© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

II. Wissenschaftliche Mittheilungen.

1. Über die Reifungsvorgänge bei Cyclops.

Von Dr. V. Haecker, Assistent am zoolog. Inst. d. Univ. Freiburg i/B.

eingeg. 1. August 1890.

Während die Richtungskörper in phylogenetischer Hinsicht fast allgemein als abortive Eier gelten, wird die Frage sehr verschieden beantwortet, ob ihnen noch eine besondere physiologische Bedeutung zukommt. Zur Entscheidung derselben ist es von wesentlicher Bedeutung, ob die bei der Bildung der Richtungskörper stattfindenden Kerntheilungen gewöhnliche Mitosen sind, oder ob hierher etwa die theoretisch geforderte Reduction der Kernschleifen zu verlegen sei.

Neuerdings hat Boveri[1] die sicheren Resultate, die bisher in dieser Richtung von ihm und Anderen gewonnen wurden, dahin zusammengefaßt, daß eine Reductionstheilung zwar im Lauf der Ovogenese stattfinden müsse, daß aber das Keimbläschen bereits mit der reducierten Schleifenzahl in die Bildung der Richtungskörper eintrete. Die Reduction müsse demnach spätestens im Keimbläschen eintreten, andrerseits erfolge sie — wenigstens bei *Ascaris megalocephala* — auch nicht früher, d. h. nicht etwa während der Theilungen der Keim-Mutterzellen. Das Material, auf welches sich Boveri bezieht, umfaßt eine Meduse (*Tiara*), einen Seeigel (*Echinus*), fünf Nematoden, eine Sagitta-Species, zwei Heteropoden (*Carinaria*, *Pterotrachea*) und einen Opisthobranchier (*Phyllirrhoë*). Im Gegensatz zu den obigen Ergebnissen hat neuerdings Lameere[2] bei *Ascaris megalocephala* die geforderte Reduction in die Anfangsregion des Ovariums verlegt. Er fand nämlich hier die successive Ausstoßung von zweien der ursprünglich in der Vierzahl vorhandenen Schleifen und glaubte damit die vollkommene Analogie für die von van Beneden und Julin[3] bei der Spermatogenese desselben Thieres beobachtete Ausstoßung von zwei Corpuscules résiduels geliefert zu haben. Die Einwände, welche Boveri[4] gegen letztere Beobachtung gemacht hat, waren Lameere noch nicht bekannt und es dürfte daher noch nicht als angezeigt erscheinen, sich den weitgehenden Folgerungen und Vergleichen anzuschließen, mit denen Lameere sämmtliche bei Insecten, Daphniden,

---

[1] Boveri, Über das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. Jena. Zeitschr. XXIV. p. 314—401. 1890.

[2] Lameere, Études sur la reproduction. II. Recherches sur la réduction karyogamique. Bruxelles, 1890.

[3] E. van Beneden et Ch. Julin, La spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. Acad. roy. de Belgique. 53. Ann. 3. Sér. T. VII. 1884.

[4] vgl. Boveri, l. c. p. 377.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

Infusorien und Pflanzen beobachteten Abschnürungs- und Theilungsvorgänge von seinem Standpunct aus beleuchtet.

Den Befunden Boveri's und Lameere's gegenüber deuten die Beobachtungen, die ich selbst bei *Cyclops* gemacht habe, darauf hin, daß hier bei der Bildung eines der Richtungskörper und nicht etwa in früheren Stadien eine Reduction der Kernschleifen stattfindet.

