

Über den Chromosomencyclus bei Pteropoden.

Vortrag, gehalten auf der 21. Jahresversammlung
der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Basel.

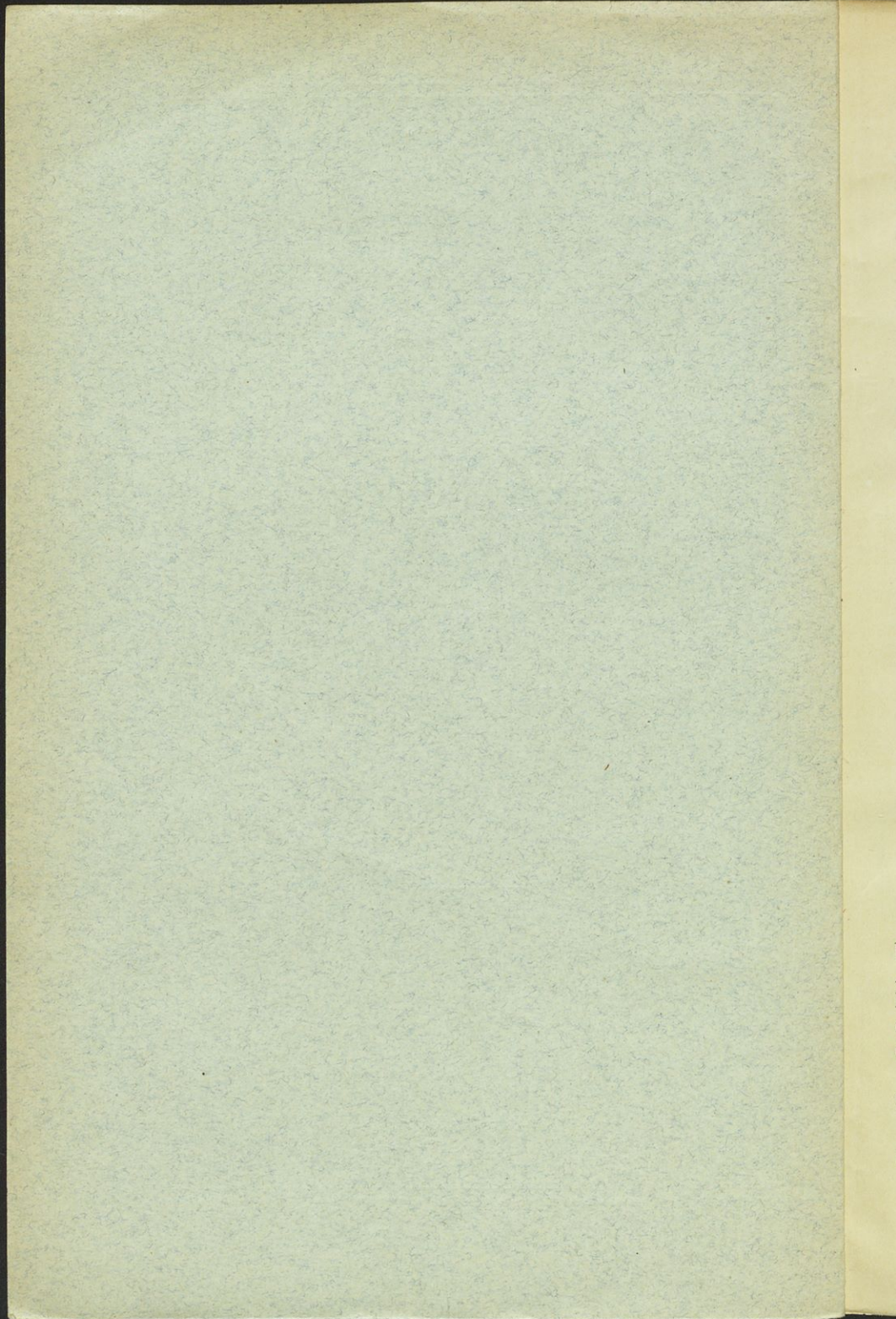
Von

[Zarnik]
Dr. B. Zarnik.

