

# Die Chromosomenbewegungen in der Reifungsphase der Keimzellen.

Von W. Ahrens.

Vortrag, gehalten am 22. Februar 1938.

## Einleitung.

Das lebhafte Interesse, das der Reifungsphase der Keimzellen in der Zellforschung entgegengebracht wurde und noch heute entgegengebracht wird, beruht auf der außerordentlich engen Verbindung zwischen beschreibender Zytologie und experimenteller Genetik, wie sie uns in dem eindrucksvollen Lehrgebäude der Chromosomentheorie der Vererbung entgegentritt. Diese Entwicklung wurde schon in den letzten zehn Jahren des vorigen Jahrhunderts angebahnt. Die Kenntnis der mitotischen Kernteilung hatte bekanntlich schon Roux dazu geführt, in den Chromosomen Träger der Vererbung zu sehen und die Kernteilungsfiguren final im Sinne einer qualitativ und quantitativ gleichen Verteilung der Vererbungssubstanzen zu deuten. In die gleiche Richtung wiesen schon damals die Ergebnisse der Keimzellenforschung, nach denen in der Reifungsphase der Keimzellen eine Herabsetzung der Chromosomenzahl auf die Hälfte mit Sicherheit festgestellt wurde. Wenn auch um die Jahrhundertwende über die näheren Bedingungen, insbesondere über Zeitpunkt und Form der Chromosomenreduktion keine Klarheit erzielt werden konnte, so bedeutete doch die Tatsache der Zahlenreduktion an sich schon eine gewisse Bestätigung der Voraussage Weismanns, die zu weiteren Hoffnungen berechtigte.

Einen kräftigen Auftrieb bedeutete für die zytologische Forschung die Wiederentdeckung der Mendelschen Gesetze durch Tschermak, Correns und de Vries um das Jahr 1900. Schon in den folgenden Jahren 1901—1904 wurde von zahlreichen Autoren darauf hingewiesen, daß das aus den Mendelschen Regeln sich ergebende Verhalten der Erbfaktoren genau

dem Verhalten der Chromosomen in den Reifeteilungen der Keimzellen und ihren vorbereitenden Stadien entspricht. Es ist verständlich, daß sich das Interesse der Zytologen von neuem jener Reifungsphase der Keimzellen zuwendete, deren abschließende Teilungen neben echten Spalthälften auch ganze, homologe Chromosomen auf die Gonen verteilt.

Die Fragestellung allerdings, die die Untersuchungen leitete, hat im Laufe der Zeit gewechselt. Zunächst beherrschte die Frage der Chromosomenpaarung, die sogenannte Pseudoreduktion die zytologische Literatur: ob eine endweise oder parallele Vereinigung der Homologen stattfindet. Bis in die neueste Zeit hinein waren die Ergebnisse widersprechend. Für die gleichen Objekte wurden an den gleichen Präparaten, ja an den gleichen Kernen und Teilungsfiguren nicht nur unvereinbare Deutungen, sondern sogar so abweichende Zahlenangaben gemacht, daß neben den sicherlich vorhandenen Beobachtungsschwierigkeiten auch dogmatische Voreingenommenheit die Ergebnisse gefälscht haben dürfte. Wenn es heute um diesen Streit stiller geworden ist, so nur, weil eine gewisse Resignation eintreten mußte. Und wenn wir heute in allgemeinen Darstellungen und Lehrbüchern vorwiegend die parallele Paarung vertreten finden, so verdanken wir diese Entscheidung vorwiegend dem Einfluß der Genetik, die für die Erklärung des Faktorenaustausches durch zytologisches Crossingover unbedingt der parallelen Paarung bedarf. So beherrscht denn auch heute in der Chromosomenforschung vorwiegend eine genetische Richtung die Fragestellung, die versucht, für eine Reihe genetischer Vorgänge eine zytologische Interpretation zu geben. Ich erinnere hier nur an die Chiasmotypie-Vorstellungen als Grundlage des Chromosomenstückaus-tausches und das um Kernteilung und Reifungsphase der Keimzellen errichtete Theoriengebäude des englischen Zytologen Darlington.

