

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXIII. Bd. 15. Januar 1903.

N^o 2.

Inhalt: Hertwig, Ueber Korrelation von Zell- und Kerngrösse und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. — Wasmann, Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphlie) bei den Ameisen- und Termitengästen. — Goldschmidt, Notiz über die Entwicklung der Appendicularien. — Zacharias, F. A. Krupp als Freund und Förderer biologischer Studien. — Zacharias, Ein Schlammsauger zum Erbeuten von Rhizopoden, Infusorien und Algen. — Königsberger, Hermann v. Helmholtz.

Ueber Korrelation von Zell- und Kerngrösse und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle.

Von Richard Hertwig (München).

Als ich vor 14 Jahren meine Untersuchungen über die Befruchtungsvorgänge bei Protozoen mit Untersuchungen über die Konjugation der Paramaecien begann, kam ich zum Resultat, dass die Befruchtung nicht die Aufgabe haben könne, die durch vorhergegangene lebhaftere Vermehrung erloschene Teilungsfähigkeit der Infusorien wieder herzustellen, sondern im Gegenteil die übermäßig gesteigerte Lebensfunktion und Teilungsenergie zu mäßigen, damit sie nicht zum Untergang des Organismus führen¹⁾. Die Befruchtung ist kein excitatorischer, sondern ein regulatorischer Vorgang. Ich gelangte zu dieser Auffassung durch die experimentell leicht zu bestätigende Thatsache, dass Paramaecien zur Zeit, in welcher sie in Konjugation treten, eine gesteigerte Teilfähigkeit besitzen, dass ferner bei der Konjugation die Nebenkernkerne in Funktion treten, also Teile des Kernapparats, welche vorher im Leben des Infusors keine größere Rolle gespielt und daher, ähnlich

1) R. Hertwig (1889). Ueber die Konjugation der Infusorien. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., II. Kl., Bd. 17, Abt. I.

den Geschlechtszellen der Metazoen, keinen Verbrauch an Lebensenergie erfahren haben. Durch Ausblicke auf die Verhältnisse der Metazoen ließ ich schon damals keinen Zweifel, dass ich meine Auffassung vom Wesen des Befruchtungsprozesses nicht auf Infusorien beschränkt, sondern auf alle Organismen ausgedehnt wissen wollte.

Die Idee, dass die Befruchtung die Aufgabe habe die Lebensprozesse zu regulieren und zu hemmen, hat zunächst etwas Paradoxes, wenn man sieht, dass bei höheren Pflanzen und Tieren die Befruchtung Ursache ist, dass die bis dahin ruhende Eizelle nun plötzlich eine energische Teilungsfähigkeit entwickelt. Indessen dieses Paradoxon ist nur scheinbar. Beim Befruchtungsprozess vielzelliger Organismen tritt eine Erscheinung, die „Entwicklungserregung“ so sehr in den Vordergrund, dass sie den wichtigsten Charakter der Befruchtung auszumachen scheint, im Vergleich zu einer zweiten Erscheinung, der Vereinigung zweier Geschlechtskerne zu einem einzigen kombinierten Kern, der „*Amphimixis*“ (Weismann). Gleichwohl kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die *Amphimixis* das Wesentliche bei der Befruchtung ist, die Entwicklungserregung dagegen etwas Accidentelles, welches sich bei vielzelligen Organismen der *Amphimixis* beigesellt hat und zwar, wie ich an anderer Stelle auseinandergesetzt habe, als eine notwendige Konsequenz der Vielzelligkeit¹⁾.

Schon in meiner Arbeit über die Konjugation der Infusorien habe ich versucht, mir von dem „regulatorischen Einfluss“ der Befruchtung eine bestimmte Vorstellung zu bilden, und zwar in folgender Weise. Die Funktion der Zelle beruht auf einer Wechselwirkung zwischen Kern und Protoplasma. Je länger dieser Prozess dauert, um so energischer wird sich diese Wechselwirkung gestalten, besonders bei Lebewesen von höherer Organisationsstufe, bei denen die größere Energie der Lebensvorgänge auch die größere Gefahr einer schädigenden Wirkung derselben mit sich bringt. Daher zunächst einmal die Nötigung, zeitweilig auf ruhende Zellen, auf Geschlechtszellen, resp. auf ruhende Kerne, Nebenkerne der Infusorien zurückzugreifen, wenn eine bestimmte Organisationsform, wie sie in einer Art ausgeprägt ist, vor dem Untergang bewahrt werden soll. Was nun ferner das zweite, konstantere, weil überall wiederkehrende Merkmal der Befruchtung anlangt, die Vereinigung von zweierlei Geschlechtszellen, so suchte ich mir dasselbe durch die Hypothese zu erklären, dass die Einführung eines fremden Elementes, wie es der Kern des Spermatozoon ist, auf das Ei einen hemmenden Ein-

1) R. Hertwig (1899). Mit welchem Recht unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung. Sitzungsber. Gesellsch. Morph. u. Phys. München, Bd. 15.

Ders. (1902). Ueber Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitzungsber. math. phys. Kl. Akad. München, Bd. 32.

fluss ausüben muss, insofern er noch nicht wie der Eikern auf das Protoplasma des Eies abgestimmt ist. Bei Inzucht und der ihr entsprechenden großen Gleichartigkeit der Kerne wird diese Hemmung zu gering ausfallen, bei zu bedeutender Differenz der beiden Erzeuger zu groß, so dass die geschlechtliche Fortpflanzung bei einem mäßigen Unterschied der Eltern ihr Optimum findet.

