

Inhaltsübersicht.

	Seite
Übersicht über den Verlauf der Versammlung	3

Erste Sitzung.

Eröffnung der Versammlung	5
Geschäftsbericht des Schriftführers	7
Referat: Ziegler, H. E., Über den derzeitigen Stand der Cöломfrage	14
Vortrag: Korschelt, Über Regenerations- und Transplantationsversuche an Lumbriciden	79

Zweite Sitzung.

Vortrag: Häcker, V., Über vorbereitende Theilungsvorgänge bei Thieren und Pflanzen	94
--	----

Dritte Sitzung.

Wahl des nächsten Versammlungsortes	119
Bericht über das »Tierreich«	119
Vorträge: Dahl, Fr., Experimentell-statistische Ethologie	121
Samassa, Über Furchung und Keimblätterbildung bei Amphioxus.	131
Brandes, G., Die Lorenzinischen Ampullen.	132, 179

Vierte Sitzung.

Vorträge: Maas, Otto, Die Ausbildung des Canalsystems und des Kalkskelets bei jungen Syconen	132
Discussion	140
Zur Strassen, O. L., Über das Wesen der thierischen Formbildung.	142
Lauterborn, R., Über Variabilität und Saisonformen bei Räderthieren, speciell <i>Amuræa cochlearis</i> GOSSE	156
Bericht der Internationalen Nomenclatur-Commission	156
Vorträge: Spuler, Arnold, Über die derzeitigen Aufgaben der Lepidopterologie und die Systematik der Tineen	157

	Seite
Brandes, G., Zum Bau der Spermien. — Über den Legerüssel von <i>Ixodes</i>	165, 183
Göppert, F., Erläuternde Bemerkungen zur Demonstration von Präparaten über die Amphibienrippen	165

Demonstrationen.

Bütschli, Schnittserien	172
Derselbe, Mikrophotographien zur Structur des Protoplasmas und der Membranen	172
Dahl, Apparat zur quantitativen Bestimmung des Blumenbesuchs aus der Classe der Insecten	172
Escherich, <i>Thorictus forelii</i>	172
Field, H. H., Zettelkatalog der laufenden zoologischen Litteratur	173
Göppert, Mikroskopische Präparate von Amphibienrippen	174
Häcker, Präparate der Geschlechtszellen von <i>Cyclops brevicornis</i>	174
Derselbe, Polychätenlarven aus der Ausbeute der Plankton-Expedition	174
Jameson, H. Lyster, Schutzgefärbte Mäuse	174
Koch, Glasgefäße	174
Korschelt, Regenerations- und Transplantationsvorgänge bei Regenwürmern	175
Lauterborn, Lebende Exemplare von <i>Achromatium oxaliferum</i>	175
Maas, O., Präparate zur <i>Sycandra</i> -Entwicklung	175
Meisenheimer, Johannes, Über die Urniere der Süßwasserpulmonaten	176
Samassa, Entwicklung von <i>Amphioxus</i>	178
Spengel, Schnittserien durch das Subradularorgan von <i>Chiton siculus</i>	178
Haller, Querschnitte durch das Subradularorgan von <i>Chiton siculus</i>	178
Voeltzkow, Krallen, Unterkieferdrüse und Schuppenverschmelzung bei Krokodilembryonen	179
Zur Strassen, Mikroskopische Präparate einiger Rieseneier und Riesenembryonen von <i>Ascaris megalcephala</i>	179

Nachtrag.

Brandes, Sinnesepithel der Lorenzinischen Ampullen	179
Derselbe, Legerüssel von <i>Ixodes</i>	179

Anhang.

Verzeichnis der Mitglieder	186
--------------------------------------	-----

Das Bauchmark ist bei diesen Parallelvereinigenungen nicht in Mitleidenschaft gezogen, und eine nervöse Verbindung zwischen den beiden vereinigten Würmern ist nicht vorhanden.

Wie die Versuche mit der Vereinigung zweier Schwanzenden oder der Einschaltung eines Mittelstückes zwischen dieselben, so zeigen auch die zuletzt besprochenen Versuche, daß der Eintritt einer Reizleitung zunächst von der Vereinigung der Ganglienketten abhängt, daß aber auch bei vollzogener Vereinigung derselben doch noch ein anderes Moment hinzukommt, welches die Möglichkeit der Reizübertragung bedingt, und das ist jedenfalls die geeignete Zusammenfügung und Verwachsung der LEYDIG'schen Fasern.

An der Discussion beteiligten sich Herr Dr. BRANDES (Halle) und der Vortragende.

Zweite Sitzung.

Mittwoch den 1. Juni von 5 bis 6 Uhr Nachmittags.

Herr Prof. BÜTSCHLI (Heidelberg) führte eine Anzahl mikroskopischer Präparate, theils lebende Objecte, theils Schnitte, mit dem elektrischen Projectionsapparat im verdunkelten Hörsaal vor und erläuterte die Einrichtung des Apparats, des Hörsaals und die Präparate.

Vortrag des Herrn Prof. V. HÄCKER (Freiburg i. B.):

Über vorbereitende Theilungsvorgänge bei Thieren und Pflanzen.

Die Untersuchung der Reifungstheilungen hat sich, wie bekannt, in den letzten Jahren im Wesentlichen um die ganz bestimmte Frage gedreht: giebt es Reductionstheilungen, d. h. Theilungsvorgänge, bei welchen die Chromatinschleifen, ohne vorhergehende Längsspaltung, sich in zwei Gruppen scheiden, von denen jede einen der beiden Tochterkerne bildet¹.

¹ Vgl. A. WEISMANN, Über die Zahl der Richtungskörper und ihre Bedeutung für die Vererbung, Jena 1887: »Wenn aber die postulirte Reductionstheilung wirklich existirt, dann muß noch eine andere Art der Karyokinese vorkommen, bei welcher die primären Kernschleifen des Äquators nicht gespalten werden, sondern ungetheilt sich in zwei Gruppen scheiden, von denen jede einen der beiden Tochterkerne bildet« (Aufsätze über Vererbung, Jena 1892, p. 431).

Wenn wir uns eine Äquatorialplatte mit 4 Chromatinschleifen denken, so ist der Verlauf einer gewöhnlichen Theilung, einer Äquationstheilung im Sinne WEISMANN's der, daß von jeder der Schleifen nach vorangegangener Längsspaltung eine Spalthälfte oder Tochterschleife nach dem einen, die andere nach dem anderen Pole wandert. Eine Reductionstheilung dagegen kommt dadurch zu Stande, daß die Längsspaltung unterbleibt und die Schleifen als solche auf die beiden Pole vertheilt werden².

Daß gerade die Frage, ob es wirklich die theoretisch geforderten Reductionstheilungen giebt oder nicht, bei der Untersuchung der Reifungsprocesse in den Vordergrund getreten ist, ist

nicht nur durch das allgemeine Interesse an dem Reduktionsprobleme selber begründet, sondern die Ursache hierfür ist zum Theil wohl auch auf dem Gebiet der Zelltheilungs-Mechanik zu suchen. Wenn wir nämlich sehen, daß bei der Mitose einer der Specialtheilungsvorgänge, die Längsspaltung der Chromosomen, ausgeschaltet werden kann, so ist dies nicht unwichtig bezüglich der Frage, welche active oder passive Rolle wir den verschiedenen Zellbestandtheilen, den einzelnen an denselben sich abspielenden Erscheinungen und Vorgängen zuzuweisen haben.

Neben dem Verhalten der chromatischen Substanz galt die Untersuchung hauptsächlich noch dem Vorkommen und Schicksal der Centrosomen der Richtungsspindeln, der eigenthümlichen Drehung derselben aus der tangentialen in die radiäre Stellung, und neuerdings auch den Veränderungen der nucleolären Substanzen. Endlich haben, ganz unabhängig von den bisher genannten Problemen, einige Protozoenforscher werthvolle Beobachtungen gemacht, auf welche in Zukunft bei jeder theoretischen Betrachtung der Reifungstheilungen Rücksicht zu nehmen sein wird.

² Zufolge dieser ursprünglichen Fassung des Begriffs der »Reductionstheilung« kann z. B. von einer solchen nicht die Rede sein, wenn, wie dies BRAUER für die Samenbildung von *Ascaris* angiebt, der zur zweiten Theilung gehörige Längsspaltungsprocess in verfrühter Weise bereits vorder ersten Theilung zu Stande kommt (»präformirt« wird).

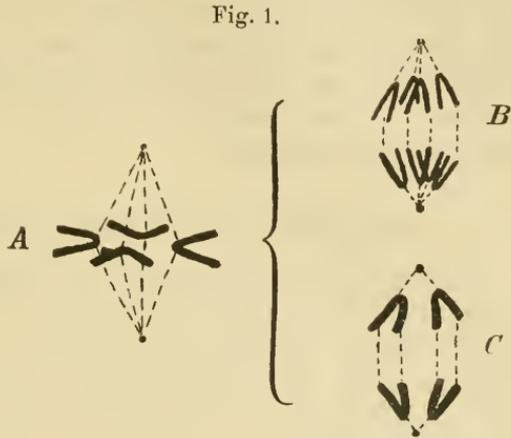


Fig. 1. Äquations- (A—B) und Reductionstheilung (A—C)

So können wir sagen, daß auf diese Weise in den letzten Jahren die Kenntnis der Reifungstheilungen einerseits eine wesentliche extensive Erweiterung erfahren hat, in so fern das Vorkommen von offenbar homologen Processen für die meisten Hauptgruppen des Thier- und Pflanzenreichs gezeigt werden konnte, und daß andererseits auch eine Reihe von Einzelheiten zu Tage gefördert und sichergestellt wurde, welche einen speciellen Vergleich der Erscheinungen gestatten.

Fortschritte auf dem Gebiet der Reifungstheilungen.

Betrachten wir zunächst die extensive Erweiterung unserer Erfahrungen und fassen wir in erster Linie die Metazoen ins Auge. Hier handelt es sich schon längst nicht mehr um den Nachweis, daß die Reifungstheilungen eine allgemein verbreitete Erscheinung darstellen. Gerade die Arbeiten der letzten Jahre sind übrigens geeignet, etwaige Lücken in diesem Nachweis auszufüllen, in so fern als diese Untersuchungen eine große Anzahl sehr verschiedenartiger Metazoen-Gruppen betreffen. Dies wird aus einer kurzen Übersicht der Arbeiten hervorgehen, welche sich in den letzten beiden Jahren, seit dem Abschluß der Zusammenfassung in WILSON'S Lehrbuch³, in eingehenderer Weise mit dem Gegenstande beschäftigt haben.

