Die Wendung der Dyaden beim Reifen der Tiereier als Stütze für die Bivalenz der Chromosomen nach der numerischen Reduktion.

Von **J. P. Lotsy.**

Mit 19 Textfiguren.

Es hat kürzlich Hugo de Vries in einem höchst interessanten Vortrag [1]) auseinander gesetzt, dafs das geschlechtlich erzeugte Wesen ein Doppelwesen ist, dessen doppelte Natur sich auch histologisch nachweisen läfst. Seine Auseinandersetzungen stützen sich der Hauptsache nach auf van Beneden, Boveri, Häcker und zumal Sutton. Er zeigt, wie die Verschmelzung der beiden elterlichen Zeugungszellen eigentlich nie vollkommen ist. Bei einigen Tierformen ist diese sogar sehr auffallend unvollkommen, so bei Cyclops und Crepidula (einer Schnecke), wo die ganzen Kerne sogar während der gröfsten Zeit des vegetativen Lebens völlig getrennt liegen. Dies trifft nun in der grofsen Mehrzahl der Fälle, wie bekannt, nicht zu. In weitaus den meisten Fällen enthalten die somatischen Zellen, ja enthält sogar die Zygote schon, nicht zwei nahe zusammenliegende Kerne, sondern nur einen einzigen.

De Vries verteidigt aber die Meinung, dafs sogar bei völlig miteinander verschmolzenen Kernen ein unverschmolzener Rest bleibt; dieser Rest ist das Chromatin. Die Chromosomen in den Kernen der somatischen Zellen der geschlechtlich erzeugten Wesen sollen aus zwei unverschmolzenen, gleich zahlreichen Gruppen zusammengestellt sein, deren eine von der Mutter, deren andere vom Vater stammt. Erst bei oder kurz vor der Bildung der Fortpflanzungszellen sollen diese sich wieder trennen. Da de Vries seine Abhandlung ohne Figuren publiziert hat, ist es nicht ganz leicht, sich eine detaillierte Vorstellung über das Verhalten der Chromosen, so wie de Vries sich das denkt, zu machen. Ich wurde, wollte ich die wichtigen Auseinandersetzungen verstehen, dadurch genötigt, mir die verschiedenen Möglichkeiten im Verhalten der Chromosomen während den Reifungsteilungen zurecht zu legen. Am besten gelangte ich zum Ziel durch die Annahme eines hypothetischen geschlechtlichen Wesens, dessen Zeugungszellen je ein einziges, dessen somatische Zellen also zwei Chromosomen enthielten. Dadurch, dafs ich in meinen Figuren dem

1) H. de Vries, Befruchtung und Bastardierung. Leipzig, Veit & Co. 1903.

einen elterlichen Chromosom eine andere Farbe resp. Schattierung als dem anderen gab, konnte ich beider Schicksale leicht verfolgen. Es zeigte sich dann, ohne dafs ich dieses Resultat erwartete, dafs dieses Verhalten immer zum Vorkommen einer Reduktionsteilung im Sinne Weismanns führt, zwar nicht so, dafs ein univalentes Chromosom quer geteilt wird, sondern dafs dieses mit einem bivalenten geschieht, so dafs jedenfalls die Teilungsprodukte nicht gleich, sondern ungleich sind. Trotzdem zeigte sich Strasburgers Vorstellung der doppelten Spaltung der Chromosomen bei der Bildung von Mikro- und Makrosporen als durchaus nicht der gewonnenen Anschauung entgegenstehend. Die Erklärung fand sich darin, dafs von zwei senkrecht zu einander stehenden Längsteilungen eines seitlich bivalenten Chromosoms die eine eine Äquationsteilung, die andere aber eine Trennung zwischen väterlichen und mütterlichen Chromosomen ist, welche ich also nachher als Trennungsteilung bezeichnen werde.

Als ich mich nun dazu setzte, diese Resultate zusammenzuschreiben und dazu die Literatur durchging, bekam ich zuerst Farmer und Moores letzte Publikation[1]) zu Gesicht, welche den Beweis für die von mir theoretisch abgeleitete seitliche Bivalenz der Chromosomen während der Prophase der ersten Reifungsteilung brachte. Weiter zurückgehend sah ich dann, dafs meine Auffassung der Differenz zwischen den beiden Längsteilungen der Chromosomen keineswegs so neu war, wie ich meinte, vielmehr bereits 1900 von Correns[2]) darauf bei Bastarden hingewiesen war und als zygolytische und seirolytische unterschieden.

Erst im allerletzten Moment erhielt ich Suttons höchst wichtigen Artikel „on the Morphology of the Chromosome Group in Brachystola magna“, Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory Wood's Holl zu Gesicht — die Arbeit war mir zunächst unzugänglich —, welche mir erstens zeigte, dafs bereits 1901 Montgomery (Spermatogenesis of Peripatus etc. Zool. Jahrb. XV und A Study of the Chromosomes of the Germ Cells of the Metazoa Trans. Amer. Phil. Soc. Vol. XX) suggestierte, dafs die Kopulation von den väterlichen und den mütterlichen Chromosomen im Synapsisstadium stattfinde, zweitens überzeugend zeigte (Sutton pag. 33), dafs Sutton diese Kopulation nachgewiesen hatte.

---

1) New investigations in the Reduction Phenomena of Animals and Plants. Proc. of the Royal Society vol. 72 Nr. 478.

2) Bot. Zentralbl. 84 (1900) pag. 9 und Bot. Ztg. 1902 pag. 70.

So zeigte sich denn, dafs, was ich für eine neu gewonnene Anschauung hielt, nicht nur alt, sondern sogar schon praktisch nachgewiesen war. Wenn ich dennoch diese Zeilen publiziere, so geschieht dies, erstens weil ich glaube, dafs die Wendung des Dyadenstadiums dennoch eine Stütze für obenstehende Ansicht Montgomery-Suttons gibt, in Fällen, wo die väterlichen und mütterlichen Chromosomen nicht unterscheidbar sind; zweitens aber, weil es mir vorkommt, als dürften untenstehende Betrachtungen dennoch zu weiterer Diskussion resp. weiteren Untersuchungen Veranlassung geben.

Ich glaube hiermit genug gesagt zu haben, um zu zeigen, dafs ich bemüht war, jedem das ihm gebührende Verdienst zu geben. Sollten mir dennoch, ganz gegen meinen Willen, diesbezügliche Arbeiten entgangen sein, was bei der ungeheuer grofsen, sowohl botanischen als zoologischen Literatur [1]) ja ganz gut möglich ist, so bitte ich den Betreffenden im voraus um Verzeihung. Dem Vorwurf glaube ich mich jedenfalls nicht auszusetzen, dafs ich mir die ihm gebührende Ehre habe zueignen wollen, denn, wie gesagt, was ich für neu hielt, war lange vor mir verkündigt worden.

Es besteht die geschlechtliche Fortpflanzung aus der Vereinigung zweier Zellen. Dieser bei unizellulären, ja sogar bei homozellulären Organismen so einfache Satz wird bei den heterozellulären nur begreiflich, wenn angenommen wird, dafs die Unterschiede zwischen den verschiedenen Arten von Zellen bei heterozellulären Organismen nicht auf Abwesenheit gewisser Eigenschaften, sondern nur auf Latenz beruhen. Von diesen Fortpflanzungszellen stammt eine von der Mutter, eine vom Vater. Jede ist, wenigstens potentiell imstande, sich auch ohne Befruchtung weiter zu entwickeln (Parthenogenese der Eier, Boveris Seeigellarven ohne weibliche Merkmale).

Es mufs also jede dieser Zellen sämtliche Eigenschaften der Art enthalten. Viele Erfahrungen führen zum Schlusse, dafs man noch weiter gehen kann und sagen, der Kern, ja sogar das Chromatin der Kerne, ist der eigentliche Träger der erblichen Eigenschaften. Das Schicksal des Chromatins ist also von fundamenteller Bedeutung. Dieses Schicksal entfaltet sich vor unseren Augen während der Karyokinese; es ist also die Karyokinese als ein Studienobjekt von prinzipieller Wichtigkeit zu betrachten. Kein Wunder, dafs die besten

---

1) Meiner grofsen Verpflichtung E. B. Wilson gegenüber für seine meisterhafte Zusammenbringung der Hauptpunkte in seiner „Cell in development and inheritance“ möchte ich noch Ausdruck geben.

Untersucher, sowohl auf botanischer (mit Strasburger als Leiter), als auf zoologischer Seite (unter der Führung Flemmings), sich zu diesem Studium hingezogen fühlten. Da zeigte sich bald auf zoologischem und auf botanischem Gebiete grofse Übereinstimmung. Von beiden Seiten wurde nachgewiesen, dafs das Chromatin im Nucleus das eine Mal aus einem ununterbrochenen Faden, das andere Mal aus einer Anzahl Stücke bestand. Es zeigte sich, dafs es der Faden war, welcher in eine Anzahl Stücke zerfiel, dafs diese Stücke sich aber später wieder zu einem einheitlichen Faden vereinigen konnten. Der Fall läfst sich also in gewisser Hinsicht mit der Quecksilberkolumne eines Thermometers vergleichen, welche bei Abkühlung bisweilen in Stückchen zerbricht, später aber durch Erwärmung in manchen Fällen wieder zur einheitlichen Kolumne wird. Zwischen beiden Vorgängen liegt aber ein tiefgehender Unterschied. Sollte die Quecksilberkolumne durch spätere Abkühlung wieder zerbrechen, so wird die Zahl der Bruchstücke von der früheren Zahl abweichen. Beim Chromatin ist das ganz anders. Es findet dort in der Tat eine periodisch wiederkehrende Zerbrechung des Chromatinfadens statt, immer wieder durch eine Restitution gefolgt; es zeigt sich aber dabei, dafs die Zahl der Bruchstücke konstant ist. Diese Bruchstücke nennen wir Chromosomen. Es läfst sich demnach folgender wichtiger Satz aufstellen: Die Zahl der Chromosomen, welche zur Bildung eines Chromatinfadens zusammentreten, ist ebenso grofs, als die Zahl der Chromosomen, in welcher dieser Faden später auseinander fallen wird. Demnach sind die Chromosomen keine einfachen Bruchstücke des Fadens, sondern Individuen, welche sich der Länge nach aneinander legen und so den Faden bilden. Es ist nun bekannt, dafs weder Nucleus noch Chromatin je „de novo“ gebildet werden, sondern der jüngere Nucleus, das jüngere Chromatin stets durch Teilung aus dem nächst älteren hervorgegangen ist. Da das Chromatin mit hoher Wahrscheinlichkeit als der Träger der erblichen Eigenschaften anzusehen ist, darf es uns nicht wundern, dafs auf eine gleichmäfsige Verteilung dieses Chromatins über die beiden Tochternuclei bei der Karyokinese ganz genau geachtet wird. Eine solche gleichmäfsige Teilung kann nun anscheinend nur durch longitudinale Spaltung der Chromosomen resp. des Chromatinfadens — was ja schliefslich dasselbe ist — stattfinden.