Gelegentlich embryologischer Untersuchungen an niederen Crustaceen fielen mir bei den Eiern verschiedener *Cyclops*-Arten die prachtvollen Kerntheilungsfiguren auf, welche eine genaue Feststellung der Schleifenzahl zuließen. Dies veranlasste mich, auf die Reifungsvorgänge des *Cyclops*-Eies weiter einzugehen. Die untersuchten Formen sind Localvarietäten von *Cyclops viridis* Jur. (*brevicornis* Claus), *signatus* Koch (*coronatus* Claus), *strenuus* Fisch.; zum Vergleich wurde auch *tenuicornis* Claus und *agilis* Koch beigezogen. Für die Wahl der Objecte war zum Theil das plötzliche Auftreten und rasche Verschwinden der einzelnen Formen maßgebend. Die Conservierung geschah meistens mittels heißen, 70%igen Alcohols, dem ein paar Tropfen Sublimatlösung zugefügt waren, die Tinction der Schnitte auf dem Objectträger mit verschiedenen Färbungsmitteln; als Aufhellungsmittel diente mit bestem Erfolge Origanumöl. Die Beurtheilung der Bilder konnte zumeist schon mit Zeiß homog. Imm. $^1/_8$ erfolgen; zur Bestätigung dienten $^1/_{12}$ und $^1/_{18}$.

Ohne im Weiteren Werth darauf zu legen, vielmehr nur der Übersichtlichkeit zu Liebe, unterscheide ich für die Ovogenese des *Cyclops*-Eies drei Phasen, für welche sich auch eine örtliche Scheidung feststellen läßt. In dem Theil des weiblichen Geschlechtsapparates, den ich mit Claus als Keimdrüse oder Ovarium im engeren Sinn bezeichne, spielt sich die erste und zweite Phase ab. In der ersten Phase findet man am Scheitel des paraboloidischen Ovariums eine Anzahl in Theilung begriffener Kerne. Dieselben stellen das Keimlager dar. Von demselben scheiden sich durch rasch auf einander folgende Theilungsvorgänge die jüngsten Keimzellen ab und rücken in periklinischen Reihen[5] nach dem distalen Ende des Ovariums. Es ist mir nicht gelungen, bei diesen Theilungen Spindelfiguren zu finden; ich zweifle aber nicht daran, daß die Abschnürung durch indirecte Kerntheilung erfolgt, da die jüngsten Keimzellen unverkennbar das Dyasterstadium zeigen. Ich habe mich früher, ehe ich noch auf diese Verhältnisse Werth legte, mit Zählung der Schleifen befaßt und mich damals von ihrer Achtzahl überzeugt.

[5] Der Ausdruck »Periklinen« wurde von den Botanikern für eines der confocalen Curvensysteme eingeführt, in welchen die Zellen der wachsenden Vegetationsspitze angeordnet sind. Vgl. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

In der zweiten Phase haben sich die Keimkerne mit einem gesonderten Plasmaleib umgeben, eine Kernmembran ist aufgetreten und der Umriß der Schleifen weniger scharf geworden. Zugleich findet sich ein Nucleolus vor, der Hand in Hand mit der Verwischung der Schleifenindividualität an Größe zunimmt. Neben diesem großen Nucleolus zeigen sich schon in sehr jungen Keimzellen regelmäßig ein oder zwei runde Körper, die ich vorläufig als Micronucleolen bezeichnen möchte. Zahlreiche Bilder lassen den Anschein erwecken, als ob dieselben durch Abschnürung aus dem großen Nucleolus hervorgehen. Da jedoch Haematoxylin sowohl als Alauncochenille denselben gegenüber dem violett gefärbten Nucleolus einen mehr röthlichen Ton verleihen, so dürfte eine selbständige Entstehungsweise derselben nicht ausgeschlossen sein. Am Ende des eigentlichen Ovariums finden wir innerhalb des Kernes nur noch den stark vergrößerten Nucleolus und die zwei Micronucleolen. Ein Austritt von Substanz aus dem Keimbläschen konnte nicht mit Sicherheit constatiert werden. Jedoch lassen Bilder, bei welchen ein Micronucleolus der Kernmembran dicht angelagert ist und eine Aussackung derselben hervorruft, einen Austritt in den Zellleib nicht als ausgeschlossen erscheinen.