In späteren Veröffentlichungen habe ich noch einen Schritt weiter gethan im Bestreben, die hier kurz skizzierte Auffassungsweise bestimmter zu fassen, und zwar war ich bemüht die Vorstellungen über den Stoffaustausch von Protoplasma und Kern zu klären¹⁾. Durch fortgesetzte Kultur von Actinosphaerien unter enorm reichem Futter kam ich zum Resultat, dass beim Lebensprozess die chromatische Kernsubstanz auf Kosten des Protoplasma zunimmt, dass aber das normale Verhältnis wieder hergestellt wird, indem überschüssiges Chromatin aus dem Kern austritt und eine Zersetzung in bräunliche Körnchen erfährt, welche ausgestoßen werden. Die Zelle ist somit nicht ausschließlich auf die Befruchtung angewiesen, sondern besitzt eine Selbstregulation, welche bis zu einem gewissen Grad ausreicht, das durch Funktion gestörte Gleichgewicht der Zellteile wieder herzustellen. Eine derartige Selbstregulation muss auch in Thätigkeit treten, wenn man die Zelle hungern lässt. Bei hungernden Zellen nimmt zunächst das Protoplasma ab, die Kernmasse folgt langsam nach, indem sie die besprochene bräunliche Degeneration erfährt. Und so sieht man ganz besonders schön bei hungernden Actinosphaerien die aus dem Chromatin entstandenen braunen Pigmentkörnchen in Menge sich entwickeln und ausgestoßen werden. Analoge Vorgänge, wie ich sie hier für Actinosphaerium beschrieben habe, hatte ich schon vor längerer Zeit bei Monate lang gezüchteten Paramaecien gefunden, Anwachsen der Kernmasse auf Kosten des Protoplasma bei stark fortgesetzter Fütterung, ein Zustand, welcher so hohe Grade erreichen kann, dass Ernährung und Teilung Tage lang zur Ruhe kommen, desgleichen Missverhältnis von Kern und Protoplasma bei hungernden Tieren. In beiden Fällen wird durch Zerstückelung des Kerns und teilweise Resorption desselben das Gleichgewicht wieder hergestellt. Für hungernde Paramaecien hat mein Schüler Kasanzeff neuerdings die Verhältnisse sehr genau untersucht und hat dabei die gleiche bräunliche Degeneration von Kernsubstanz feststellen können, wie ich sie bei Actinosphaerien beobachtet hatte.

Erhält man eine Zelle in unausgesetzter Thätigkeit, wie dies

1) R. Hertwig (1899). Was veranlasst die Befruchtung bei Protozoen. Sitzungsber. Gesellsch. Morphol. u. Phys., Bd. 15.

Ders. (1900). Ueber Physiologische Degeneration bei Protozoen. Ebenda Bd. 16.

bei Protozoen durch ständige übermäßige Fütterung geschieht, so gelangt man schließlich an einen Punkt, an dem die Selbststeuerung der Zelle zu Schanden wird und ihre Organisation aus eigenen inneren Ursachen zu Grunde geht, d. h. eine physiologische Degeneration erfährt. Wie schon Maupas¹⁾ vor längerer Zeit versucht hat zu beweisen, trägt der Lebensprozess, auch derjenige der Einzelligen, in sich den Keim des Todes. Wie die Mechanismen, so verbrauchen sich auch die Lebewesen und gehen infolgedessen zu Grunde, sofern sie nicht durch besondere Einrichtungen davor bewahrt werden. So konnte ich bei Actinosphaerien verfolgen, dass sie bei lang fortgesetzter übermäßiger Fütterung schließlich unter enormem Wachstum ihrer Kerne physiologisch degenerierten. Bei Infusorien bin ich bisher nicht zu einem so extremen Resultat gelangt; wohl aber habe ich beobachtet, dass in den Zeiten, in denen alle Tiere einer Kultur Tage lang unfähig zu Vermehrung und Ernährung waren, viele derselben starben und nur ein Teil nach einiger Zeit der Ruhe die Assimilation und Ernährung von Neuem begann. Der physiologische Tod einzelliger Organismen wird verhindert, indem periodisch durch Befruchtungsprozesse die regulatorischen Kräfte der Zelle verstärkt werden. Bei einem vielzelligen Organismus ist das ausgeschlossen, er ist dem physiologischen Tod verfallen. Damit dieser möglichst lang hinausgeschoben wird, muss ein vielzelliger Organismus von einer befruchteten Eizelle abstammen. Je höher ein Organismus organisiert ist, um so mehr wächst die Gefahr der physiologischen Usur, um so größer wird die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung.

Die hier in Kürze zusammengefasste Vorstellungsweise baut sich auf der Voraussetzung auf, dass das Massenverhältnis von Kern und Protoplasma der Zelle nicht zufällig, sondern in gesetzmäßiger Weise geregelt ist, dass es für dieses Massenverhältnis eine bestimmte Norm giebt. Ich möchte diesen Gedanken im folgenden einer kritischen Besprechung unterwerfen, und im Anschluss hieran auseinandersetzen, welche Konsequenzen sich aus ihm für das Verständnis der geschlechtlichen Differenzierung und der Zellteilung ergeben.

Dass kleine Zellen im allgemeinen kleine Kerne, große Zellen entweder große Kerne oder zahlreiche kleine Kerne enthalten, ist eine so augenfällige Erscheinung, dass die Idee einer Korrelation von Zell- und Kerngröße in mehr oder minder unbestimmter Fassung schon oft ausgesprochen worden ist. Mir liegt es aber daran dieser Idee eine ganz präzise Fassung zu geben. Dazu bedarf es einwandsfreier Beobachtungen. Wir verdanken solche

1) Maupas, E. (1898). Recherches expérimentales sur la multiplication des Infusoires ciliés. Arch. Zool. expér. et génér., Ser. 2, Bd. 6.

