

Nr. 5.

1908

Sitzungsbericht  
der  
Gesellschaft naturforschender Freunde  
zu Berlin

vom 12. Mai 1908.

Vorsitzender: Herr A. BRAUER.

---

Herr M. HARTMANN sprach über die Copulation und den Entwicklungszyklus  
von *Amoeba diploidea* n. sp.

---

**Ausserordentliche Sitzung am 5. Mai 1908.**

Am 5. Mai fand eine außerordentliche Sitzung statt zu Ehren des in Berlin anwesenden Direktors des Carnegie-Museums in Pittsburgh, Dr. HOLLAND. Herr Dr. HOLLAND hielt einen Lichtbildervortrag über die neuen geologischen Unternehmungen des Carnegie-Instituts.

---

**Copulation bei *Amoeba diploidea* n. sp.  
mit Selbständigbleiben der Gametenkerne während des  
ganzen Lebenszyklus.**

Von M. HARTMANN und K. NÄGLER.

(Hierzu Tafel A u. VI.)

(Aus dem Kgl. Institut für Infektionskrankheiten in Berlin.)

**Vorbemerkung.**

Schon seit 2 $\frac{1}{2}$  Jahren beschäftigen wir uns in unserm Institut mit Untersuchungen über Morphologie und Entwicklung von verschiedenen, meist neuen Amöbenarten, die wir nach der Methode von FROSCHE (1897) auf Agarplatten züchteten. Die Untersuchungen wurden von mir begonnen und später von Herrn NÄGLER weitergeführt. Bemerkenswerte Resultate daraus, speziell über Centriol und Kernteilung bei gewissen *Limnaea*-arten, wurden von mir schon in einer theoretischen Arbeit kurz mitgeteilt (HARTMANN und

VON PROWAZEK 1907). Bei einer andern Art, die dadurch ausgezeichnet ist, daß sie stets zwei dichtaneinanderliegende Kerne enthält, entdeckte Herr NÄGLER vor einiger Zeit eine Copulation zweier erwachsener Amöben, wobei sich dieselben gemeinsam encystieren. Abgesehen davon, daß hier unseres Wissens zum erstenmal eine Copulation bei Amöben vorliegt<sup>1)</sup> (Macro-Isogamie nach LÜHE 1902), beanspruchen die Kernverhältnisse ein besonderes Interesse. Herr NÄGLER beobachtete nämlich, daß zunächst die beiden Kerne in jedem copulierenden Individuum miteinander verschmelzen. Da die zwei Kerne der agametischen Generationen sich stets synchron und parallel teilen, kam ich auf die Vermutung, es möge sich hierbei um ein Selbständigbleiben der Gametenkerne durch sämtliche Generationen hindurch handeln und erst mit Beginn einer neuen Befruchtung die Gametenkerne zur Verschmelzung gelangen. Unsere weiteren darauf gerichteten Untersuchungen bestätigten diese Vermutung. Bei der großen theoretischen Bedeutung, die mir diesem Befund zuzukommen scheint, mögen daher hier kurz die Befunde und einige sich daraus ergebende Schlußfolgerungen mitgeteilt werden. Später wird Herr NÄGLER im Zusammenhang mit seinen andern Amöbenuntersuchungen genauer über den Entwicklungszyklus dieser Form berichten.

Hartmann.

Die Amöbe trat bei Ausstrichen aus dem Inhalte des Enddarms einer Eidechse auf die zur Kultur verwendeten Agarplatten auf neben der gewöhnlichen, auch im Darm häufig zu findenden *Amoeba lacertae* (HARTMANN u. v. PROWAZEK 1907). Da sie sich von allen bisher bekannten Arten unterscheidet durch das typische Vorkommen zweier gegeneinander abgeplatteter Kerne, die die unverschmolzenen Gametenkerne darstellen, — sie ist nicht identisch mit der *Amoeba binucleata* GRUBER — so bezeichnen wir sie als neue Art mit dem Namen *Amoeba diploidea*. Sie gleicht in ihrem Äußern gewissen Erdamöben, wie sie PÉXARD (1906) beschrieben hat, z. B. der *A. sphaerocnucolus*, *similis* oder *striata*, und besitzt wie diese eine ziemlich feste Pellicula. Auch Plasma und Pseudopodienbildung erinnern an diese Formen. Das Plasma ist deutlich

<sup>1)</sup> Bei echten Amöben sind bisher nur autogame Befruchtungsvorgänge beobachtet, so von SCHAUDINN (1903) bei *Entamoeba coli*, WENYON (1907) bei *Entamoeba muris* und mir (1908) bei *Entamoeba ranarum* und *tetragena*, und NÄGLER und mir (gleichf. uned.) bei einigen der gezüchteten Formen. Ferner kennen wir unter Thecamöben durch SCHAUDINN (1903) eine Micro-Isogamie bei *Clamydophrys* und durch AWERINZEFF (1906) und ELPATIEVSKY (1907) eine Micro-Anisogamie mittelst Macro- und Microamöben bei *Arcella*.

gesondert in Ecto- und Entoplasma, vor allem bei der Bewegung. Die Membran weist häufige Schrumpfungslinien auf mit übereinander geschlagenen und gefalteten Linien, und die Pseudopodien entstehen als kurze und lappige Ausstülpungen an der Oberfläche. Doch werden sie niemals groß, sondern fließen vielmehr bald langsam zurück. Die Bewegung geschieht dermaßen, daß sich das Ectoplasma langsam vorwölbt, einige stumpfe Ausläufer mit Faltungen bildet, während das Entoplasma, mehr oder weniger grob granuliert, folgt. Die Größe beträgt etwa 15–30  $\mu$ . Die beiden Kerne gruppieren sich so, daß der eine dem andern dicht anliegt, wobei sie sich gegenseitig abplatteln und durch eine Zwischenmembran geschieden sind. Es sind, wie sich später zeigen wird, die Gametenkerne, die bei der Copulation nicht verschmolzen sind. Der einzelne Kern besitzt ein stark ausgebildetes Caryosom, das in einem hellen Kernalveolarwerk liegt, das sehr viel Außenchromatin in Form feiner Körnchen enthält. Gegen das Protoplasma ist er von einer deutlichen Kernmembran begrenzt.