Aus dem Thierkreis der Würmer sind untersucht worden von KLINCKOWSTRÖM die Eier einer Seeplanarie (*Prostheceraeus*) [von VAN DER STRICHT soeben auch die von *Thysanozoon*], von WHEELER und KOSTANECKY diejenigen von *Myzostoma*, von GRIFFIN die einer Gephyree (*Thalassema*), SABASCHNIKOFF endlich hat das auf diesen Punkt hin so oft untersuchte Object, das Ei des Pferdespulwurms, wieder aufgenommen⁴.

Auch die Mollusken haben eine mehrfache Bearbeitung gefunden. BOLLES LEE, GODLEWSKY und AUERBACH berichten über

³ E. B. WILSON, The cell in development and inheritance. New York 1896, p. 174 ff.

⁴ A. v. KLINCKOWSTRÖM, Beiträge zur Kenntnis der Eireifung und Befruchtung bei *Prostheceraeus vittatus*, in: Arch. mikr. Anat. V. 48, 1897. — W. M. WHEELER, The maturation, fecundation und early cleavage of *Myzostoma glabrum* LEUCKART, in: Arch. Biol. V. 15, 1897. — K. KOSTANECKI, Die Befruchtung des Eies von *Myzostoma glabrum*, in: Arch. mikr. Anat. V. 51, 1898. — B. B. GRIFFIN, The history of the achromatic structures in the maturation and fertilization of *Thalassema*, in: Trans. New York Acad. Sc. 1896. — M. SABASCHNIKOFF, Beiträge zur Kenntnis der Chromatinreduction in der Ovogenese von *Ascaris megalcephala bivalens*, in: Bull. Soc. Nat. Moscou 1897.

die Spermatogenese von *Helix* und *Paludina*, während MAC FARLAND die Eier von zwei Opisthobranchiern untersucht hat⁵.

Ferner giebt WILCOX weitere Mittheilungen über die Spermatogenese eines Acridiers (*Caloptenus*), MONTGOMERY und PAULMIER haben die Spermatogenese der Hemipteren, SOBOTTA das Amphioxus-Ei und MEVES die Spermatocyten von *Salamandra* aufs Neue bearbeitet⁶.

Gehen wir zu den Protozoen über. Es ist bekannt, daß die Theilungen des Mikronucleus der sich conjugirenden Infusorien schon von ihren ersten Beobachtern mit den Reifungsvorgängen der Metazoen verglichen worden sind, und ebenso hat vor mehreren Jahren WOLTERS bei den Gregarinen des Regenwurm-Hodens einen Vorgang beobachtet, dem er die naheliegende Deutung einer »Richtungskörperbildung« gegeben hat. In neuerer Zeit haben wir nun durch SCHAUDINN und R. HERTWIG auch bei den Heliozoen Theilungsprocesses kennen gelernt, welche von ihren Untersuchern unbedenklich in die Kategorie der Richtungstheilungen gebracht worden sind⁷ (Fig. 2).

Was ferner die Metaphyten anbelangt, so sind die zuerst von STRASBURGER und GUIGNARD genauer beschriebenen Theilungen der Pollen- und Embryosackmutterzellen der Angiospermen schon längst von verschiedenen Seiten zu den thierischen Reifungsprocessen in Beziehung gebracht worden. Aber erst die neuen Untersuchungen, welche BELAJEFF und mehrere englische Forscher ausführten, haben, nachdem eine engere Fühlung mit der zoologischen Forschung ge-

⁵ A. BOLLES LEE, Les cinèses spermatogénétiques chez l'*Helix pomatia*, in: La Cellule V. 13, 1897. — E. GODLEWSKY jun., Über mehrfache bipolare Mitose bei der Spermatogenese von *Helix pomatia* L., in: Anz. Akad. Wiss. Krakau 1897. — L. AUERBACH, Untersuchungen über die Spermatogenese von *Paludina vivipara*, in: Jena. Z. Naturw. V. 30, 1896. — F. M. MAC FARLAND, Celluläre Studien an Molluskeneiern, in: Zool. Jahrb. V. 10, Anat., 1897.

⁶ E. V. WILCOX, Further studies on the spermatogenesis of *Caloptenus femur-rubrum*, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harv. Coll. V. 29, 1896. — G. MONTGOMERY, Preliminary note on the chromatin reduction in the spermatogenesis of *Pentatoma*, in: Zool. Anz. V. 20, 1897, p. 457. — F. C. PAULMIER, Chromatin reduction in the Hemiptera, in: Anat. Anz. V. 14, 1898, p. 514. — J. SOBOTTA, Die Reifung und Befruchtung des Eies von *Amphioxus lanceolatus*, in: Arch. mikr. Anat. V. 50, 1897. — F. MEVES, Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*, ibid. V. 48, 1896.

⁷ M. WOLTERS, Die Conjugation und Sporenbildung bei Gregarinen, in: Arch. mikr. Anat. V. 37, 1891. — F. SCHAUDINN, Über die Copulation von *Actinophrys sol* Ehrbg., in: SB. Akad. Wiss. Berlin 1896. — R. HERTWIG, Über Karyokinese bei *Actinosphaerium*, in: SB. Ges. Morph. Physiol. München 1897.

wonnen worden war, die weitgehenden Homologien zwischen beiden Gruppen von Erscheinungen klarer hervortreten lassen⁸.

Aus dem Gebiet der Gymnospermen liegen, so viel mir bekannt geworden ist, keine neueren Arbeiten vor. Zu den Gefäß-Kryptogamen und Bryophyten übergehend verweise ich auf die

Fig. 2.

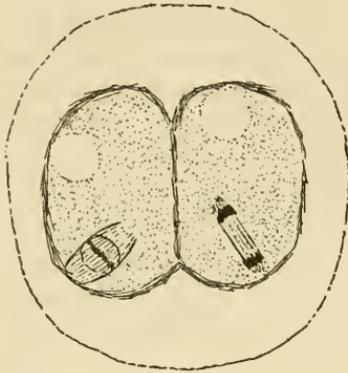


Fig. 2. »Richtungsspindeln« in zwei copulirten Individuen von *Actinophrys* (SCHAUDINN).

neueren Arbeiten von CALKINS und OSTERHOUT, welche die Viertheilungsprozesse bei der Sporenbildung der Farne und Schachtelhalme in eingehender Weise geschildert haben, und auf die Untersuchungen FARMER's, durch welche wir die entsprechen den Vorgänge bei den Lebermoosen sehr genau kennen gelernt haben⁹.

Eine ganze Reihe einschlägiger Beobachtungen sind schließlich auf dem Gebiet der Thallophyten gemacht worden. Vor längerer Zeit war durch OLTMANN'S für die Fucaceen festgestellt worden, daß hier die ursprüngliche Oogonium-Zelle auf Grund von drei hinter einander folgenden Theilungsschritten 8 Zellen liefert. Von diesen Zellen entwickelt sich nur eine bestimmte, je nach der Species verschiedene Anzahl zu befruchtungsfähigen Eiern, während der Rest rudimentäre Eizellen darstellt. STRASBURGER¹⁰ hat neuerdings diese Verhältnisse abermals untersucht und betont, daß sich zwischen die Viertheilung und Achttheilung eine längere Ruhepause

⁸ Außer den in meinem letzten Aufsatz (Über weitere Übereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Thiere und Pflanzen, in: Biol. Ctrbl. V. 17, 1897, p. 690) citirten Arbeiten sind noch erschienen: ETHEL SARGANT, The formation of the sexual nuclei in *Lilium Martagon*: II. Spermatogenesis, in: Ann. Bot., V. 11, 1897. — WL. J. BELAJEFF, Einige Streitfragen in den Untersuchungen über die Karyokinese, in: Ber. D. bot. Ges. V. 15, 1897. — D. M. MOTTIER, Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung, in: Jahrb. wiss. Bot. V. 31, 1897. — WL. J. BELAJEFF, Über die Reductionstheilung des Pflanzenkernes, in: Ber. D. bot. Ges. V. 16, 1898.

⁹ G. N. CALKINS, Chromatin-reduction and tetrad-formation in Pteridophytes, in: Bull. Torrey Bot. Club V. 24, 1897. — W. J. V. OSTERHOUT, Über Entstehung der karyokinetischen Spindel bei *Equisetum*, in: Jahrb. wiss. Bot. V. 30, 1897 (Cytol. Studien Bonn). — J. B. FARMER, On spore-formation and nuclear division in the Hepaticae, in: Ann. Bot. V. 9, 1895.

¹⁰ E. STRASBURGER, Kerntheilung und Befruchtung bei *Fucus*, in: Jahrb. wiss. Bot. V. 30, 1897 (Cytol. Studien Bonn).

einschiebt. Auch diese Vorgänge sind schon von ihrem ersten Beobachter zur Richtungskörperbildung in Beziehung gebracht worden.

Ferner haben uns KLEBAHN und KARSTEN¹¹ auf die »überzähligen« Theilungen aufmerksam gemacht, welche die Kerne der Diatomeen vor der Conjugation und Auxosporen-Bildung eingehen.

Die Fig. 3 zeigt in etwas schematisirter Weise die Vorgänge, wie sie sich nach KLEBAHN bei *Rhopalodia gibba* abspielen. In Fig. 3a sieht man in jeder der beiden conjugirenden Zellen je einen bandförmigen Chromatophor, einen Zellkern und zwei Pyrenoide (letztere sind in der Skizze vertical schraffirt). In jeder Zelle folgen sich nun rasch hinter einander zwei Kerntheilungsprocesse: die Fig. 3b zeigt in dem rechten Paarling die beiden aus der ersten Theilung hervorgegangenen Tochter-

Fig. 3.