Sonderabdruck aus:

„Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 1911.“

[Berlin 1911]





030020912

Über den Chromosomencyclus bei Pteropoden.

(Mit 10 Figuren.)

Die Untersuchungen, über die ich hier nur in aller Kürze berichten will¹⁾, wurden im vergangenen Winter während eines Aufenthaltes an der Zoologischen Station in Neapel ausgeführt. Ich möchte nicht versäumen, auch an dieser Stelle der „Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte“, die mir zu diesem Zwecke eine Unterstützung angedeihen ließ, meinen Dank auszusprechen.

Die meinen Untersuchungen zugrunde liegende Fragestellung lautet: Durch welche Einrichtungen werden bei hermaphroditischen

¹⁾ Eine eingehende Darstellung der Befunde erscheint im Archiv für Zellforschung.

Organismen die das Geschlecht bestimmenden Qualitäten derart verteilt, daß sich aus der gleichen Anlage sowohl männliche wie auch weibliche Geschlechtszellen entwickeln können?, fernerhin, inwieweit gilt auch für Hermaphroditen die bei einer Anzahl von anderen Formen festgestellte Bildung von zweierlei Spermatozoen? und wodurch kommt es in diesem Falle zustande, daß trotz qualitativer Verschiedenheit der Spermien das Resultat der Befruchtung immer das gleiche ist, ein zweigeschlechtliches Wesen? Durch Anregung des Herrn Prof. BOVERI entschloß ich mich, diesem Problem in der Gruppe der Mollusken nachzugehen.

Bei Mollusken stellen sich derartigen cytologischen Forschungen zwei Hindernisse entgegen: die Kleinheit der Elemente und die große Zahl der Chromosomen, wodurch exakte Chromosomenzählungen ungemein erschwert sind. Nach einer Reihe von Voruntersuchungen,

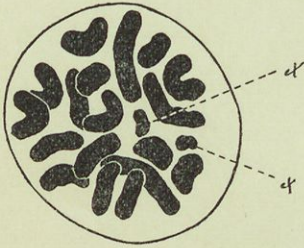


Fig. 1.
Äquatorialplatte einer Spermatogonienteilung von *Creseis*. x kleine Chromosomen. Vergr. 3300:1.

die mir durch die Essigkarminmethode sehr erleichtert wurden, fand ich unter den *Pteropoden* einige Formen, die sehr günstige Verhältnisse aufwiesen: *Creseis acicula* mit 20 Chromosomen, *Hyalaea tridentata* und *Hyalocylis striata* mit je 24 Chromosomen, *Tiedemannia neapolitana* mit 28 und *Cymbulia Peronii* mit 36 Chromosomen. Am eingehendsten studierte ich die Form *Creseis* und ich will mich hier auf eine Schilderung der vorläufig hauptsächlich mit der Essigkarminmethode gewonnenen Resultate über die Genese der Geschlechtszellen dieser Species beschränken.

In den Spermatogonien von *Creseis acicula* finden sich 20 Chromosomen, worunter 2 Elemente durch sehr geringe Größe auffallen, wie dies aus Fig. 1¹⁾, die eine Äquatorialplatte einer Spermatogonienteilung darstellt, zu ersehen ist. Bei der Vorbereitung zur ersten Samenreifungsteilung finden wir 10 gekuppelte Chromosomenpaare; es handelt sich um ein Kuppelung end-to-end, was noch deutlicher als in den Spermatocyten bei der Eireife zum Ausdruck kommt. Unter den 10 gekuppelten Chromosomen findet sich in den Samenbildungszellen 1. Ordnung ein Paar, das bedeutend kleiner ist als die anderen und auf eine Verbindung der beiden