Bei der agametischen Zweiteilung teilen sich die beiden Kerne gleichzeitig: wie die Ruhekerne, so liegen auch die Teilungsfiguren parallel. Jedes Individuum erhält dadurch von jedem Kerne die Hälfte. Das Caryosom besitzt wabigen Bau und läßt zu Beginn der Teilung im Innern ein großes Korn erkennen, das wohl als Centriol anzusprechen ist. Eine Teilung dieses Centriols zu verfolgen ist leider an diesem Objekt nicht möglich, da die Chromatinmasse des Caryosoms so verbacken ist, daß trotz schärfster Differenzierung eine Sänderung nicht erkennbar ist. Bei der Kernteilung, die in Fig. 3–7 abgebildet ist, strecken sich die Caryosome in die Länge (Fig. 3, 4). Das Außenchromatin bildet anfangs eine ringförmige Zone um das gestreckte Caryosom, dann wird es ins Caryosom aufgenommen, nach beiden Enden zu vorwärts geschoben, löst sich auf späteren Stadien wieder los und bleibt als lockere Masse an den Polen gelagert (Fig. 5). Die Kerne legen sich nun meist übereinander zu einer gekreuzten Stellung. Die Doppelkerne rücken zum Schluß an die entgegengesetzten Enden der Zelle und hängen noch oft durch einen dünnen Faden zusammen. Die Zelle beginnt sich allmählich zu teilen und jedes Tochterindividuum hat mithin wieder zwei Kerne, die sich aneinander lagern (Fig. 7). Das Außenchromatin, das als lockere Masse im Kerne zusammengeballt gegenüber dem Caryosom lag, löst sich vollends auf und umgibt wieder in Form feiner Körnchen das Caryosom (Fig. 7). Damit ist die Teilung beendet.

Für die uns hier interessierende Frage genügt die Feststellung,

daß jede Tochterzelle stets von jedem der beiden Kerne seine Teilhälfte mitbekommt. Das wiederholt sich bei sämtlichen agametischen Generationen, bis Befruchtungsbedürftigkeit eintritt und die Tiere zur Copulation schreiten.

Zu dem Zwecke legen sich 2 Amöben aneinander, kugeln sich ab und umgeben sich mit einer gemeinsamen Cystenhülle (Fig. 8 u. 9). Während der Encystierung verringert sich das Volum ganz beträchtlich, vermutlich durch Flüssigkeitsabgabe (Vergl. Fig. 8, 9 u. folg.). Ehe nun aber die Protoplasmen der beiden Copulanten zur Vereinigung kommen, verschmelzen die beiden Kerne, die von der vorausgegangenen Befruchtung stammen, in jedem Individuum zu einem Syncaryon, sodaß nun in jedem Copulanten nur noch 1 Kern vorhanden ist. Bei der Kernverschmelzung lockern sich die Kerne auf und es tritt sehr viel Außenchromatin auf. Doch bleiben immer die Caryosome deutlich erhalten und verschmelzen ebenfalls miteinander (Fig. 11, links noch 2 Caryosome, rechts schon 1 großes aus der Verschmelzung hervorgegangenes). Das Außenchromatin tritt während der Verschmelzung ins Plasma über, wo es in Form von Chromidien verteilt wird (Fig. 11). Die Chromidien werden im Plasma sehr rasch resorbiert; es handelt sich also um vegetative oder somatische Chromidien. Die fertigen Syncaryen enthalten kaum eine Spur von Außenchromatin, alle chromatische Substanz ist in dem nicht sehr großen, aber offenbar sehr kompakten Caryosom kondensiert, das sehr intensiv gefärbt in dem ganz hellen Kernalveolarwerk hervortritt.

Das Verhalten der Caryosome bei der Kernverschmelzung, sowie das gleichzeitige Auftreten von vegetativen Chromidien, die aus den Außenkern ihr Entstehen nehmen, dürfte wohl der klarste Beweis sein, daß die Auffassung von GOLDSCHMIDT u. POPOFF (1907), das Caryosom sei dem vegetativen Chromidium homolog, unrichtig ist. (Vergl. hierzu auch die früheren Ausführungen von HARTMANN u. VON PROWAZEK 1907.)

Während die Verschmelzung der Gametenkerne in den Copulanten sich vollzieht, beginnt auch die Pellicula zwischen den beiden Copulanten zu schwinden, sodaß gewöhnlich nach völliger Ausbildung der Syncaryen auch die Plasmen der beiden Zellen schon vereinigt sind.