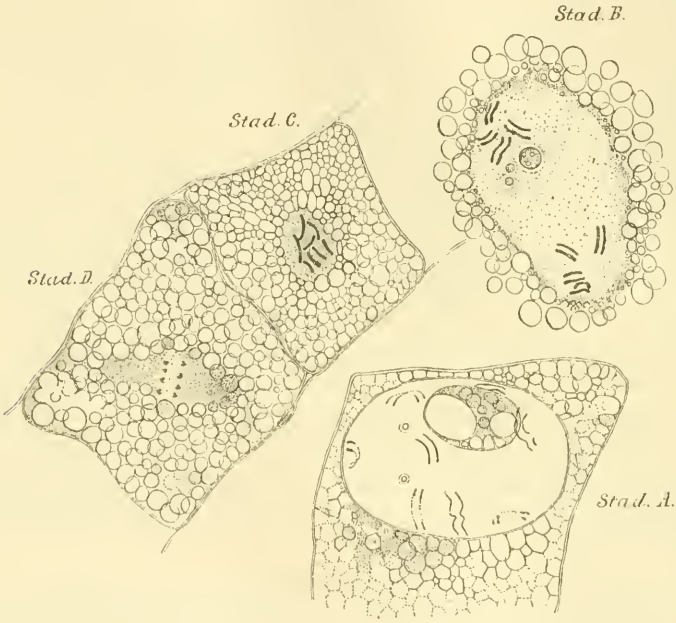
In der dritten Phase der Ovogenese, deren Beginn mit dem Auftreten der Dotterabscheidung zusammenfällt und die sich in den mit mehreren blinden Ausläufern versehenen Eigängen abspielt, finden sich die sämmtlichen Eizellen des nämlichen Individuums stets auf fast vollkommen gleicher Entwicklungsstufe, in der Weise, daß z. B. das Stadium der zweiten Richtungsspindel sich dicht hinter der Keimdrüse und zu gleicher Zeit in den blinden Oviductausläufern findet.

In dem zunächst sich darbietenden Ruhestadium ist der Nucleolus annähernd in der Mitte des Keimbläschens gelegen und zeigt die Form eines dichten Fadenknäuels; auch hier treten noch neben demselben Micronucleolen auf. Im weiteren Verlauf der Entwicklung jedoch habe ich ihr Schicksal bisher nicht mit Bestimmtheit verfolgen können; doch ist es vielleicht angängig, zwei schwach lichtbrechende, mit hellem Hof versehene runde Körperchen, die sich während der Ausstoßung des ersten Richtungskörpers im Kern vorfinden, damit in Beziehung zu bringen.

Bei Eintritt in die Stadien der Richtungskörperbildung ändert sich der Habitus des Nucleolus; es tritt an seine Stelle ein centraler, mit Vacuolen versehener »Macronucleolus«, dem wohl eine ernährungsphysiologische Bedeutung zuzuschreiben ist, und gleichzeitig wird innerhalb des Kernes ein peripheres, zartes Chromatingerüst bemerkbar.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

In einem weiteren Stadium sehen wir das periphere Chromatingerüst in eine Anzahl isolierter Knäuel gesondert, welche im typischen Fall annähernd in einer durch den Mittelpunct des Keimbläschens gehenden Ebene angeordnet sind und deren jeder offenbar aus einem feinen, rosettenförmig zusammengelegten Chromatinfaden besteht. Einige Bilder lassen deutlich die Achtzahl dieser Chromatininseln erkennen. Sie sind als Ausgangspunct zu nehmen für die Betrachtung der zusammenhängenden Reihe der im Folgenden zu beschreibenden Stadien.



Stadium *A*. Es finden sich hier ein mit großen Vacuolen versehener Macronucleolus oder auch an Stelle desselben zwei etwas kleinere, die im Übrigen denselben Habitus zeigen; daneben stets zwei kleine, kaum gefärbte, behöfte Micronucleolen, auf welche schon oben hingewiesen wurde. In äquatorialer Anordnung, in ihrer Lagerung den oben erwähnten Chromatininseln entsprechend, treten acht Doppelfäden auf. Die Achtzahl derselben konnte in übereinstimmender Weise bei einer großen Anzahl von Eizellen festgestellt werden.