Bei der Karyokinese treffen wir denn auch immer diese Längsspaltung an; es leuchtet sofort ein, dafs bei diesem Prozefs die Zahl der Chromosomen in den Tochterkernen dieselbe wie diejenige im

Mutterkern ist. Da nun der Körper des Organismus durch wiederholte Zweiteilung des ursprünglichen Kopulationsprodukts beider Zeugungszellen entstanden ist, mufs, falls alles dies richtig, jede Körperzelle eo ipso ebensoviel Chromosomen als die Zygote aufweisen. Untersucht man nun z. B. die Leukozyten eines höheren Tieres, die Vegetationspunkte einer Phanerogame, so zeigt sich in der Tat, dafs die Zahl der Chromosomen dieser Zellen dieselbe ist, wie die der Zygote, woraus sie entstanden.

Der einzige schwierige Punkt bei dieser Geschichte lag in den Fortpflanzungszellen selber, denn wenn diese die gleiche Zahl von Chromosomen wie die anderen Zellen des Organismus enthielten, so würde sich der sonderbare Fall dartun, das $x + x$ nicht $2x$, sondern x macht. Es zeigte sich dann auch bei der Untersuchung, dafs dies nicht der Fall, dafs im Gegenteil die Zahl der Chromosomen der Fortpflanzungszellen nur die Hälfte von jener der Zygote ist. Oder mit anderen Worten, die Chromosomenzahl derjenigen Zellen, welche wir künftighin somatische Zellen nennen werden, ist doppelt so grofs wie die Chromosomenzahl der Fortpflanzungszellen. Es ergibt sich also:

Die Chromosomenzahl der Sexualzelle ist die Hälfte von jener der somatischen Zellen. Die Chromosomenzahl der somatischen Kerne ist also aus der Addierung der Chromosomen zweier Sexualkerne entstanden und zwar stammt die Hälfte von der Mutter, die Hälfte vom Vater, kann also die eine Hälfte mütterliche, die andere väterliche Eigenschaften auf das Kind übertragen.

Es ist also erklärt, wie es kommt, dafs die somatische Nuclei zweimal so viel Chromosomen wie die Nuclei der Fortpflanzungszellen haben, nicht aber weshalb die Fortpflanzungsnuclei die halbe Chromosomenzahl der somatischen Nuclei besitzen. Und doch mufste auch dieser Punkt aufgeklärt werden, denn es gehen die Fortpflanzungszellen am Ende doch aus somatischen Zellen hervor. Während der Teilungen der somatischen Zellen wufste man schon lange, dafs die Zahl der Chromosomen in den aufeinanderfolgenden Zellengenerationen gleich blieb; die Reduktion mufste also wohl kurz vor der Bildung der Fortpflanzungszellen stattfinden. Nun werden sowohl bei Tieren wie bei Pflanzen die Fortpflanzungszellen sozusagen in Paketen von vier abgeliefert, d. h. es entstehen immer aus einer bestimmten Art Zellen, vier Sexualzellen oder vier Makro- resp. Mikrosporen.[1]) Diese

1) Ich werde künftighin auch für die Sexualzellen und für Makro- und Mikrosporen einen Kollektivbegriff verwenden und beide als Gonen, von γονος, der Nachkomme, bezeichnen.

bestimmte Zellenart möchte ich mit einem Namen, welcher sowohl für primäre oocyte, primäre spermatocyte als für Makrosporenmutter-(richtiger -grofsmutter)zelle verwendet werden kann, belegen; ich wähle dafür den Namen Gonotokonten, von γονότοκος, der Nachkommenbildner. Dieser Gonotokont war dadurch bereits auffallend, dafs er eine längere Ruheperiode durchmachen kann; in unserem nördlichen Klima kann diese Ruheperiode sogar viele Monate anhalten, indem der Gonotokont [als Sporenmutterzelle[1]) z. B. bei den Farnen] überwintert. Der Chromatinfaden des Gonotokonten hat sich aus 2x Chromosomen gebildet. Es zeigt sich aber, dafs während der Ruheperiode sehr bedeutende Änderungen stattgefunden haben, denn am Ende der Ruheperiode bricht der Faden nicht in 2x, sondern nur in x-Chromosomen auseinander. Die numerische Reduktion der Chromosomen findet also ohne jede Vermittlung während der Ruheperiode des Gonotokonten statt.

Es zeigt sich dann, dafs die aus dem Chromatinfaden hervorgehenden Chromosomen öfters bedeutend dicker sind als diejenigen, aus welchen sich der Faden gebildet hatte. Da die Zahl der Chromosomen auf die Hälfte reduziert, die Dicke bis auf das Doppelte gewachsen ist, liegt es auf der Hand, die dicken Chromosomen dadurch entstanden zu denken, dafs zwei Chromosomen sich seitlich (mit den langen Seiten) aneinander geschmiegt haben.[2]) Die Reduktion der Chromosomen ist also nur eine scheinbare, denn de facto bestehen diese dicken Chromosomen aus zwei aneinander geschmiegten, sind also bivalent. Auch scheint es vorzukommen, dafs die Bivalenz nicht durch seitliche Aneinanderschmiegung, sondern durch Hintereinanderliegen zustande kommt (Bivalenz von Häcker).

Ich werde also das erste Stadium des Gonotokonten als das univalente, das zweite als das bivalente bezeichnen. Im letzten Stadium, kurz bevor der Gonotokont zur Bildung der Gonen schreitet, finden wir öfters das bivalente Chromosom übers Kreuz gespalten, so dafs eine Scheitelansicht uns eine Tetrade zu Gesicht führt. Ich möchte dies das Tetradenstadium des Gonotokonten nennen. Die Zahl der Tetraden ist also die Hälfte der Anzahl univalenter Chromosomen, welche zusammen den Chromatinfaden des Gonotokonten bildeten. Bei der jetzt stattfindenden Teilung, wodurch sich die Mutterzellen der eigentlichen Gonen bilden, kommt eine dieser Spaltungen zur Perfektion

1) Dieser Ausdruck ist eigentlich grundfalsch, es ist die Sporengrofsmutterzelle.

2) Dies ist aber keineswegs zwingend, denn es konnte die gröfsere Dicke auch durch Kontraktion entstanden sein.

und erhalten die beiden Gonenmutterzellen je eine Dyade. Fassen wir jetzt einen bestimmten Fall ins Auge und beschäftigen wir uns mit dem Ursprung der Eizellen eines weiblichen Tieres (Fig. 1), dann zeigt sich jetzt in dieser Eimutterzelle ein ganz eigentümliches und, wie ich meine, höchst wichtiges Verhalten. Die Dyade fängt an, eine Wendung um 90° auszuführen, Grund, weshalb ich dieses Stadium das Wendungsstadium nenne. Bei der jetzt stattfindenden Bildung der reifen Eier tritt die zweite Spaltung des bivalenten Chromosomes ein und erhält jedes Ei resp. Polkörperchen sein univalentes Chromosom.

Bildung der weiblichen Fortpflanzungszellen höherer Tiere.

