudinn's die Flüssigkeit aus dem umgebenden Zelleibplasma in Gestalt deutlich sichtbarer Vakuolen auf, bevor sie in mehrere Kerne zerfallen.

Ich halte den Uebertritt von Flüssigkeit aus dem Zelleib in den Kern hinein vor der Kernteilung für eine allgemein verbreitete prinzipiell wichtige¹⁾ Erscheinung, von der vielleicht bloß einige weniger bedeutungsvolle direkte Kernteilungen eine Ausnahme machen.

Da nun der Kern zur Zeit seiner Teilung nach der vorgebrachten Ansicht im ausgiebigsten Maße Substanzen aus dem Zelleibe in sich aufnimmt, so mussten plastogamische Zelleibkonjugationen dann am wirksamsten sein, wenn sie in möglichster Nähe einer Kernteilungsperiode eintraten, denn dann konnten die gegenseitig ausgewechselten Zelleibsubstanzen am schnellsten und sichersten (während der Aufblähung des Kerns) in die Kerne

1) Ich möchte daran denken, dass der in Teilung begriffene Kern durch die Flüssigkeitsaufnahme sein für die nächste Zellgeneration wichtiges Gepräge erhält, so dass erst während des Teilungsaktes bestimmt wird, was aus den neu entstehenden Tochterzellen werden wird. Es ließe sich auf diese Weise leicht eine Vorstellung gewinnen, wie aus einer Zellgeneration eine andere von ihr verschiedenartige Zellgeneration hervorgeht; auch ließe sich, wie mir scheint, eine weit einfachere Vorstellung des gesamten Vererbungsapparates auf Grund der gemachten Anschauungen gewinnen, als sie z. B. Weismann's Theorie enthält. Aus ein und derselben Art von Kernsubstanzen können auf längerem oder kürzerem Wege ganz verschiedene Substanzen zu verschiedenen Kernteilungsperioden dadurch hervorgehen, dass zu den verschiedenen Zeiten die Zelleibflüssigkeit, die vor der Kernteilung in den Kern eintritt, eine verschiedene ist. Der Kern bestimmt mit den Einwirkungen der Umgebung den Zelleib, d. h. dessen Verhalten, seine weitere Ausbildung und seine Arbeit. Der Zelleib wiederum bestimmt die Zeit und Besonderheit der Kerne der folgenden Generation. Weitere Begründung in späteren Arbeiten.

aufgenommen werden. Wir sehen, dass es zweckmäßig sein musste, die Plastogamie in möglichste Nähe der Kernteilungsperiode zu verschieben. Wir gewinnen ein Verständnis dafür, dass die Zuchtwahl aus einfacher Plastogamie die Cytogamie der Foraminiferen hervorbilden konnte, denn die Cytogamie ist ja, bei Lichte besehen, nur eine ausschließlich in die Vorperiode der nachfolgenden Kernteilungen verschobene Plastogamie.

Auch verschiedene Abstufungen der Cytogamie werden sich voraussichtlich bei den Foraminiferen noch auffinden lassen, sie sind z. T. schon gefunden; so findet nach den Untersuchungen Schaudinn's die Cytogamie bei *Discorbina* offenbar früher statt als bei *Patellina*, denn die Koppelpaare der *Discorbina* kriechen noch lange umher, bevor sie sich fortpflanzen und bevor die hierzu notwenige Kernvermehrung eintritt, *Patellina* schreitet nach der Cytogamie direkt zur Fortpflanzung. Ich glaube, dass *Patellina* hierin den höheren Standpunkt einnimmt, und zwar aus zwei Gründen.

Erstens hat die Verschmelzung der Einzeltiere eine Verminderung der Speziesvertretungen in dem Kampf ums Dasein zur Folge; zwei oder mehr zusammengetretene Individuen werden in diesem Kampfe in den meisten Fällen wie eines behandelt werden, von Feinden z. B. wird ein solches Aggregat meist mit einemmale vernichtet werden. Für die Spezies muss es also von aprioristischem Standpunkte aus betrachtet von Nutzen sein, wenn die Individuen von einander getrennt bleiben, sie strebt ja allenthalben nach einer möglichsten Vermehrung und Ausbreitung ihrer Individuen, und die Verschmelzungen sind diesem Streben entgegen. Wo Verschmelzungen von Individuen eintreten und sich in Kampf ums Dasein als zeitweise wiederkehrende Erscheinung, wie bei den besprochenen Konjugationsvorgängen, erhalten haben, da muss die Verschmelzung einen ganz besonderen Nutzen mit sich gebracht haben, der größer war als der Nachteil, den die Verschmelzung für die Spezies in sich barg. Es war aber auch dann nützlich die Verschmelzung auf eine möglichst kurze Periode zu beschränken. Je rascher und vollkommener der Austausch der nutzbringenden Substanzen sich vollziehen konnte und je schneller die Herabminderung der Speziesvertretungen durch Wiederauseintreten der verschmolzenen Individuen oder gar wie bei den Foraminiferen durch Ausbildung einer weit größeren Zahl neuer Individuen beseitigt werden konnte, desto nützlicher musste es für die Spezies sein. In dieser Richtung ist aber *Patellina* augenscheinlich weiter gekommen als *Discorbina*.