Dieses Stadium fasse ich als Äquatorialplatte der ersten Richtungsspindel auf. Während bei der normalen Mitose aus dem feinfadigen Knäuel zunächst der dickfadige hervorgeht und dann erst die Segmentierung des Fadens in Längsabschnitte erfolgt,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

ist hier die Segmentierung gewissermaßen auf das feinfadige Stadium zurückverschoben worden. Bereits hier trat nämlich die Isolierung der einzelnen Chromatinnester auf — vielleicht im Zusammenhang mit der Anwesenheit des Macronucleolus — und aus ihnen giengen unter gleichzeitiger Längsspaltung die Schleifen hervor.

Stadium *B*. Die im Stadium *A* noch existierende Kernmembran hat sich aufgelöst, der Macronucleolus ist an Umfang bedeutend verringert, die Micronucleolen haben sich erhalten. Die Doppelfäden haben sich zu je vieren auf die Pole vertheilt. (Erste Richtungsspindel.)

Stadium *C*. In dem membranlosen Kern finden sich acht einfache stäbchenförmige Chromosomen, jedes einzelne an Größe einem Tochterelement der Doppelfäden entsprechend. In diesem und im folgenden Stadium läßt sich neben dem Kern und oft im Zusammenhang mit ihm eine kleinere Plasmainsel innerhalb der Dottermasse beobachten, die als erster Richtungskörper zu deuten ist. Das Stadium *C* selbst fasse ich als Äquatorialplatte der zweiten Richtungsspindel auf.

Stadium *D*. Deutliche Spindelfigur, auf zwei Praeparaten bei einer beträchtlichen Zahl von Eiern gleichzeitig constatiert. Vier der Chromosomen rücken nach einem, vier nach dem anderen Pole. (Zweite Richtungsspindel.)

Ehe ich zur weiteren Besprechung dieser bei *Cyclops strenuus* und *signatus* am genauesten untersuchten Vorgänge übergehe, bemerke ich noch, daß bei der Copulation, wie ich es wenigstens für *C. viridis* feststellte, in jedem der sich an einander lagernden Pronuclei[6] je vier Schleifen zu constatieren sind, ferner konnten ebenso viele noch während der ersten Furchungsstadien im zweiten Richtungskörper gezählt werden, und die gleiche Anzahl in den Spermakernen innerhalb des dem Mutterthiere angehefteten Spermatophors — hier bei der Kleinheit des Objects freilich nur schätzungsweise. In den Furchungszellen finden sich bei allen Arten acht Schleifen, beziehungsweise in den Äquatorialplatten, bei denen schon Längsspaltung stattgefunden hat, sechzehn.

Die Annahme, daß die Stadien *A*—*D* durch die Behandlungsmethoden hervorgerufene Abänderungen desselben Stadiums oder überhaupt Kunstproducte seien, schließt sich durch die Schärfe der Bilder und die Regelmäßigkeit, mit der diese Stadien bei verschiedener Behandlung und bei verschiedenen Arten auftreten, von selber

[6] Auch hier bereiten sich die Pronuclei selbständig zur Theilung vor, wie dies Boveri für eine Anzahl von Formen und im Besonderen Grobben für *Cetochilus* festgestellt hat.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

aus. Die Stadien *A*—*D* stellen also ganz bestimmte Stufen der Ovogenese dar, und zwar ist keine andere Reihenfolge denkbar als die angegebene, wie sich dies bei Berücksichtigung der Schicksale der Chromosomen, des Macronucleolus und der Kernmembran von selbst ergiebt.

Ich gehe über zur Deutung der Vorgänge. Dieselben sollen durch das beigegebene Schema I nochmals veranschaulicht werden, in welchem die Zahl der angezeichneten Elemente durch Multiplication mit einem gewissen Coefficienten zu vervielfachen ist, damit man die wirkliche Anzahl erhält.