Die beiden Syncaryen schreiten nun sofort wieder zu 2 Teilungen, den Reifeteilungen. Die Art der Bildung der Reduktionskerne ist von gewissem Interesse, insofern als zwei Modifikationen derselben vorkommen, deren Vergleich es erlaubt, gewisse abweichende Arten der Reduktion bei Protozoen auf die normalen Vorgänge zurück-

zuführen. Das normale ist jedenfalls das, daß der ganze Kern einer Gametocyte (Gonotokont LOTSY's) sich zweimal hintereinander teilt. Solches kommt, wenn auch selten, auch bei unserer Form vor, und zwar, da alle chromatische Substanz im Caryosom verdichtet ist, durch hantelförmige Teilung des Caryosoms mit gleichzeitiger Durchschnürung des umgebenden Kernalveolarwerkes (Fig. 12 rechts). Die Eigentümlichkeit, daß alles Chromatin im Caryosom angehäuft ist, hat nun eine Modifikation der Kernteilung ermöglicht, die in unserm Falle in der Regel eingehalten wird. Das geschieht in der Weise, daß nur das Caryosom sich teilt innerhalb der ursprünglichen Kernzone, die dabei ganz unberührt und erhalten bleibt (Fig. 13). Das eine Teilprodukt, das Geschlechtscaryosom genannt werden kann, wächst dann rasch heran, während das andere, das Reduktionscaryosom sich verkleinert und sich meist nachträglich mit einer hellen Zone gegenüber dem übrigen Kernalveolarwerk abgrenzt, wodurch es zu einem kleinen Kern wird. Das Geschlechtscaryosom teilt sich nun nochmals in derselben Weise und bildet ein 2. Reduktionscaryosom (Fig. 14), wobei gleichzeitig auch das zum Kern gewordene 1. Reduktionscaryosom sich nochmals teilen kann (Fig. 14). Dabei rückt in der Regel dieser 3. Reduktionskern aus der ursprünglichen Kernzone direkt heraus; die beiden übrigen Reduktionskerne werden dagegen erst nachträglich ins Plasma ausgestoßen. Der zuletzt geschilderte Modus der Reduktionsteilung ist hier nicht weiter wunderlich; er erklärt sich als eine Vereinfachung, die durch die Anhäufung aller wichtigen Substanzen im Caryosom ermöglicht wurde und sich leicht von den normalen Kernteilungen ableiten läßt. In derselben Weise lassen sich nun wohl auch das zweimalige Ausstoßen von Caryosombrocken, wie es z. B. PROWAZEK (1905) für *Trichomastix* als Reduktionskernbildung beschrieben hat und das mit den neueren Befunden und Anschauungen nicht so gut in Einklang zu bringen war, auf die normalen Reduktionsteilungen zurückzuführen. Hingewiesen sei noch auf das Vorkommen eines 3. Reduktionskernes, was unseres Wissens bei Protozoen bisher nur bei Infusorien und der Coccidie *Adelea* (♂) beobachtet ist.

Wenn auch leider wegen der Eigentümlichkeit und Kleinheit der Kerne auf diesen Stadien nichts über die feineren Kernverhältnisse und Vorgänge (Chromosomen) ermittelt werden kann, so müssen doch diese charakteristischen Vierteilungen als Reduktionsteilungen angesprochen werden. Die Reduktion folgt hier also direkt der Copulation der von der vorausgegangenen Befruchtung her noch unverschmolzenen Gametenkerne.

Die beiden reduzierten Kerne lockern sich nun wieder mehr auf, sodaß um das Caryosom herum wieder Außenchromatin auftritt; das Caryosom selbst wird auch wieder größer und vacuolisiert. In diesem Zustand legen sich die beiden, von verschiedenen Individuen stammenden Kerne eng aneinander, ohne jedoch zu verschmelzen. Auch in ganz alten Copulationseysten findet man fast ausnahmslos zwei Kerne.

Bringt man nun die Copulationseyste auf frischen Nährboden, dann werden sie an einer Seite aufgelöst und es kriecht eine junge zweikernige Amöbe aus, die durch Flüssigkeitsaufnahme sehr rasch aufquillt, wobei auch die Kerne sich noch mehr lockern, sodaß die Tiere nun ganz das Aussehen der vegetativen Amöben gewinnen (Fig. 15).

Nur zweimal konnten auch Copulationseysten mit einem Kern von etwa doppelter Größe wie sonst und entsprechend großem Caryosom beobachtet werden. Auch in Kulturen wurden gelegentlich einkernige Amöben beobachtet. Es handelt sich wohl um Individuen, bei denen ausnahmsweise die Verschmelzung der Gametenkerne gleich stattgefunden hat.

Wie aus der obigen Darstellung ersichtlich, sind die beiden Kerne der vegetativen Amöbe die bei der vorausgegangenen Copulation nicht zur Verschmelzung gelangten Gametenkerne. Bei jeder Teilung erhält jede Tochteramöbe stets eine väterliche und eine mütterliche Kernhälfte. Durch sämtliche agametischen Generationen erhalten sich somit die Gametenkerne gesondert und erst bei Beginn einer neuen Befruchtung verschmelzen sie zu einem Syncaryon. Die zum Schluß mitgeteilte Beobachtung einer ausnahmsweise früheren Verschmelzung ändert an diesem Resultat nichts; sie kann uns nur als interessanter Übergang zu den sonst bei tierischen Organismen vorliegenden Verhältnissen dienen.