Zweitens: Wenn die Bedeutung der Verschmelzungserscheinungen in dem Austausch von irgendwie¹⁾ verschiedenartigen Sub-

1) Ich lasse es ganz dahingestellt, worauf die Verschiedenheiten beruhen, ob in der stofflichen Zusammensetzung oder in Struktureigentümlichkeiten. Die

stanzen zwischen den verschmolzenen Tieren zu suchen ist, wie ja allgemein angenommen wird, dann wird es vermutlich auch von besonderem Werte gewesen sein, wenn die Tiere vor ihrem Zusammen-treten Zeit hatten, die Tauschsubstanzen möglichst individuell charakteristisch auszubilden. Eine frühzeitige Verschmelzung wird aber aus naheliegenden Gründen der Ausbildung von charakteristischen, individuell ausgebildeten Austauschsubstanzen in den beiden Tieren entgegengearbeitet haben, beide Tiere stehen ja während der Verschmelzungszeit unter denselben äußeren Verhältnissen, Nahrung, Licht, Wärme etc. Also auch aus diesen Gründen scheint mir die kürzere Beschränkung der Verschmelzungszeit bei *Patellina* eine höhere Stufe darzustellen, als die Ausdehnung derselben über eine gewisse Lebensperiode bei *Discorbina*.

Nach den vorliegenden Betrachtungen würde sich also für Plastogamie und Cytogamie der gemeinsame Zweck ergeben, dass in den auf die Plastogamie und Cytogamie folgenden Zellkerngenerationen die zwischen den verschmolzenen Zellen ausgetauschten Substanzen und die schon vorher in den Kernen anwesenden Substanzen gemeinsam vorhanden sind.

Es liegt auf der Hand, dass auch die für die Weiterbildung des Befruchtungsaktes wichtige Kernverschmelzung denselben Erfolg haben muss, und dass es auch hier am zweckmäßigsten war, wenn die hier als neue Erscheinung auftretende Verschmelzung der Kerne möglichst bald nach einer vorausgegangenen Teilung der beiden zur Verschmelzung gelangenden Kerne eintrat, weil die Kerne während ihrer Teilung die maßgebenden Austauschsubstanzen am ausgiebigsten in sich aufnehmen und weil diese Substanzen bei möglichst baldiger Kernverschmelzung am wenigsten einseitiger, d. h. bloß von dem eigenen Zellkern vermittelter Benutzung ausgesetzt sein werden.

Jeder Kern hat sich bei seiner letzten der Karyogamie vorausgehenden Teilung mit den Austauschstoffen seines eignen Zelleibes beladen. Die bezweckte Vermengung der beiderseitigen Ladungen musste sich offenbar um so rascher bewerkstelligen lassen, je näher die Kerne nach erfolgter Zelleibvereinigung aneinanderrückten und je geringere Hindernisse die Kernmembranen dem gegenseitigen Austausch der wichtigen Ladungen entgegensezten. Rückten die Kerne, bevor ihre Kernmembran nach der letzten Teilung¹⁾ ihre frühere

Annahme eines Austausches von absolut in jeder Beziehung gleichen Substanzen wäre natürlich ganz ohne Sinn und könnte für sich allein mechanisch niemals erklärt werden.

1) In den meisten Fällen wird bekanntlich die Kernmembran während der Kernteilung aufgelöst, um erst nach Ausbildung der Tochterkerne wieder zu erscheinen. Bei den *Testaceen* (*Euglypha*, *Cyphoderia*) bleibt die Membran zwar erhalten, sie verliert aber ihre frühere Festigkeit und wird offenbar in einen

Festigkeit wieder erlangt hatten, bis zu ihrer Berührung aneinander oder löste sich die Kernmembran an der Berührungsstelle der Kerne auf, oder schwanden die Kernmembranen bevor die Kerne zusammenkamen oder besaßen schließlich die Kerne schon zur Zeit der Zellverschmelzung keine Membran mehr, so musste offenbar in diesen Vorgängen die ideal beste, weil rascheste und gründlichste Vermengung der wichtigen Substanzen erreicht sein. Man kann sich daher leicht vorstellen, wie die Zuchtwahl allmählich solchen Fällen den Vorzug gab, wo eben geteilte Kerne zusamentraten, die nach der kurz voraufgegangenen letzten Teilung ihre Kernmembranen noch nicht wieder in die normale Festigkeit zurückgeführt hatten; es lässt sich leicht begreifen, dass die Zuchtwahl in der aufgegriffenen Richtung zur Kernverschmelzung führen musste, die durch den Mangel einer Kernmembran oder durch den zähflüssigen Zustand derselben ermöglicht war.

Während die Cytogamie der Foraminiferen aus einer kurz vor der Kernteilung stattgefundenen Plastogamie ihren Ursprung genommen hat, ist die Karyogamie durch die natürliche Zuchtwahl aus solchen Plastogamien entstanden, welche kurz nach stattgefundener Kernteilung eintraten.

Die Kernverschmelzung, deren phylogenetische Entstehung sich also auf Grund der vorgetragenen Anschauungen sehr wohl verstehen lässt, und die sich als Grundprinzip in allen höheren Befruchtungsvorgängen¹⁾ wieder findet, brachte aber ein neues Motiv in die Konjugationsvorgänge. In dem aus der Karyogamie hervorgehenden Kern und in dessen Descendenten waren nämlich außer den ursprünglichen, jedem Einzelkern angehörigen Kernstoffen nicht nur Zelleibstoffe aus beiden Konjuganten (wie bei der Cytogamie), sondern auch die Kernstoffe des anderen Konjuganten vorhanden. Neue Vorteile scheinen aus der direkten Zusammenfügung der Kernsubstanzen selbst erwachsen zu sein, denn auf sie hat sich die Zuchtwahl ganz besonders geworfen, sie ist ja in den Lebenskreislauf der weitaus meisten Organismen (nicht aller: cf. Parthenogenese) als notwendiges Glied aufgenommen worden.