Boveri¹⁾ für tierische Zellen, Gerasimoff²⁾ für Zellen der Pflanzen.

Boveri fand, dass wenn gleichgroße kernhaltige und kernlose Stücke von Seeigeleiern monosperm befruchtet wurden, erstere weniger und größere Zellen und Kerne auf korrespondierenden Entwicklungsstadien haben als letztere. Mit anderen Worten, der Umstand, dass ein nur mit dem Spermakern ausgerüstetes Eistück nur $\frac{1}{2}$ so viel Kernmasse enthält, als ein mit Eikern und Spermakern versehenes, ist Ursache, dass jenes sich einmal mehr teilt und daher die doppelte Zahl kleiner Zellen mit kleinen Kernen liefert. — Bei der Entwicklung dispermi befruchteter Eier kann der Furchungsprozess unter gewissen Bedingungen derart verlaufen, dass einige Furchungskugeln größere Kerne, andere kleinere Kerne enthalten. Ich schließe aus Boveri's Angaben, dass die größeren Kerne Abkömmlinge des befruchteten Eikerns sind, die kleineren ausschließlich von dem zweiten, nicht zur Konjugation gelangten Spermakern abstammen. Dann machen sich im Pluteus Partien bemerkbar, welche kleinzelliger sind als die Umgebung; sie stammen offenbar von Furchungskugeln, welche nur Abkömmlinge des Spermakernes, also quantitativ genommen Halbkerne enthalten. Und Aehnliches scheint auch bei partiell befruchteten Seeigeleiern vorzukommen, wenn sich nach der Besamung das Centrosoma vom Spermakern trennt und zum Eikern überwandert. Dann teilt sich Ei und Eikern ohne Samenkern. Dieser kommt in eine Furchungskugel zu liegen und verschmilzt mit dem Kern derselben. Damit sind abermals die Bedingungen zu ungleicher Größe der Zellen der Gastrula und des Pluteus gegeben. Offenbar erklärt sich in dieser Weise das schon vor längerer Zeit von Boveri beschriebene ungleiche Aussehen der einzelnen Hälften resp. Quadranten der partiell befruchteten Larven.

Aber auch das Gegenteil des hier Besprochenen, eine Vergrößerung der Furchungszellen auf das Doppelte, hat Boveri erzielt. Es ist ihm „gelungen, Zweiteilung des Eies mit der doppelten Normalzahl, also bei *Strongylocentrotus* mit ca. 72 anstatt 36 Chromosomen zu erzielen. Die Larven enthalten dem entsprechend viel größere Kerne als die aus normalen Kontrolleiern und im Zusammenhang damit viel größere und viel weniger Zellen. Sie zeigen nur etwa die Hälfte der normalen Mesenchymzellenzahl etc.“

Ein Experiment, welches im Prinzip auf das Gleiche hinaus-

1) Boveri (1902). Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. Mediz. phys. Gesellsch. Würzburg N.F., Bd. 35.

2) Gerasimoff (1901). Ueber den Einfluss des Kerns auf das Wachstum der Zelle. Moskau 1901.

Ders. (1902). Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge der Kernmasse. Zeitschr. f. allgem. Phys., Bd. 1.

läuft wie das zuletzt besprochene Experiment Boveri's hat Gerasimoff an Spirogyra angestellt. Durch Kältewirkung kann man bei diesen Algen die Zellteilung so modifizieren, dass das eine Teilprodukt bei der Verteilung der Tochterkerne leer ausgeht, das andere Teilprodukt beide Kerne erhält oder auch einen einzigen Kern von doppelter Masse, weil das gesamte Material der Teilspindel sich zu einem Kern wieder vereinigt hat. Die Folge ist, dass die mit Kernmaterial überreich versehene Zelle erst stark heranwachsen muss, ehe eine erneute Teilung eintritt und dass Spirogyrenfäden entstehen, bei denen nicht nur die Kerne, sondern auch die Zellkörper bedeutend größer sind, als die Kerne und Zellen der normalen Fäden. Und so hat sich durch die Versuche Boveri's und Gerasimoff's für Pflanzen und Tiere in gleicher Weise herausgestellt, dass bei Zellen gleicher morphologischer Bedeutung die Halbierung der Kernmasse zu Zellen von halber Größe führt, die Verdoppelung der Kernmasse dagegen eine Vergrößerung der Zelldimensionen zur Folge hat. Gerasimoff schließt daher mit Recht, dass die Kerngröße die Zellgröße bestimmt.

Im Anschluss an diese hoch bedeutsamen Erfahrungen komme ich auf eine sehr auffällige Erscheinung bei Protozoen zu sprechen, die so sehr verschiedene Größe, welche Individuen einer und derselben Species haben können. Ich sehe hierbei von den Größenunterschieden ab, welche durch multiple Teilung im Verlauf der Fortpflanzung herbeigeführt werden, und beschränke mich auf die Größenunterschiede, welche durch Fütterungseinflüsse bedingt werden. Lässt man ein *Actinosphaerium* von mittlerer Größe (0,5 mm) hungern, so schrumpft es, so fern keine Encystierung eintritt, bis zu einer Größe von wenigen Hundertstel mm, ehe es abstirbt. Eine enorme Veränderlichkeit der Größe beobachtete ich auch bei *Dileptus gigas*. Gut gefütterte Tiere sind bis zu 0,7 mm lang und 0,12 mm breit¹⁾. Durch Hungern erzielt man Zwerge, deren Länge 0,04 mm, deren Breite 0,02 mm beträgt. Ganz anders verhalten sich die verschiedenen Paramaecienarten. Hier variieren die Größen äußerst wenig. Wallengren²⁾ fand, dass die Dimensionen von Breite und Länge infolge von Hunger nicht einmal auf die Hälfte zurückgeht, worauf die Tiere sterben. Mittlere Grade der Größenunterschiede bietet *Stentor caeruleus*.