Allen diesen Untersuchungen liegen Vorstellungen über den Bau, die Physiologie und die innere und äußere Mechanik der Chromosomen zugrunde, wie sie an den Mitosen der mehrzelligen Pflanzen und Tiere gewonnen wurden. Dagegen wurden die in der Reifungsphase der Keimzellen vorsich gehenden Chromosomen-

bewegungen und die daraus auf ihre Physiologie zu ziehenden Schlüsse in keiner Weise beachtet. Dadurch, daß ich neben rein morphologischen Gesichtspunkten auch das Verhalten der Chromatinschleifen im Kraftfelde der Teilungszentren (Zentriol und Zentrosoma) beachtete, ist es mir gelungen, einen ganz neuen Ansatz zur allgemeinen Beurteilung der Reifungsphase zu gewinnen, der ganz überraschende neue Gesichtspunkte für die Frage der Chromosomenpaarung, ihre kausale Erklärung und für die stammesgeschichtliche Fragestellung gestattet.

### **Überblick über die gesamte Reifungsphase.**

Die Zusammensetzung der Zuhörerkreise erfordert, daß ich zunächst einen Überblick über die hier in Frage kommenden Stadien der Keimzellenentwicklung gebe:

Mit der letzten Vermehrungsteilung werden die Oogonien und Spermatogonien zu den Oozyten und Spermatozyten, die sich in der anschließenden Reifungsphase zu den reifen Ei- und Samenzellen entwickeln. Wir unterscheiden eine chromatische und eine plasmatische Reifung. Erstere erstreckt sich auf den Kern mit seinem chromatischen Inhalt (Chromosomen), letztere auf das Protoplasma. Im männlichen Geschlecht entwickeln sich aus der ruhenden Spermatozyte Chromatinschleifen in diploider Zahl. Diese ordnen sich zu dem sogenannten Bukettstadium an, indem sich die freien Enden an einer ausgezeichneten Stelle des Kernes anheften. Während dieses Stadiums, oft auch früher oder später, vereinigen sich die Chromatinfäden der Länge nach zu Fadenpaaren. Diese zerstreuen sich allmählich gleichmäßig im Kern und beginnen sich unter Verdichtung des Chromatins zu verkürzen. Damit ist der erste Abschnitt, in dem die Pseudoreduktion stattfindet, abgeschlossen. Im männlichen Geschlecht schließt sich der zweite Abschnitt der chromatischen Reifung unmittelbar an. Unter weiterer Kondensation der Chromosomenpaare tritt die Zelle in die erste Reifeteilung ein, durch die die gepaarten Partner auf verschiedene Zellen verteilt, also ganze, homologe Chromosomen getrennt werden. In der folgenden zweiten Reifeteilung erfolgt eine äquationelle Teilung der

Chromosomen. Damit ist die chromatische Reifung abgeschlossen. An die Reifeteilungen schließt sich die plasmatische Reifung an, durch die die Spermatide unter mannigfaltigen Formwandlungen in die Gestalt des befruchtungsfähigen Samenfadens überführt wird (Lichtbild: Meiosis und Spermiohistogenese von Oedipoda).

Im weiblichen Geschlecht ist die chromatische Reifung deutlich in zwei Abschnitte zerlegt. In vollständiger Übereinstimmung mit dem männlichen Geschlecht erfolgt während der ersten Phase die Pseudoreduktion durch Chromosomenpaarung. Auch hier steht im Mittelpunkt das Bukettstadium mit der polaren Ausrichtung der Chromatinschleifen und der anschließenden Zerstreung der Fadenpaare über den Kernraum. Die Verkürzung und Verdichtung der Chromosomen aber wird bald durch eine erneute Auflockerung und Auflösung des Chromatins unterbrochen. Der Kern kehrt ins Ruhestadium zurück. Während dieses Ruhestadiums erfolgt ein lebhaftes Wachstum des Protoplasmas, das mit der Zerstäubung des Chromatins fast explosionsartig einsetzt. Damit tritt die Oozyte in ihre plasmatische Reifungsperiode ein, die als große Wachstumsphase bezeichnet wird und der Bereitstellung des Nährmaterials für den jungen Keim dient. Erst nach Abschluß dieser Periode erfolgt der zweite Teil der chromatischen Reifung, in der die während der ersten Phase getroffenen Vorbereitungen durch die beiden Reifeteilungen realisiert werden. Die Phase der Chromosomenpaarung — die wir als pseudoreduktionelle Phase bezeichnen wollen — ist von der Phase der Reifeteilungen durch ein interphasenhaftes Ruhestadium des Kernes getrennt. Sehr deutlich läßt sich dies an den Eiröhren der Termiten zeigen, die infolge ihrer großen Zahl von Eizellen in einer Röhre hierfür besonders günstige Verhältnisse bieten (Lichtbilder: Endkammer und Ausschnitte der Ovariolen von Termes). An einem Schema wird das verschiedene Verhalten der beiden Geschlechter im zeitlichen Verhältnis von chromatischer und plasmatischer Reifung verdeutlicht.