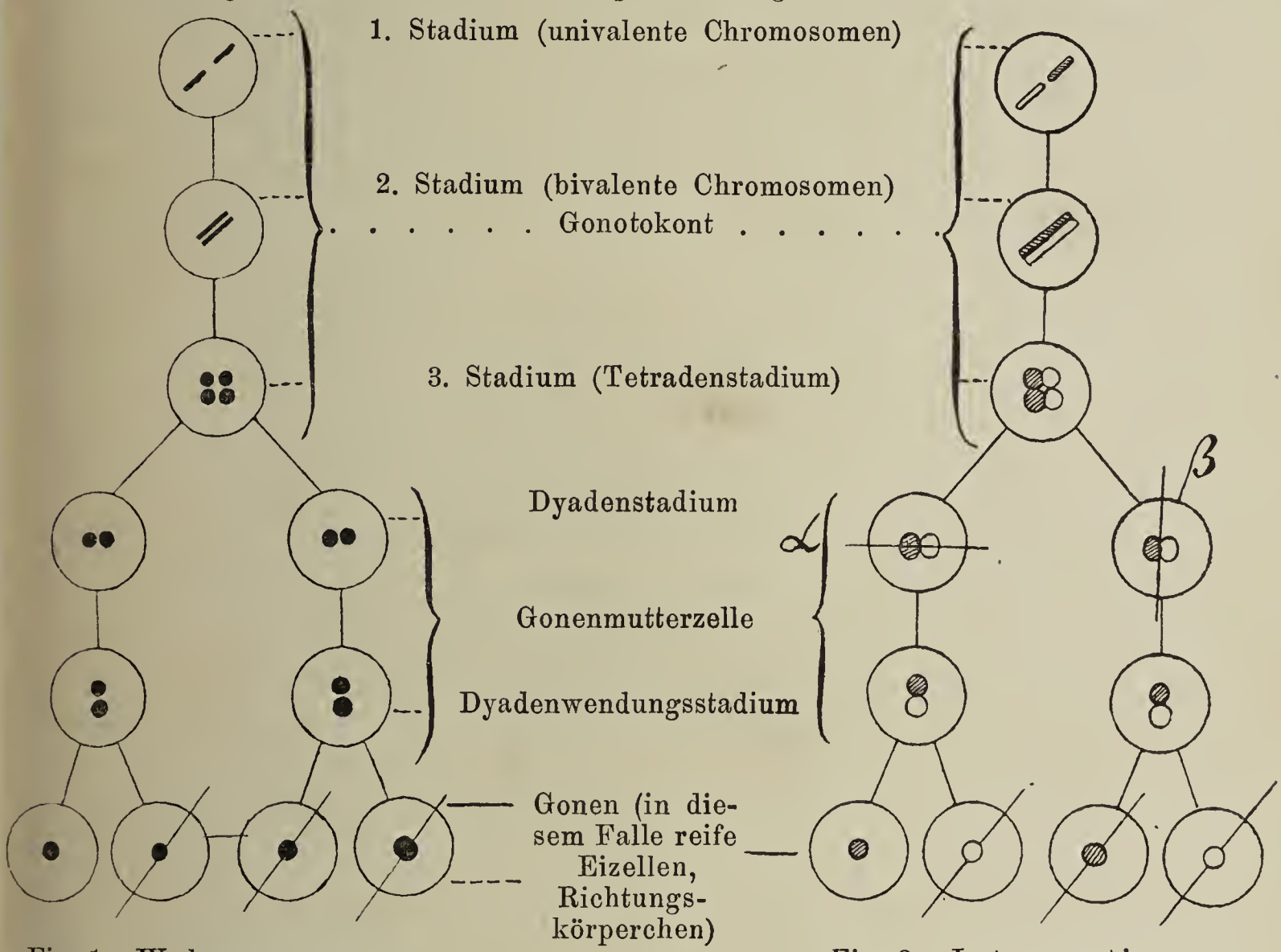


Fig. 1. Wahrgenommenes. Fig. 2. Interpretierung.

Soweit die wahrgenommenen Facta; jetzt deren Interpretierung (Fig. 2). Die Hälfte der Chromosomen der Zellen des Kindes stammt vom Vater, die Hälfte von der Mutter. Diese bilden dadurch, dafs sie sich der Länge nach aneinander legen, den Kernfaden. Da dieser durch Spaltung (Äquationsteilung) jedesmal auf die Tochterzellen übergeht, befinden sich in den Nucleis des Kindes während des ganzen somatischen Lebens sowohl väterliche wie mütterliche Chromosomen. Da die absolute Zahl für unsere Zwecke ganz nebensächlich ist, wieder-

hole ich, dafs wir einen ganz hypothetischen Fall annehmen, wobei die Fortpflanzungszellen je ein einziges Chromosom enthalten. Stellen wir die väterlichen Chromosomen durch einen lichten, die mütterlichen durch einen schraffierten Raum dar, dann wird der Chromatinfaden der somatischen Kerne so:  dargestellt. Der Gonotokont erhält also auch einen solchen aus zwei univalenten Chromosomen zusammengesetzten Chromatinfaden. Bei der sogenannten numerischen Reduktion legen diese Chromosomen sich z. B. der Länge nach aneinander (Stadium der bivalenten Chromosomen). Jetzt spalten sich beide Chromosomen, welche zusammen das bivalente Chromosom bilden, der Länge nach, und so entsteht das Dyadenstadium der Eimutterzelle. In der Eimutterzelle befinden sich also de facto noch zwei Chromosomen, ein väterliches und ein mütterliches, gerade wie in den somatischen Zellen, nur mit dem Unterschiede, dafs bei den somatischen Zellen diese Chromosomen hintereinander, hier nebeneinander



Fig. 2a. Ausstofsung der Polkörperchen bei Asterias.

liegen. Es ist nun klar, dafs die folgende Teilung (Fig. 2) sehr verschieden sein wird, je nachdem diese in die Ebene α oder in die Ebene β stattfindet. Eine Teilung in der Ebene α würde nichts Neues bringen, die Deszendenten würden wieder zwei Chromosomen, ein väterliches und ein mütterliches, erhalten; dagegen würde eine Teilung in der Ebene β eine Trennung zwischen väterlichen und mütterlichen Chromosomen bedeuten und die Teilungsprodukte würden je nur ein univalentes Chromosom enthalten. In welcher Ebene findet nun die folgende Theilung statt? Vorläufig tritt sie gar nicht ein. Es vollzieht sich zunächst eine Wendung, die deswegen von so hoher Bedeutung ist, weil sie die Richtung andeutet, in welcher das zweite Polkörperchen ausgestofsen wird, und weil diese Richtung dieselbe ist, in welche das erste Polkörperchen ausgestofsen wurde. Dafs beide Polkörperchen nach derselben Seite ausgestofsen werden, geht aus obenstehender Figur von Hertwig bei Asterias zur Genüge hervor. Die Teilung findet also im zweiten Falle in eine Ebene parallel zu α (Fig. 2) statt. Ohne Wendung[1]) würden also

1) Bei oben angenommener Lage der Chromosomen in der Tetrade kommen wir noch darauf zurück.

beide Teilungen gleich sein; die Wendung bringt den fundamentellen Unterschied zwischen der ersten und zweiten Teilung hervor.

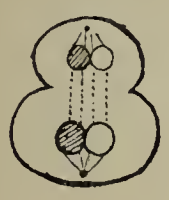
Dafs diese Wendung keine zwingende Begleiterscheinung karyokinetischer Prozesse bei der Gonenbildung ist, geht aus dem Verhalten bei der Bildung der Spermatozoiden hervor. Auch dort enthält der Gonotokont am Schlufs seiner Ruhezeit eine Tetrade, welche wir uns in ähnlicher Weise entstanden denken.

Es geht aus nebenstehenden Figuren hervor, dafs das Dyadenstadium sich in ganz ähnlicher Weise wie bei der Bildung der Fortpflanzungszellen bildet. Aber — und dies scheint mir wichtig — ein

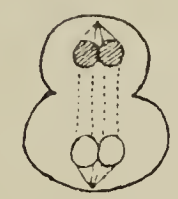


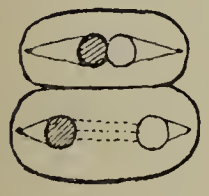
Tetradenstadium



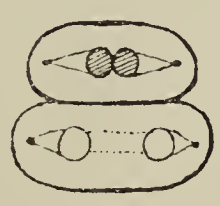


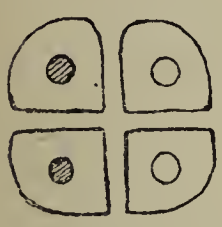
Dyadenstadium





Einleitung des Monadenstadiums





Spermatiden, welche sich ohne weitere Teilung zu Spermatozoën heranbilden

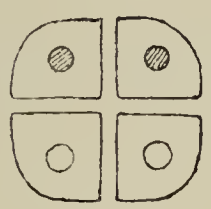


Fig. 3.

Fig. 4.

Wendungsstadium tritt jetzt nicht ein. Es braucht dieses auch nicht der Fall zu sein, denn die zweite Reifungsteilung findet in einer Richtung senkrecht zur ersten Reifungsteilung statt, wodurch gerade weil keine Wendung stattgefunden hat, der fundamentelle Unterschied zwischen der ersten und der zweiten Teilung zustande kommt. Die eine ist auch hier eine Äquationsteilung, die andere aber eine Trennungsteilung, wodurch die vom Vater und von der Mutter beigetragenen Chromosomen sich wieder trennen. Es mag hier zugleich darauf aufmerksam gemacht werden, wie ein grofser Unterschied dadurch entsteht, ob die Ebene, in welcher das mütterliche Chromosom liegt, zur ersten Teilungsebene parallel oder senkrecht verläuft. Die

Fälle werden in Figg. 3 und 4 diagrammatisch angegeben. Es zeigt sich, dafs in Fig. 3 die erste Teilung eine Äquationsteilung, die zweite eine Trennungsteilung ist, in Fig. 4 dagegen die erste eine Trennungsteilung, die zweite eine Äquationsteilung ist. Wir kommen auf diesen Punkt noch näher zurück. — Es kommt mir vor, dafs sich manche beschriebene Reifungsteilung in dieser Weise erklären läfst. In einem für Botaniker geschriebenen Artikel brauche ich wohl nicht die zumal von Strasburger ausgearbeitete Ansicht näher zu begründen, dafs der Gonotokont bei Pflanzen mit dem Namen Makrospore resp. Mikrospore angedeutet wird, denn man stimmt jetzt wohl allgemein Strasburgers Ansicht bei, dafs der Gonotokont die Stammzelle des Gametobionten (bei Pflanzen Gametophyten) ist. Dafs dieser Gametobiont bei den Tieren sehr reduziert ist, ja de facto sich auf die Bildung von Sexualzellen beschränkt und ganz im Körper des Sporobionten eingezogen ist, während er bei den Farnen als Prothallium ein freies Leben führt, hat für Botaniker nach Hofmeisters klassischem Nachweis des Verbandes zwischen dem damals sogenannten Endosperm der Coniferen und dem Prothallium der Farne keine Schwierigkeit.