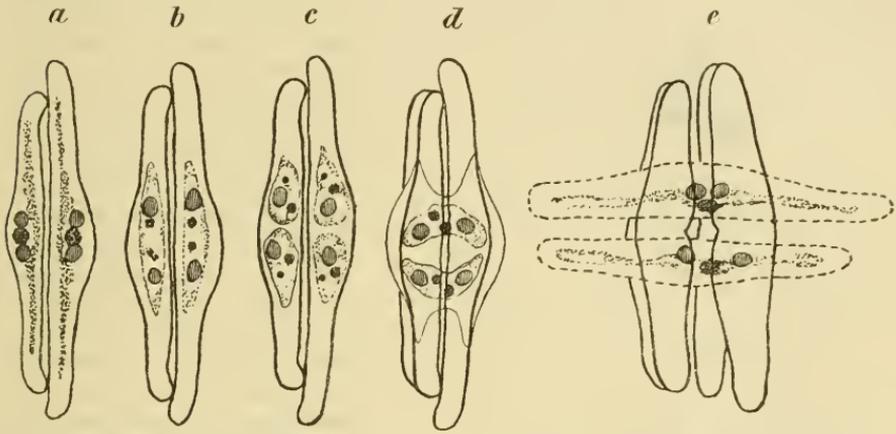


Fig. 3. Überzählige Theilungen bei der Conjugation von *Rhopalodia* (KLEBAHN).

kerne, links sind dieselben bereits im Begriff, die zweite Theilung auszuführen, wobei Vierergruppen-ähnliche Chromosomengruppen auftreten. Jede Zelle enthält schließlich vier Kerne, von denen je zwei zu »Großkernen«, zwei zu »Kleinkernen« werden. Nach der nun erfolgenden Durchschnürung der beiden Mutterzellen gelangt, wie Fig. 3c zeigt, in jede der vier Tochterzellen 1 Großkern, 1 Kleinkern, 1 Pyrenoid und 1 Chromatophor. Nunmehr vereinigt sich je eine Tochterzelle des einen Paarlings mit der gegenüber liegenden Tochterzelle des andern (Fig. 3d), worauf die Kleinkerne verschwinden, die Großkerne aber mit einander verschmelzen (Fig. 3e). Die sich vergrößernden und streckenden Zygoten werden zu den Auxosporen.

¹¹ H. KLEBAHN, Beiträge zur Kenntnis der Auxosporenbildung. I. *Rhopalodia gibba* (Ehrenb.) O. Müller, in: Jahrb. wiss. Bot. V. 29, 1896. — G. KARSTEN, Untersuchungen über Diatomeen, I, in: Flora V. 82, 1896. — Bem.: Auf diese Arbeiten, welche bei der Ausarbeitung des Vortrages übersehen worden waren, hatte Colleague LAUTERBORN die Güte, mich aufmerksam zu machen.

Endlich ist neuestens durch FAIRCHILD¹² auch von einem niederen Algenpilze, der Entomophthoracee *Basidiobolus ranarum*, ein entsprechender Vorgang genauer bekannt geworden.

Nach der Beschreibung FAIRCHILD's, welcher die älteren Untersuchungen EIDAM's wieder aufgenommen hat, geht hier die Bildung der Zygospore in folgender Weise vor sich. In zwei benachbarten Zellen des Mycel, den Gameten, entsteht in der Nähe der sie trennenden Scheidewand je eine schnabelförmige Ausstülpung, in welche die Kerne der beiden Zellen einwandern (Fig. 4 a).

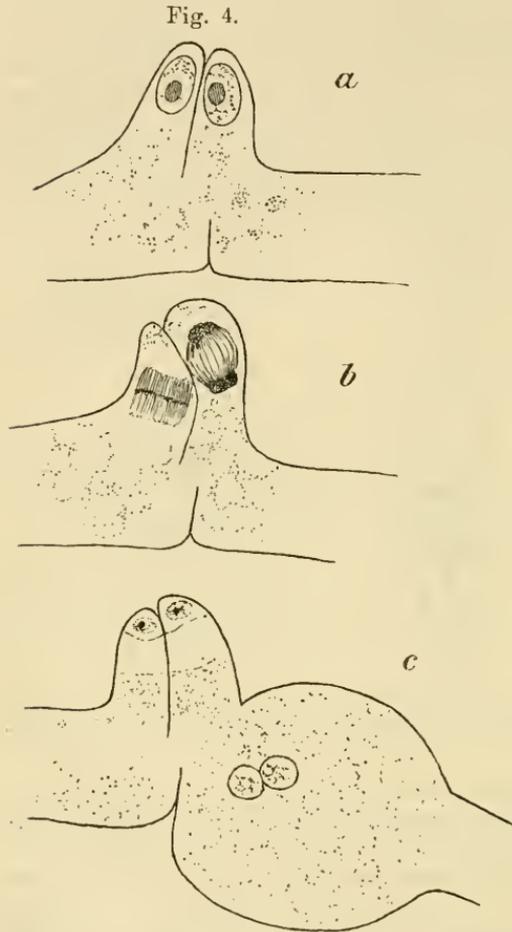


Fig. 4. »Richtungskörperbildung« bei *Basidiobolus* (FAIRCHILD).

che mit den Reifungsvorgängen bei der thierischen Ei- und Samenbildung verglichen werden konnten. In der Mehrzahl der Fälle sind es Theilungsvorgänge, welche die beiden sich conjugirenden Zellindividuen vor der Vereinigung ihrer Kerne eingehen, bei den

Fig. 4 a). Sie theilen sich nun innerhalb der Schnäbel unter Bildung von garbenförmigen Spindelfiguren (Fig. 4 b), und die beiden äußeren Tochterkerne werden durch Scheidewände von den Gameten abgetrennt, um allmählich zu Grunde zu gehen. Die beiden inneren Tochterkerne ziehen sich nach der Tiefe zurück, und der eine von ihnen, welcher als »männlich« bezeichnet werden könnte, wandert durch ein Loch an der Basis der Schnäbel in den anderen Gameten, wo er sich eng an den »weiblichen« Kern anlegt (Fig. 4 c).

Aus dieser Aneinanderreihung ist zu ersehen, daß in der That für beinahe alle Hauptgruppen des Thier- und Pflanzenreichs Erscheinungen beschrieben worden sind, welche

¹² D. G. FAIRCHILD, Über Kerntheilung und Befruchtung bei *Basidiobolus ranarum*, in: Jahrb. wiss. Bot. V. 30, 1897 (Cytolog. Studien Bonn).

Gefäßkryptogamen und Lebermoosen dagegen sind es Viertheilungsprozesse, durch welche die Sporenmutterzellen in die vier definitiven Sporen zerlegt werden.

Es möge an diese Feststellung zunächst noch eine Bemerkung geknüpft werden. Seit HOFMEISTER hat sich bei den Botanikern die Ansicht begründet, daß bei den angiospermen Phanerogamen die Zellfolgen, welche durch Theilung der Embryosack- bzw. Pollenmutterzellen entstehen, die in die ungeschlechtliche Generation einbezogene Geschlechtsgeneration, also gewissermaßen Rudimente eines Phanerogamen-Prothalliums, darstellen.

Bei den Farnen wird ja die ungeschlechtliche Generation durch die Gefäßpflanze, das Farnkraut selber, dargestellt. Die von demselben producirten Sporen erzeugen auf ungeschlechtlichem Wege die Geschlechtsgeneration, das Prothallium, welches seinerseits die Geschlechtszellen, Ei und Samenfäden, hervorbringt. Bei den Phanerogamen ist nun diese Geschlechtsgeneration in die ungeschlechtliche einbezogen und wird durch die der Ei- und Pollenbildung vorangehenden drei, bzw. vier Zellenstufen dargestellt.

Dieses Verhältnis soll durch das Schema Fig. 5 veranschaulicht werden. In der ersten Zeile deuten die längeren und kürzeren Striche die alter-

Fig. 5.

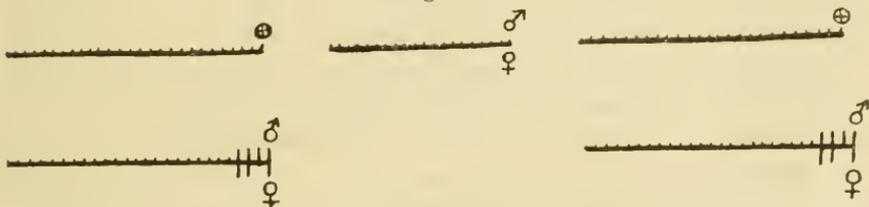


Fig. 5. Generationswechsel bei Gefäßkryptogamen und Angiospermen.

nirenden ungeschlechtlichen und Geschlechtsgenerationen (Gefäßpflanzen und Prothallien) der Farnkräuter an. Jede Generation stellt eine große Anzahl von Zellfolgen dar, deren Schlußglieder die Sporen, bzw. Geschlechtszellen sind. Die zweite Zeile schematisirt die Verhältnisse bei den Angiospermen, bei denen die Geschlechtsgeneration durch die vier, bzw. drei Zellenstufen der Pollen- und Embryosackbildung repräsentirt wird. Diese Zellstufen sind durch vier (♂), bzw. drei (♀) Querstriche am Ende des die ungeschlechtliche Generation darstellenden langen Striches angedeutet.

STRASBURGER¹³ hat nun bei einem Vergleich der thierischen und pflanzlichen Reifungsvorgänge die Ansicht geäußert, daß auch

¹³ E. STRASBURGER, Über periodische Reduction der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen, in: Biol. Ctrbl. V. 14, 1894, p. 852.

die Doppeltheilungen der thierischen Samen- und Eimutterzellen eine besondere Generation darstellen, nämlich die Geschlechtsgeneration, welche in die ursprünglich ungeschlechtliche Generation, das Metazoon selber, einbezogen worden ist. Es würde damit, wie STRASBURGER glaubt, die Übereinstimmung, welche die Bildung der Geschlechtsproducte in den verschiedenen Abtheilungen der Metazoen zeigt, eine befriedigende phylogenetische Erklärung finden. Es scheinen mir aber doch einige Bedenken gegen die Berechtigung dieser Auffassung vorzuliegen. Einmal wäre der STRASBURGER'schen Hypothese zufolge zu erwarten, daß bei denjenigen Metazoen, bei welchen ein regelmäßiger Generationswechsel, eine alternirende Folge von ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Generationen vorliegt, z. B. bei den Polypomedusen, bei den Eiern keine Richtungskörperbildung vorkommt, da ja hier die Medusengeneration selber die bei anderen Metazoen reducirte und durch die Doppeltheilungen angedeutete Geschlechtsgeneration darstellen müßte. Nun wissen wir aber bestimmt, daß auch bei den Eiern der Polypomedusen eine typische Richtungskörperbildung vorkommt.

Schwerwiegender scheint mir aber der folgende Einwand zu sein: je mehr es durch einen Vergleich der Einzelheiten in den neueren Untersuchungen wahrscheinlich wird, daß die bei der Conjugation der Einzelligen, der Infusorien, Gregarinen und Heliozoen beobachteten Theilungsprocesse mit den Reifungstheilungen der Metazoen verglichen werden dürfen, je mehr morphologische und physiologische Ähnlichkeiten sich zwischen den beiden Gruppen von Erscheinungen vorfinden, um so mehr müssen wir bei der theoretischen Deutung der Reifungstheilungen der Metazoen auch die Verhältnisse bei den Einzelligen in den Kreis der Betrachtungen ziehen. Es wird aber wohl kaum für die STRASBURGER'sche Hypothese eine Form gefunden werden können, in welcher sie auf die Einzelligen übertragen werden könnte.