Ursprünglich ist offenbar die Karyogamie noch immer mit einer gleichzeitigen Plastogamie verbunden gewesen, wie bei *Euglypha* und bei *Actinophrys*, wo zwei gleich große Konjuganten (d. h. Zellen) zusammentreten; da aber der Kern nach kurz voraufgegangener Teilung die wesentlichen Austauschstoffe besaß, um deretwillen nun die

flüssigen, wenn auch sehr zähflüssigen Zustand übergeführt, der eine Verschmelzung der Kerne in diesem Zustand erleichtern muss.

1) Die parthenogenetischen Befruchtungsvorgänge sind offenbar als Rückbildungen aufzufassen, auf die ich vorläufig nicht weiter eingehe.

Karyogamie weiter gezüchtet wurde, so ist es leicht verständlich, dass die Zuchtwahl ihr Hauptziel auf die Vereinigung der Kerne und nicht auf diejenige gleich großer Zelleiber richtete. Es ist bekannt, dass sie bei der Befruchtung der Metazoen schließlich den Zelleib der männlichen Zelle auf ein Minimum reduziert hat, um ihm durch geringere Belastung das Aufsuchen der weiblichen Zelle zu erleichtern, welche wegen der notwendigen Nahrung und des notwendigen plasmatischen Baumaterials für ihre späteren Zeldescendenten, d. h. für den Embryo, einer massigen Ausbildung des Zelleibes nicht entbehren konnte; es ist auch bekannt, dass sich zwischen der karyogamischen Konjugation gleich großer Zellen und derjenigen von der so auffallend kleinen Sperma- und der relativ so großen Eizelle alle phylogenetischen Zwischenstufen bei den niederen Organismen (z. B. bei den Infusorien und den Algen) finden, so dass ich hierauf nicht näher einzugehen brauche.

Während nach der einfachen Plastogamie die konjugierten Zellen ohne weiteres wieder auseinandertreten konnten, nachdem sie ihre Austauschstoffe ausgewechselt hatten, weil auch nach der Konjugation noch für jede Zelle ein Kern vorhanden war, so war dies nach der Karyogamie nicht möglich, weil die beiden verschmolzenen Individuen zusammen bloß einen gemeinsamen Kern besaßen. Erst nachdem der Verschmelzungskern eine Teilung durchgemacht hatte, konnten aus dem Verschmelzungsprodukt wieder zwei Zellen entstehen, die nun entweder, bei den Protozoen, als die Stammeltern einer neuen Zellgeneration auseinander gingen, oder als erste Furchungszellen, bei den Metazoen, in Zusammenhang blieben.

Ueber die Bedeutung des Zusammentretens der Kernsubstanzen lässt sich ein sicherer Aufschluss aus dem bis jetzt vorliegenden Material nicht gewinnen. Man wird sie vielleicht mit Weismann in der Schaffung neuer Vererbungstendenzen (durch die Mischung der mütterlichen und väterlichen Vererbungstendenzen) suchen dürfen. Ich will hier aber auch garnicht die Bedeutung des Befruchtungsaktes näher diskutieren, sondern wollte nur zu zeigen versuchen, wie sich die Vorgänge der Befruchtung aus einfacheren Vorgängen ableiten lassen.

Von den Kernstoffen wird nach unseren heutigen Anschauungen dem Chromatin eine ganz besondere Wichtigkeit zugeschrieben. Auf alle Fälle ist das Chromatin derjenige Bestandteil des Kerns, dessen Verhalten sich während des Zellebens bis dato wegen seiner leichten Sichtbarmachung durch künstliche Färbungsmittel am besten kontrollieren lässt. Es hat sich nun gezeigt, dass in gewissen Perioden des Kerns, zur Zeit der Kernteilung nämlich, das Chromatin in ganz bestimmter, für jede Zellenart typischer Form, in Stäbchen-, Schleifen- oder Kugelgestalt auftritt und dass die Zahl der so entstehenden Gebilde, die bekanntlich als Chromosomen bezeichnet werden, gleichfalls

für jede Zelle eine typische ist. Aus diesem Verhalten des Chromatins und aus der peniblen Accuratesse, mit welcher während der hier nicht weiter zu besprechenden indirekten Kernteilung jedes einzelne Chromosom seiner Länge nach in zwei Chromosomen gespalten wird, damit jeder Tochterkern wieder seine Normalzahl von Chromosomen erhält, lässt sich zum Mindesten schließen, dass das in den Chromosomen enthaltene Chromatin einen Bestandteil des Kerns darstellt, der nicht bloß durch seine irgendwie oder irgendwo im Zellkern untergebrachte Quantität im Haushalte des Zellorganismus wirkt, sondern der in einer gewissen Struktur, zu einer bestimmten Zahl von organähnlichen Gebilden, den Chromosomen nämlich, in gewissem Grade individualisiert vorhanden sein muss, wenn Zelle und Zellkern ein normales Leben führen sollen.

Wenn nun während der Karyogamie zwei Zellkerne miteinander verschmelzen, und jeder Kern bei dieser Verschmelzung seine übliche Zahl von Chromosomen mitbringt, so müssten eigentlich die aus der Karyogamie hervorgegangene Kerngenerationen eine doppelt so große Zahl von Chromosomen aufweisen, als die früheren Kerngenerationen, welche den karyogamisch verbundenen Kernen voraufgegangen sind.