Wir haben demnach hier einen Organismus kennen gelernt, bei dem ein vollständiges Selbständigbleiben (Autonomie) der ganzen Gametenkerne während des ganzen Lebenszyklus vorliegt. Nur in einem ganz kurzen Zeitpunkt kommt eine einkernige Form vor. Bekanntlich findet sich bei Metazoen häufiger ein sog. gonomerer Kernzustand, d. h. ein Zustand, bei dem die väterlichen und mütterlichen Kernhälften in der einen oder andern Weise mehr oder minder selbständig erkennbar sind. Zuerst wurde eine derartige Gonomerie von RÜCKERT (1895) und HÄCKER (1895) bei der Furchung von Copepoden, sowie von CONKLIN (1897) bei der Schnecke

*Crepidula* beschrieben. HÄCKER (1902) hat später die Bedeutung dieser Befunde zu verallgemeinern und theoretisch zu verwerten gesucht, nachdem er geglaubt hat für *Dencrocometes* die Gonomerie für die ganze Keimbahn nachweisen zu können. Allerdings sind gegen seine Ausführungen von verschiedenen Seiten, so besonders von O. HERTWIG (1906) und FICK (1906 u. 1907) gewichtige Einwände erhoben worden. Denn bei seinem Objekt konnte er, besonders in späteren Stadien eine Gonomerie meist nur durch das Vorhandensein zweier Nucleolen wahrscheinlich machen. Das ist aber, wie O. HERTWIG und FICK hervorgehoben haben, ein sehr wenig stichhaltiger Grund, zumal wenn man noch wie HÄCKER seiner Kernsekrettheorie der Nucleolen huldigt. Auch die übrigen Fälle, die als Gonomerie gedeutet wurden — bei HÄCKER (1902 u. 1907) und FICK (1907) findet man die Literatur zusammengestellt — sind meist nicht sehr beweiskräftig. So konnte FICK (1907) noch kürzlich im Hinblick auf diese Befunde aussagen, die Hypothese von der Gonomerie der Keimbahnzellen sei „nicht nur nicht bewiesen, sondern sogar direkt widerlegt oder mindestens als höchst unwahrscheinlich nachgewiesen worden“.

Demgegenüber sind die hier mitgeteilten Befunde vollkommen klar und eindeutig; handelt es sich doch nicht nur um ein mehr oder minder undeutliches Selbständigbleiben väterlicher und mütterlicher Kernhälften, sondern um das getrennte Weiterführen der unverschmolzenen Gametenkerne durch den ganzen Entwicklungszyklus. Es ist ein Schulbeispiel der Autonomie der Gametenkerne, wie es gar nicht klarer ausgedacht werden kann. Nur bei Uridineen (BLACKMAN u. FRASER 1906 und CHRISTMAN 1905 u. 1907) und besonders bei Ascomyceten (CLAUSSEN 1908) sind ähnlich klare Fälle neuerdings bekannt geworden, indem hier gleichfalls die ganzen Gametenkerne gesondert bleiben. Doch geschieht dies hier nicht durch alle Generationen, sondern nur bis zur Teleuto- resp. Ascussporenbildung, wo dann die Gametenkerne zur Verschmelzung gelangen. Hervorzuheben ist dabei allerdings, daß dann direkt nach der Kerncopulation das Synapsisstadium auftritt und die Reduktionsteilungen folgen.

Die von HÄCKER vertretene Anschauung der Gonomerie der Keimbahnzellen gewinnt durch die zuletzt erwähnten Beispiele bei Pilzen und besonders durch unsern Amöbenbefund, bei der sich im Gegensatz zu den Pilzen die Reduktionsteilungen an derselben Stelle der Entwicklung wie bei Metazoen abspielen, eine ganz andere, weit sicherere Grundlage als bisher, wodurch auch die übrigen zu ihrer Stütze vorgetragenen Befunde sehr an Wahr-

scheinlichkeit gewinnen. Auf jeden Fall kann nun der Schluß, den kürzlich noch FICK gezogen hat, „die Hypothese von der Gonomerie der Keimbahnzellen ist aus theoretischen Gründen abzulehnen“, durch die hier mitgeteilten Tatsachen als falsch betrachtet werden.

Die Tatsache nun, daß bei unserer Amöbe dem letzten Akt des Befruchtungsvorganges, nämlich der Verschmelzung der Gametenkerne resp. ihrer Abkömmlinge, direkt die Reduktionsteilungen folgen — dasselbe gilt auf botanischem Gebiet für die Uredineen (BLACKMAN, BLACKMAN and FRASER, CHRISTMAN), Ascomyceten (CLAUSSEN 1908) *Coleochaete* (ALLEN 1905) und vermutlich die Desmidiaceen (KLEBAHN 1890) — scheint uns für die Erklärung der Reduktionsteilungen von großem Wert zu sein.

Das Vorkommen einer Reduktion der Chromosomenzahl (Erbmasse) ist ein logisches Postulat. Sonst würde ja mit jeder Befruchtung die vorhandene Erbmasse (Chromosomen) verdoppelt und somit in kurzer Zeit ins Ungemessene gesteigert werden. Das Gesetz von der Zahlenkonstanz der Chromosomen lehrt aber, daß die Zahl derselben stets dieselbe bleibt. Selbst von Gegnern der Individualität der Chromosomen, wie FICK (1907) wird die Richtigkeit dieser Logik anerkannt, und die Beobachtungen haben in der Tat gezeigt, daß das zuerst von WEISMANN auf Grund vererbungstheoretischer Betrachtungen aufgestellte Postulat einer Reduktion bei den eigentümlichen sog. Reifeteilungen der Geschlechtsprodukte verwirklicht ist. Auch bei Protozoen fand man bei einigen Objekten bei der Ausbildung der Gameten die beiden mit einer Zahlenreduktion verbundenen Reifeteilungen (Trypanosomen SCHAUDINN (1904) u. v. PROWAZEK (1905), sowie Infusorien PRANDTL (1905), CALKINS u. CHULL (1908), ENRIQUES (1907), METCALF (1907). Bei den meisten Formen konnte allerdings eine Zahlenreduktion nicht festgestellt werden, sei es aus technischen Gründen, sei es, daß es bei den betr. Formen nicht zur Differenzierung von Chromosomen kommt. Doch fanden sich hier in vielen neuerdings untersuchten Fällen an der gleichen Stelle die bekannten Vierteilungen der Kerne, die wohl ohne weiteres mit den mit Zahlenreduktion verbundenen Vierteilungen homologisiert werden können. Sie sind bei sämtlichen Gruppen der Protozoen mit Ausnahme der Neosporidien sicher beobachtet.