Aus allem Diesem geht hervor, daß es mit Schwierigkeiten verknüpft ist, die Gesamtheit jener 3 bzw. 4 Theilungsfolgen bei der Embryosack- und Pollenbildung der angiospermen Phanerogamen mit den Reifungstheilungen der Metazoen zu homologisiren. Entweder müssen wir die Prothallium-Hypothese aufgeben oder aber von der so nahe liegenden Heranziehung der Protozoen absehen. Und so scheint es mir durchaus nothwendig zu sein, unter jenen drei bzw. vier Theilungsfolgen eine Unterscheidung zu machen. Wenn die Gesamtheit derselben thatsächlich das rudimentäre Prothallium darstellt, so werden eben die betreffenden Theilungsschritte nicht sämmt-

lich, sondern es werden nur bestimmte unter ihnen den Reifungstheilungen der Metazoen homolog zu setzen sein.

Specielle Fortschritte bezüglich des zweiten Theilungsschrittes.

Zu der nämlichen Folgerung gelangen wir auf ganz anderem Wege, wenn wir nämlich die in den letzten Jahren sichergestellten Einzelheiten in den betreffenden Vorgängen ins Auge fassen. Wir kommen damit zu unserem zweiten Punkt, zur Besprechung der neuesten Detailuntersuchungen, zu der mehr intensiven Bearbeitung unseres Gebietes.

In einem im vorigen Jahr erschienenen Aufsätze¹⁴ habe ich den Nachweis zu führen versucht, daß der Punkt, wo ein Vergleich der Reifungsvorgänge bei den Metaphyten und Metazoen im Speciellen einzusetzen hat, jeweils die erste Theilung bei der Pollen- und Eibildung der Phanerogamen, bei der Sporenbildung der Farne und bei der Ei- und Samenreife der Metazoen ist. Die natürliche Consequenz würde sein — und auch dies habe ich am Schluß des Aufsatzes angedeutet —, daß jeweils auch die zweiten Theilungen einander entsprechen, während die speciell bei den angiospermen Phanerogamen beobachteten dritten und vierten Theilungsstufen eine besondere Betrachtung beanspruchen.

Ehe ich nun auf eine weitere Ausführung jenes Vergleichs an der Hand der neueren Untersuchungen eingehe, darf ich vielleicht zuvor noch Ihre Aufmerksamkeit auf einen Punkt lenken, nämlich auf die außerordentlichen Schwierigkeiten, welche sich der morphologischen Detailuntersuchung auf diesem Gebiet von selber in den Weg stellen.

Diese Schwierigkeiten liegen einmal darin, daß die verschiedenen Objecte, welche bisher zur Untersuchung gelangt sind, sehr verschiedenwerthig sind bezüglich der Klarheit der betreffenden Bilder. Zahl und Form der Chromatinelemente, das Verhalten der Kernsubstanzen gegenüber den Reagentien, die Geschwindigkeit, mit welcher sich die Vorgänge bei den einzelnen Objecten abspielen, all dies macht die Objecte von vorn herein sehr ungleichwerthig, und darin sind zum Theil wohl die weit aus einander gehenden Deutungen der Befunde begründet. Auf zoologischem Gebiet haben beispielsweise einige der *Ascaris*-Forscher selber das Zugeständnis gemacht, daß dieses Object gerade für unsere Frage weniger günstige Ver-

¹⁴ Über weitere Übereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Thiere und Pflanzen. Die Keimmutterzellen, in: Biol. Ctrbl. V. 17, 1897.

hältnisse bietet als hinsichtlich der Furchungs- und Zelldifferenzierungsvorgänge. Und ein kaum weniger sprödes Object scheinen auf der anderen Seite die Liliaceen zu sein. So viel werthvolles Material dieselben auch für die Begründung der Zellen- und Befruchtungslehre geliefert haben, so scheint doch die Untersuchung der Reifungsvorgänge gerade bei diesen Formen mit großen Schwierigkeiten und Unsicherheiten verbunden zu sein¹⁵.

Ein sehr erschwerender Umstand ist im Speciellen die in der Regel bei den Reifungstheilungen eintretende Verkürzung und Verdichtung der chromatischen Elemente, eine Eigenthümlichkeit, welche die Zusammensetzung der Chromosomen ohne genaue Kenntniss der vorhergehenden Stadien nicht erkennen läßt. Ich erinnere nur daran, welch außerordentliche Mühe es den Botanikern gekostet hat, die Y-förmigen und viereckigen Klümpchen, welche bei der ersten Theilung der Embryosack- und Pollenmutterzellen in der Äquatorialplatte auftreten, richtig zu deuten und ihre Homologie mit den Schleifeufiguren der heterotypischen Theilung klarzustellen. Diese Contraction und Volumenverminderung scheint überdies bei den einzelnen Objecten von verschiedener Natur zu sein. So sah sich KORSCHULT¹⁶ bei der Untersuchung des *Ophryotrocha*-Fies vor die Frage gestellt, ob in dieser Hinsicht normaler Weise individuelle Schwankungen vorkommen, indem die Chromosomen in den einen Eiern Schleifenform besitzen, in den anderen sich zu Körnchen contrahirt haben. Auf der anderen Seite zeigte sich bei den Eiern einiger Copepoden ein wechselnder Contractionszustand in den verschiedenen Theilungsphasen: der Verdichtung im Asterstadium folgt regelmäßig eine Verlängerung der Schleifen in der metakinetischen Phase und eine abermalige Verdichtung im Dyaster¹⁷.

Eine Complication anderer Natur liegt in dem Auftreten mehrwerthiger Elemente. Für einen großen Theil der thierischen und pflanzlichen Objecte konnte gezeigt werden, daß die bei der ersten Theilung an die Pole tretenden Chromosomen zweiwerthig sind, und zwar war dies entweder aus der Entstehung und Zusammensetzung der in die erste Theilung eintretenden Elemente, der Vierer-

¹⁵ Vgl. E. STRASBURGER, Über Cytoplasmastrukturen, Kern- und Zelltheilung, in: Jahrb. wiss. Bot. V. 30, 1897 (Bonner cytolog. Stud.), p. 243.

¹⁶ E. KORSCHULT, Über Kerntheilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*, in: Z. wiss. Zool. V. 60, 1895, p. 611.

¹⁷ Vgl. meinen Aufsatz: Über die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheile während der Embryonalentwicklung von *Cyclops*, in: Arch. mikr. Anat. V. 46, 1896, p. 586; ferner: Über weitere Übereinstimmungen u. s. w., in: Biol. Ctrbl. V. 17, p. 734.

gruppen, zu ersehen oder aber mit einiger Sicherheit aus der nachträglichen Quertheilung der an die Pole wandernden Schleifen zu erschließen¹⁸.

Alle diese Schwierigkeiten betreffen nun in verstärktem Maße den zweiten Theilungsact. Trotzdem ist aber auch die Frage nach dem Wesen der zweiten Theilung im Begriffe, einer allmählichen Klärung entgegenzugehen, und ich möchte mir erlauben, dies durch Aufstellung und Begründung von zwei Sätzen zu zeigen, zwei Sätzen, welche allerdings weit davon entfernt sind, die Gesammtheit der bisher beobachteten Erscheinungen in sich zusammenzufassen oder die widerstreitenden Deutungen mit einander zu versöhnen, welche aber doch wenigstens die Quintessenz einer größeren Gruppe von Ergebnissen darstellen.

Der erste Satz würde dahin lauten, daß bei den Reifungsvorgängen zunächst der Metazoen und angiospermen Phanerogamen auch der zweite Theilungsact weitgehende morphologische und physiologische Homologien zeigt und daß dies gerade in solchen Punkten der Fall ist, in welchen sich die betreffenden Theilungen von der überwiegenden Mehrzahl der sonst bekannten Kerntheilungsformen in charakteristischer Weise unterscheiden.

Der zweite Satz lautet kurz, daß in der That bei einer Anzahl von Metazoen und Phanerogamen Reductionstheilungen in dem zu Anfang erwähnten Sinne nachgewiesen worden sind.

Zur Stütze des ersten Satzes weise ich zunächst darauf hin, daß einerseits bei den Metazoen, andererseits bei den angiospermen Phanerogamen die zweite Theilung sich in der Regel unmittelbar an die erste anschließt. Bei den thierischen Objecten wird in der Mehrzahl der Fälle das Kernruhestadium zwischen beiden Theilungen vollkommen unterdrückt, und die bei der ersten Theilung an die Pole tretenden Chromosomen ordnen sich sofort zur Muttersternfigur der zweiten Theilung an. Bei den Angiospermen, bei welchen es nicht im gleichen Maße zur Unterdrückung des Kernruhestadiums zu kommen pflegt, tritt die enge Zusammengehörigkeit der beiden Theilungen hauptsächlich auch darin zu Tage, daß sich sowohl bei der Embryosack- als bei der Pollenbildung zwischen die beiden Theilungen und die folgende dritte eine längere Ruhepause einschiebt.

¹⁸ Vgl. Über weitere Übereinstimmungen u. s. w., in: Biol. Ctrbl. V. 17 p. 737.

Im Übrigen kommt gerade in diesem Verhalten der beiden Theilungen bei den Metazoen und Angiospermen, d. h. also in der unmittelbaren Aneinanderreihung des ersten und zweiten Theilungsactes, auch wieder die nahe Beziehung zur Sporenbildung der Kryptogamen zum Ausdruck, wo wir die rasche Aufeinanderfolge zweier Theilungen in dem simultanen Viertheilungsprocesse der Sporenmutterzellen gewisser Lebermoose (z. B. von *Pullavicinia*) auf die Spitze getrieben sehen¹⁹.

Bedeutsam ist nun vor Allem die Gestalt der chromatischen Elemente bei der zweiten Theilung. Bei den gewöhnlichen Theilungen stellen sich bekanntlich die Chromosomen unmittelbar vor dem Eintritt ins Asterstadium, bezw. während desselben als längsgespaltene Schleifen oder Hufeisen mit parallel und dicht neben

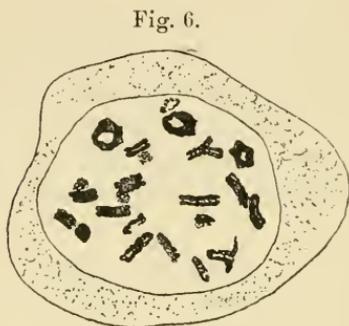


Fig. 6.