Bei der Befruchtung des Metazooeneies wird einer solchen Verdopplung bekanntlich durch die Reduktionsteilungen gesteuert, welche den Kernen der Geschlechtsprodukte schon vorher zur Zeit ihrer Reifung die Hälfte der sonst üblichen Chromosomenzahl fortnehmen, so dass die kopulierenden Geschlechtskerne die Normalzahl von Chromosomen wieder zusammenfügen, da jeder von ihnen die Hälfte der Normalzahl zur Kernverschmelzung mitbringt. Die Reduktionsteilungen gehen am reifenden Ei bekanntlich unter der Erscheinung der Richtungskörperbildung vor sich, d. h. von den bei den Teilungen entstehenden Tochterkernen wird einer, dem Zerfall preisgegeben, nach Außen abgesetzt, und nur einer bleibt im Ei zurück, um die Kopulation mit dem Spermakern vorzunehmen.

Bei den Rhizopodenkernen war es bis jetzt nicht möglich, die Zahl der Chromosomen sicher festzustellen; man weiß daher nicht, ob auch hier eine Herabsetzung der Chromosomenzahl auf die Hälfte stattfindet, bevor die Karyogamie eintritt.

Wohl weiß man aber, dass der Richtungskörperabstoßung des Metazooeneies entsprechende Vorgänge auch bei den Rhizopoden und Heliozoen vorkommen. Niemand wird zweifeln, dass die von Blochmann bei *Euglypha* (cf. S. 75) beobachtete Abstoßung einer Kernteilhälfte in einer vom Weichkörper neu erbauten aber von ihm wieder verlassenen Schale, und gar die von Schaudinn für *Actinophrys* festgestellte Ausstoßung von Kernteilhälften vor der Karyogamie, mit der Abstoßung der Richtungskörperchen der Metazooeneiern eine zu Homologieschlüssen zwingende Aehnlichkeit besitzen. Schaudinn hat

in richtiger Erkenntnis dieser Homologie die bei *Actinophrys* abgestoßenen Tochterkerne als Reduktionskörper bezeichnet¹⁾.

Kann man sich aber eine Vorstellung davon machen, warum und auf welche Weise sich diese höchst merkwürdigen Reduktionsteilungen aus anderen Vorgängen entwickelt haben und lassen sich bei den Rhizopoden, die ja stufenweise Uebergänge zu der Karyogamie in ihren Reihen erkennen ließen, vielleicht auch Uebergänge zu der Absetzung der Reduktionskörper auffinden?

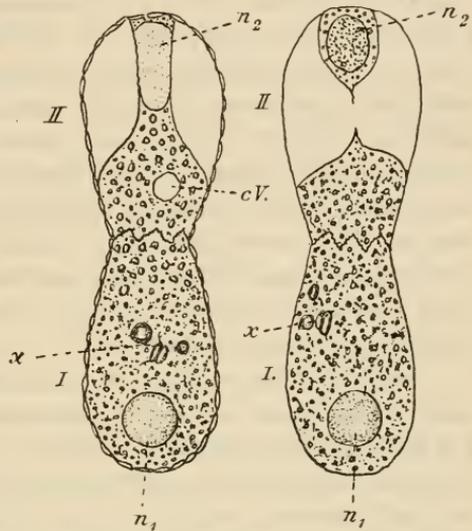
Fig. 14. Erzeugung und Abstoßung eines Krüppelindividuums von *Euglypha alveolata* Duj.

a) Aus der Schale des durch Knospung vom Muttertier I entstandenen Tieres II beginnt das Plasma sich zurückzuziehen. Im Grunde der Schale sitzt es noch fest und umschließt hier den etwas in die Länge gezogenen Kern n_2 .

b) Die letzte Plasmabrücke zwischen dem Muttertier I und dem Tochtertier II ist durchgerissen; der Kern n_2 ist abgestorben.

n_1 = im Muttertier zurückbleibender Tochterkern; cV = kontraktile Vakuole; x = Nahrungskörper.

Nach Blochmann.



Zur Beantwortung dieser Frage scheint mir das von Blochmann beobachtete Verhalten der *Euglypha* von Wichtigkeit zu sein. Es wird hier bei der Ausstoßung des Kerns noch eine vollkommene Schale aufgebaut (Fig. 14); es macht den Eindruck als ob ein vollkommen normales Tochtertier aus dem Muttertier hervorsprossen sollte, dem Tochtertier wird dann aber der ganze oder doch fast der ganze (Fig. 14) Protoplasmaleib von der Mutter wieder entrissen, das Tochtertier wird dadurch zum Krüppel und stirbt mit dem ihm übermittelten Tochterkern ab.

Nun wissen wir durch die Untersuchungen Maupas' über die Konjugation der Infusorien, dass diese Protozoen, wenn sie an der Konjugation verhindert werden, allmählich der Degeneration anheimfallen und zu Grunde gehen. Die Teilungen liefern mit der Zeit mit anderen Worten, wenn sich nicht Konjugation von Zeit zu Zeit zwischen sie einschleibt, krüppelhafte Individuen, die nicht mehr zu leben im Stande sind.

1) Von der Bezeichnung „Richtungskörper“ wurde Abstand genommen, weil die Abstoßungsstelle in keiner Beziehung zur Teilungsebene der nächsten Zellteilung steht, während bei den meisten Metazoen eine derartige Beziehung vorliegt.

Während nun bei den Infusorien sich die Verkrüppelung allmählich an den durch die Teilungen aneinander gereihten Generationen geltend macht, tritt sie offenbar bei *Euglypha* in einer zeitlich zusammengedrängten Form auf; die Teilungsfähigkeit wird bis zum äußersten ausgenutzt und der Defekt, welcher durch die Teilungen in dem Haushalte des Tierkörpers eintritt, macht sich mit einem Male geltend, indem ein nicht mehr lebensfähiger Krüppel zuletzt erzeugt wird.