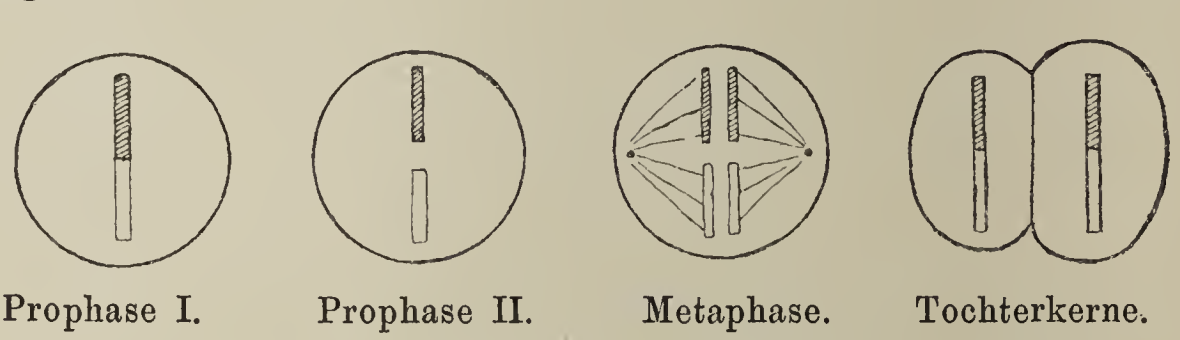
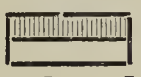


Fig. 5.

Lafst uns jetzt einmal die Hauptzüge der Reifungsteilungen verfolgen. Was die Tetradenbildung betrifft, so sagt Wilson, l. c. pag. 246: „With a few apparent exceptions, described hereafter, the tetrads or their equivalents (rings, crosses, and the like) always arise by a double division of a single primary rod or mass.“ Diese Teilung konnte auf zwei verschiedene Weisen zustande kommen. Versuchen wir eine weitere Analyse. Gehen wir wieder von unserem hypothetischen Wesen mit seinen monochromosomen Zeugungskernen aus. Bei normaler Karyokinese erhalten wir dann das in Fig. 5 gezeichnete Schema. Am Anfang der Prophase finden wir zwei hintereinander liegende Chromosomen, welche sich am Ende der Prophase getrennt haben und erst jetzt als Chromosome unterscheidbar sind. Während der Metaphase spalten diese Chromosome sich der Länge nach, werden

während der Ana- oder Telephase (in Fig. 5 nicht gezeichnet) nach den Polen der achromatischen Figur hingezogen und legen sich später in den Tochterkernen wieder hintereinander, gerade wie sie im Mutterkern lagen. Die Teilung ist eine reine Äquationsteilung. — Wir wissen, dafs während der Ruheperiode des Gonotokonten die Zahl der Chromosomen um die Hälfte abnimmt. Da kein Chromatin ausgestofsen wird, müssen wir wohl annehmen, dafs diese letzteren der Zahl nach reduzierten Chromosomen in Wirklichkeit aus zwei Chromosomen bestehen, bivalent sind. Diese Bivalenz kann nur auf zwei Weisen zustande kommen; entweder sind die Chromosomen in der Länge  oder in der Breite  bivalent. Für letzteres spricht in manchen Fällen der Umstand, dafs diese Chromosomen bedeutend dicker sind als die univalenten; dazu scheint die letzte Mitteilung Farmers diesen Punkt für einige Fälle ziemlich sicher zu stellen, während die ebenfalls recenten Untersuchungen Suttons hingegen den ersten Fall nachzuweisen scheinen. Lassen wir den Punkt vorläufig beiseite. Der zweite Pnnkt ist, dafs die auftretende Tetradenzahl bei den höheren Tieren immer halb so grofs ist als die Zahl der univalenten Chromosomen. Dafs also je eine Tetrade aus je einem bivalenten Chromosom entsteht, ist wohl kaum zu bezweifeln. Da fragt sich, welche Möglichkeiten gibt es, um aus einem solchen bivalenten Chromosom eine Tetrade zu bilden.

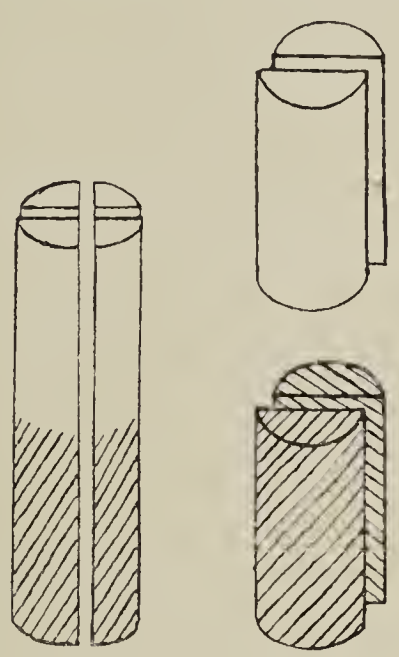


Fig. 6. Fig. 7.

Nimmt man an, dafs die Bivalenz der Länge nach gebildet wird, wie Häcker will, dann gibt es zwei Weisen, welche sich abspielen können. Zunächst durch zwei senkrecht zueinander stehende Längsspaltungen (Fig. 6). Die Teilungsprodukte blieben dann bivalent, die Tetrade wäre mit acht univalenten Chromosomen homolog.

Die zweite Weise würde durch eine Längs- und eine Querspaltung eine Tetrade liefern (Fig. 7). Diese Tetrade wäre dann vier univalenten Chromosomen homolog. Sie vermöchte aber, von den Polen gesehen, nicht den Eindruck einer Tetrade zu erwecken.

Ich glaube von den beiden möglichen Weisen die erste für unrealisierbar halten zu dürfen und zwar eines gültigen Grundes wegen. Da aus dem Gonotokonten vier Gonen entstehen, von welchen jede ein einziges univalentes Chromosom enthalten wird, ist diese Weise

ausgeschlossen, denn aus ihr würden vier Zellen entstehen, welche je ein bivalentes Chromosom enthielten. Die zweite wäre aber realisierbar, wenn die bivalenten Chromosomen nicht bedeutend dicker wären als die univalenten und wenn sie von der Polansicht betrachtet nicht

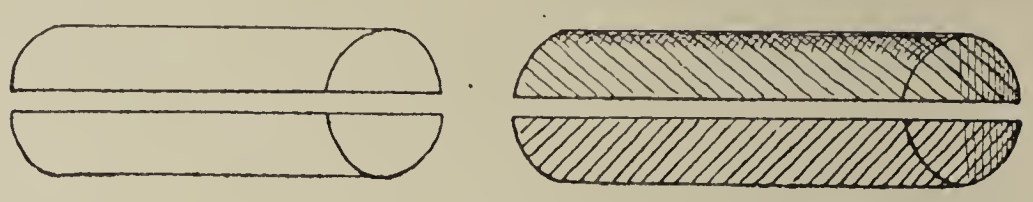


Fig. 8.

den Eindruck einer Tetrade erweckten; von der Seite gesehen, würden sie doch einen Tetradeneindruck machen (Fig. 8).

Es würde das der Fall sein, welcher bei Cyclops in der Metaphase realisiert zu werden scheint. Wir kommen darauf näher zurück.

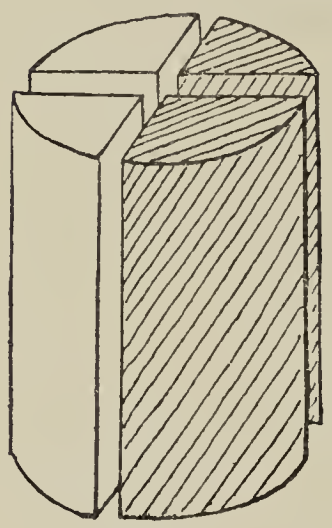


Fig. 9.

Da der erste Fall also ausgeschlossen, der zweite nur für jene Fälle giltig sein kann, wo die entstehenden Chromosomen in der Scheitelansicht nicht den Eindruck einer Tetrade erwecken, bleibt der Fall zu erklären, wie dicke Chromosomen mit Tetradenscheitelansicht entstehen können. Dies scheint mir am einfachsten durch seitliche Bivalenz mit einer Kreuzteilung zu realisieren; trotzdem beide Längsteilungen sind, ist die eine eine Äquationsteilung, die andere eine Trennungsteilung (Fig. 9).

Es fragt sich jetzt, wie würden diese beiden möglichen Teilungen sich bei der Eireifung verhalten, und ist vielleicht noch etwas Näheres

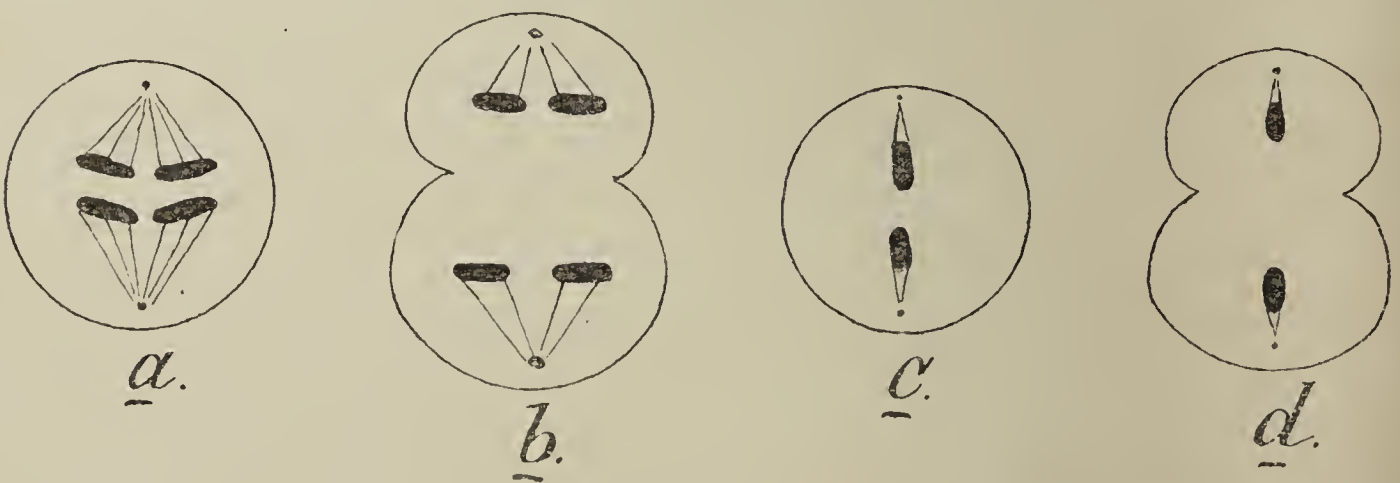


Fig. 10.