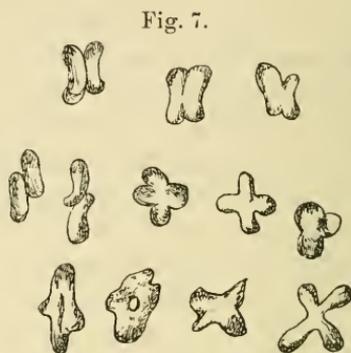


Fig. 7.

Fig. 6. »Primärer Sporocyt« von *Pteris* (CALKINS). Fig. 7. Verschiedene Typen der Tetraden-Bildung bei *Pteris* (CALKINS).

einander verlaufenden Spalthälften dar. Bei dem im Geschlechtszellencyclus weit verbreiteten heterotypischen Theilungsmodus sind die beiden Spalthälften jeweils an den Enden mit einander verklebt und zeigen vielfache Windungen, Überkreuzungen und Abweichungen vom Parallelismus, so daß unregelmäßige Ringe oder mehrfache Achterfiguren entstehen. Bei der ersten Reifungstheilung finden wir im Thier- und Pflanzenreich entweder kurze, längsgespaltene Stäbchen, welche bei einzelnen Formen in der Mitte mit einer Querkerbe versehen sind, oder dicke, viertheilige Ringe oder die bekannten Viererkugeln und Viererstäbchen, lauter Bildungen, deren enger Zusammenhang hauptsächlich durch die Untersuchungen VOM RATH's und RÜCKERT's nachgewiesen worden

¹⁹ Vgl. J. B. FARMER, Studies in Hepaticae, in: Ann. Bot. V. 8, 1894.

ist (vgl. Fig. 8, Horizontal-Reihe A, sowie die verschiedenen Vorkommnisse bei *Pteris* [nach CALKINS], Fig. 6 und 7).

Fig. 8.

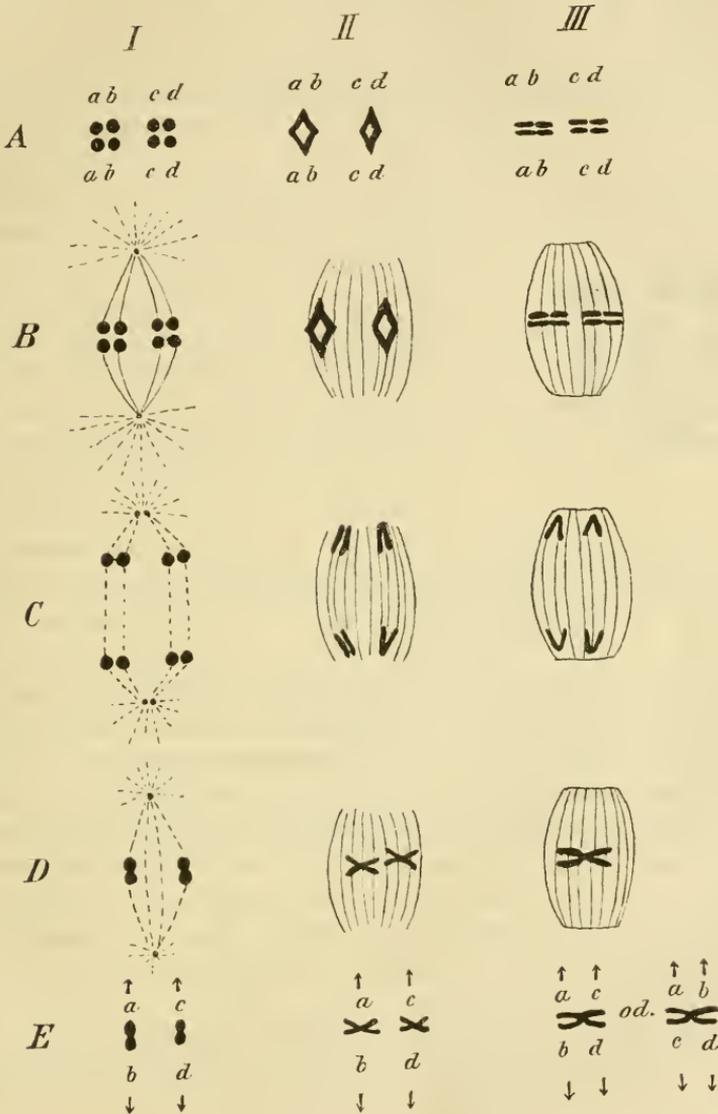


Fig. 8. Typen des ersten und zweiten Theilungsschrittes.

I. Thierischer Typus (*Gryllotalpa*). II. Pflanzlicher Typus (*Pteris*).

III. *Cyclops brevicornis*.

Ganz anders sehen nun die Elemente zu Beginn der zweiten Theilungsschritte aus. In den Fällen, in welchen die ersten

Theilungen typische Vierergruppen oder Tetraden zeigen, treten in den Vorphasen der zweiten Theilung die Hälften derselben, die Zweiergruppen oder Dyaden, auf, indem sie sich mit ihrem längeren Durchmesser parallel zur Spindelachse einstellen. (Vgl. Fig. 8, I, D und E.)

Andere Bilder erhält man bei allen Objecten, welche während der Reifungstheilungen nicht kuglige, sondern schleifenförmige Chromosomen zeigen. Es

Fig. 9.

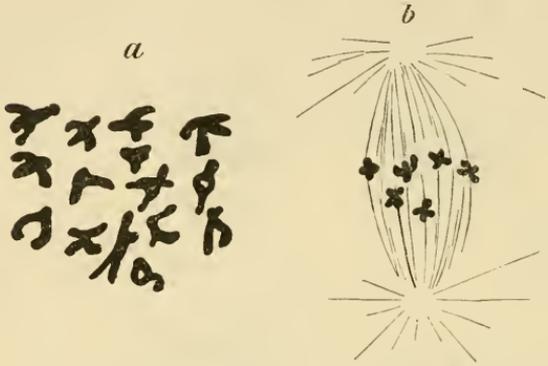


Fig. 9. *a* Kreuzförmige Elemente bei der zweiten Theilung von *Hemerocallis* (JUEL); *b* bei *Prostheceraeus* (KLINCKOWSTRÖM).

ist vorläufig nicht möglich, die verschiedenartigen, bei der zweiten Theilung auftretenden Bilder, deren ungewöhnliches Aussehen die Mehrzahl der Beobachter zu besonderen Betrachtungen veranlaßt hat, einer allgemeinen Beurtheilung zu unterziehen. Ich möchte Sie aber ganz besonders auf die eigenthümlichen X-förmigen Elemente aufmerksam machen, welche einerseits bei der zweiten Reifungstheilung der Eier von *Cyclops brevicornis* und der Seeplanaire *Prostheceraeus*²⁰ (Fig. 9^b), andererseits nach JUEL bei der Pollenbildung von *Hemerocallis* (Fig. 9^a) und nach BELAJEFF z. Th. bei der von *Iris* auftreten²¹. Andeutungen solcher Bilder finden sich übrigens auch, den Abbildungen von MEVES zufolge, bei der Spermatogenese von *Salamandra*, und ebenso, wie aus den Figuren Miss SARGENT's zu ersehen ist, bei der Pollen- und Embryosackbildung von *Lilium Martagon*²². Ähnliche kreuzförmige Chromatinkörper

20 Vgl. meinen Aufsatz: Über die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheile während der Embryonalentwicklung von *Cyclops*, in: Arch. mikr. Anat. V. 46, 1896, tab. 28, fig. 18—24, sowie die oben citirte Arbeit v. KLINCKOWSTRÖM's, tab. 29, fig. 11.

21 Vgl. H. O. JUEL, Die Kerntheilungen in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* und die bei denselben auftretenden Unregelmäßigkeiten, in: Jahrb. wiss. Bot. V. 30, 1897 (Bonner cytolog. Studien), tab. 7, fig. 14; sowie WL. BELAJEFF, Über die Reductionstheilung des Pflanzenkerns, in: Ber. D. bot. Ges. V. 16, 1898, p. 33, fig. 9.

22 Vgl. MEVES, l. c., tab. 5, fig. 73; Miss SARGENT, Form. sex. nuclei, I, tab. 23, fig. 29—31; II, tab. 10, fig. 16—21.

sind sonst nur noch von den ersten Theilungen der Pollen- und Sporenmutterzellen einzelner pflanzlicher Objecte bekannt, und zwar treten sie hier neben den Doppelstäbchen, Ringen und Viererkugeln als mehr unregelmäßige Vorkommnisse auf und zeigen auch deutlich die Spuren einer anderen Entstehungsweise (ISHIKAWA, BELAJEFF, CALKINS²³; vgl. Fig. 7). Außerhalb des Gebiets der Reifungstheilungen dagegen kommen sie jedenfalls an keiner anderen Stelle vor. Sie müssen also irgend wie mit dem besonderen Wesen der fraglichen Theilungen im Zusammenhang stehen, und es ist wohl nicht zu weit gegangen, wenn wir in dieser auffallenden Übereinstimmung zwischen den genannten thierischen und pflanzlichen Objecten einen weiteren Hinweis auf die Homologie der zweiten Theilungsschritte sehen. Diese Homologie gerade der zweiten Theilungsschritte tritt um so markanter hervor, wenn man bedenkt, daß bei der Pollenbildung der Angiospermen die dritte und vierte Theilung, namentlich auch was das frühzeitige und deutliche Auftreten der Längsspaltung anbelangt, sich wieder den gewöhnlichen Verhältnissen anschließt²⁴.

Wir gehen über zu dem zweiten Satz, wonach Reductionstheilungen thatsächlich im Thier- und Pflanzenreich vorkommen. Auf zoologischem Gebiet war, wie bekannt, die Frage nach dem Vorkommen von Reductionstheilungen auf das engste verknüpft mit der Frage: entstehen die bei der ersten Theilung auftretenden Vierergruppen auf Grund einer einmaligen oder zweimaligen Längsspaltung? Im letzten Fall wäre die Längsspaltung nach dem Vorgange von BOVERI als eine verfrühte, zur zweiten Theilung gehörige Spaltung zu betrachten. Es könnte daher keine der beiden Theilungen eine Reductionstheilung darstellen, da ja das Wesen einer solchen eben in dem Ausfall der Längsspaltung begründet ist.