Wenn schon früher die Richtungskörperchen der Metazoen von Bütschli als Abortiveier, als verkrüppelte Eier, angesehen worden sind, so ist die Reduktionskörperbildung von *Euglypha* meiner Ansicht nach ein zwar aus weiter Ferne herbeigeholter aber trotzdem in seiner Klarheit bis jetzt einzig dastehender Beleg für diese Ansicht. Man sieht hier noch, dass ein gleiches Individuum erzeugt werden sollte, es gebrach aber dem durch die Teilungen geschwächten Tierorganismus an Kraft zwei Individuen lebenskräftig auszugestalten, eins ward zum totgeborenen Krüppel, und nur das andere blieb lebensfähig, aber wohl auch nur dann lebensfähig, wenn es mit einem anderen Tier in Karyogamie treten konnte.

Ich halte, kurz gesagt, die Abstoßung der Kernteilhälften, wie sie uns bei *Euglypha* in ursprünglichster Form, bei *Actinophrys* und bei den Metazoen in abgekürzter Form in der Richtungskörperbildung vorliegt für das Produkt derselben krüppelhaften Teilungen, wie sie auch bei den Infusorien, wenn auch in allmählicherem Eintreffen sicher konstatiert sind, sobald die Konjugation und die mit ihr verbundene Karyogamie ausbleibt.

Wie nun diese krüppelhaften Teilungen während der Reduktionskörperbildung schon bei den Rhizopoden oder später zu genau normierten, die Halbzahl der Chromosomen herbeiführenden Reduktionsteilungen geworden sein mögen, das lässt sich bei unserer heutigen Unkenntnis über die Chromosomenzahl bei den Rhizopoden nicht entscheiden. Bei den Metazoen gemachte Erfahrungen müssen herangezogen werden, wenn man sich auch hier eine Stufenleiter allmählicher Entwicklung konstruieren will.

Die Reduktion der Chromosomenzahl ist offenbar demselben Verkrüppelungsvorgang zuzuschreiben, der auch die Absetzung einer nicht vollausgebildeten Tochterzelle während der Reduktionskörperbildung veranlasst hat.

Wie oft auch das Gesetz von der Konstanz der Chromosomenzahl im ganzen Bereich der Metazoen Bestätigung gefunden hat, so ist es doch nicht ohne Ausnahme. Gelegentlich trifft man Zellen, die während ihrer Teilung eine abnorme Chromosomenzahl zur Ausbildung bringen, so sind nach vom Rath¹⁾: „Bei Generationen nach

1) cf. vom Rath, „Ueber die Konstanz der Chromosomenzahl bei Tieren“, Biol. Centralbl., Bd. XIV, 1894, S. 469.

Verletzungen und ebenso bei den oft schnell aufeinander folgenden Kernteilungen der Sexualzellen pathologisch veränderte Mitosen mit abnormer Chromosomenzahl keineswegs besonders selten“. Bei den Pflanzen scheinen Unregelmäßigkeiten in der Chromosomenzahl sogar recht häufig vorzukommen.

Da die gelegentlichen Ausnahmen also keineswegs auf gewisse Zellen beschränkt sind, und da sie unter besonderen Verhältnissen besonders zahlreich auftreten können, so wird man vielleicht annehmen dürfen, dass auch bei den krüppelhaften Teilungen, welche durch die voraufgegangene andauernde Teilungsarbeit verursacht waren, die Zahl der Chromosomen nicht immer dieselbe war, wie bei den gewöhnlichen, mit normaler Tochterzellenbildung endenden Teilungen; ja Schwankungen in der Chromosomenzahl mögen bei den krüppelhaften Kernteilungen, bei denen ja irgendwelche Störungen im Organismus mitwirkten, besonders häufig gewesen sein. Unter den Krüppelteilungen mit abnormer Chromosomenzahl werden dann diejenigen die günstigsten gewesen sein, welche die Hälfte der Chromosomenzahl normaler Teilungen aufwiesen, weil dann durch die Verschmelzung zweier Kerne die Normalzahl wieder erreicht wurde, die für das Wohlgedeihen der Zellen von großer Wesentlichkeit ist, wie man aus der weiten Verbreitung einer Konstanz der Chromosomenzahl schließen muss. Zellen, welche vor der Karyogamie während ihrer Krüppelteilungen aus irgend welchen Ursachen zufällig gerade die Hälfte ihrer Chromosomen im Kern zurückgehalten hatten, waren nach der Karyogamie höchst wahrscheinlich lebenskräftiger als solche, welche eine x-beliebige Chromosomenzahl nach der Krüppelteilung enthielten; sie vererbten ihre Eigentümlichkeit auf ihre Descendenten, so mag sich allmählich die Reduktionsteilung mit genau formierter Chromosomenzahl (Hälfte der Normalzahl) aus Teilungsvariationen hervorgebildet haben.

6. Zusammenfassung.

Der erste Ursprung des Befruchtungsaktes der Metazoen kann bis zu den Rhizopoden zurück verfolgt werden.

In dem Vermögen, zeitweise auf Artgenossen chemotropisch wirksame Substanzen abgeben zu können, war die Möglichkeit zu einer gegenseitigen Aneinanderlagerung von nackten Zellen der gleichen Art gegeben. „Cytotropismus“.

Der von keiner Membran umschlossene Protoplasmaleib der Rhizopoden, trug die physikalische Möglichkeit in sich, mit anderen ihm durch den Cytotropismus angelagerten Protoplasmakörpern der gleichen Art zu verschmelzen. „Plastogamie“.