Das allgemeine Vorkommen und die logische Notwendigkeit von Reduktionsteilungen, die wie die Beobachtung gezeigt hat an die Reifeteilungen geknüpft sind, sind aber noch keine Erklärung für die Ursache der Reduktionsteilungen. Wir kennen wohl den Zweck, aber dieser teleologische Grund ist keine naturwissen-

schaftliche Erklärung. Es ist nun schon verschiedentlich versucht worden, die Reduktionsteilungen ihres „prophetischen Charakters“ zu entkleiden, so besonders von WINKLER 1901, der sie „phylogenetisch auf eine Sporenbildung zurückzuführen versucht, bei der durch Unterbleiben der Chromosomenteilung es den Organismen ermöglicht wurde, mit einem Male ohne Mehraufwand von Kernmaterial die doppelte Zahl von Sporen resp. Keimzellen zu bilden.“ (Cit. nach FICK 1907).

Daß WINKLERS Hypothese nicht zutreffend sein kann, läßt sich unserer Meinung nach bei den Protozoen leicht nachweisen. So findet man ja nun nur einen Grund herauszugreifen, Reduktionsteilungen bei den einfachsten Amöben, bei denen überhaupt keine multiple Vermehrung, sondern nur Zweiteilung vorkommt, oder man findet bei andern Formen multiple Vermehrung während die Reduktion sich an einer ganz andern Stelle des Zeugungskreises abspielt. Auch die, wenn auch nur ähnlich gearteten Vorstellungen von HÄCKER<sup>1)</sup> 1907 lassen sich in derselben Weise widerlegen.

Dagegen scheinen uns die oben mitgeteilten Befunde ohne weitere Hypothese imstande zu sein, die Reduktionsteilungen ihres prophetischen Charakters wirklich zu entkleiden. Denn wir sahen, daß dem letzten Akt des Befruchtungsvorganges der Kernverschmelzung direkt die Reduktion folgt, nur findet dieser letzte Akt erst bei Beginn einer neuen Befruchtung statt. Die Reduktion ist also hier, wie zu erwarten, eine Folge der Befruchtung (Kernverschmelzung) und nicht die Befruchtung der Zweck der Reduktionsteilung, mithin ist auch nicht, wie man früher gesagt hat, die Verhütung der Chromosomensummutation die (teleologische) Ursache der Reduktion, sondern die Chromosomensummutation ist die Ursache der Reduktion.

Wie bekannt findet sich nun bei fast allen übrigen tierischen Organismen, und zwar Protozoen wie Metazoen, die Vereinigung der Geschlechtskerne direkt im Gefolge der Gametenverschmelzung und doch vollziehen sich die Reduktionsteilungen erst bei der Vorbereitung zu einer neuen Befruchtung. Diese Verhältnisse scheinen uns nun im Hinblick auf unsere Amöbenbefunde dadurch erklärt werden zu können, daß darin der von den Protozoen ererbte Zeitpunkt inne-

<sup>1)</sup> Was HÄCKER (1907) bei Radiolarien als Reduktion im großen Stil aufgefaßt hat, ist gar keine Reduktion, sondern eine multiple Vermehrung, wobei die Tochterkerne (Einzelknäuel) schon innerhalb der ursprünglichen Kernmembran vorgebildet sind, was auch bei andern Protozoen vorkommt. Die Reduktion ist auch hier bei den Radiolarien nur an die bek. Vierteilungen geknüpft. Bei anderer Gelegenheit werde ich genauer auf diese Verhältnisse eingehen. HARTM.

gehalten wird; und weiterhin scheint uns auch die Annahme gerechtfertigt, daß bei allen Keimbahnzellen mit doppelter Chromosomenzahl die Befruchtung in Wirklichkeit noch nicht ganz zu Ende geführt sei, sondern erst mit Eintritt der neuen Geschlechtsreife, etwa im Synapsisstadium, der letzte Akt der Befruchtung, der der Kernverschmelzung unserer Amöbe entspräche, sich vollziehe. In ähnlicher Weise bewegen sich auch die HÄCKER'schen Gedankengänge bezüglich seiner Gonomeriehypothese. Aber selbst wenn die Hypothese von der Gonomerie der Keimbahnzellen nicht zutreffen sollte, so kann man allein schon auf Grund der BOVERI'schen Theorie von der Individualität der Chromosomen in dem Getrenntbleiben der väterlichen und mütterlichen Chromosomen den Ausdruck des Selbständigbleibens der Gametenkerne erblicken.