über die Lage der Chromosomen im Ei zu eruieren? Nehmen wir zunächst die beiden Reifungsteilungen bei einem hypothetischen Cyclops mit Monochromosomen-Fortpflanzungszellen (Fig. 10 *a, b, c, d*). *a* stellt

dann die Metaphase am Anfang der ersten Reifungsteilung vor, *b* die Anaphase beim Ausstofsen des ersten Polkörperchens, *c* die Metaphase beim Anfang der zweiten Reifungsteilung (nach inzwischen stattgefundener Wendung), *d* die Anaphase beim Ausstofsen des zweiten Polkörperchens. Beide Polkörperchen werden, wie gesagt,

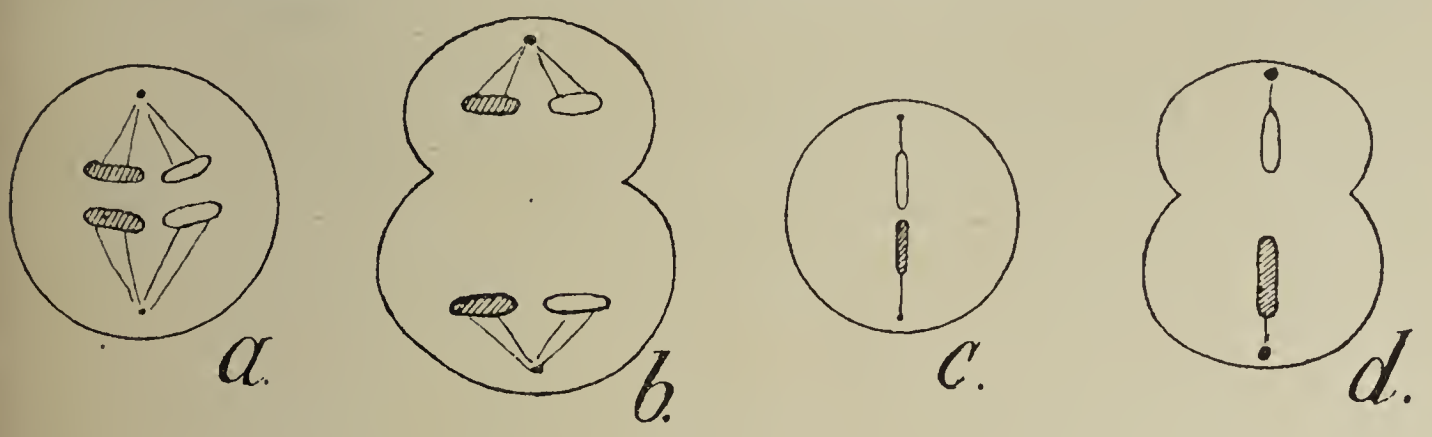


Fig. 11.

in derselben Richtung, hier nach oben, ausgestofsen. Auf diesen Fall pafst die oben angegebene Figur der Cyclopstetrade vollständig, d. h. es pafst der Fall, wobei die longitudinale Spaltung parallel dem Äuquator des Eies verläuft. Die Figuren *a*—*d* (Fig. 11) zeigen das zur Genüge. Es ist demnach die erste Teilung eine Äquationsteilung, die zweite eine Trennungsteilung.

Es liefse sich nun noch der Fall denken, dafs die Ebene, in welcher die Longitudinalspalte liegt, nicht parallel zur Äquatorebene

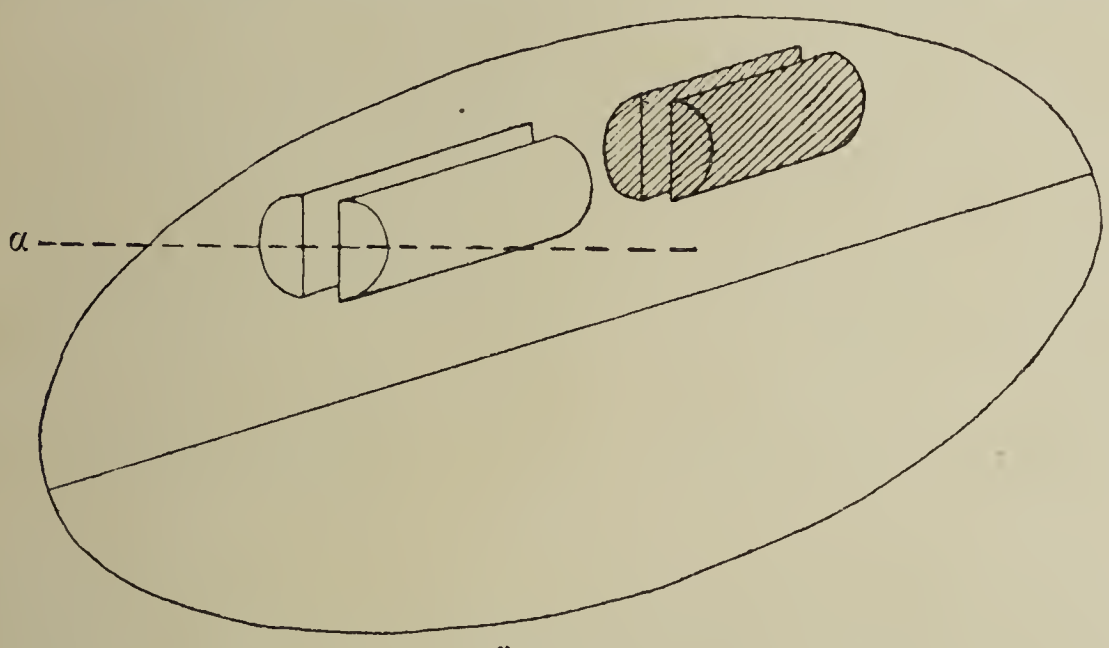


Fig. 12. Äquatorebene.

verläuft. Zwei Fälle wären da möglich; in beiden würde die Ebene senkrecht zur Äquatorebene stehen, im ersten horizontal und senkrecht, im zweiten vertikal und senkrecht, wenn ich es so ausdrücken darf. Nehmen wir den Fall, die Tetrade stände horizontal, aber der longitudinale Spalt senkrecht zur Äquatorebene. Da das erste Pol-

körperchen nach oben ausgestofsen wird, würde die erste Reifungsteilung in einer Ebene, welche von α in Fig. 12 (parallel der Äquatorebene) angegeben wird, stattfinden. Das Resultat würde eine einfache Äquationsteilung sein, wie sie bei normaler Karyokinese stattfindet. Durch die darauf stattfindende Drehung würde die zweite Reifungsteilung eine Art Trennungsteilung sein, aber als notwendiges Postulat die Anwesenheit von zwei väterlichen oder zwei mütterlichen Chromosomen in den Fortpflanzungszellen mit sich bringen, was unserem hypothetischen Falle nicht entspricht. Dieser Fall is also undenkbar.

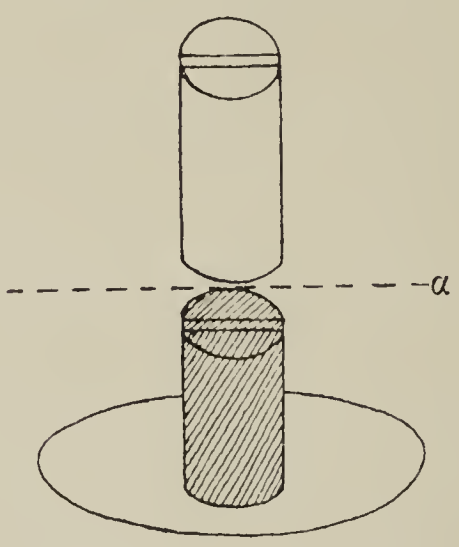


Fig. 13. Äquatorebene.

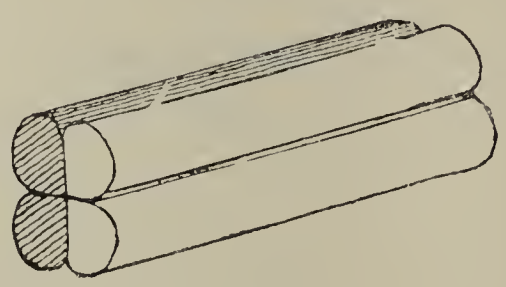


Fig. 14.

Der zweite Fall würde körperlich wie Fig. 13 vorzustellen sein. Bei der ersten Teilung (α) würden dann die väterlichen und mütterlichen Chromosomen voneinander getrennt werden; durch die danach stattfindende Drehung würde dann bei der zweiten Reifungsteilung die Äquationsteilung stattfinden. Sie würde zum Zweck führen: Die Anwesenheit eines einzigen univalenten Chromosoms in den Fortpflanzungszellen. Sie entspricht aber nicht dem Bild der Metaphase der ersten Reifungsteilung bei Cyclops, realisiert sich also dort wenigstens wohl nicht. Der Unterschied zwischen beiden wäre weiter, dafs bei ersterer die erste Reifungsteilung eine Äquationsteilung, die zweite eine Trennung ist, während hier der umgekehrte Fall sich ergeben würde.