¹⁾ Sämtliche Figuren beziehen sich auf frische Essigkarminpräparate und sind mit Zeiß Aprochrom. Immers. 1,5 nm Ap. 1,30 und Comp. Oc. 12 entworfen.

oben erwähnten kleinen Elemente zurückzuführen ist. Dementsprechend treten in der ersten Samenreifungsteilung (Fig. 2) 10 Chromosomen auf, 9 größere Elemente und ein kleines (x); in Fig. 2 sind die Elemente nach 3 optischen Horizonten geordnet auch nebeneinander dargestellt, was ihre Form und Größe noch

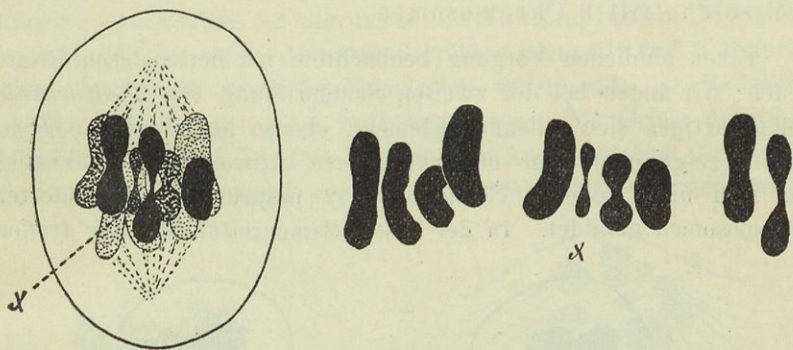


Fig. 2.

Teilung einer Spermatocyte 1. Ordnung von Creseis. Daneben die Chromosomen des unteren, mittleren und oberen optischen Horizontes isoliert. x kleines Chromosoma. Vergr. 3300:1.

deutlicher überblicken läßt. Bei der Vorbereitung zur zweiten Samenreifungsteilung treffen wir in den Zellen 10 einfache Elemente an; die Größenunterschiede fallen jedoch hier nicht mehr so auf, denn das kleine Element nimmt etwas an Volum zu. In der Teilungsspindel der Spermatocyten 2. Ordnung (Fig. 3) finden

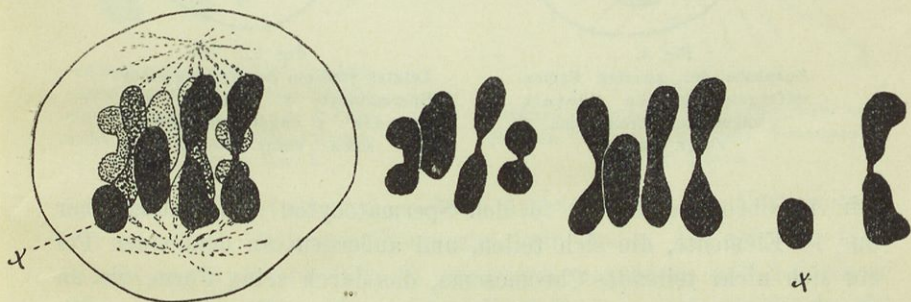


Fig. 3.

Teilung einer Spermatocyte 2. Ordnung von Creseis. Daneben die Chromosomen isoliert und nach optischen Horizonten geordnet. x das sich nicht teilende Element. Vergr. 3300:1.

wir wiederum die 9 großen Chromosomen, die wir in der ersten Reifungsteilung kennen gelernt haben, und außerdem ein Element (x), das etwa halb so groß ist und das dem inzwischen gewachsenen kleinen Chromosoma der Spermatocyten 1. Ordnung entspricht. Während sich nun die 9 größeren Chromosomen teilen, bleibt das

kleinere ungeteilt und geht in die eine Zelle über. Zunächst liegt es an dem einen Pol (Fig. 3), bleibt dann bei der Anaphase etwas zurück (Fig. 4) und ist noch bei der Bildung des Kerngerüsts der Spermatide als gesondertes Element zu erkennen (Fig. 5). Es entstehen also zweierlei Spermatiden, solche mit 10 und solche mit 9 Chromosomen.