Es haben nun in der Folge, rasch hinter einander, VOM RATH bei *Grylotalpa* und mehreren anderen Objecten, RÜCKERT und ich bei verschiedenen Copepoden und KORSCHULT bei *Ophryotrocha* constatirt, daß vor der ersten Reifungstheilung nur eine einzige Längsspaltung auftritt. Ebenso geht z. B. aus den Bildern, welche MOORE²⁵

²³ C. ISHIKAWA, Studies of reproductive elements, III, in: J. Coll. Sc. Univ. Tokyo V. 10, 1897, tab. 16, fig. 48—70; BELAJEFF l. c., p. 31, fig. 6; CALKINS, l. c., tab. 295, fig. 6, L, 8, 9.

²⁴ Vgl. Über weitere Übereinstimmungen u. s. w., p. 743.

²⁵ J. E. S. MOORE, On the structural changes in the reproductive cells during the spermatogenesis of Elasmobranchs, in: Quart. J. micr. Sc. V. 38, 1895, tab. 14, fig. 38—43.

von der Spermatogenese der Selachier gab, in unzweideutiger Weise dasselbe für die hier in typischer Weise auftretenden Vierergruppen hervor. Ebenso hat neuerdings PAULMIER bei einem mehrfach umstrittenen Object, bei der Spermatogenese der Hemipteren, das Nämliche festgestellt. Auf botanischem Gebiet ist überhaupt nur ganz vorübergehend von einer zweimaligen Längsspaltung vor der ersten Theilung die Rede gewesen. Alle Autoren stimmen vielmehr neuerdings darin überein, daß die bei der ersten Theilung auftretenden Chromatinkörper, welche, wie ich früher zu zeigen versucht, in ihren verschiedenen Erscheinungsformen den bei der ersten thierischen Reifungstheilung auftretenden Elementen entsprechen, ihre Entstehung einer einmaligen Längsspaltung verdanken.

Wenn also vor der ersten Theilung nur ein Längsspaltungsproceß auftritt, so bleibt noch übrig, zu zeigen, daß auch zwischen der ersten und zweiten Theilung der Ovogenese und Spermatogenese keine weitere Längsspaltung auftritt. VOM RATH hat dies für *Grylotalpa* und einige andere Objecte, RÜCKERT für einige Copepoden, ich selbst für *Cyclops brevicornis*, KORSCHOLT für *Ophryotrocha*, KLINCKOWSTRÖM für *Prostheceraeus* [VAN DER STRICHT soeben auch für *Thysanozoon*], PAULMIER für einige Hemipteren gezeigt. Auf den so klaren Bildern MOORE's ist gleichfalls von einem solchen Vorgang nichts zu bemerken. Auf botanischem Gebiet hat ISHIKAWA dasselbe für die Pollenbildung von *Allium* gezeigt, und ganz neuerdings ist dies durch BELAJEFF für *Iris* bestätigt worden²⁶. Der Schluß, zu dem die genannten Autoren gekommen sind, ist der, daß die zweite Theilung eine Reductionstheilung darstellt. Nur KORSCHOLT und PAULMIER kommen zu der Anschauung, daß der Reduktionsvorgang an die erste Theilung geknüpft ist.

Der von den verschiedenen Untersuchern beschriebene Vorgang erleidet nun, wie ich hinzufügen will, dadurch einige kleine Modificationen, daß die doppelwerthigen Elemente, welche bei der

²⁶ Auch GUIGNARD ist nach einer brieflichen Mittheilung an STRASBURGER (E. STRASBURGER, Über Cytoplasmastructuren u. s. w., p. 243) zu dem Ergebnis gelangt, daß bei dem zweiten Theilungsschritt in den Pollenmutterzellen von *Lilium* eine Längsspaltung nicht stattfindet. Ebenso hat sich MOTTIER (Über das Verhalten der Kerne u. s. w., p. 134) im Embryosack von *Lilium martagon* beim zweiten Theilungsschritt von einer Längsspaltung des Kernfadens vor Auflösung der Kernwandung nicht überzeugen können. Wenn dann die Chromatinsegmente in den weiteren Phasen allerdings als längsgespaltene erscheinen, so möchte ich hierzu bemerken, daß aus der Zusammensetzung der fertigen Chromosomen aus zwei parallel verlaufenden Fäden nach unseren sonstigen Erfahrungen nicht mit Sicherheit auf einen vorhergegangenen Längsspaltungsprocess zu schließen ist.

ersten Theilung an die Pole rücken, sich bei ihrem Eintritt in die zweite Theilung etwas verschieden verhalten.

Ein erster Typus (Fig. 8, I) wird repräsentirt durch solche hauptsächlich thierische Objecte, bei denen vor der ersten Theilung echte Vierergruppen mit kugel- oder stäbchenförmigen Componenten (Fig. 8, I, A-C) auftreten. Hier stellen sich die Zweiergruppen oder Dyaden, ohne daß zunächst die enge Verbindung der beiden sie zusammensetzenden Körner gelöst wird, mit ihrem längeren Durchmesser parallel zur Spindelachse ein (Fig. 8, I, D). Eine Trennung der beiden Elemente erfolgt erst während der metakinetischen Phase der zweiten Theilung. Hierher gehören *Grylotalpa* und die von RÜCKERT untersuchten Copepoden. Dieser Modus würde ferner in besonders typischer Weise durch *Ascaris* vertreten sein. Wir sind aber nicht berechtigt, dieses Object heranzuziehen, da hier bekanntlich nach BRAUER die männlichen Vierergruppen durch einen zweimaligen Längsspaltungsproceß zu Stande kommen, während bei der Ovogenese, der neueren Arbeit SABASCHNIKOFF's zufolge, überhaupt keine Längsspaltung vorkommt. Von pflanzlichen Objecten würden sich diesem Typus nur die Bilder von CALKINS anreihen lassen, welche sich auf die Sporenbildung der Farne beziehen. Bei der ersten Theilung sind hier alle jene Modificationen der Vierergruppen neben einander zu beobachten, welche bei den verschiedenen Copepoden beschrieben wurden (Fig. 6 und 7), die halbirten Vierergruppen treten dann als Dyaden in der eben geschilderten Weise in die zweite Theilung ein.

Ein zweiter Typus (Fig. 8, II) wird durch eine Anzahl von pflanzlichen Objecten mit schleifenförmigen Elementen vertreten. Auch hier sind es doppelwerthige Elemente, welche bei der ersten Theilung an die Pole treten (Fig. 8, II, A). Aber ihre Zerlegung in die beiden Componenten erfolgt, wie dies von ISHIKAWA, DIXON, BELAJEFF und Miss SARGENT beschrieben bzw. abgebildet wird, schon während der Wanderung der Chromosomen an die Pole (Fig. 8, II, C), und die beiden Componenten legen sich in der Äquatorialplatte der zweiten Theilung zu Stäbchenpaaren oder zu den beschriebenen kreuzförmigen Elementen zusammen (Fig. 8, II, D). Unter den thierischen Objecten wird dieser Typus allem Anschein nach durch das Ei von *Prostheceraeus* (Fig. 9 b) repräsentirt, dessen Chromatinelemente überhaupt in allen Phasen der Reifungstheilungen außerordentlich an pflanzliche Vorkommnisse erinnern.

Ein dritter Typus (Fig. 8, III) wird durch *Cyclops brevicornis* vertreten, bei welchem überhaupt die Quertheilung der Elemente unterbleibt. Vielmehr legen sich die nach der Bildung des ersten

Richtungskörpers im Ei verbleibenden Elemente paarweise zu Stäbchenpaaren oder Kreuzfiguren (Fig. 8, III, D) zusammen.

Zur Frage nach der biologischen Bedeutung der Reifungstheilungen.

Unser zweiter Satz, wonach thatsächlich bei einer Anzahl von thierischen und pflanzlichen Objecten das Vorkommen von Reductionstheilungen festgestellt werden konnte, stellt seinerseits wieder eine Stütze für den ersten Satz dar, dem zufolge zwischen den Reifungsvorgängen zunächst der Angiospermen und Metazoen weit-

gehende Homologien bestehen, in der Weise, daß jeweils die erste und zweite Theilung mit einander zu vergleichen sind. Wir können uns jetzt zum Schluß noch einmal der Frage zuwenden, welche allgemeine biologische Bedeutung diese einander homologen Vorgänge besitzen.

Wir haben bisher von den Metaphyten nur die angiospermen Phanerogamen genauer ins Auge gefaßt. Auf die Gymnospermen, die ja bekanntlich in fortpflanzungsgeschichtlicher Hinsicht eine wichtige Zwischenstufe

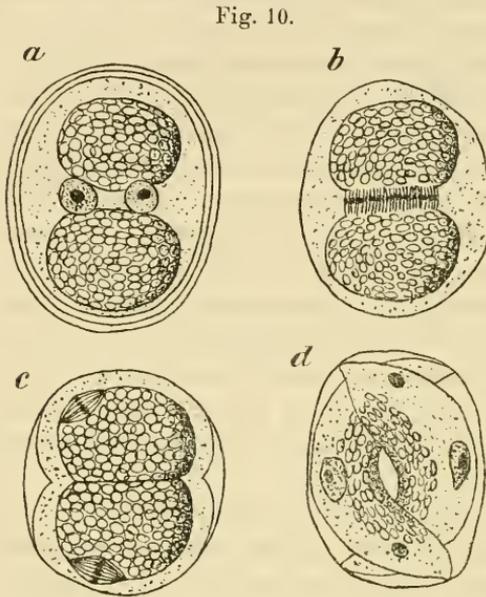


Fig. 10. »Überzählige« Theilungen bei *Closterium* (KLEBAHN).

zwischen den Angiospermen und Gefäßkryptogamen darstellen, bin ich absichtlich nicht eingegangen, da die Untersucher derselben bisher vorzugsweise die Veränderungen der Chromosomenzahl, dagegen weniger den genauen Verlauf der einzelnen Theilungsprocesse zum Gegenstand ihrer Forschung gemacht haben. Genauer sind wir dagegen über die Viertheilungsprocesse bei der Sporenbildung der Gefäßkryptogamen und Lebermoose unterrichtet. Wie ich dies in meinem früheren Aufsätze zu zeigen versuchte und wie dies auch im Vorhergehenden wiederholt gestreift worden ist, zeigen auch diese Viertheilungen in ihrem ganzen Verlauf und in ihren morphologischen und physiologischen Einzelheiten weitgehende Homologien mit

den Reifungsvorgängen der Metazoen und Angiospermen. Ich erinnere an die Entstehung und die Veränderungen der achromatischen Spindel, an die vierergruppenähnlichen Chromatinkörper bei den Lebermoosen und Schachtelhalmen und an die auffallende Ähnlichkeit zwischen den Chromatinelementen einerseits bei den Farnen, andererseits bei den Copepoden (vgl. Fig. 6 und 7).