Bei ursprünglich mehr oder weniger zufälligen, oder wenigstens noch nicht an einen bestimmten Zeitpunkt gebundenen Verschmelzungen

der Protoplasmaleiber traten in Folge der Verschmelzung und in Folge der osmotischen Gesetze Substanzen von dem einen Tier in das andere über und umgekehrt. Unter diesen Substanzen waren solche, welche den verschmolzenen Tieren gewisse Vorteile, wahrscheinlich eine höhere Lebensenergie, mitteilten. Im Kampf ums Dasein werden daher diejenigen Tiere bevorzugt, die während der Verschmelzungen möglichst vorteilhafte Stoffe in sich aufzunehmen und an das andere Tier abzugeben im Stande waren. Die Verschmelzungen verloren daher allmählich den Charakter des bloß „Zufälligen“ und wurden nach und nach zu „notwendigen“ Vorgängen.

Von den, zwischen den Zellen während der „Plastogamie“ ausgetauschten Stoffen waren offenbar diejenigen die wirksamsten, die von dem Kern assimiliert oder sonst wie in seine Struktur aufgenommen werden konnten. Da nun der Kern während seiner Teilung in ausgiebigstem Maße Substanzen aus dem Zellleibe aufnimmt, so waren diejenigen Plastogamien die vorteilhaftesten, welche kurz vor oder kurz nach einer Kernteilungsperiode eintraten.

Bei der Cytogamie der Foraminiferen wurde die Plastogamie vor die während der Fortpflanzung gesteigerte Kernteilungsperiode verlegt. Zu einer Karyogamie kam es bei der Cytogamie nicht, weil die Kerne während ihrer Teilung schon die ausgewechselten Stoffe in sich aufnehmen konnten. Ganz anders verhielt es sich aber dann, wenn die Vereinigung der Zellen kurz nach der Kernteilung stattfand.

Nach der Kernteilung hatte jeder Kern aus seinem eignen Zellleib die zum Wechseltausch bestimmten Substanzen in sich aufgenommen, sollte daher der Wechseltausch selbst stattfinden, so mussten nach der Plastogamie die Kerne möglichst schnell in nahe Verbindung treten. Den größten Vorteil aus der „Plastogamie nach voraufgegangener Kernteilung zogen diejenigen Individuen, die ihre Kerne möglichst nahe aneinanderbrachten und bei denen die Hindernisse zum Austausch der in den Kernen enthaltenen Stoffe am geringsten waren, solche Kerne die beim Austausch nicht den Widerstand der Kernmembran zu überwinden hatten, die also vielleicht noch von der kurz vorher stattgehabten Kernteilung her eine stark gelockerte oder gar keine Membran mehr besaßen. Waren aber während der Plastogamie membranlose Kerne im Vorzuge, weil ihre Annäherung den größten Nutzen brachte, so werden allmählich Individuen gezüchtet worden sein, die zur Zeit eines länger oder kürzer andauernden Kernmembranmangels sich plastogamisch verbanden und dann die Kerne möglichst nahe, schließlich bis zur Berührung aneinandertreten ließen. Bei der Berührung verschmolzen dann die membranlosen Kerne miteinander, anfangs vielleicht mehr oder weniger zufällig, später mehr und mehr notwendig, weil die Kernverschmelzung den

innigsten wirksamsten Austausch der Tauschsubstanzen gestattete und weil deshalb die Individuen am besten fortkamen, bei denen Kernverschmelzung „die Karyogamie“ stattgefunden hatte.

Aber bevor es zur Karyogamie kam, waren die Protoplasmaleiber der Vorahren schon an die Plastogamie gewöhnt, sie konnten ohne die Austauschstoffe der Plastogamie auf die Dauer keine lebensfähigen Individuen erzeugen, sie brachten krüppelhafte Descendenten hervor, wenn sie die Austauschstoffe über größere Fortpflanzungsperioden hin entbehren mussten.

Auch die an Karyogamie gewöhnten Zellen tragen noch die Folgen von der Angewöhnung der Vorahren an die notwendig gewordenen Austauschstoffe, ihre letzten Teilungen sind krüppelhaft. Die selben Teilungen, während der die Kerne vor der Karyogamie die Austauschsubstanzen aus dem eignen Zelleib 'aufsaugen', setzen auch die Reduktions- bzw. die Richtungskörperchen ab.

Die Karyogamie ist ein Prozess, der neben den Vorteilen, die er in sich birgt, den Nachteil hatte, dass er durch die Kernverschmelzung die Zahl der Individuen im Kampf ums Dasein während der Zeit der Verschmelzung auf die Hälfte herabminderte. Unter den anfänglich und bei manchen Rhizopoden noch heute stattfindenden Verschmelzungen „zu verschiedener Zeit“ wurde das Minimum der Notwendigkeit bevorzugt. Die Karyogamie wurde schließlich so lang verschoben als irgend möglich, sie trat erst dann ein, wenn sich schon das Krüppelhaftwerden der Zelldescendenten Geltung verschaffte; so wurden die Krüppelteilungen bzw. Krüppelknospungen der *Actinophrys* und der Eizellen der Metazoen vielleicht auch der *Euglypha* und die Karyogamie derselben zu kurz aufeinanderfolgenden Vorgängen, zu Vorgängen, von denen der eine den andern notwendig machte, wenn Weiterleben der Art gesichert werden sollte.