Wenn sich nun weiterhin tatsächlich die neuerdings von einer Reihe von Zellforschern, MONTGOMERY, SUTTON, WILSON etc., vertretene Anschauung bestätigen sollte, daß während der Synapsis die sog. Scheinreduktion durch das Aneinanderlegen (Conjugation) der korrespondierenden väterlichen und mütterlichen Chromosomen zustande käme, so könnte man in diesem Vorgang mit gutem Grunde den letzten Akt der Befruchtung erblicken, der der Verschmelzung und Verdichtung der beiden Gametenkerne von *Amoeba diploidea* zu einem einheitlichen Caryosom gleichkäme.

Die Tatsache, daß gerade nach der Verschmelzung der Gametenkerne alle chromatische Substanz zu einem einzigen Caryosom kondensiert wird — und nur in diesem Stadium sowie bei den direkt darauffolgenden Reduktionsteilungen findet sich ein solcher Zustand — läßt es wohl als das Nächstliegende erscheinen, daß hierbei die Verschmelzung der väterlichen und mütterlichen Erbmasse (Chromosomen) erfolge, sodaß diese Ansammlung und Verdichtung des väterlichen und mütterlichen Kernmaterials zu einem Caryosom vollkommen dem Synapsisstadium nach der von den oben genannten Forschern vertretenen Auffassung entspreche und hierin das phylogenetische Vorstadium der Synapsis zu erblicken wäre.

Die Auffassung, daß die Reduktion eine Folge der Befruchtung sei, hat der eine von uns in seinen Vorlesungen schon seit längerer Zeit vertreten, besonders in Hinblick auf gewisse pflanzliche Protisten (Algen) wie die Desmidiacee *Closterium*, wo die Reduktion sich schon bei der Keimung der Zygote vollzieht (KLEBAHN). Um diese Anschauung aber für die tierischen Organismen anzuwenden, mußte man die Zuflucht zu einer nachträglichen Verschiebung der Reduktion nehmen bis zu dem Zeitpunkt, wo wieder eine Befruchtung eintritt. Dadurch war aber wieder eine unerklärbare Annahme, ja streng

genommen die scheinbar eliminierte Zielstrebigkeit, wieder in die Betrachtung eingeschlüpft. Wie wir nachträglich aus dem Referat von FICK (1907) erschen, hat auch schon STRASSBURGER (1904) eine ähnliche Auffassung vertreten, indem er „die Zahlenreduktion als die verspätete Ausbesserung des Schadens betrachtet, der durch die Verdoppelung der Chromosomenzahl bei der Befruchtung eintritt“. In dieser Fassung mit der Einführung eines nachträglichen Nutzens scheint uns die Auffassung allerdings noch weniger der Zielstrebigkeit entrückt, was auch WINKLER und FICK betont haben.

Wenn man aber, wie wir das oben ausgeführt haben, annimmt, daß es sich bei dem Abspielen der Reduktion vor der Befruchtung gar nicht um eine Verschiebung handelt, sondern daß hierbei nur der ursprüngliche Zeitpunkt des letzten Aktes der vorausgegangenen Befruchtung eingehalten wird, so fällt auch diese Schwierigkeit weg.

Bei dem bisher verfolgten Gedankengang wurde angenommen, daß die nachträgliche Verschmelzung der Gametenkerne ein ursprünglicher Zustand ist. Abgesehen davon, daß gerade das hier geschilderte extreme Beispiel der Autonomie der Gametenkerne sich bei einer (noch dazu primitiven) Amöbe findet, die doch mit als die ursprünglichsten Organismen gelten, scheinen uns auch noch gewisse Überlegungen dafür zu sprechen. Wenn man den Zweck der Befruchtung mit SCHAUDINN (1905) in dem Ausgleich eines extrem männlich und weiblichen Kernes oder auch mit R. HERTWIG in einer durchgreifenden Regulation der Kernplasmaspannung erblickt, so ist doch für das Stoffwechselgetriebe der aus der Copulation hervorgegangenen Zelle (Zygote) dieser Effekt schon erreicht, wenn die beiden Kerne in der Zelle vorhanden sind. Es wäre daher das Einfachste und Ursprünglichste, wenn die Gametenkerne zunächst unverschmolzen bleiben, wie es ja bei unserer Amöbe der Fall ist. Erst die Notwendigkeit eines neuen Ausgleiches würde dann ev. als Auslösungsreiz für die Kernverschmelzung wirken, die dann ihrerseits wie oben ausgeführt die Ursache der Reduktion ist.

Gegen die Ursprünglichkeit der nachträglichen Kernverschmelzung scheinen allerdings Verhältnisse bei Pflanzen zu sprechen, da hier der letzte Akt der Befruchtung, die Kernverschmelzung, resp. Chromosomenconjugation in der Synapsis mit darauffolgender Reduktion meistens lang vor einer neuen Befruchtung, ja bei manchen Algen (*Coleochaete*, ALLEN 1905, *Closterium*, KLEBAHN) sogar schon bei der Keimung der Zygote sich vollzieht. Immerhin halten wir es einstweilen für wahrscheinlicher, daß die pflanzlichen Verhältnisse als sekundär betrachtet werden müssen. Denn die nach-

trägliche Verschmelzung der Gametenkerne erscheint, wie das Beispiel von *Amoeba diploidea* lehrt, als das Einfachere, Ursprünglichere und die Verschiebung der Kerncopulation und Reduktion in einen früheren Zeitpunkt ist jedenfalls leichter erklärbar als umgekehrt. Zudem findet man ja auch bei allen tierischen Organismen und einigen Phytoflagellaten die Reduktion an dem unserer Meinung nach ursprünglichen Ort, während bei Pflanzen eine große Variabilität bezüglich des Zeitpunktes der Reduktion herrscht. Doch es erscheint müßig weiter über diese Frage zu diskutieren, wäre es doch auch möglich, daß beides frühzeitige und späte Kerneopulation und Reduktion sich gleichzeitig bei verschiedenen Organismen ausgebildet hat. Hierüber können erst weitere Forschungen über den Ort der Kerncopulation (resp. der Synapsis) und der Reduktion besonders bei Phytoflagellaten und niederen Algen Klarheit bringen.