Läfst sich nun noch etwas von der Lage der Tetrade eruieren bei solchen Fällen, wo die Scheitelansicht eine Tetrade ist, und wo also das seitlich bivalente Chromosom nach meinen Anschauungen auftritt.

Es können auch hier wieder zwei Fälle auftreten. Entweder kann das mütterliche (schraffiert angegebene) gespaltene Chromosom in einer Ebene senkrecht zur Äquatorebene liegen oder es kann in einer Ebene liegen, welche der Äquatorebene parallel verläuft. Der

erste Fall wird von Fig. 14 dargestellt. Dieser Fall ist, wenn wir nur die Scheitelansicht berücksichtigen, einfacher in dieser Weise darzustellen:



Die Teilung würde dann nach Fig. 15 verlaufen. Die erste Teilung würde eine Äquationsteilung, die zweite eine Trennungsteilung sein. Sie entspricht allen Anforderungen und ist möglicherweise bei Ascaris realisiert. Die andere Möglichkeit wird von dem in Fig. 16 dargestellten Schema verdeutlicht. Auch sie ist möglich, denn auch sie führt zum Zweck und auch bei ihr würde die Wendung der Chromo-

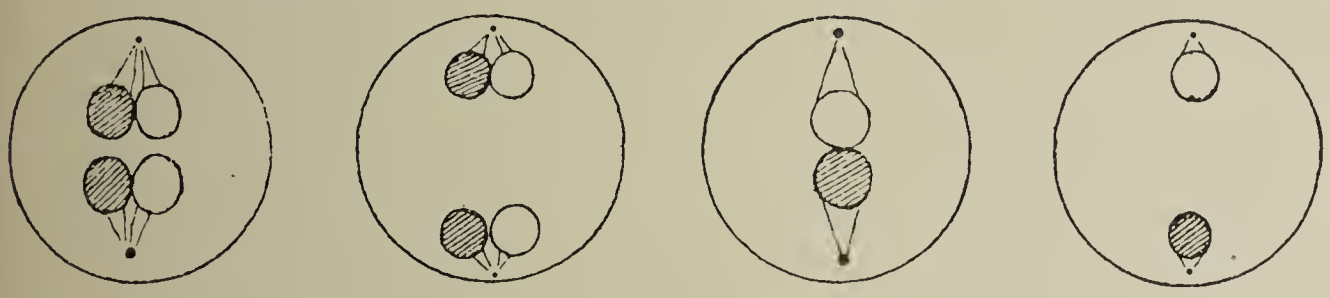


Fig. 15.

somen notwendig sein, um die Trennung jetzt zwischen zwei väterlichen und zwei mütterlichen Chromosomen zustande zu bringen. Der einzige Unterschied zwischen beiden wäre, dafs im letzteren Falle die erste Teilung eine Trennungsteilung wäre, die zweite eine Spaltung. Möglicherweise ist auch sie bei Ascaris realisiert, denn theoretisch besteht zwischen beiden modi procedendi kein Unterschied, beide führen zum Zweck. Diese beiden morphologisch ununterscheidbaren Möglichkeiten legen die Frage nahe, ob es sogar nicht möglich wäre,

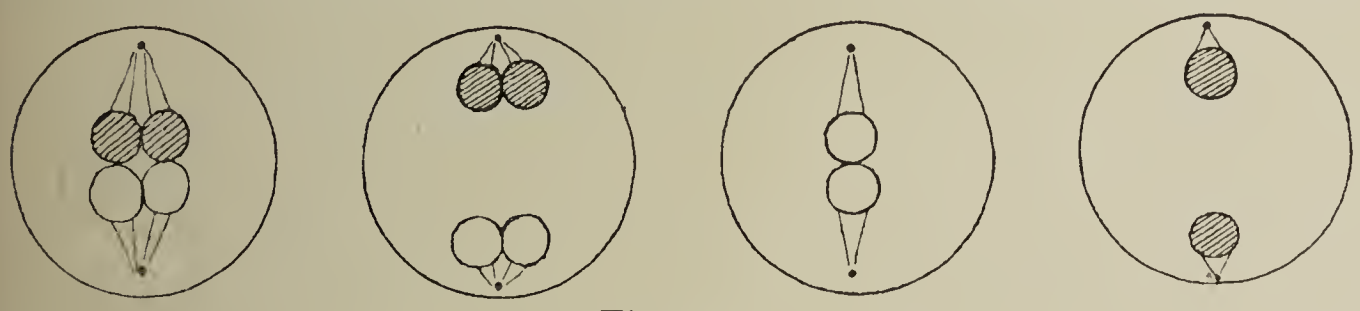


Fig. 16.

dafs bei ein und demselben Individuum das eine Mal der eine, das andere Mal der andere Weg eingeschlagen wird. Falls es sich herausstellen sollte, dafs die Trennungsteilung identisch der heterotypischen Teilung von Flemming ist, die Äquationsteilung der homöotypischen, gibt es für eine derartige Anschauung sogar gewisse Anknüpfungspunkte. Flemming gibt nämlich im Arch. f. mikrosk. Anatomie 1887 pag. 401 an, dafs die heterotypische Teilung sowohl bei der ersten als bei der zweiten Reifungsteilung vorkommen kann.

Cyclops ergab uns also als wahrscheinliches Resultat, dafs die erste Reifungsteilung eine Äquationsteilung ist. Sind nun auch Fälle bekannt, wo die erste wahrscheinlich eine Trennung ist? Wir sahen ja, dafs sich dies bei Fällen doppelter Längsspaltung nicht entscheiden läfst.

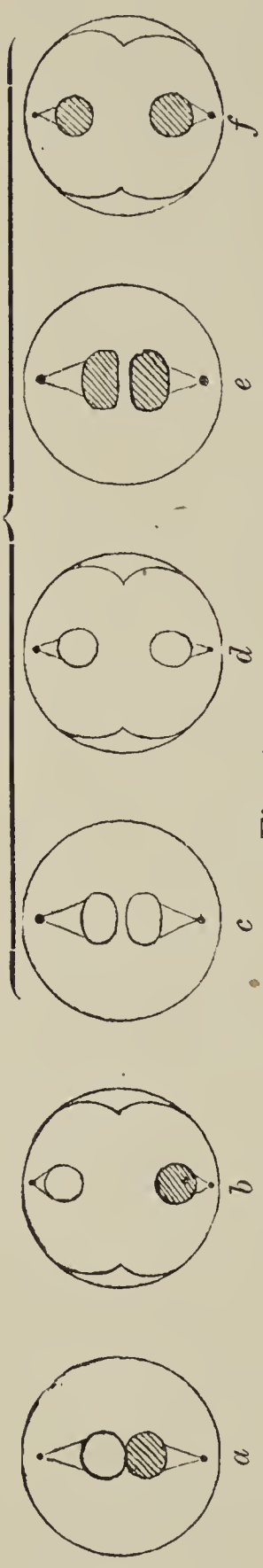


Fig. 17.

Für das Vorkommen solcher Teilungen sprechen aber die letzten Mitteilungen Farmers. Nach Farmers Anschauungen[1]) findet zunächst gar keine (oder lieber gesagt eine ganz ephemere, wieder spurlos vorübergehende) Längsteilung der seitlich bivalenten Chromosomen statt. Sein Fall kann also nie jene Fälle illustrieren, wo die Scheitelansicht permanent eine Tetrade ist. Fig. 17 illustriert seine Ansicht.[2]) Die erste Teilung ist also eine reine Trennung, die zweite eine Äquationsteilung. Bei seinen Anschauungen würde eine Drehung oder Wendung vor der zweiten Reifungsteilung nur dann Zweck haben, wenn die Richtung der Äquationsspalte prädestiniert wäre. Da er aber seine vorläufige Mitteilung mit keinen von tierischen Eiern entnommenen Figuren illustriert, mag dieser Punkt vorläufig beiseite gelassen werden. Seine in Aussicht gestellte definitive Arbeit mag diesen Punkt zu berücksichtigen haben. Es scheint aber bei Pflanzen auch wohl sicherlich der Fall vorzukommen, dafs die erste Teilung nach der numerischen Reduktion eine Äquationsteilung, die zweite eine Trennungsteilung ist. Dafür sprechen namentlich Belajefs Figuren von Iris.

Resümierend haben wir also bei Cyclops erst eine Äquations-, dann eine Trennungsteilung; bei Ascaris ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dafs die erste Teilung je nach Umständen eine Äquations- oder eine Trennungsteilung ist und die zweite Teilung dann die entsprechend entgegengesetzte ist, während bei Pflanzen anscheinend zwei Kategorien von Fällen vorkommen. Bei der ersten Kategorie ist die erste Teilung konstant eine Trennung (Farmer), bei der anderen konstant eine Äquationsteilung (Belajefs Iris).