Man wird dazu geführt, den Reifungsvorgängen bei den Metazoen und Angiospermen zunächst auch die Viertheilungsprocesse bei der Sporenbildung der Farne, Schachtelhalme und Lebermoose als biologisch homologe Processe anzureihen.

Es wurde aber schon oben angedeutet, daß die erweiterten Untersuchungen der letzten Jahre in immer deutlicherer Weise die engen Beziehungen zwischen den Reifungsvorgängen bei den höheren Thieren und Pflanzen einerseits und den »überzähligen« Theilungen bei den Protozoen (Infusorien, Heliozoen, Gregarinen) und Thallophyten (Fucaceen, Entomophthoraceen, Diatomaceen)²⁷ andererseits hervortreten ließen.

Es ist nicht nur der Charakter dieser Mitosen als »überzähliger«²⁸ Theilungen, d. h. solcher, deren Producte, scheinbar ohne eine bestimmte physiologische Bedeutung zu erlangen, im Innern der Zellen der Auflösung anheimfallen, es sind auch nicht nur die immer hervortretenden Beziehungen zu den Fortpflanzungsvorgängen, welche auf eine solche Homologie hinweisen, — auch gewisse Einzelheiten, so die unmittelbare Aufeinanderfolge der betreffen-

²⁷ Es ist hier der Ort, auch der Befunde bei den Desmidiaceen zu gedenken. Bei *Closterium* und *Cosmarium* treten nach früheren Untersuchungen von H. KLEBAHN (Studien über Zygoten I. Die Keimung von *Closterium* und *Cosmarium*, in: Jahrb. wiss. Bot. V. 22, 1890) in der Zygote, also nach erfolgter Conjugation zwei Theilungen auf, von denen die eine als »überzählig« betrachtet werden muß. Fig. 10a zeigt die reife Zygote mit zwei großen Chromatophorenballen und den beiden noch unverschmolzenen Kernen. In Fig. 10b sieht man in der inzwischen durch einen Riß der beiden äußeren Membranen ausgeschlüpften, nur noch von der zarten Innenhaut umgebenen Keimkugel den durch Vereinigung der beiden Kerne entstandenen Kern im ersten Theilungsact begriffen. Die Spindel ist außerordentlich in die Breite gezogen. Fig. 10c zeigt die unmittelbar folgende zweite Theilung, während die Trennung der Keimkugel in zwei Halbkugeln vor sich geht. Fig. 10d endlich stellt die beiden gekreuzt liegenden Keimlinge dar: jeder derselben enthält, dem zweiten Theilungsprocess zufolge, zwei Kerne, einen Großkern und einen Kleinkern. Ersterer wird zum definitiven *Closterium*-Kern, letzterer verschwindet nach dem Ausschlüpfen der Keimlinge.

²⁸ Den sehr zutreffenden Ausdruck »überzählig« finde ich bei KLEBAHN (Beitr. z. Kenntn. d. Auxosporenbildung, p. 641). Es ist mir nicht bekannt, ob und wo derselbe schon früher Verwendung gefunden hat.

den Theilungen, die sonderbaren breiten Garbenformen der Spindeln²⁹, sprechen entschieden zu Gunsten einer derartigen Zusammenfassung.

Bei der Frage nun, welche biologische Bedeutung der Gesamtheit dieser Theilungserscheinungen zuzuweisen ist, ist es wohl das Nächstliegende, wenn wir in erster Linie darauf achten, an welchen Stellen des Entwicklungsgangs der verschiedenen Organismen diese einander offenbar homologen Prozesse vorkommen?

Bei den Gefäßkryptogamen (Fig. 11 *A*) tritt die Viertheilung am Schluß der ungeschlechtlichen Generation auf. Es wird durch dieselbe die Bildung der Spore, also der Ausgangszelle der Geschlechts- generation, eingeleitet. Bei den Angiospermen (Fig. 11 *B*) finden

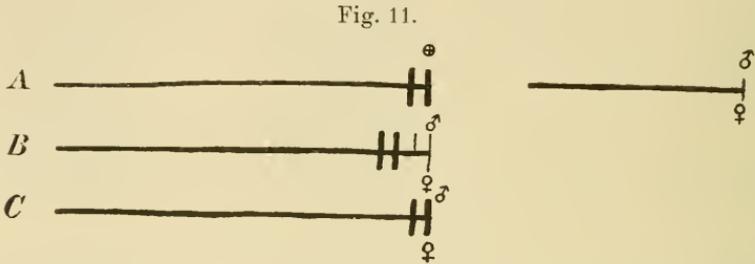


Fig. 11. Stelle der zwei Theilungsschritte *A* bei Gefäßkryptogamen, *B* bei Angiospermen, *C* bei Metazoen.

sich die homologen Prozesse zu Beginn der Embryosack- und Pollenbildung vor. Sie sind [nur durch zwei (♂), bzw. eine (♀) Zelltheilungsstufe von der Bildung der Geschlechtszellen getrennt. Bei den Metazoen (Fig. 11 *C*) sehen wir, daß die beiden homologen Theilungsprozesse zur Bildung der Geschlechtszellen selber führen. Bei den Protozoen und Thallophyten gehen die fraglichen »überzähligen« Theilungen der Conjugation voran, nur bei den Desmidiaceen folgen dieselben dem Conjugationsproceße.

Bei einer Anzahl von Metazoen und Angiospermen stehen nun, wie gezeigt worden ist, die betreffenden Theilungsprozesse in enger Beziehung zum Reductionsvorgang. Auch für die Gymnospermen und Kryptogamen ist der Versuch gemacht worden, eine solche Beziehung festzustellen³⁰. Es darf aber dabei

²⁹ Vgl. meinen früheren Aufsatz (Über weitere Übereinstimmungen), p. 727.

³⁰ Vgl. E. STRASBURGER, Über periodische Reduction u. s. w., p. 825.

nicht vergessen werden, daß die Untersuchungen, auf welche sich dieser Versuch stützt, noch ohne Kenntnis der Thatsache ausgeführt worden sind, daß auch an anderen Stellen des Entwicklungsgangs der Organismen, z. B. bei der Furchung der Metazoen-Eier, speciell innerhalb der »Keimbahn«, eine scheinbare Reduction vorliegt. Die »normale« Anzahl der Chromosomen kommt hier nicht zur Anschauung, weil unter gewissen physiologischen Verhältnissen je zwei oder mehrere Chromosomen als »bivalente« oder »plurivalente« Elemente mit einander vereinigt bleiben³¹. Es müßte also bei den genannten Pflanzengruppen erst gezeigt werden, daß überall da, wo eine reducirte Chromosomenzahl angenommen wird, nicht etwa eine Scheinreduction, eine Bivalenz oder Plurivalenz der Elemente, sondern eine wirkliche Reduction vorliegt.

Auch bei Einzelligen wurden vielfach die betreffenden Theilungsvorgänge zur Reduction der Chromosomenzahl in Beziehung gebracht. So führten die Bilder, welche die chromatischen Elemente bei den Conjugationsvorgängen der Diatomee *Rhopalodia* zeigen, KLEBAHN zu einer derartigen Vermuthung, und auch SCHAUDINN spricht bei dem Heliozoon *Actinophrys* von einer »Reductionskörperbildung«. Selbstverständlich sind aber gerade auf diesem Gebiete genauere Feststellungen bezüglich der Veränderungen der Chromosomenzahl mit großen Schwierigkeiten verknüpft.

Angesichts der Thatsache nun, daß es sich in den verschiedenen höheren Thier- und Pflanzengruppen in den einen Fällen um die Reife der Geschlechtszellen, bzw. der Geschlechtsindividuen, in den andern um die Bildung der ungeschlechtlichen Spore handelt, und angesichts der verschiedenartigen Vorkommnisse bei den Protozoen und Protophyten liegt es nahe, zu fragen, ob es sich hier nicht überhaupt um Prozesse handelt, denen eine allgemeinere Verbreitung und damit eine allgemeinere biologische Bedeutung zukommt. Man könnte sich dann, wenn eine solche allgemeinere Bedeutung wahrscheinlich gemacht werden kann, vorstellen, daß innerhalb weiter Gebiete die betreffenden Theilungen (gewissermaßen in secundärer Weise) auch noch zur Erzielung der Chromosomen-Reduction benutzt worden sind.

Schon vor mehreren Jahren (1891) hat mich Prof. HABERLANDT auf eine Reihe von Vorkommnissen bei Pflanzen aufmerksam gemacht, welche als »vorbereitende Theilungen« bezeichnet werden könnten. Es handelt sich um Theilungsacte, durch welche die Herausdiffe-

³¹ Vgl. V. HÄCKER, Über die Selbständigkeit u. s. w., p. 600.

renzierung gewisser Organe aus dem Bildungsgewebe eingeleitet wird und welche zur Entstehung einer Anzahl von Nebenzellen führen. Diese Nebenzellen, welche also Schwesterzellen der eigentlichen Organ-Mutterzellen darstellen, sind am morphologischen Aufbau der betreffenden Organe nicht betheiligt und stehen anscheinend auch in keiner Beziehung zur physiologischen Function derselben. Solche vorbereitende Theilungsacte finden sich nach HABERLANDT bei der Bildung der Spaltöffnungen, bei der Entstehung der Bastbündel in der Epidermis der Cyperaceen sowie bei derjenigen der Ölgänge im Grundparenchym verschiedener Umbelliferen. HABERLANDT hat damals schon diese Vorgänge in eine gewisse Parallele zu den Reifungstheilungen der Geschlechtsproducte gesetzt, und es wäre daher sicher von großem Interesse, wenn sich etwas Derartiges auch im Thierreich finden würde.