		I. *Cyclops*. Coeff. = 4.	II. *Carinaria*. Coeff. = 16.
Keimmutterzellen		— —	— —
Keimbläschen		[— —]	—
Äquatorialplatte der 1. Richtungsspindel		= =	=
Stadium der 2. Richtungsspindel	*R K*₁	=	=
	*R K*₂	—	—
	♀	— ♂	— ♂
Erste Furchungszelle		— —	— —

In den jüngsten Keimzellen des Ovariums finden sich also acht Schleifen, und da dies auch für die Blastodermzellen des sich entwickelnden Eies zutrifft, so werden wir kaum fehlgehen, wenn wir dasselbe für die Keimmutterzellen annehmen, in welchen das Kerngerüst sich der Beobachtung entzieht. Diese Achtzahl erhält sich latent durch das Ruhestadium des Keimbläschens hindurch (die Latenz ist im Schema durch Einklammerung angedeutet), wie sich aus dem so zu sagen von gesonderten Bildungsherden aus erfolgenden Auftreten der acht selbständigen Doppelfäden ergiebt (Stadium *A*). Durch einen von dem gewöhnlichen Schema der Mitose abweichenden Theilungsvorgang gruppieren sich im Stadium *B* diese acht Doppelfäden zu je vieren um die beiden Pole des Kernes: dieser Vorgang entspricht der Ausstoßung des ersten Richtungskörpers. In den letzteren (*R K*₁) gehen also vier Doppelfäden ein; ihre Chromatinsubstanz geht jedoch sehr frühe Veränderungen ein, in Folge deren in den späteren Stadien der erste Richtungskörper nur noch als kleine Plasmainsel innerhalb der Dottermasse erkenntlich ist. Die vier übrigen Doppelfäden sind im weiblichen Kern geblieben und die acht Theilelemente derselben finden sich im Stadium *C*, der Äquatorialplatte der zweiten Richtungsspindel, wieder. In der zweiten Richtungsspindel (Stadium *D*) gehen vier Elemente in den zweiten Richtungskörper (*R K*₂), vier bleiben im weiblichen Vorkern (♀). Letztere vier vereinigen sich mit den vier im Spermakern enthaltenen und es wird also dadurch die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

ursprüngliche Achtzahl wiederhergestellt. Demnach ist die Reduction der Chromosomen nicht, wie Boveri es bei anderen Formen gefunden hat, schon im Keimbläschen, sondern erst während der Ausstoßung der Richtungskörper vor sich gegangen.

Ehe ich auf diese besondere Art der Reduction weiter eingehe, will ich einem Einwand, den mir Boveri machen dürfte, begegnen. Die Verhältnisse, wie sie dieser Forscher z. B. bei *Carinaria* gefunden hat, spielen sich nach dem Schema II ab. Im Keimbläschen findet in einer nicht beobachteten Weise die Reduction der 32 Chromosomen auf 16 statt. In der Äquatorialplatte der ersten Richtungsspindel tritt also bereits die reducierte Zahl von Elementen auf, welche letztere sodann durch zweifache Längsspaltung in je vier Fäden zerfallen. 16 Doppelfäden gehen in den ersten Richtungskörper ab, 16 bleiben im Ei. Diese letzteren Doppelfäden liefern die 16 einfachen Fäden des zweiten Richtungskörpers und die des weiblichen Pronucleus. In der Copulation findet Wiederherstellung der 32-Zahl statt. Boveri wird mir nun einwerfen, daß auch bei *Cyclops* offenbar dieselben Verhältnisse vorhanden sind: man brauche ja nur in meinem Falle anzunehmen, daß die acht Doppelfäden des Stadiums *A* vier viertheilige Chromosomen darstellen; in der That würde sich dann für *Cyclops* das Schema II (Coeff. = 4) ergeben, d. h. die Reduction müßte schon im Keimbläschen erfolgt sein. Ich kann nun aber dagegen feststellen, daß das Stadium *A* — trotz der großen Menge von untersuchten Schnittserien — niemals Anhaltspuncte für die Annahme giebt, daß die acht Doppelfäden ursprünglich vier vierfache Fäden darstellen. Vielmehr zeigen die acht Elemente gerade auch dann, wenn die Längsspaltung noch nicht vollkommen vollzogen ist und dem noch unfertigen Doppelfaden Reste des betreffenden feinfadigen Chromatinnestes angelagert sind, eine gleichmäßige Vertheilung ohne irgend welche paarweise Gruppierung, und ihre Lagerung läßt sich ohne Weiteres auf die Anordnung der rosettenförmigen Chromatinnester des vorhergehenden Stadiums zurückführen. Endlich spricht auch gegen die Annahme, daß die Tochterelemente der Doppelfäden durch Viertheilung einfacher Elemente entstanden seien, allein schon ihre bedeutende Dicke und Massigkeit.