#### Literaturverzeichnis.

- ALLEN, GLORER M. 05. Die Keimung der Zygote bei Coleochaete. Ber. d. B. Bot. Ges. Bd. 23.
- AWERINZEW, 06. Die Süßwasserrhizopoden. Trav. Soc. Natur. St. Petersburg. Vol. 36.
- BLACKMAN, V. H., 04. On the Fertilization, Alternation of Generations and general Cytology of the Uredineae. Annals of Botany, XVIII.
- BLACKMANN AND FRASER, 06. Further Studies of the Sexuality of the Uredineae. Annals of Botany, Vol. XX.
- CALKINS u. CHULL, 08. The Conjugation of *Paramecium aurelia*. Arch. Protistk Bd. 10.
- CHRISTMANN, A. H. 07. The Nature and Development of the primary Uredospore. Transact. of the Wisconsin Acad. of Sciences, Arts and Letters. Vol. XV. part II.
- CLAUSSEN, P. 1908. Zur Kenntnis der Kernverhältnisse von *Pyronema confluens*. Ber. d. Deut. Bot. Ges. Bd. XXV. H. 10
- CONKLIN, E. G. 1901. The Individuality of the Germ Nuclei during the Cleavage of the Egg of *Crepidula*. Biol. Bull. II.
- ELPATIEWSKY, 08. Zur Fortpflanzung von *Arcella vulgaris*. Arch. Protistk. Bd. 10.
- ENRIQUEZ, P. 07. La coniugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. Arch. f. Protistk. Bd. IX.
- FICK, R. 07. Vererbungsfragen, Reductions- und Chromosomenhypothese, Bastard-Regeln. Erg. d. Anat. Entwicklungsgesch. Bd. XVI.
- FROSCH, P. Zur Frage der Reinzüchtung der Amöben. Centralbl. f. Bact. u. Parasit. Bd. XXI.
- GOLDSCHMIDT, P. u. POPOFF M. 07. Die Karyokinese der Protozoen u. der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Arch. f. Prot. VIII.
- HAECKER, V. 1895. Über das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile. Archiv. mikr. Anat. Bd. 46.
- HAECKER, V. 1902. Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jen. Zeitschr. f. Nat.-Wiss. N. F. Bd. XXX.
- HÄCKER, V. 07. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. u. Fortschr. d. Zool. Bd. I.

- HARTMANN M. u. VON PROWAZEK S. 07. Blepharoplast, Caryosom u. Centrosom. Arch. f. Protistenk. Bd. X.
- HARTMANN, M. 08. Über eine neue Dysenterieamöbe. Arch. Schiffs- u. Tropenkrankheiten. (Im Druck.)
- HERTWIG, O. 06. Allgemeine Biologie. Jena 1906.
- HERTWIG, R. 02. Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. München. Bd. 32.
- KLEBAHN, 1890. Studien über Zygoten. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 22.
- LÜBE, M. 02. Über Befruchtungsvorgänge bei Protozoen. Schrift. phys.-ökon. Ges. Königsberg. Bd. 43.
- METCALF, 07. Opalina. Zoolog. Anzeiger. 07.
- MONTGOMERY, PH. H. 06. Chromosomes in the spermatogenesis of the Hemiptera Heteroptera. Trans. Amer. phil. Soc. (N. S.) Vol. 21.
- PÉNARD, E. 05. Observations sur les Amibes à pellicule. Arch. f. Protistenk. Bd. VI.
- PRANDTL, H. 06. Die Coniugation von Didinium nasutum. Arch. f. Protistenk. Vol. VII.
- v. PROWAZEK, S. 04. Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Arb. Kais. Gesundheitsamt. Bd. 27.
- v. PROWAZEK, S. 04. Die Entwicklung von Herpetomonas. Arb. Gesundheitsamt. Vol. XX.
- 05. Studien über Säugetiertrypanosomen. Arb. kais. Gesundheitsamt V. 22.
- RÜCKERT, 1895. Über das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz. Arch. mikr. Anat. Bd. 45.
- SCHAUDINN, FR. 03. Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. Kais. Gesundheitsamt. Bd. 19.
- SCHAUDINN, 1895. Über d. Teilung von Amoeba binucleata. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin. No. 6.
- FR., 04. Generations- u. Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete. Arb. a. d. K. Gesundheitsamt. Bd.
- 05. Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. Verh. deutsch. zool. Ges.
- STRASSBURGER, 04. Über Reductionsteilung. K. Preuß. Akad. d. Wiss. 04.
- SUTTON, W. S., 03. The chromosomes in heredity. Biol. Bull. Vol. IV.
- WILSON, E. K., 05. The problem of development. Science. (N. S.) Vol. XXI.
- WINKLER, 06. Botan. Unters. aus Buitenzorg. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. Serie 2. Bd. V.
- WENYON, 08. Observations on the Protozoa in the Intestine of Mice. Arch. Protistk. Suppl. I.