Mein heutiger Vortrag gilt nur der chromatischen Reifung. Die in der reduktionellen Phase, den Reifeteilungen vor sich gehenden Chromosomenbewegungen, besonders die bei Bastarden beobachteten Störungen sind schon mehrfach, besonders von Bleier untersucht und für die Kausalanalyse der Chromo-

somenmechanik ausgewertet worden. Dagegen sind die während der pseudoreduktionellen Phase zu beobachtenden Chromosomenbewegungen bzw. -anordnungen weder für die Kausalanalyse der Meiosis noch für ihre allgemeine Beurteilung herangezogen worden.

Ich werde mich nunmehr auf den ersten Teil der chromatischen Reifung, der im weiblichen Geschlecht sein Ende mit der Auflösung der Chromosomen zu Beginn der großen Wachstumsphase der Oozyte findet und im männlichen Geschlecht wenigstens durch eine vorübergehende Auflockerung des Chromatins angedeutet ist, beschränken.

### **Das Bukettstadium.**

Im Mittelpunkt des pseudoreduktionellen Abschnittes der chromatischen Reifung steht die unipolare Orientierung der Chromatinschleifen, das sogenannte Bukett. Die Chromatinschleifen heften sich mit ihren freien Enden an einer engbegrenzten Stelle der Kernwand, dem Kernpol an. Die Polarisierung beschränkt sich nicht nur auf die Orientierung der Chromatinschleifen, sondern erfaßt die ganze Zelle. Zu dieser Zeit findet eine einseitige Ansammlung des Protoplasmas am Kernpol statt, so daß oft der Kern an der gegenüberliegenden Seite nur von einer dünnen Plasmahaut überzogen ist. Gleichzeitig werden auch die färbbaren Einschlüsse des Plasmas, die Mitochondrien und Chromidien innerhalb der Polkappe versammelt, wobei sie offenbar vom Plasma nicht nur passiv mitgeführt, sondern aktiv angezogen werden. Die Bukettstadien sind innerhalb des Tierreiches außerordentlich weitverbreitet, sie finden sich bei Ein- und Vielzellern, Wirbellosen und Wirbeltieren.

Im Mittelpunkt der pseudoreduktionellen Phase der Meiosis steht eine allgemeine, einseitige Polarisierung der Zelle, die sich in einer polaren Orientierung der freien Chromosomenenden, einer Ansammlung des Protoplasmas und der Mitochondrien am Kernpol äußert (Lichtbild: Bukett von *Ooedipoda*, *Proteus*).

Die bisherigen Deutungsversuche des Bukettstadiums waren verfehlt und haben sich deshalb nicht halten können. Popoff

(1908) versucht die polare Orientierung der Chromosomenenden auf austretende Flüssigkeitsströme zurückzuführen. Das Hineinragen der Schleifen in den Kernraum steht mit dieser Auffassung in starkem Widerspruch. Sie erklärt ferner nicht die polare Ansammlung des Protoplasmas und der Mitochondrien. Gegenüber der Auffassung des Wiener Zytologen Geitler (1935), der das Buket auf das Polfeld zurückführen will, habe ich (1936) zeigen können, daß sicherlich keine morphologische Kontinuität zwischen Polfeld und Bukett besteht. Vielmehr ist die polare Orientierung der Chromosomen im Bukett das Ergebnis einer vollständigen Neuordnung der Chromatinschleifen, der ein Stadium unregelmäßiger Verteilung der Chromosomen vorausgeht. Auf viel breiterer Basis ist von R. Hertwig und seiner Schule der Versuch unternommen worden, die ganze chromatische Reifung unter Zugrundelegung der Lehre von der konstanten Kern-Plasma-Relation als eine Depressionsperiode der Oozyte infolge Störung der Kern-Plasma-Relation dem Verständnis näher zu bringen.