Die Reduction findet also während der Ausstoßung der Richtungskörper statt und es fragt sich nunmehr, welches Stadium im Speciellen die Reduction darstellt.

Die nächstliegende Deutung der Verhältnisse wird wohl folgende sein: die Längsspaltung der Chromosomen im Stadium *A* ist gewissermaßen eine anachronistische, d. h. die normalerweise in der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

Äquatorialplatte der zweiten Richtungsspindel stattfindende Längsspaltung der Chromosomen, in gewöhnlichen Fällen also die secundäre, wurde in die Äquatorialplatte der ersten Spindel zurückverlegt, ein Vorgang, der nach Boveri's Befunden nichts Auffälliges bietet. Sieht man also ab von dieser (secundären) Längsspaltung, so übernimmt die erste Spindel aus dem Keimbläschen die ursprüngliche, nicht reducierte Achtzahl der Elemente, um von diesen durch einen besonderen Vertheilungsproceß vier in den ersten Richtungskörper, vier in den Eikern abzuscheiden, ohne daß die primäre Verdoppelung der Schleifenzahl, wie sie sonst der ersten Spindel zukommt, auftritt. Nach dieser Deutung fände also die Reduction bei der Ausstoßung des ersten Richtungskörpers statt.

Man kann aber den Thatsachen noch eine andere Deutung geben: die Spaltung der acht Chromosomen in Doppelfäden würde der primären Längsspaltung der Elemente entsprechen. Auch diese Deutung schließt einen abweichenden Theilungsvorgang schon in der ersten Spindel in sich: anstatt daß jeder Pol von jedem Doppelfaden je ein Tochterelement an sich zieht, findet nach jeder Seite die Abscheidung von vier Paaren von Tochterelementen statt. Die vier im Ei zurückgebliebenen Paare liefern dann die acht einfachen Elemente, welche in der zweiten Spindel zu je vieren nach den Polen derselben attrahiert werden. Diese Deutung würde die eigentliche Reduction also erst in die zweite Spindel verlegen.

2. Chemisch-analytische Untersuchungen an lebenden Raupen, Puppen und Schmetterlingen.

Von E. Verson, Padua.

eingeg. 2. August 1890.

Unter diesem Titel erschien im Zoologischen Anzeiger No. 335—338 eine Mittheilung von F. Urech, über welche mir folgende Bemerkungen gestattet sein mögen.

1) Es ist nicht richtig, daß in der Litteratur keine näheren Angaben über qualitative und quantitative Zusammensetzung der Respirationsproducte von Lepidopteren sich vorfinden. Abgesehen von älteren Schriften, hat R. Pott noch im Jahre 1875 verschiedene Respirationsversuche mit *Vanessa polychloros*, *Pieris brassicae*, *Sphinx ligustri*, *Cossus ligniperda* und *Euprepia caja* angestellt (Landwirthschaftl. Versuchsstationen, XVIII), habe ich selbst in Gemeinschaft mit Herrn Dr. Quajat über hundert ähnliche Bestimmungen an Eiern, Raupen, Puppen und Schmetterlingen des Seidenspinners ausgeführt, die unter die verschiedensten äußeren Einflüsse gebracht

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zoologischer Anzeiger

Jahr/Year: 1890

Band/Volume: 13

Autor(en)/Author(s): Haecker Valentin [Ferdinand Karl]

Artikel/Article: 1. Über die Reifungsvorgänge bei Cyclops 551-558