In einer äußerst interessanten, ideenreichen Schrift, auf die ich noch ausführlicher zurückkommen werde, da meine Auffassungen mit denen des Verfassers viele Berührungspunkte bieten, führt

1) Die hier und im folgenden gegebenen Maße beziehen sich ausschließlich auf den Körper nach Ausschluss der rüsselartigen Verlängerung am vorderen und des Spitzchens am hinteren Ende.

2) H. Wallengren. Inanitionserscheinungen der Zelle. Untersuchungen an Protozoen. Zeitschr. f. allgem. Physiol., Bd. 1.

Jickeli¹⁾ die hervorgehobenen Größenunterschiede bei Protozoen auf die starke Teilfähigkeit hungernder Tiere zurück. In dieser Behauptung steckt ein Korn Wahrheit; der Hauptsache nach trifft sie aber nicht zu. Richtig ist, dass hungernde Tiere sich unter Umständen — ich werde später mich mit dieser Frage noch zu beschäftigen haben — teilen können. Diese Teilungszustände sind aber in den von mir untersuchten Fällen spärlich, sie spielen speziell bei den von mir als Paradigmen gewählten Protozoen keine oder nur eine untergeordnete Rolle. Viel wichtiger ist eine andere Erscheinung, die Regulierbarkeit des Kernapparats. Wie ich schon oben hervorgehoben habe, wird die Kernmasse hungernder Tiere proportional dem Plasmaschwund verkleinert. Diese Accomodationsfähigkeit des Kernapparats ist je nach der Beschaffenheit desselben bei den einzelnen Arten eine sehr verschiedene; einen ganz enormen Grad erreicht sie bei *Actinosphaerium* und *Dileptus*, beides Formen, welche viele Hundert von gut charakterisierten Kernen (*Actinosphaerium*) oder isolierten Kernstücken, (*Dileptus*) haben. Hier können einzelne Teile der gesamten Kernmasse, wie man mikroskopisch nachweisen kann, aufgelöst werden, während andere intakt bleiben. Ein *Dileptus*-Riese hat so enorm viel Kernstücke, dass man sie nicht zählen kann, wohl über Tausend; *Dileptus*zwerge nur etwa 50—100. Bei der Reduktion der Körpergröße sind die meisten Kernstücke resorbiert worden. Ähnlich verhält sich *Actinosphaerium*, bei dem ich feststellen konnte, dass von den Hunderten von Kernen schließlich nur noch einige wenige, 1—2 in extremen Fällen, vorhanden waren²⁾. Ganz anders verhält sich in dieser

1) Carl Jickeli (1902). Die Unvollkommenheit des Stoffwechsels als Veranlassung für Vermehrung, Wachstum, Differenzierung, Rückbildung und Tod der Lebewesen im Kampf ums Dasein. Berlin 1902.

2) Trotz ihres gleichartigen Verhaltens bei der Hungerreduktion habe ich hier einen Unterschied zwischen Kernen und Kernstücken gemacht, um zwischen beiderlei Bildungen einen unter normalen Zuständen vorhandenen Unterschied in ihrem physiologischen Verhalten zum Ausdruck zu bringen. Die Kerne eines *Actinosphaerium* sind von einander nicht nur morphologisch gesondert, sondern auch in hohem Grade physiologisch unabhängig: ein jeder Kern hat seinen Teilungsrythmus für sich und ist in seiner Teilung von der Teilung des Ganzen unabhängig. Wenn ein *Actinosphaerium* sich teilt, werden die vorhandenen Kerne auf die Tochtertiere verteilt. Ganz anders verhält sich *Dileptus*. Zwar sind die Kernstücke auch hier morphologisch vollkommen von einander gesondert und nicht etwa, wie die beiden Kernovale einer *Stylonychia* durch dünne Fädchen verbunden. Wohl aber besteht ein physiologischer Zusammenhang in der Weise, dass sie in ihrer Gesamtheit auf das Ganze bezogen sind. Dies kommt bei der Teilung zum Ausdruck. Bei der Teilung verbinden sich die einzelnen Kernstücke unter einander zu macandrisch verästelten, stellenweise netzförmig verbundenen Strängen. Dieses einheitliche Kernnetz wird bei der Teilung durchschnürt. Man sieht, dass es nicht nur zwischen Einzelligkeit und Vielzelligkeit, sondern auch zwischen Einkernigkeit und Vielkernigkeit Uebergänge giebt. Morphologisch ist *Dileptus* vielkernig, physiologisch einkernig. Eine weitere Abstufung in der physiologischen Abhängigkeit morphologisch ge-

Hinsicht *Paramaecium*. Hier ist nur ein einziger, großer, kompakter Kern vorhanden, der der Reduktion Schwierigkeiten bereitet. Um dieselbe zu erleichtern, wird er in wenige Stücke zerlegt; aber auch so ist die Regulierbarkeit der Kernmasse offenbar eine sehr unvollkommene, so dass verhältnismäßig schnell, bei einer bedeutenden Größe, der Hungertod eintritt. Auch tritt der Hungertod unter ganz besonderen Erscheinungen ein; der Kern fängt an sich zu zersetzen, das Protoplasma wird von Vakuolen gebläht, während bei Dilepten die normale Körpergestalt fast bis zum Ende beibehalten wird. Die Stentoren, bei denen vermöge des rosenkranzförmigen Baues die Kernmasse mehr verteilt ist, nehmen zwischen *Paramaecien* und Dilepten eine Mittelstellung ein.