Es ist das Verdienst Buchners, wenn er die Polarisation der Zelle im Bukettstadium auf den Einfluß des stets am Kernpol liegenden Teilungszentrums (Zentrosoma, Zentriol) zurückgeführt und damit das Bukettstadium als echten karyokinetischen Vorgang erkannt hat. Er hat diesen in einer kleinen Mitteilung veröffentlichten Befund aber nicht weiter verfolgt und ausgebaut. Auch sonst wurde das Bukettstadium abgesehen von seiner etwaigen Bedeutung als Ort bzw. Zeitpunkt der Chromosomenpaarung nicht in den Mittelpunkt weiterer Untersuchungen gestellt. Und so konnten manch wertvolle weitere Ergebnisse unbeachtet bleiben.

Hierher gehört unter anderem das Verhalten des Zentrosomas bei *Blatta germanica*. Hier liegen während des Bukettstadiums am Zellpol zwei scharfwinklige Zentrosome. In der weiteren Entwicklung brechen diese winkelförmigen Gebilde am Scheitel durch und die Schenkel werden zu den vier Teilungszentren der beiden Reifeteilungen. Während des Bukettstadiums liegen also ebenfalls schon vier Zentriole vor, während normalerweise frühestens während der Metaphase einer Teilung durch erneute Teilung die Zentriole für die folgende Teilung bereitgestellt werden. Von Bleier ist gezeigt worden, daß

zwischen Chromosomenspaltung und Chromosomenbewegung ein innerer Zusammenhang besteht. Wenn wir sehen, daß sowohl während der Metaphase der normalen Mitose als auch während des Buketts, also Höhepunkten der Zellpolarisation, eine erneute Teilung der Zentriole erfolgt, so dürfte die Vermutung einer ähnlichen Verknüpfung zwischen Teilung der Zentriole und Polarisation der Zelle naheliegen. Insbesondere dürfte durch diese Beziehungen die Auffassung gestützt werden, daß es sich in der pseudoreduktionellen Phase der Meiosis um einen echten karyokinetischen Vorgang handelt. Weitere Beispiele einer frühzeitigen Teilung der Zentriole liefert uns die Eientwicklung von *Fasciola hepatica* und *Polystomum integrinum*. Hier erscheinen im Mittelpunkt von Polstrahlungen am Ende der großen Wachstumsphase der Oozyte, wenn sich aus dem Ruhekern von neuem die Chromosomenpaare zu differenzieren beginnen, 2 Paar Diplosome, also 4 Zentriole. Es ist anzunehmen, daß auch hier die verfrühte Teilung schon während der pseudoreduktionellen Phase des Kernes auf dem Höhepunkt der einseitigen Polarisation erfolgt ist. Daraus ergibt sich etwa folgendes Bild: die pseudoreduktionelle Phase besitzt innerhalb der chromatischen Reifungsperiode der Keimzellen insofern eine gewisse selbständige Stellung, als sie von der eigentlichen reduktionellen Phase (den beiden Reifeteilungen) durch ein interphasenhaftes Ruhestadium des Oozytenkernes getrennt ist. Auch im männlichen Geschlecht kann eine Trennung der beiden Abschnitte durch eine gewisse Auflockerung der Chromosomen angedeutet sein. Im Mittelpunkt dieser Periode steht eine Chromosomen, Plasma und Mitochondrien erfassende einseitige Polarisation der ganzen Zelle, deren Pol durch die Lage der Zentren bestimmt wird und die in engstem Zusammenhang mit der Teilung der Zentren stehen dürfte.

Die ganze pseudoreduktionelle Phase mit der Herausdifferenzierung der Chromosomen aus dem Ruhekern, den gerichteten Bewegungen der Chromosomen, dem Einfluß der Zentren auf diese Bewegungen, der auf dem Höhepunkt der Polarisation erfolgenden Teilung derselben und der Rückkehr des Kernes zum Ruhestadium erweckt den Eindruck eines geschlossenen, selbst-

ständigen karyokinetischen Zyklus, der sich in mancher Hinsicht mit Kernteilungszyklen vergleichen läßt (Lichtbilder: Verhalten der Zentrosome in der Meiosis von *Blatta*, *Polystomum* und *Fasciola*).