Wenn ich die Reduktionskörper — bzw. die Richtungskörperbildung somit auf eine Verkrüppelung zurückführe, so soll damit durchaus nicht gesagt sein, dass sie für das Ei bzw. für die Rhizopoden, von dem sie abgestoßen werden, nicht trotzdem eine tiefgreifende Bedeutung haben könnten. Im Gegenteil muss eine solche Bedeutung wohl deshalb angenommen werden, weil die Aufeinanderfolge zweier Krüppelteilungen (zweimalige Richtungsteilung) bei den Metazoen eine so typische Regel geworden ist und weil auch während der Konjugation der Infusorien eine zweimalige Teilung der Mikronuklei stattfindet¹⁾. Es ist klar, dass die phylogenetisch überkommenen Vorgänge, wenn es auch Verkrüppelvorgänge waren, unter der Zuchtwahl in garnicht absehbarer Weise nutzbar gemacht werden konnten. Ich

1) Scheinbar ganz nutzlos und deshalb auch nicht immer vorhanden ist nur die abermalige Krüppelteilung des ersten Richtungskörperchens außerhalb des Eies.

habe aber nur die phylogenetische Seite der Befruchtung beleuchten wollen, und bin der Frage nach der Bedeutung der Einzelvorgänge absichtlich nach Möglichkeit aus dem Wege gegangen, weil ich die Beantwortung dieser Frage für weit schwieriger und zur Zeit für kaum erreichbar halte.

Die Spermatozoen der Metazoen verraten ihre Krüppelnatur dadurch, dass sie auf die Dauer nicht lebensfähig sind — sie vermögen sich nicht zu ernähren — was jede andere lebenskräftige Zelle, ob Protozoe, ob Nervenzelle, Muskelzelle etc. etc., stets kann. Das für den Aufbau der Spermatozoen verwendete organische Material, zur selbständigen Fortführung des Lebens ebenso unzureichend, wie bei den Richtungskörpern¹⁾, wurde nur noch zu einem Zwecke nutzbar gemacht, zur Aufsuchung des Eies und seines Kernes, zur Ermöglichung der Karyogamie, welche aus zwei Todeskandidaten wenigstens eine neue lebenskräftige und entwicklungsfähige Zelle, das befruchtete Ei, zusammenschmolz.

Die Karyogamie brachte weiterhin im Gegensatz zur Plastogamie den neuen Faktor einer Zusammenhäufung der Chromosomen beider Kerne mit sich. Die Konstanz der Chromosomenzahl ist aber für das Gedeihen des Zeldescendenten von großer Bedeutung, das darf man aus ihrer weiten Verbreitung schließen. Die Zuchtwahl wird somit danach gestrebt haben, die Konstanz der Chromosomenzahl auch nach der Karyogamie wieder zu erreichen. Ob ihr das bei den Rhizopoden in allen Fällen und wie ihr das möglich geworden ist, lässt sich leider aus den bei den Rhizopoden vorliegenden Beobachtungen, die bislang über die Zahl der Chromosomen noch keine Auskunft zu geben vermochten, nicht folgern. Man wird aber vielleicht annehmen dürfen, dass die letzten krüppelhaften Teilungen Schwankungen in der Chromosomenzahl mit sich brachten, wie sie anderwärts bei Zellen der verschiedensten Art unter besonderen Umständen beobachtet worden sind. Unter derartigen Schwankungen wären dann diejenigen Teilungen als die günstigsten ausgewählt worden, die nur die Hälfte der üblichen Chromosomenzahl mit sich brachten, weil bei darauf stattfindender Verschmelzung zweier Kerne, dann die Normalzahl wieder erreicht war.

Ich glaube nicht, dass in den vorgetragenen Anschauungen über die phylogenetische Entwicklung des Befruchtungsaktes, wie er sich

1) Wenn die Richtungskörper nicht gleichfalls zu Spermatozoen umgewandelt werden, so liegt das wohl nur daran, weil ihre Berührung mit dem Ei die Gefahr einer Selbstbefruchtung (Inzucht) zu dringend gemacht hätte. Gelegentlich werden ja ausnahmsweise Richtungskörper, wie sonst nur Spermatozoen zur Befruchtung benutzt (cf. Brauer, *Artemia*. Arch. mikr. Anat., Bd. 43).

in höchster Vollkommenheit bei der Heliozoe *Actinophrys* und vielleicht auch bei der Testacee *Euglypha* unter den Rhizopoden vorfindet, wie er aber außerdem bei weiterer Forschung sich noch sehr viel weiter verbreitet in dieser primitiven Tiergruppe ergeben dürfte, irgendwelche Lücke vorhanden oder dass irgend eine Lücke durch eine unerlaubte Annahme ausgefüllt worden ist.

Gewiss ist es ein Mangel meiner Erörterungen, dass sie die vermuteten phylogenetischen Zwischenstufen des Befruchtungsaktes nicht einer durch Descendenz zusammenhängender Rhizopodenreihe entnehmen konnte. Ich bin weit davon entfernt, *Amoeba verrucosa* für eine direkte Ahnin der *Diffugia lobostoma* und diese wiederum für die Ahnin der *Euglypha* zu halten, noch viel weniger bin ich natürlich geneigt, die Heliozoe *Actinophrys* von den genannten Testaceen, oder um zu dem Befruchtungsakt der Metazoen zu gelangen, die Metazoen von Heliozoen ableiten zu wollen. Diesem Mangel lässt sich aber bei unseren heutigen Kenntnissen sicher nicht entgehen und es ist auch zweifelhaft, ob er in Zukunft gehoben werden kann, da ja auch die Ahnen Zeit zu Weiterbildungen und besonderen Umänderungen in diesen Vorgängen gefunden haben müssen, während sich ihre Descendenten an höher stehende Befruchtungsakte gewöhnten. Auf der anderen Seite aber glaube ich, dass der gerügte Mangel thatsächlich nicht so groß ist, als er auf den ersten Blick erscheinen mag. Da die besprochenen Variationen, wie heute schon festgestellt ist, durchaus nicht nur an bestimmte Rhizopodengruppen gebunden sind¹⁾, sondern hier und dort im Reiche der Rhizopoden auftreten, cf. *Euglypha* und *Actinophrys*, so darf man schließen, dass die Möglichkeit, den Befruchtungsakt in bestimmter Richtung zu variieren den Rhizopoden allgemein zugeschrieben werden darf. Unter den als möglich erkannten Variationen habe ich dann diejenigen ausgesucht²⁾, die

1) Nicht einmal an die Rhizopoden allein; so kommen die bei *Actinophrys* beobachteten Vorgänge auch bei den Gregarinen vor, wie aus den Untersuchungen Wolters' hervorgeht.