---

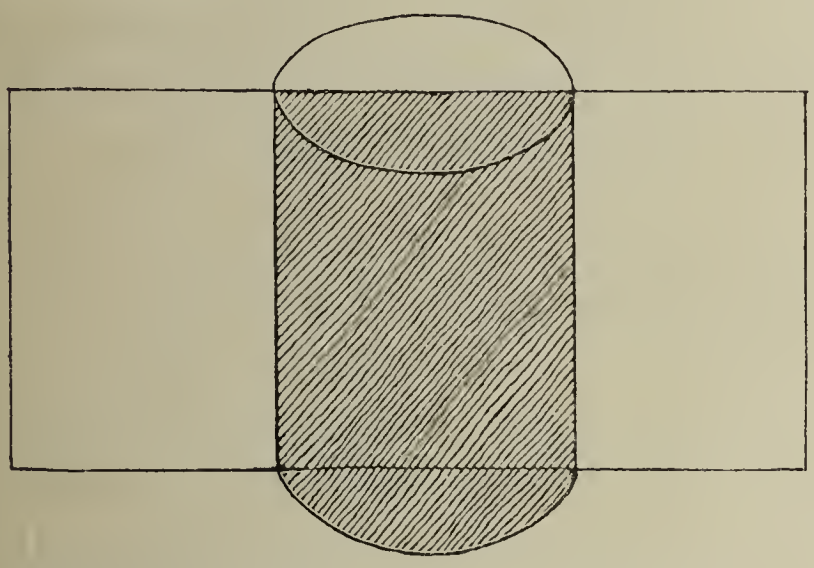
1) Proc. Royal Society 72 pag. 104 ff.

2) Die Figur ist von *a* nach *f* zu lesen; sie sollte eigentlich liegend gedruckt sein, doch genügt dazu die Breite der Pagina nicht.

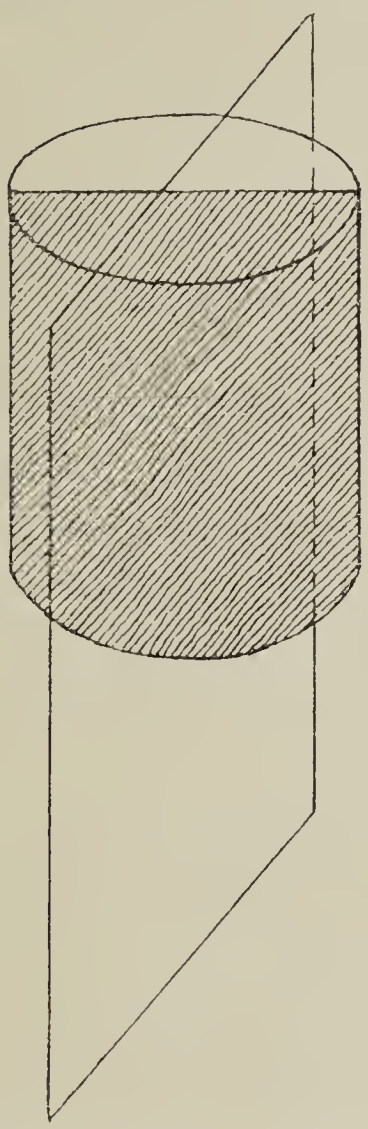
Alle Differenzen in den Beobachtungen scheinen mir darauf zurückführbar zu sein, dafs die erste Reifungsteilung entweder eine Trennungsteilung oder eine Äquationsteilung sein kann, wodurch dann die zweite zur entsprechend umgekehrten wird, und darauf, dafs man nicht genügend beachtet hat, dafs bei kreuzweiser Längsteilung beide Längsteilungen grundverschieden sind, trotzdem Correns solches bei seinen zygolytischen Spaltungen bereits betont hatte.

Dafs eine kreuzweise Längsteilung der beiden senkrecht zu einander stehenden Teilungsebenen zu grundverschiedenen Resultaten führt, mag die Fig. 18 nochmals illustrieren.

Ich halte es deswegen für überflüssig, näher auf die Fälle bei Pflanzen einzugehen, wo beide Teilungen longitudinal sind; sie widersprechen nicht dieser Vorstellung. Zwar könnte man von mir eine Analyse einer weit gröfseren Zahl von Fällen verlangen, doch würde dies den Rahmen eines „Flora“-Artikels nicht nur überragen,



Teilungen in dieser Ebene sind Trennungsteilungen.



Teilungen in dieser Ebene sind Äquationsteilungen.

Fig. 18.

es würde den Artikel selber ganz unlesbar machen. Möglich ist es, dafs mancher Fall noch Schwierigkeiten machen mag, doch ich tröste mich mit dem, was Farmer in seinem interessanten Artikel[1]) über voraussichtlich nicht ausbleibende Kritik sagt: „Every one has plenty of the kind of friends who are anxious to detect and expose his errors“.

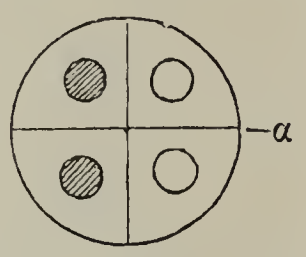
---

1) Stimulus and Mechanism as Factors in Organisation. New Phytologist 1903 pag. 194.

Bei allen vorhergehenden Auseinandersetzungen haben wir es so ziemlich als ein Axioma angenommen, dafs die Fortpflanzungszellen entweder nur väterliche oder nur mütterliche Chromosomen enthalten. Ich fühle da ziemlich sicheren Boden, da es sonst einfach unverständlich wäre, wie die Mendel'schen Hybriden reine statt hybride Fortpflanzungszellen bilden. Überhaupt scheinen mir diese Trennungsteilungen bei Hybriden sehr beachtenswert; da ich aber, wie gesagt, diesen Artikel so kurz wie möglich halten will, will ich z. B. nicht mehr denn höchst nötig auf die Kontroverse zwischen Strasburger und Correns über den Zeitpunkt der Eigenschaftenspaltungen bei Hybriden von roten und weifsen Epilobiumrassen mit grünen und farblosen Intinen ihrer Pollenkörner eingehen. Zwar bin ich da mit Strafsburger der Meinung, dafs diese Trennung bei den Reifungsteilungen stattfindet, doch möchte ich Strasburgers Äufserung (Biol. Ctrlbl. 1900 pag. 769), „von diesem Gesichtspunkt aus würde sich ergeben, dafs vier aus derselben Mutterzelle hervorgegangene Pollenkörner Träger der nämlichen erblichen Tendenzen wären", nicht unterschreiben. Gesetzt den Fall, es wären die vier Pollenkörner unterscheidbar, dann würde sich aus ihrer Lage in der Tetrade schliefsen lassen, ob die erste Teilung eine Trennungsteilung wäre oder nicht. Falls die ursprüngliche Anordnung der Chromosomen im Gonotokonten [Pollenmutter- (richtiger Grofsmutter-)zelle] so war:



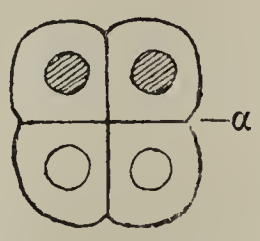
und die Pollenkörner so



lagen, wäre die erste Teilung α eine Äquationsteilung; war aber die ursprüngliche Lage diese:



und die schliefsliche diese:



so wäre die erste Teilung α eine Trennungsteilung. Wie dem auch sei, es werden immer zwei Pollenkörner Träger mütterlicher, zwei väterlicher Chromosomen sein.

Nur einen Punkt bei Hybriden möchte ich noch rasch berühren, es sind dies die vegetativen Spaltungen, wie sie am schönsten bei Cytisus Adami vorkommen. Sie liefsen sich vielleicht durch Trennungsteilungen erklären. Man müfste dann bei diesen ein verfrühtes

Auftreten von seitlich bivalenten Chromosomen annehmen, d. h. die numerische Reduktion müfste bereits in irgend einer Initialzelle stattfinden, während sie sonst erst im Gonotokonten geschieht. Es würde dies nur auf eine Tendenz zu frühzeitiger Trennung hinweisen, was ja schliefslich bei einer Hybride nicht zu wundern braucht.

Wenn wir uns jetzt fragen, wozu die ganze geschlechtliche Fortpflanzung, wenn sich die väterlichen und mütterlichen Chromosomen denn doch wieder trennen, so gibt uns de Vries die Antwort. Er meint, es finde ein Austausch gleichnamiger Pangene zwischen den väterlichen und mütterlichen Chromosomen statt.

Er läfst es (pag. 32) noch unentschieden, ob dieser Austausch schon während des vegetativen Lebens oder erst kurz vor der Trennung stattfindet, doch neigt er wohl der Meinung zu, es geschehe erst im letzten Moment. Nur mit einem Satz in de Vries' Broschüre bin ich nicht ganz einverstanden, es ist wo er pag. 28 sagt: „Man pflegt diesen Vorgang die numerische Reduktion zu nennen, es bedeutet dieser stattliche Name weiter nichts, als die Trennung zweier Kerne, welche bis dahin eine Zeitlang zusammen gearbeitet haben. Es ist ein Abschied zwischen zwei Personen. . . ." Dieser Abschied ist von zahreichen Forschern ausführlich studiert worden. Er macht den Eindruck einer Kernteilung ganz besonderer Natur und wird vielfach Reduktionsteilung oder heterotypische Kernteilung genannt.

Es scheint mir, dafs hier vielleicht schärfer zwischen numerischer Reduktion und den darauf folgenden Reifungsteilungen unterschieden werden könnte. Die numerische Reduktion ist meiner Ansicht nach nicht die Trennung, vielmehr das Resultat der Kopulierung von väterlichen und mütterlichen Chromosomen. Die Trennung findet erst nach der numerischen Reduktion und zwar, wie es scheint, entweder bei der ersten oder bei der zweiten darauf folgenden Teilung statt.

Wir haben oben gezeigt wie die Fortpflanzungszellen immer die halbe Zahl der Chromosomen der somatischen Zellen haben und wie nützlich das ist. Das erklärt aber noch nicht wie dies ursprünglich zustande gekommen ist. Mit scharfem Blick scheint mir Strasburger den Kern gesehen zu haben, wenn er darin ein Überbleibsel erblickt aus den Zeiten, wo die Pflanzen sich noch ungeschlechtlich fortpflanzten. Da mag dann die Kopulation niederstehender Wesen noch Licht auf diese späteren Reifungsteilungen werfen und es scheint

angebracht einmal zu sehen ob ähnliches vielleicht bei niederen Wesen vorkommt.