Ich habe den Gegenstand seither nicht aus dem Auge gelassen und bei verschiedenen histogenetischen Vorgängen, namentlich bei solchen Organ-Differenzierungsprocessen, bei denen es sich um die Bildung von sogenannten Stütz- oder Zwischenzellen handelt, nach bestimmten Anhaltspunkten gesucht. Unerwartet stieß ich nun bei der Untersuchung der Embryonalentwicklung von *Cyclops brevicornis* auf einen Vorgang, welcher von selbst zu einem Vergleich mit der Richtungskörperbildung reizte. Im *Cyclops*-Ei sondert sich beim fünften Furchungsschritt die Stammzelle der Genitalanlage von der centralen Entodermzelle. Während aber die letztere bald darauf, dem allgemeinen Furchungsgang folgend, sich abermals theilt, setzt die Stammzelle während zweier Theilungsstufen aus, um sich dann rasch hinter einander zweimal zu theilen. Von den vier Enkelzellen bilden sich aber nur zwei zu wirklichen Ur genitalzellen um, während die beiden anderen Zellen keine besondere Differenzierung zeigen. In dieser auffälligen Unstetigkeit des Theilungsvorgangs und in der offenbaren Ungleichheit der Producte sah ich einen Hinweis darauf, daß es sich bei der ersten Spaltung der Stammzellen um eine Art von »vorbereitendem« Theilungsact handelt. Ganz Ähnliches scheint sich auch der GROBBEN'schen Darstellung zufolge bei *Cetochilus* abzuspielen: doch lassen sich die Verhältnisse im *Cetochilus*-Ei nicht genau mit denen bei *Cyclops* homologisiren.

Gleichzeitig veröffentlichte nun auch JENNINGS³² eine Arbeit über frühe Entwicklung eines Räderthieres, *Asplanchna herricki*. Bei der

³² H. S. JENNINGS, The early development of *Asplanchna Herrickii* de Guerne, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harv. Coll. V. 30, 1896.

Differenzierung der ento-mesodermalen Elemente kommt es hier an drei Stellen zur Bildung von Zwerg-Schwesterzellen, welche durchaus das Ansehen von Richtungskörpern haben (Fig. 12). Neuerdings ist nun auch WILSON³³ ausführlich auf den Gegenstand zu sprechen gekommen. Bei zwei Polychäten, nämlich bei *Aricia foetida* und *Spio fuliginosus*, hatte WILSON schon früher gefunden, daß die so genannten »primären Mesoblasten« oder Polzellen des Mesoderms, ehe sie dem Mesodermstreifen den Ursprung geben, ein Paar äußerst kleiner oberflächlicher Zellen hervorknospen lassen. Bei *Nereis* hatte WILSON an Stelle dieser zwei rudimentären Zellen eine Gruppe von 6—8 etwas größeren Zellen gefunden (Fig. 13). In der

Fig. 12.

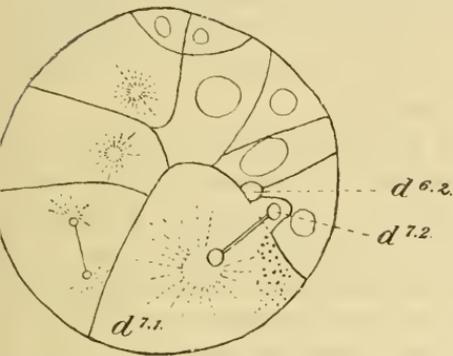


Fig. 12. Zwergzellenbildung im *Asplanchna*-Ei (JENNINGS). Schnitt.
 $d^{6.2}$ und $d^{7.2}$ Zwergzellen.

Fig. 13.

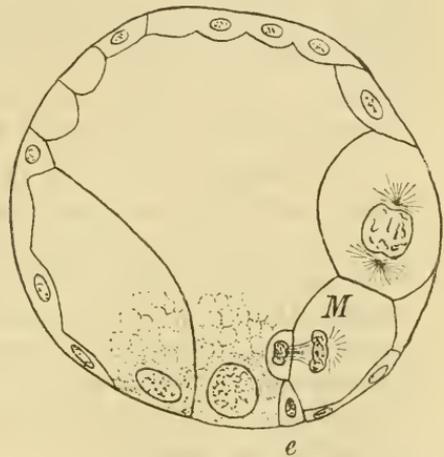


Fig. 13. Zwergzellenbildung im *Nereis*-Ei (WILSON). Schnitt.
 M primärer Mesoplast, e Zwergzellen.

neueren Arbeit erwähnt nun WILSON zunächst, daß ähnliche Befunde von LILLIE bei *Unio*, von HEYMONS bei *Umbrella*, von MEAD bei *Amphitrite*, von WIERCEJSKI bei *Physa* und von CONKLIN bei *Crepidula* gemacht worden sind, und fügt bezüglich des *Nereis*-Eies ergänzend hinzu, daß solche kleine Zellen nicht bloß von den primären Mesoblasten, sondern auch von den vier Makromeren vor der weiteren Zerlegung derselben geliefert werden. Diese ganze Gruppe von kleinen Zellen, welche durch Anhäufungen von schwarzem Pigment ausgezeichnet sind, geht später in die Bildung des hinteren Abschnitts des Mitteldarms ein. Bei *Nereis* würden nach

³³ E. B. WILSON, Considerations on cell-lineage and ancestral reminiscence, in: Ann. New York Acad. Sc. V. 11, 1898.

WILSON mehr ursprüngliche Verhältnisse vorliegen, während bei den übrigen genannten Formen diese Zwergzellen Rudimente (vestigis) von functionirenden Entoblastzellen darstellen. So weit würde es sich also bei diesen Zwergzellen um keine weitere Ähnlichkeit mit den Richtungskörpern handeln als um die, daß es in beiden Fällen äußerst kleine, rudimentäre Elemente sind, welche bei der Differenzirung hochspecialisirter Zellen ihre Entstehung nahmen. Nun sagt aber WILSON zum Schluß:

»Vom physiologischen Standpunkt aus ist der Fortbestand von rudimentären Zellen bei der Furchung ein Problem von hohem Interesse. Wenn man den analogen Fall der Richtungskörper ins Auge faßt, so ist man zu der Annahme versucht, daß die Bildung der rudimentären Entoblasten in irgend einer Weise verbunden ist mit der endgültigen Umwandlung der Kernsubstanz. Es ist aber gleicher Weise möglich, daß die Entfernung der cytoplasmatischen Substanz dieser Zellen eine nothwendige Bedingung für die Differenzirung des mesoblastischen Materials ist.«

Wir sehen, WILSON ist in der Beurtheilung der Theilungsvorgänge, welche HABERLANDT und ich als vorbereitende Theilungen bezeichnen würden, schon wieder um einen Schritt weiter gegangen, und man denkt unwillkürlich bei den citirten Sätzen an eine verwandte Ansicht, welche WEISMANN vor mehr als 10 Jahren bezüglich der Bedeutung des ersten Richtungskörpers geäußert hat. Dieser Ansicht zufolge würde es sich bei der Ausstoßung des ersten Richtungskörpers um die Entfernung des ovogenen Kerntheils aus der reifen Eizelle handeln.

Wenn wir nun vielleicht auch noch zögern, WILSON in dieser speciellen Ausführung zu folgen, so glaube ich doch auf der anderen Seite, daß diese Zwergzellenbildungen, welche bei einer größeren Anzahl von thierischen Eiern die Differenzirung der einzelnen Gewebe einleiten, eine so große äußere Ähnlichkeit mit den Reifungsvorgängen besitzen, daß auch die Möglichkeit einer biologischen Homologie sehr wohl ins Auge gefaßt werden darf³⁴.

³⁴ Auch bei späteren histogenetischen Processen dürfte es sich vielfach um das Auftreten von »vorbereitenden« Theilungen handeln. Ich möchte hier vorläufig nur als einen besonders naheliegenden Fall die Theilungen erwähnen, durch welche die Spicula-Mutterzellen der Kalkschwämme in eine basale Bildungszelle und in eine, während des Wachstums des Spiculums früher oder später verschwindende, bezw. unthätig werdende apicale Bildungszelle zerlegt werden (vgl. E. A. MINCHIN, Materials for a monograph of the Ascons. I. On the origin and growth of the triradiate and quadriradiate spicules in the family Clathrinidae, in: Quart. J. micr. Se. V. 40, 1898).

Die Untersuchungen der thierischen Ei- und Samenreife haben in den letzten Jahren zunächst in der Aufstellung des Reductionsproblems einen festen Angelpunkt gewonnen. Es scheint, — und ich hoffe dies durch meine Ausführungen gezeigt zu haben, — daß dieses Problem in den letzten Jahren der Lösung wesentlich näher gerückt ist. Ganz neue Fragen haben sich hinzugesellt, seit sich auch zahlreiche Botaniker der genaueren Erforschung der Reifungsvorgänge zugewandt haben, und seit Kurzem beginnen auch die vielversprechenden Untersuchungen der Protozoen und Protophyten sich in theoretischer Hinsicht geltend zu machen. Endlich ist vielleicht auch die jetzt von verschiedenen Seiten erfolgte Verknüpfung der Reifungsvorgänge mit anderen vorbereitenden Theilungsprocessen geeignet, das Gebiet abermals zu erweitern und neue Fragen anzuregen, welche mit dem allgemeinen Problem einer einheitlichen Auffassung der Entwicklungsvorgänge im Zusammenhang stehen.

Dritte Sitzung.

Donnerstag den 2. Juni von 8¹/₄ bis 10¹/₂ Uhr.

Wahl des Orts der nächsten Jahresversammlung.

Auf Antrag des Vorstandes wird einstimmig beschlossen, die nächste Versammlung in der Pfingstwoche des Jahres 1899 zu Hamburg abzuhalten.

Bericht des Generalredacteurs des »Tierreich«
Herrn Prof. F. E. SCHULZE (Berlin).

Im Redactionspersonale des »Tierreich« ist während des abgelaufenen Vereinsjahres nur eine geringe Änderung dadurch eingetreten, daß Herr Dr. LOHMANN in Kiel die Redaction der Acarina definitiv übernommen hat, während Herr Professor DAHL in Berlin die Redaction der übrigen Arachnoiden weiterführt.

An Bearbeitern haben wir Herrn Dr. C. SCHÄFFER in Hamburg für die Collembola gewonnen, während Herr Dr. J. Th. OUDEMANS in Amsterdam die übrigen Apterygoten behält.

Als zweite Lieferung des Werkes ist im April dieses Jahres im Buchhandel erschienen die in deutscher Sprache abgefaßte Bearbeitung der Paradiesvögel von Herrn WALTER ROTHSCHILD in Tring. Im Druck befindet sich die englisch geschriebene Bearbeitung der Oribatiden von Herrn A. D. MICHAEL in London sowie

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1898

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s):

Artikel/Article: [Zweite Sitzung 94-119](#)