Wir haben im vorhergehenden sehr komplizierte Wechselwirkungen zwischen Kern und Protoplasma kennen gelernt. Verkleinerung der Kernmasse führt zu Verkleinerung der Zellgröße (Boveri), Vergrößerung der Kernmasse zu einer Vergrößerung der Zelle (Gerasimoff, Boveri). Andererseits kann aber auch Schwund des Plasmas zu einer Reduktion des Kernmaterials Veranlassung werden. Diese Verhältnisse kann man nur erklären, wenn man die oben vertretene Annahme macht, dass jeder Zelle normalerweise eine bestimmte Korrelation von Plasma- und Kernmasse zukommt, welche wir kurz die „Kernplasmarelation“ nennen wollen.

Aber die Verhältnisse sind in der Natur noch komplizierter und zwar dadurch, dass die Möglichkeit gegeben ist, die Korrelation von Kern und Protoplasma unter der Einwirkung äußerer Einflüsse umzuregulieren. Wir kommen damit an den Punkt, wo die Korrelation von Kern und Plasma für die Erklärung der Sexualität von Bedeutung wird, und damit zu dem zweiten Abschnitt dieser Ausführungen. Ich will zunächst die Fähigkeit, die normale Kernplasma-Relation umzuregulieren an Beispielen aus der Gruppe der Protozoen erläutern.

Kasanzeff¹⁾ hat gezeigt, dass, wenn hungernde *Paramaecien* sich teilen, ihr Körper kleiner ist als der Körper gefütterter, in Teilung begriffener Tiere, der Kern dagegen nicht nur relativ, sondern absolut größer. Ich schließe aus diesem unter meiner Leitung gewonnenen Resultat, dass hier der Organismus eine Umregulierung erfahren hat. — Durch monatelange Züchtung von *Actinosphaerien* unter starkem Futter habe ich eine

trennter Kerne liefern die *Arcellen*. Bei der Teilung dieser Tiere teilen sich sämtliche Kerne synchron karyokinetisch, so dass jedes Tochtertier von jedem Kern einen Tochterkern empfängt. Ich habe das früher für die vielkernige *Arcella vulgaris* nachgewiesen und inzwischen für eine zweikernige Art häufig bestätigt gefunden.

1) W. Kasanzeff (1901). Experimentelle Untersuchungen über *Paramaecium caudatum*. Inaug.-Dissert., Zürich 1901.

Zunahme der Kernmasse zu Ungunsten des Protoplasma erzielt. In einem Fall, in dem die durch eigentümlichen Habitus ausgezeichnete Kultur nicht unter der Erscheinung der Riesenkernbildung zu Grunde ging, war diese Kernhyperplasie eine enorme; sie erhielt sich Wochen lang, ohne dass Ernährung, Wachstum, Teilung, Bewegung behindert gewesen wären. Schließlich trat auch hier der Tod ein, indem die kernhaltige Marksubstanz ausgestoßen wurde und der Rest des Tiers zu Grunde ging.

Ein drittes Beispiel! Seit Monaten kultiviere ich *Dileptus gigas* unter reichlicher Fütterung. Ich konnte feststellen, was ich schon vor einem Jahrzehnt für Paramaecien durch Monate lang fortgesetzte Zählkulturen bewiesen und auch in mehreren Aufsätzen kurz und ohne Mitteilung der Zähllisten veröffentlicht habe¹⁾, dass auf Perioden energischer Fütterung und Vermehrung Zeiten eintreten, in denen der Organismus der Rekonstruktion bedarf. Die Tiere hören auf zu fressen und vermehren sich nicht mehr, manche gehen sogar zu Grunde. Dann beginnt nach Tagen die Nahrungsaufnahme und Vermehrung von neuem, steigt rapid an, bis nach Wochen langer Kultur abermals das Bedürfnis nach Rekonstruktion sich geltend macht und der soeben beschriebene Symptomkomplex sich wiederholt.

In den beständig unter überreichen Futterbedingungen gehaltenen Kulturen ergaben sich bezüglich der Körpergröße ganz enorme Schwankungen und zwar bei Tieren, die mit Stentormaterial sich so voll gefressen hatten, dass sie ganz blaugrün erschienen. Zur Größenbestimmung benutzte ich die Teilungsgröße der Tiere, den Zeitpunkt, auf welchem die etwas schräg verlaufende Teilfurche einzuschneiden beginnt. Das kleinste derartige Tier maß 0,26 mm Länge und 0,072 Breite, das größte 0,68 und 0,12; das letztere hatte somit etwa 10 mal so viel Substanz als das erste. Die Faktoren, welche diese so auffälligen Unterschiede in der Körpergröße bedingen, sind äußerst komplizierter Natur. Zunächst einmal spielt die Temperatur eine wichtige Rolle. Als ich Dilepten aus einer Temperatur von 19° in den Brutofen mit 25° brachte, vermehrte sich die Zahl der auf einen Tag entfallenden Teilungen auf das dreifache, dagegen sank die Teilgröße ganz erheblich, um nach einigen Tagen bei gleicher Vermehrungsintensität wieder zuzunehmen, ohne dass aber die ursprünglichen Maße wieder erreicht worden wären. Umgekehrt wuchs die Teilungsgröße, wenn