Einen ähnlichen Vorgang beobachtete ich bei anderen Pteropoden; wir finden bei der zweiten Samenreifung von *Tiedemannia* ein derartiges sich teilendes Element, ebenso bei *Hyalaea*. *Hyalocylis* zeigt eine sehr bemerkenswerte Abweichung: hier wird das sich nicht teilende Element von 2 ursprünglich gesonderten Chromosomen gebildet. In der ersten Samenreifungsteilung treffen

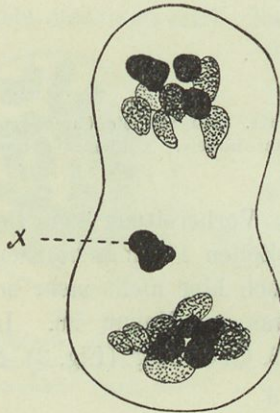


Fig. 4.
Anaphase der zweiten Samen-
reifungsteilung von *Creseis*.
x ungeteiltes Chromosoma.
Vergr. 3300:1.

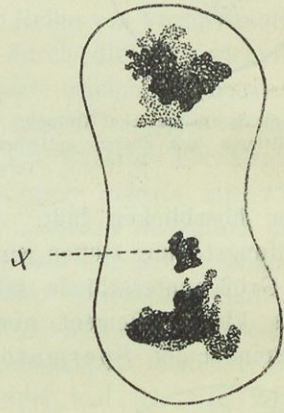


Fig. 5.
Letztes Stadium der Teilung einer
Spermatocyte 2. Ordnung von
Creseis. x ungeteiltes Chromo-
soma. Vergr. 3300:1.

wir 12 Chromosomen an, in den Spermatocyten 2. Ordnung aber nur 10 Elemente, die sich teilen, und außerdem an dem einen Pol ein sich nicht teilendes Chromosoma, das durch seine Form, die an eine Tetrade erinnert, seine Entstehung aus zwei Elementen verrät.

Von den Spermien gelangen nun nur diejenigen, welche das ungeteilte Element enthalten, zur Befruchtung. Ich untersuchte eine große Anzahl von unbefruchteten Eiern und stets fand ich, z. B. bei *Creseis*, daß vom Sperma 10 Chromosomen in das Ei eingeführt wurden. Das Schicksal der Spermatiden ist schwer zu verfolgen, doch weisen einige Beobachtungen darauf hin, daß Spermatiden, die das ungeteilte Element nicht enthalten, degenerieren. Für

hermaphroditische Mollusken gilt also das gleiche, was BOYER¹⁾ und SCHLEIP²⁾ für die hermaphroditische Form von *Rhabditis nigrovenosa* festgestellt haben: nur die Hälfte der gebildeten Spermien ist befruchtungsfähig.

Das erste Stadium der Eibildung von *Creseis*, das ich vorläufig genauer untersuchte, ist die erste Reifungsspindel. Wir sehen hier 10 Chromosomen, darunter 8 größere Elemente und 2 kleinere; alle zeigen eine deutliche Kopulation end-to-end, die Reduktion erfolgt also in der ersten Reifungsteilung. Die Größe der Chromosomen kommt besonders klar in der Anaphase zum Ausdruck, wie uns dies Fig. 6 zeigt, wo die zwei Tochterplatten in der Ansicht

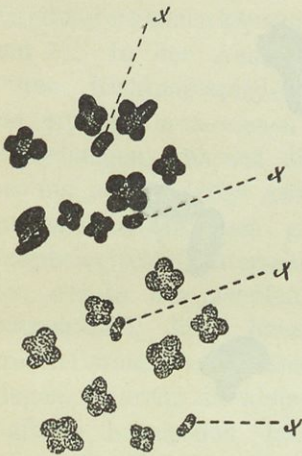


Fig. 6.