Sehen wir uns dazu zunächst den von Klebahn beschriebenen Fall bei Closterium an. Die dort kopulierenden Individuen weichen

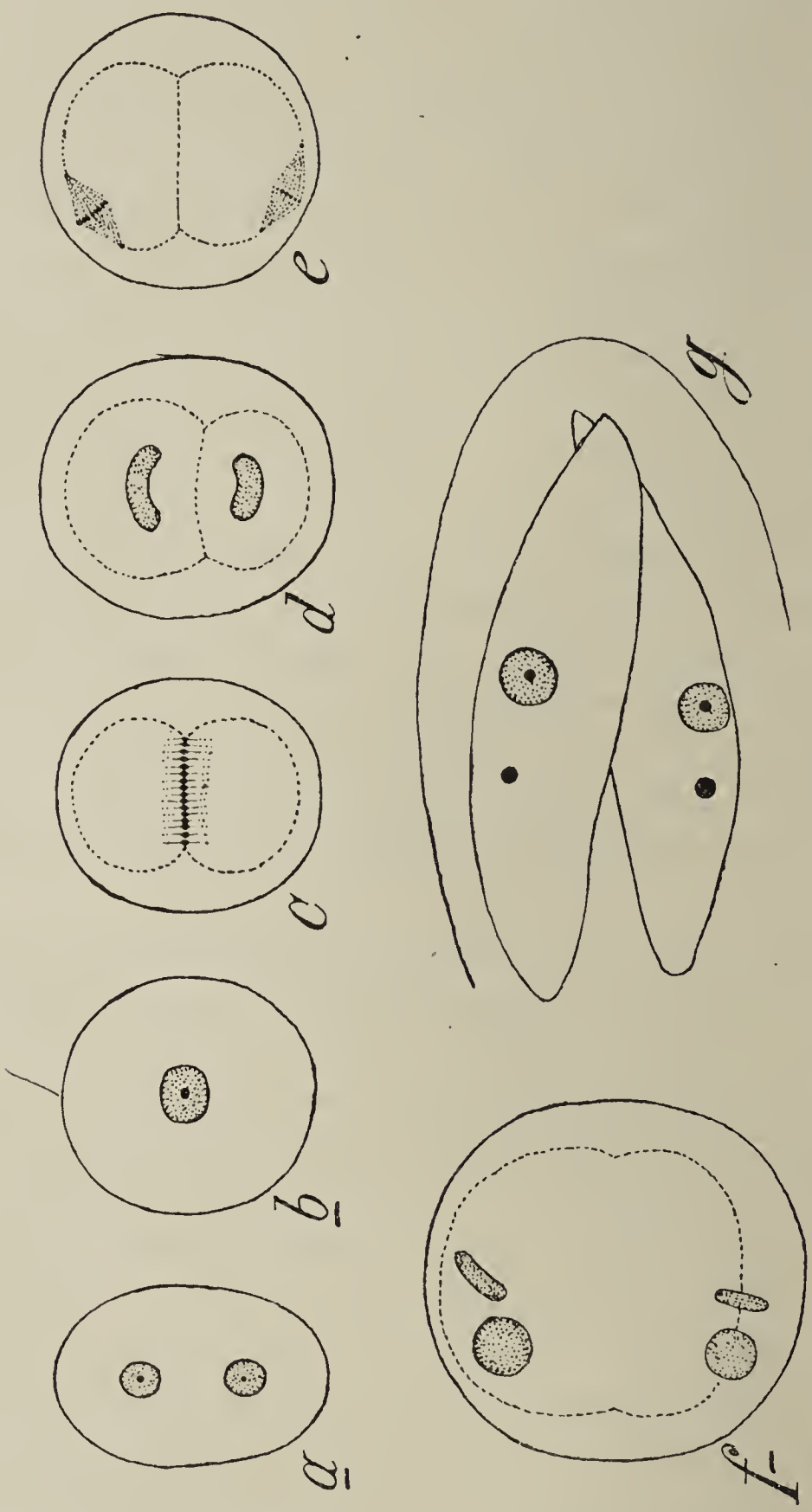


Fig. 19. *b* Zygote Sporophyte und Gonotokont. *c* Erste Reifungsteilung. *e* Zweite Reifungsteilung (Trennungsteilung).

in keiner Hinsicht von denen, welche nicht kopulieren, ab. Vorder Konjugation geschieht keine Reduktion; dies ist denn auch gänzlich überflüssig, da die Generation, welche wir Closterium nennen, die freilebenden Gonen, die Gametophyten selber sind. Aus demselben Grunde ist ja auch die von Farmer nachgewiesene Kopulation zweier benach-

barter Prothalliumzellen bei apogamen Farnen möglich. Die Closteriumindividuen können also ohne weiteres kopulieren, nur mufs ihr Kopulationsprodukt notwendigerweise die 2x Chromosomen besitzen. Die Zygote besitzt also 2x Chromosomen; da sich nun aus dieser Zygote später aber wieder die Gonen bilden müssen, mufs nach der Befruchtung eine Reduktion stattfinden. Gibt es dafür nun Anhaltspunkte? Meiner Meinung nach gewifs, sehen wir uns dazu Klebahns Figuren einmal an.

In Fig. 19 stellt *a* die Zygote noch vor der Verschmelzung ihrer Nuclei dar, bei *b* sind diese verschmolzen; der Kopulationskern enthält also 2x Chromosomen.

Es folgt daraus also, dafs die Zygote, wie selbstverständlich, zu gleicher Zeit sporophyt ist. Statt aber, stolz auf diese Würde, sich im wahren Sinne des Wortes „breit" zu machen und durch viele Äquationsteilungen einem sporophytischen Metaphyten das Dasein zu schenken, bildet er sich ohne weiteres zum Gonotokonten um, wie klar daraus hervorgeht, dafs er vier Gonen (von denen zwei reduziert) das Dasein gibt. Während der Ruheperiode der Zygote (hier synonym mit Gonotokonten) findet dann die numerische Reduktion statt und es ist dann *c d* die erste, *e f* die zweite Reifungsteilung, welche letztere in diesem Falle nicht vollendet wird.

Auch wäre es möglich, dafs nicht die Zygote direkt zum Gonotokonten würde, sondern erst ein zweizelliger Sporophyt (*f g d*) entstände, deren beide Zellen dann sofort zum Gonotokonten würden. Die numerische Reduktion fände dann während der Ruheperiode der Nuclei in *d* statt, es würde dann *e* die erste Reifungsteilung vorstellen, welche dann wohl eine Trennungsteilung wäre, während dann die erste Teilung der Closteriumindividuen der zweiten Reifungsteilung entspräche.

Nähere Untersuchungen sind hier sehr erwünscht. Ein Punkt scheint mir aber sicher, dafs die freilebenden Closterien die Gonen vorstellen, dafs folglich die Gonen der höheren Pflanzen als homolog den ungeschlechtlichen Vorfahren geschlechtlicher Pflanzen betrachtet werden müssen, und dafs der Sporophyt bei Closterium zwar existiert, aber auf eine (möglicherweise zwei) Zellen beschränkt ist.

Von Closterium ähnlichen Fällen läfst sich dann eigentlich alles ableiten. Blieben die sich hier nach jeder Teilung trennenden Gonen zusammen, so würden sie zum Prothallium der Farne werden. Einen Anlauf dazu nimmt ja Spirogyra, deren Zellenfäden also dem Prothallium der Farne homolog sind; die Zygospore stellt ja dort den

Sporophyten dar. Ebenso würden weitere Äquationsteilungen der Zygote zur Bildung eines Sporophyten führen, welche Generation bei den Farnen ihren Höhepunkt erreicht. Weitere Fälle auszuführen, ist wohl überflüssig.

Selbstverständlich führt die Erkennung der Wichtigkeit der Vierzahl bei der Gonenbildung zum Schlusse, dafs überall, wo vier Fortpflanzungszellen gebildet werden, die Zelle, aus denen sie entstanden, als Sitz der numerischen Reduktion zu betrachten ist. Da fragt man sich denn sofort: tritt bei den tetrasporenführenden Algen diese Reduktion vielleicht in der Tetrasporenmutterzelle auf? Bei Dictyota [1]) wurde dies bereits vor kurzem nachgewiesen, bei den Florideen findet sie auch wohl statt. Es ist demnach die aus den Tetrasporen hervorgehende Generation als Prothallium aufzufassen, folglich wären bei den Florideen die tetrasporenbildenden Individuen als die Sporophyten, die carposporenbildenden Individuen als die Gametophyten aufzufassen. Da z. B. Chylocladia Kaliformis am selben Individuum Tetrasporen und Carposporen bilden kann, wäre eine cytologische Untersuchung dieser Pflanze sehr erwünscht. Ob vielleicht in der Basidie der Basidiomyceten eine numerische Reduktion stattfindet, wäre zu untersuchen.[2]) Möglicherweise komme ich auf diese Fragen später noch einmal zurück. Es sind das Abschweifungen, welche mit meinem eigentlichen Thema nichts zu tun haben; ich beabsichtigte damit nur zu zeigen, wie sehr Strasburger recht hat, wenn er die Gonen als die Homologen der ungeschlechtlichen Vorfahren auffafst.

Leiden, 28. Nov. 1903.

---

1) Lloyd Williams, New Phytologist 1903 pag. 184.

2) Wer je die Bildung der Basidien bei Tremella beobachtete, kann sich wohl kaum der Vorstellung verschliefsen, dafs die grofse Ähnlichkeit mit Tetrasporen eine mehr als oberflächliche sein mufs.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: 93

Autor(en)/Author(s): Lotsy Johannes Paulus

Artikel/Article: Die Wendung der Dyaden beim Reifen der Tiereier als Stütze für die Bivalenz der Chromosomen nach der numerischen Reduktion. 65-86