1) Neuerdings ist diese Erscheinung auch von Calkin (Studies on the Life History of Protozoa. I The life-cycle of *Paramaccium caudatum*. Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. 15, 1902) bestätigt worden. Calkin spricht von einer periodisch eintretenden Depression. Er beschränkt sich darauf, diese Depression nach der Vermehrungsrate zu bestimmen, ohne nach etwaigen Organisationsveränderungen zu forschen.

die Dilepten in kühle Temperatur (12° C.) verbracht wurden und nun die Vermehrung rapid herunterging.

Noch energischer als durch Temperatur wird die Teilungsgröße durch den Züchtungszustand der Dilepten bedingt; sie wird ganz besonders erhöht, wenn eine Zeit der Rekonstruktion abgelaufen ist und nun die Futteraufnahme und Teilung aufs Neue beginnt.

Endlich veranlasst lang fortgesetzte starke Fütterung ebenfalls eine Zunahme der Körpergröße. Abgesehen von Temperatureinflüssen ist die Teilgröße des Dilepten jetzt im Durchschnitt größer, als zur Zeit, da ich meine Versuche begann. Bei den außergewöhnlich großen Mäßen, welche ich oben mitgeteilt habe, wirkten alle 3 Momente zusammen: 1. monatelang fortgesetzte Kultur, 2. niedere Temperatur (15° C.), 3. das Erwachen erneuter Ernährung und Teilung nach einer besonders langen Rekonstruktionszeit. Bei dem kleinsten gemessenen Individuum war das Bestimmende für die Größenabnahme der Uebergang zu hohen Temperaturen (von 19° C. auf 25) zu einer Zeit, wo die Rekonstruktionsperiode schon vorüber war und die Tendenz bestand die Körpergröße wieder herabzumindern.

Um nun verständlich zu machen, wie ich mir das Anwachsen der Körpergröße erkläre, muss ich noch einmal auf *Paramaecium* zurückgreifen. Zur Zeit, in welcher *Paramaecium* die Depressionsperiode durchzumachen hat, findet man seinen Hauptkern enorm vergrößert. Erst wenn die Größe wieder herabgemindert ist, beginnt die Nahrungsaufnahme und Teilung. Da ich auch bei *Actinosphaerium* die funktionelle Kernhyperplasie, welche zum Stillstand in Assimilation und Teilung führt, nachgewiesen habe, nehme ich an, dass bei Dilepten die Depression durch gleiche anatomische Veränderungen herbeigeführt ist. Man bekommt bei histologischer Untersuchung in der That auch den Eindruck, dass ein Uebermaß von Kernsubstanz vorhanden ist, wenn auch die Beschaffenheit des Kernapparates präzise Angaben erschwert.

Ich nehme nun an, dass bei den Dilepten in der Zeit der Rekonstruktion die Nahrungsaufnahme beginnt, ehe die Kernmasse auf ihr Normalmaß zurückgeführt ist; dann wird das eintreten, was Gerasimoff bei Spirogyren mit vergrößertem oder doppeltem Kern beobachtet hat: die Vergrößerung der Kernmasse führt zu einer entsprechenden Massenzunahme des Protoplasma, ehe es zur Teilung kommt. Wenn nun auch die Größensteigerung von Kern und Zelle, wie die Beobachtung lehrt, bei Dilepten allmählich wieder gemindert wird, so erreicht die Abminderung doch nicht die ursprüngliche Norm. Und so würde öftere Wiederholung der Erscheinung eine allmähliche Größenzunahme verständlich machen.

Ich habe noch weitere Veranlassung anzunehmen, dass im Verlauf meiner Kultur bei den Dilepten eine Zunahme der Kern-

substanz stattgefunden hat. Das sind die Resultate der Hungerkulturen, die ich in sehr großer Zahl immer in Zwischenräumen von einigen Tagen von der Hauptkultur abzweigte und bis zu ihrem Ende fortführte, um die jeweilige Beschaffenheit der kultivierten Tiere noch von einer anderen Seite aus charakterisieren zu können. Das Schicksal solcher Hungerkulturen ist nicht immer das gleiche, worauf ich noch später zurückkommen werde. Hier interessieren uns nur die sicherlich 90% aller Hungerkulturen ausmachenden Zuchten, bei welchen die Tiere in der schon erwähnten Weise verhungerten und unter Abnahme von Kern- und Protoplasmamasse eine Kleinheit erreichten, bei welcher sie sich zusammenkugelten, als wollten sie sich encystieren, nach kurzer Zeit aber abstarben. Es hat sich nun herausgestellt, dass es in der ersten Zeit der Kultur den Dilepten möglich war, geringere Körpergröße und eine geringere Zahl von Kernstücken zu erzielen, als später. Das Mindestmaß betrug am Anfang eine Größe von 0,03, in seltenen Fällen sogar 0,02 mm. Diesen Größen entsprachen 50—60, oder sogar nur 20 Kernstücke. In der letzten Zeit waren die Kugeln oft ansehnlich groß mit vielen Kernen. Ganz ausnahmsweise wurde ein Mindestmaß von 0,03 mm mit ca. 100 Kernstücken erreicht. Da die Zahl der Kernstücke eine im Vergleich zur Körpergröße sehr bedeutende ist, nehme ich an, dass die Kernmasse im Lauf der Kultur zu sehr gewachsen war, um noch in gleichem Maß wie früher eine Verkleinerung zu erfahren, was den frühzeitigen Tod veranlasste.