### **Vergleich des Bukettstadiums mit karyokinetischen Zyklen.**

Zur schärferen begrifflichen Fassung und zum tieferen Verständnis des Bukettstadiums ist es notwendig, den pseudo-reduktionellen Zyklus mit anderen karyokinetischen Zyklen zu vergleichen. Hierfür stehen uns die echten eumitotischen Zyklen der Metazoen- und Metaphytenzellen und die paramitotischen Zyklen gewisser Protisten zur Verfügung. Die für uns wichtigen Punkte einer Eumitose sind etwa folgende:

1. Kondensation der Nukleolen und Differenzierung der Chromosomen sind gegenläufige Prozesse. Der Auflösung der Nukleolen und Differenzierung der Chromosomen in der Prophase einer Teilung steht die Bildung der Nukleolen und die Auflösung der Chromosomen in der Telophase einer Teilung gegenüber.

2. Dem Verlauf der Mitose geht die Entfaltung eines Spindelapparates unter Bipolarisation der Zelle parallel.

3. Auf dem Höhepunkt der Polarisation liegt die Chromosomenlängsachse senkrecht zur Spindelachse. Infolge Abstoßung der Chromosomen von den Spindelpolen kommt es zur Bildung der Äquatorialplatte. Die für die Eumitosen so charakteristische Anordnung der Chromosomen zur Äquatorialplatte ist das Ergebnis einer abstoßenden Wirkung der Zentriole und der negativen Zentrotaxis der Chromosomenlängsachse. Ob beide Faktoren sich gegenseitig bedingen, ist hier schwer zu entscheiden.

4. Die metaphasischen Chromosome besitzen eine dichte, chromatische Struktur, glatte Oberflächenkonturen und machen einen ausgesprochen kompakten Eindruck (Lichtbild: *Allium cepa*).

Demgegenüber zeigen die Chromosomenbewegungen während des Bukettstadiums ein durchaus anderes Bild:

1. Der Differenzierung der Chromosome geht nicht die Auflösung der Nukleolen parallel. Ja, im Höhepunkt der Zell-



polarisation sind die Nukleolen in gleicher Größe und gleicher Färbbarkeit vorhanden wie im Ruhekern.

2. Die Ordnungsbewegungen der Chromosomen gehen ohne eine Andeutung von Spindelbildung vor sich. Die Mitwirkung irgendwelcher „Zugfasern“ kommt ebensowenig in Frage wie die eines „Stemmkörpers“ (Lichtbild: Bukettstadium von Actinophrys).

3. Schließlich ist auch die Einstellung der Chromosomenlängsachse eine andere als in den Eumitosen. Die Zentriole ziehen die freien Chromosomenenden an. Da aber im Bukett beide Zentriole (bzw. Diplosome) an einem Pol vereint sind, kommt es zur schleifenförmigen Aufhängung der Chromosomen am Kernpol. Besonders deutlich zeigt sich dieses positiv zentrotaktische Verhalten der Chromatinschleifen in einigen Fällen, wo abweichend von der Norm während des Buketts infolge frühzeitigen Auseinanderweichens der Zentriole ein zweipoliger Zustand hergestellt wird. Es entstehen Teilbuketts, aber einige Schleifen ziehen von Pol zu Pol und zeigen so in konkreter Anschaulichkeit die positive Zentrotaxis der Chromosomenlängsachse (Lichtbilder: Doppelbuketts von Fucus und Blatta). Ein solcher zweipoliger Zustand des Buketts ist bei den Coccidien die Regel. Bei diesen parasitischen Protozoen folgt die Chromosomenreduktion unmittelbar der Befruchtung. In der sogenannten Befruchtungsspindel, die nichts anderes als ein zweipoliges Bukett darstellt, ziehen die Chromatinschleifen von Pol zu Pol. Auch hier gehen die Ordnungsbewegungen ohne erkennbare mechanische Kräfteübertragung vor sich, auch hier persistieren die Nukleolen. Und trotz des gelegentlich vorkommenden zweipoligen Zustandes des Buketts kommt es infolge der positiven Zentrotaxis der Chromosomenlängsachse nicht zu einer äquatorialplattenähnlichen Anordnung der Chromosomen (Lichtbild: Befruchtungsspindel von Karyolysus und Aggregata).