#### Erklärung von Tafel V u. VI.

Sämtliche Figuren sind bei Zeiss Imm.  $\frac{1}{12}$  mm und den Kompensationsokularen 12 oder 18 mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat entworfen. Bei den Fig. 1, 2, 4, 6 u. 7 ist die Vergrößerung ca. 1800fach, bei den Fig. 3, 5 u. 8—15 ca. 2250fach. Die Fig. 1, 8 und 9 sind nach dem Leben, die übrigen nach mit FLEMING'scher Flüssigkeit fixierten und mit Eisenhämatoxylin gefärbten Deckglasanstrichen gezeichnet.

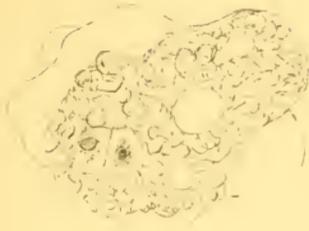
- Fig. 1. Mittelgroßes Individuum nach dem Leben.
- Fig. 2. Gößeres Individuum gefärbt: Kerne im Ruhezustand.
- Fig. 3. Beginn der Kernteilung.
- Fig. 4. Längsstreckung der Kerne.
- Fig. 5. Ende der Kernteilung. Die neugebildeten Doppelkerne hängen noch durch einen Faden zusammen. Beginn der Zellteilung.

- Fig. 6. Ende der Zellteilung. Abschnürung des Außenchromatins vom Caryosom.  
Fig. 7. Auflösung des Außenchromatins als Übergang zum Ruhezustande des Doppelkerns.  
Fig. 8 u. 9. Copulation und Cystenbildung nach dem Leben. Stadium Fig. 9 ist 15 Min. später als das der Fig. 8.  
Fig. 10. Auflockerung der Doppelkerne in jedem Copulanten.  
Fig. 11. Verschmelzung der Gametenkerne samt ihren Caryosomen und Bildung vegetativer Chromidien.  
Fig. 12. Die Plasmen der beiden Copulanten völlig verschmolzen; rechts I. Reduktionsteilung.  
Fig. 13. Gleichzeitige I. Reduktion bei beiden Syncaryen.  
Fig. 14. II. Reduktionsteilung. Der abgeschnürte I. Reduktionskern teilt sich gleichfalls noch einmal, sodaß von jedem Copulanten 3 Reduktionskerne entstehen.  
Fig. 15. Ausschlüpfen eines jungen Individuums aus der Cyste. Die reduzierten Kerne, die von verschiedenen Individuen abstammen, haben sich eng aneinander gelegt und wieder Außenchromatin gebildet.
- 

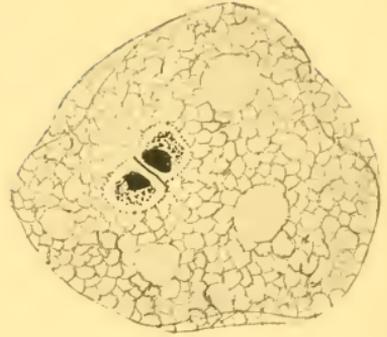
**Zweite wissenschaftliche Sitzung am 19. Mai 1908.**

**M. GRUNER:** Biologische Beobachtungen auf Island.

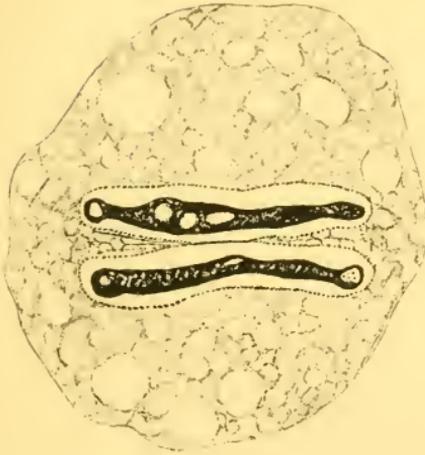
---



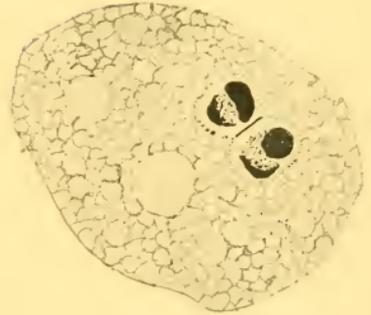
1



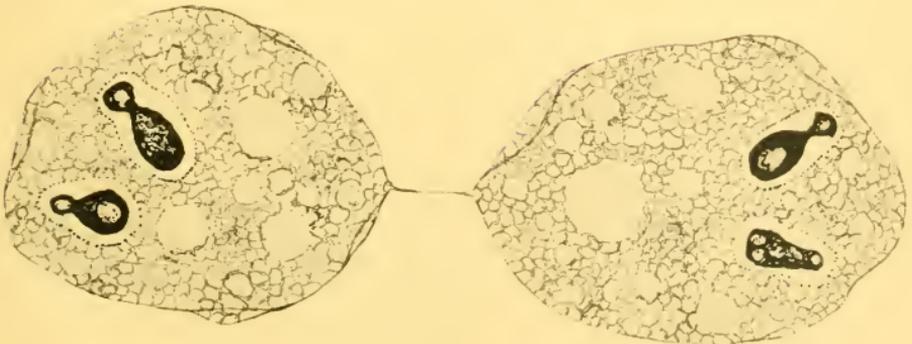
2



4



7



6





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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [1908](#)

Autor(en)/Author(s): Hartmann M.

Artikel/Article: [Copulation bei Amoeba diploidea u. sp. mit Selbständigbleiben der Gametenkerne während des ganzen Lebenszyklus. 112-125](#)