Ein weiteres der Gruppe der Protozoen entnommenes Beispiel leitet uns unmittelbar auf die eigentümlichen Kernregulationen bei der geschlechtlichen Differenzierung vielzelliger Tiere und Pflanzen über.

Ich habe schon oben von den Actinosphaerien gesprochen, bei denen am Schluss der Kultur der ganze *Habitus* merkwürdig verändert und die Zahl der Kerne so enorm gesteigert war. Als ich dieselben durch Hunger zur Encystierung zu bringen versuchte, gelang es anfänglich noch, normale befruchtete Cysten zu erzielen, später wurde der Verlauf auf immer früheren Stadien pathologisch, bis die Tiere schon auf dem Stadium der Muttercyste abstarben. Kurz vor dem Absterben konservierte Muttercysten färbten sich in Carmin purpurn und bestanden fast nur aus dicht gedrängten Kernen. Aber auch in den Fällen, in denen die Encystierung zum normalen Abschluss gelangte, zeigten die befruchteten Cysten ihre Besonderheiten; sie hatten den halben Durchmesser der Cysten, welche ich am Anfang der Kultur erhalten hatte, hatten demgemäß nur etwa $\frac{1}{8}$ der Masse der letzteren, manchmal sogar noch weniger als $\frac{1}{8}$, da die Cystenhülle nur sehr unvollständig vom Protoplasma ausgefüllt wurde.

Der Kern dieser Mikrozysten war nicht erheblich verkleinert und besaß nahezu die gleiche Größe wie der Kern der normal großen

Cysten. Es war somit ein Missverhältnis von Kern und Cysten-größe vorhanden, welches auch auf den die Befruchtung vorbereitenden Stadien (während der Teilung der Primär- in die Sekundärcysten) sehr auffällig war, indem die Kernspindel fast die ganze Cyste erfüllte.

In der Verkleinerung der Cyste bei gleichbleibender Kerngröße ist eine Abänderung der Entwicklung in der Richtung nach dem männlichen Typus, nach der Bildung von Mikrogameten gegeben. Die Reduktion des Protoplasma ist aber bekanntlich nicht das einzige Moment, welches der Entwicklung der männlichen Fortpflanzungszelle eigentümlich ist; ein weiteres Merkmal ist im Verlauf der Reifeteilungen gegeben. Bei den zwei aufeinander folgenden Reifeteilungen entstehen im weiblichen Geschlecht drei rudimentäre Zellen, die Richtungskörper, und eine lebenskräftige Zelle, das Ei, im männlichen Geschlecht dagegen vier Spermatozoen. Ich war daher nicht wenig überrascht, innerhalb einiger Primärcysten anstatt einer einzigen befruchtete Cyste vier sehr kleine Cysten oder auch zwei kleinere und eine doppelt so große eingeschlossen zu finden. Der gewöhnliche Verlauf der Encystierung war hier somit abgeändert; nach meinen vor längerer Zeit veröffentlichten Untersuchungen sollte derselbe folgender sein. Eine Primärcyste teilt sich in zwei Sekundärcysten, von denen eine jede zwei Richtungskörper abschnürt. Die in dieser Weise ganz nach Art eines Eies gereiften Sekundärcysten verschmelzen dann miteinander. Leider habe ich in dem von mir konservierten Material bisher keine geeigneten Stadien finden können, um festzustellen, wie der abweichende Zustand sich entwickelt hat. Doch kann man mit Sicherheit aus dem fertigen Befund erschließen, dass nicht nur die Verschmelzung der Sekundärcysten unterblieben ist, sondern dass auch die Reifung derselben vom normalen, an die Oogenese erinnernden Verlauf abgewichen ist. Mindestens eine Richtungskörperteilung muss durch einen Teilungsakt ersetzt worden sein, welcher an die Spermatogenese erinnert, insofern zwei gleichwertige mit Kern und Plasma gleichmäßig ausgestattete Stücke sich bildeten.

Alle Abänderungen vom normalen Verlauf würden in letzter Instanz auf den großen Kernreichtum der zur Encystierungskultur verwandten Actinosphaerien zurückzuführen sein. Bei der Encystierung werden, wie ich früher nachgewiesen habe, etwa 90% der Kerne aufgelöst; die übrig bleibenden 10% bestimmen die Zahl der Primärcysten. Ist nun die Zahl der Kerne beim Beginn der Encystierung übermäßig vermehrt, ohne dass die kernaflösende Kraft des Protoplasma eine Steigerung erfahren hat, so wird die Folge sein, dass mehr Kerne übrig bleiben, als es normalerweise im Verhältnis zum Protoplasma der Fall sein sollte. Da die Kerne die Zahl der Primärcysten bestimmen, müssen diese kleiner und protoplasmaärmer ausfallen. Soweit sind die Verhältnisse leicht ver-

ständig. Wunderbar ist bei dieser Sachlage, dass in den abnormen Fällen protoplasmaarme Sekundärcysten sich in gleichwertige Stücke teilen, während normalerweise protoplasmareiche Cysten Richtungskörper bilden. Man hätte eher das Umgekehrte erwarten sollen: bei reichlichem Protoplasma Teilung in gleichwertige Stücke, dagegen Richtungskörperbildung bei protoplasmaarmen Cysten. Dieselbe Schwierigkeit begegnet uns bei den Reifeteilungen der Eier und der Spermatozoen; sie kann nur durch ein genaues Studium der Bedingungen, welche die Zellteilung hervorrufen und ihren Verlauf modifizieren, gewonnen werden.