4. Und schließlich bestehen Unterschiede hinsichtlich der Chromosomenstruktur. Die Metaphasenchromosome der Eumitosen besitzen dichte kompakte Struktur und glatte Konturen. Die Bukettschleifen zeigen oft eine klare Querfaserung, die auf späteren Stadien oft zur Bildung der sogenannten Bürstenchromosome führt. Bekannter ist die Chromomerenstruktur (Lichtbild: Proteus).

Wenn wir auf Grund der allgemeinen Polarisationserscheinungen der Zelle, der vor sich gehenden, gerichteten Chromosomenbewegungen und der Beteiligung der Zentren den pseudoreduktionellen Zyklus auch mit einem abgeschlossenen karyokinetischen Zyklus vergleichen können, so ergibt doch der eingehendere Vergleich mit dem allgemein bekannten eumitotischen Teilungszyklus der Metazoen- und Metaphyten-Zelle wesentliche Unterschiede:

1. in dem Verhalten der Nukleolen, 2. im zentrotaktischen Verhalten der Chromosomenlängsachse (Fehlen der Äquatorialplatte in zweipoligen Bukettstadien), 3. hinsichtlich der achromatischen Spindelstrukturen und 4. in der Struktur der Chromosomen selbst. Diese Unterschiede deuten auf tiefgreifende physiologische Unterschiede zwischen eumitotischem und pseudoreduktionellem Zyklus hin und stehen in schärfstem Widerspruch mit der Auffassung mancher Zytologen, daß die Vorgänge in der Mitose (Eumitose) und Meiose prinzipiell gleich und ihre Unterschiede nur auf Phasendifferenzen der Chromosomen-, Zentrosomen- und Zentromeren-Zyklen beruhen. Sie werden dem Verständnis näher gebracht durch einen Vergleich mit Teilungszyklen der Protisten. Hier finden wir Teilungsvorgänge, die in jeder Beziehung an diejenigen der Metazoen und Metaphyten erinnern (Auflösung der Nukleolen, Spindelstrukturen, negative Zentrotaxis der Chromosomenlängsachse, Äquatorialplatte, glatte kompakte Struktur der Chromosomen) (Lichtbilder: Monocystis, Euglypha).

Daneben finden wir aber auch Formen, die sich in wesentlichen Punkten von den Eumitosen unterscheiden und deshalb als Paramitosen bezeichnet werden. Hier finden wir:

1. daß die Nukleolen während der Teilungsvorgänge nicht aufgelöst werden,

2. die Chromatinschleifen positive Zentrotaxis zeigen und infolgedessen das Stadium der Äquatorialplatte fehlt,

3. die Chromosomenanordnung und -bewegung ohne Spindelstrukturen vor sich geht und

4. die Chromatinschleifen eine lockere, meist chromomerenartige Struktur besitzen (Lichtbilder: Ceratium, Syndinium, Aggregata).