2) Nicht alle bereits bekannten Variationen des Befruchtungsaktes sind in die vermutete Entwicklungsreihe eingeschoben worden, die Cytogamie der Foraminiferen z. B. nicht, sie hat offenbar nach einer von dem Befruchtungsakt der Metazoen wegführenden Richtung hin variiert; noch mancherlei andere von der Hauptrichtung aberrante Variationen mögen im Laufe der Zeit bei den Rhizopoden bekannt werden. Sollten nicht vielleicht die beiden Kerne der *Amoeba binucleata* Gruber ihren Ursprung einer dauernden Plastogamie ohne Karyogamie zu danken haben, und somit auf eine neue Variante hindeuten.

Auch bei der Konjugation der Infusorien liegt ein in besonderer Richtung variiertes Befruchtungsakt vor, die besondere Richtung ist hier schon durch die Existenz von Makro- und Mikronuklei bedingt. Wie sich hier der komplizierte Konjugationsakt aus den einfacheren Geschehnissen bei den Rhizo-

sich am engsten ohne jegliche Lücken aneinanderschlossen, von der Ueberzeugung ausgehend, dass die dichtgeschlossene Reihe dem Gang der Natur, die keine Sprünge macht, am meisten entspräche, und dass die am engsten gegliederte Reihe deshalb die wahrscheinlichste wäre.

Phylogenetische Spekulationen erheben sich ja nur selten über das Niveau der „Wahrscheinlichkeit“ in die „Gewissheit“ empor. Gewissheit wird man über die Phylogenie des Befruchtungsaktes wohl kaum jemals erlangen; das muss bei Beurteilung der ganzen Frage und dieses Aufsatzes in Berücksichtigung gezogen werden.

Göttingen, 2. Oktober 1897.

M. v. Bocks Behauptungen über die Beziehungen von Teilung und Knospung im Tierreich.

Von Dr. Franz von Wagner,

a. o. Professor an der Universität Gießen.

In dem vor kurzem erschienenen 2. Hefte des 31. Bandes der „Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft“ veröffentlicht M. v. Bock

poden hervorgebildet haben mag, wird sich wohl erst dann mit Wahrscheinlichkeit vermuten lassen; wenn man auch innerhalb des Bereiches der Infusorien die Variationen des Vorganges näher kennt. Sicher werden auch bei ihnen recht erhebliche Variationen nicht fehlen. Sehr auffällig muss es erscheinen, dass bei einigen sehr häufigen und in großer Menge auftretenden Infusorien Konjugationszustände überhaupt noch nicht beobachtet sind; so z. B. bei der weit verbreiteten *Colpoda cucullus*, oder bei den im Wiederkäuermagen so massenhaft vorkommenden Infusorien. Was die *Colpoda cucullus* anlangt, so möchte ich die Vermutung aussprechen, dass bei diesem niedrigstehenden holotrichen Infusor ein der Konjugation entsprechender Vorgang in dem merkwürdigen Entwicklungsgang versteckt liegt, den ich vor einigen Jahren für dieses Infusor beschrieben habe (Zeitschr. f. wiss. Zool, Bd. 46, 1888, S. 540—601). Es ist doch sehr auffällig, dass die jungen *Colpoda*-Schwärmer zwei bis vier Kerne besitzen, während die größeren durchaus einkernig sind. Sollten nicht ursprünglich allgemein vier Kerne vorhanden sein und dann nach Analogie der anderweitig beobachteten Infusorienkonjugationen und der Richtungskörperausstoßung drei Kerne eingehen. Vermutlich wären dann die Kerne der Schwärmer Abkömmlinge des ursprünglichen Mikronukleus und der Makronukleus, der sich ja in der Sporocyste nicht nachweisen ließ, wäre als bereits während der Encystierung zerfallen anzusehen.

Ich erinnere mich sehr genau, einmal eine tiefe Einschnürung in einer Schwärmeramöbe angetroffen zu haben, die ich anfänglich für den Beginn einer Teilung ansah, die ich dann aber einer zufälligen Kontraktion des Amöbenkörpers zuschrieb, weil die Einschnürung ohne weiter sichtbare Folgen verstrich und die ich deshalb in meiner Arbeit nicht weiter erwähnt habe. Heute glaube ich, dass ich damals zwei konjugierte Schwärmeramöben gesehen habe, deren definitive Verschmelzung in dem Ausgleich der Einschnürung vorlag. Durch diese Konjugation würde die eigentümliche Entwicklungsgeschichte den Konjugationsvorgängen anderer Infusorien noch wesentlich näher gerückt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1898

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Rhumbler Ludwig

Artikel/Article: [Zelleib-, Schalen- und Kern-Verschmelzungen bei den Rhizopoden und deren wahrscheinliche Beziehungen zu phylogenetischen Vorstufen der Metazoenbefruchtung. 113-130](#)