Wir sind durch diese Erfahrungen an Protozoen unmittelbar auf das Problem der sexuellen Differenzierung der vielzelligen Pflanzen und Tiere übergeführt worden. In beiden Reichen sind die Sexualzellen das interessanteste Beispiel einer Umregulierung der gewöhnlichen Kernplasmarelation; und zwar sind bei ihnen die beiden Extreme dieser Umregulierung erreicht: beim Spermatozoon eine enorme Abnahme, beim reifen Ei eine enorme Zunahme des Protoplasma im Verhältnis zum Kern, wie das die gewaltigen Größenunterschiede von Ei und Spermatozoen bei gleicher Kernmasse veranschaulichen.

Wir haben alle Ursache, in dieser verschiedenen Regulierung der Kernplasma-Relation einen kardinalen Charakter der Sexualität zu erblicken; ich bin sogar zur Auffassung gekommen, dass es der Ausschlag gebende Charakter ist. Denn die alte mystische Auffassung, dass in der Ausbildung der Geschlechter ein tieferer Gegensatz ähnlich dem Unterschied von positiver und negativer Elektrizität gegeben sei, können wir wohl als endgiltig beseitigt betrachten. Eine zweite, jetzt wohl zu allgemeiner Geltung gelangte Auffassung der Sexualität, die Auffassung, dass dieselbe auf einer Arbeitsteilung der Zellen beruht, steht mit der Ansicht, dass die Differenzierung der Geschlechter durch eine verschiedene Regulierung von Zell- und Kerngröße bedingt werde, nicht im Widerspruch. Die beiden Erklärungen gehen von verschiedenen Gesichtspunkten aus und spiegeln die beiden Erklärungsweisen wieder, die überall bei der Betrachtung der Organismen uns entgegneten. Die eine Erklärungsweise forscht nach den Bedingungen, welche die Lebensvorgänge und die sie vermittelnden Strukturen ins Leben rufen, die andere nach dem, was durch sie an Zweckmäßigkeit geleistet wird. Wenn wir einmal tiefer in das Wesen der Naturerscheinungen eingedrungen sein werden, wird es uns hoffentlich gelingen, für beide Erklärungsweisen einen inneren Zusammenhang zu erkennen.

Dass das Massenverhältnis von Kern und Protoplasma bei den Sexualzellen von den entsprechenden Zuständen anderer Zellen ganz außerordentlich abweicht und zwar in den beiden

Geschlechtern nach entgegengesetzter Richtung, ist eine so elementare Erscheinung, dass sie allgemein bekannt und anerkannt ist. Neu an meinen Auseinandersetzungen ist nur die Art und Weise, wie ich hier versuche, die Erscheinung in den Kreis unserer Erfahrungen einzureihen und als einen besonderen Fall von Zellregulation hinzustellen, als einen Fall, der dann ebenso wie analoge Fälle erklärt werden muss. Diese Betrachtungsweise führt mit Notwendigkeit zu der Konsequenz, dass dieselben Einwirkungen, von denen es durch Beobachtungen mehr oder minder sicher gestellt oder durch allgemeine Erwägungen wahrscheinlich gemacht worden ist, dass sie das Massenverhältnis von Kern und Protoplasma verändern, auch den sexuellen Dimorphismus hervorgerufen haben müssen.

Wir sind mit diesen Erwägungen auf ein sehr dunkles Gebiet geführt worden, dessen Erforschung in den letzten 50 Jahren viel versucht worden ist, ohne dass dabei sichere Resultate erzielt worden wären. Ich meine die Frage nach den Ursachen der Sexualität. Man hat das Problem gewöhnlich einseitig gefasst und die Frage gestellt, was verursacht die Entstehung des männlichen Geschlechts. Und mit Recht! Denn wenn auch die reife Eizelle von einer ungeschlechtlichen Fortpflanzungszelle abweicht, so sind diese Abweichungen nicht so bedeutsam wie bei der männlichen Geschlechtszelle. Nicht nur morphologisch gleicht das Ei der ungeschlechtlichen Spore in höherem Maß, sondern auch physiologisch, da sie die der männlichen Zelle verloren gegangene Fähigkeit zur Entwicklung eines Organismus besitzt.

In der That entsprechen auch unsere Erfahrungen über das Auftreten der Sexualität in der Tier- und Pflanzenreihe der Vorstellung, dass die weiblichen Fortpflanzungskörper niedere Zustände fortführen, die männlichen dagegen eine Weiterentwicklung bekunden, womit nicht in Abrede gestellt sein soll, dass auch die weiblichen Zellen ihre Besonderheiten zur Ausbildung gebracht haben.

Ueber die Einflüsse, welche das männliche Geschlecht bestimmen, sind sehr verschiedenartige, scheinbar einander widersprechende Auffassungen geltend gemacht worden; sie haben in dem schon hervorgehobenen Werk Jickeli's eine ausgezeichnete kritische Zusammenstellung erfahren. Mit Rücksicht hierauf und entsprechend dem Charakter dieses Aufsatzes kann ich mich hier kurz fassen und für das Genauere auf die erwähnte Zusammenstellung verweisen.

(Schluss folgt.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: [23](#)

Autor(en)/Author(s): Hertwig Richard

Artikel/Article: [Ueber Korrelation von Zell- und Kerngrösse und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. 49-62](#)