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß bei den Protisten neben normalen, sogenannten eumitotischen Teilungszyklen auch paramitotische vorkommen, die sich deutlich durch positive Zentrotaxis der Chromosomenlängsachse, Fehlen einer Äquatorialplatte und achromatischer Spindelstrukturen, Persistieren der Nukleolen und lockere, chromomerenartige Strukturen auszeichnen. In diesen vier Punkten unterscheiden sich die paramitotischen Teilungszyklen der Protisten von den eumitotischen Teilungszyklen anderer Protisten, der Metazoen und Metaphyten und in den gleichen vier Punkten stimmen sie mit dem pseudoreduktionellen Zyklus der chromatischen Reifung der Keimzellen überein, nur mit dem einen Unterschied, daß hier auf dem Höhepunkt der Zellpolarisation ein einpoliger, dort ein zweipoliger Zustand vorliegt. Doch scheint dieser Unterschied von geringer Bedeutung. Können wir ja leicht durch Vereinigung der beiden Pole einer Paramitose (z. B. von Syndinium) das Bukettstadium entstanden denken, und umgekehrt zeigen gelegentlich in zweipoligen Bukettstadien wenigstens einige Bukettschleifen das paramitotische Verhalten. Und im Bukett der Coccidien ist das sogar die Regel. Wir müssen deshalb zu der Auffassung kommen, daß die allgemeinen, physiologischen Bedingungen der meiotischen Prophase (des pseudoreduktionellen Zyklus) weitgehende Ähnlichkeit mit paramitotischen Teilungszyklen besitzen. Und da die chromatische Reifung am Anfang eines neuen Individualzyklus steht, scheint mir in dem paramitotischen Charakter des pseudoreduktionellen Zyklus ein echter palingenetischer Zustand im Sinne Haeckels vorzuliegen, denn offenbar sind die paramitotischen Kernteilungen gegenüber den eumitotischen als primitiv zu betrachten. Es ist interessant, in diesem Zusammenhang darauf hinzuweisen, daß gerade die Peridineen, deren Mitosen am schönsten und klarsten die Ähnlichkeit mit

dem pseudoreduktionellen Zyklus erkennen lassen, von Nierstrasz zwar nicht als echte Zwischenstadien, aber doch als Zwischenformen aus anderen Gründen (nämlich wegen des Auftretens plasmodialer Zellverbände) in Anspruch genommen werden, wenn er sagt: „Am besten zeigen noch die Peridineen den Weg, welchem die phylogenetische Entwicklung der zelligen Tiere aus den Protisten gefolgt haben könnte.“

Es ist vielleicht wichtig, darauf hinzuweisen, daß ich an meine Untersuchungen ohne irgendwelche phylogenetische Spekulationen herangetreten bin und mir diese völlig unerwartete Bestätigung der biogenetischen Regel erst später klar wurde, nachdem ich die Übereinstimmungen zwischen pseudoreduktionellem Zyklus und Paramitose längst erkannt hatte. Und noch später erhielt ich davon Kenntnis, daß Nierstrasz die Peridineen als Zwischenformen ernstlich in Anspruch nimmt. Ich bin vollkommen unbeeinflußt von theoretischen Vorstellungen rein empirisch zu diesen Ergebnissen gekommen und kann darin wohl einen besonderen Vorzug und einen Faktor erhöhter Sicherheit sehen.

### **Der paramitotische Zustand der pseudoreduktionellen Phase als Grundlage der Chromosomenpaarung.**

Wir können uns nunmehr der Frage zuwenden, inwieweit das Bukettstadium eine Bedeutung für die Chromosomenpaarung besitzt. Es ist früher gerade in das Bukettstadium die Chromosomenpaarung verlegt worden, weil hier durch die Vereinigung der Chromosomenenden auf engem Raum und durch die Parallelisierung der Chromosomenschleifen die denkbar günstigsten Bedingungen für die Konjugation und zwar für die Parallelkonjugation der Bukettschleifen gegeben sei. Wir wissen heute, daß die Paarung auch außerhalb des Bukettstadiums erfolgen kann. Und ich möchte die gestellte Frage auch nicht in diesem engen Sinne aufgefaßt wissen. Das Bukettstadium ist mir hier nur Ausdruck des physiologischen Zustandes des gesamten pseudoreduktionellen Zyklus, weil in ihm besonders klar der paramitotische Charakter dieser Phase zum Ausdruck kommt.

Darlington hat den großangelegten Versuch unternommen, von einer einheitlichen Auffassung der Mitose und Meiosis aus die Chromosomenpaarung zu erklären. Er geht

dabei von den Beobachtungstatsachen aus, daß in der normalen Mitose die Chromosomen schon in Tochterchromosome gespalten in die Prophase eintreten, aber infolge gegenseitiger Affinität bis zur Metaphase gepaart bleiben, während in der Meiose die Chromatinschleifen ungespalten in die Prophase eintreten. In dem Fehlen des Spaltes sieht Darlington die Ursache der Chromosomenpaarung, durch die quasi-gespaltene Chromatin-komplexe gebildet werden. Das Ausbleiben der Spaltung erklärt Darlington mit einem verfrühten Eintritt des Kernes in die Prophase zu einer Zeit, wo die Spaltung noch nicht erfolgt ist (Precocity-Theorie). Darlington ist dabei vollständig entgangen, was schon R. Hertwig erkannt hatte, daß die pseudoreduktionelle Phase der chromatischen Reifung einen in sich geschlossenen karyokinetischen Zyklus darstellt, sich in vier wesentlichen Punkten von dem eumitotischen Zyklus unterscheidet und in eben diesen vier Punkten mit den paramitotischen Zyklen übereinstimmt. Und ich bin deshalb geneigt, einen inneren Zusammenhang zwischen der paramitotischen Natur des pseudoreduktionellen Zyklus und der Chromosomenpaarung anzunehmen. Nach der Chromosomenpaarung tritt die Keimzelle im männlichen Geschlecht sofort, im weiblichen nach einer Ruheperiode in die reduktionelle Phase ein, die nun durchaus wieder den eumitotischen Charakter besitzt:

1. Auflösung der Nukleolen,
2. glatte, kompakte Struktur der Chromosomen,
3. negative Zentrotaxis der Chromosomenlängsachse,
4. Spindelstrukturen.

Es scheint also, als ob der paramitotische Charakter des pseudoreduktionellen Zyklus Grundlage der Chromosomenpaarung und damit vielleicht Mittel zur Chromosomenreduktion ist.

Noch klarer treten diese Beziehungen hervor, wenn wir uns den Chromosomenformwechsel gewisser Coccidien, z. B. von *Aggregata*, daraufhin ansehen. Sämtliche Teilungen<sup>1)</sup> von

---

1) Eine Ausnahme scheint nach den Abbildungen Dobells nur die erste Teilung der Mikrogametocyten zu machen, die zunächst eumitotischen,

Aggregata, sowohl der progamen als der metagamen Entwicklungsperiode verlaufen unter paramitotischen Erscheinungen (Persistenz der Nukleolen; positive Zentrotaxis der Chromosomenlängsachse; Chromomerenstruktur der Chromosomen, Fehlen eines Spindelapparates).

Überraschend ist nun, daß in diesem Falle die chromatische Reifung mit ihren beiden Phasen sich unmittelbar an die Befruchtung anschließt. Während des pseudoreduktionellen Zyklus bildet sich das zweipolige Bukettstadium aus, die sogenannte Reifespindel, in der die Chromosomenpaarung erfolgt. Hierauf schließt sich der reduktionelle Zyklus mit einer Reifeteilung an, die unter eumitotischen Merkmalen verläuft (glatte, kürzere Chromosomen mit negativer Zentrotaxis der Längsachse, Spindelbildung und Auflösung der Nukleolen). Karyolysus verhält sich ähnlich.

Es scheint also so, als ob in Paramitosen eine besondere Affinität zwischen den Homologen vorhanden und daß die Paarung von einem Wechsel des physiologischen Zustandes, d. h. eine Überführung des paramitotischen in den eumitotischen Zustand begleitet ist. Eines scheint jedenfalls heute schon sicher zu sein, daß zwischen eumitotischer Prophase und der frühen meiotischen Prophase (dem pseudoreduktionellen Zyklus) ein tiefgreifender physiologischer Unterschied vorhanden ist, der am besten durch den Gegensatz eumitotisch-paramitotisch gekennzeichnet werden kann und der jedenfalls mit der Auffassung Darlingtons und anderer Zytologen von der prinzipiellen Gleichartigkeit von Mitose und Meiose nicht zu vereinbaren ist. Es liegt nahe, im paramitotischen Zustand zugleich die Grundlage der Chromosomenpaarung zu sehen, die den bekanntesten Unterschied zwischen Meiosis und Mitose bildet. Die Chromosomenpaarung würde damit einer kausalen Erklärung zugänglich.

---

in den späteren anaphasischen Stadien aber schon stark paramitotischen Charakter zu besitzen scheint.

---

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Physikalisch-Medizinischen Sozietät zu Erlangen](#)

Jahr/Year: 1938

Band/Volume: [70](#)

Autor(en)/Author(s): Ahrens W.

Artikel/Article: [Die Chromosomenbewegungen in der Reifungsphase der Keimzellen. 73-86](#)