Die beiden Tochterplatten der Anaphase der ersten Richtungsspindel eines Eies von *Creseis* in der Ansicht von oben. x kleine Chromosomen. Vergr. 3300:1.

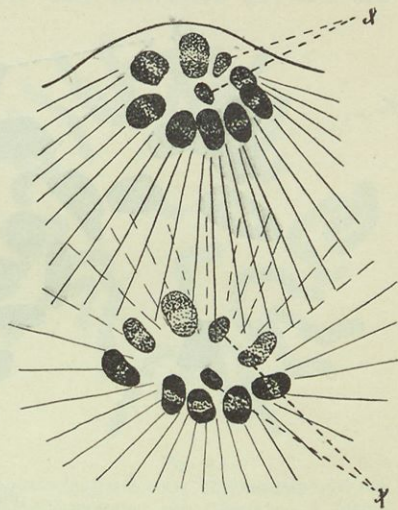


Fig. 7.

Anaphase der zweiten Richtungsspindel eines Eies von *Creseis*. x kleine Chromosomen. Vergr. 3300:1.

von oben dargestellt sind. Gleich darauf erfolgt die Vorbereitung zur zweiten Reifungsteilung und wir finden in der zweiten Richtungsspindel (Fig. 7) wiederum 8 größere und 2 kleinere Elemente, die sich alle gleichmäßig teilen, so daß sowohl das Ei wie auch der zweite Richtungskörper je 8 große und 2 kleine Chromosomen erhalten. Hierauf gehen die Eichromosomen in das Gerüst des weiblichen Vorkernes auf, um wieder in der ersten Furchungsspindel

¹⁾ BOYER, TH., Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Beobachtungen an *Rhabditis nigrovenosa*. Verh. d. phys.-med. Gesellschaft, Würzburg, N. F. Bd. 41. 1911.

²⁾ SCHLEIP, W., Über die Chromatinverhältnisse bei *Angiostomum (Rhabdonema) nigrovenosum*. Ber. d. Naturf. Gesellsch. Freiburg i. B., Bd. 19, 1911.

Verh. d. Dtsch. Zool. Ges. 1911.

als gesonderte Elemente zu erscheinen. Das Sperma, das schon während der Prophase zur ersten Richtungsteilung eingedrungen ist, löst sich gleichzeitig mit dem weiblichen Vorkern in Chromosomen auf.

In der ersten Furchungsspindel, deren Äquatorialplatte in Fig. 8 abgebildet ist, finden wir 20 Chromosomen, davon 18 größere und 2 kleinere (x). Vom Sperma werden demnach, da ja in den weiblichen Vorkern 8 große und 2 kleine Chromosomen eingegangen sind, 10 große Elemente in das Ei eingeführt; durch Unterdrückung der Durchschnürung in der zweiten Samenreifung ist das kleine Chromosoma der Spermatocyte zu einem großen geworden und ist

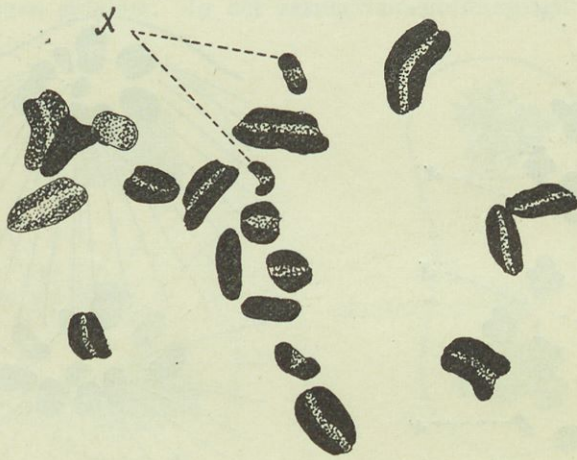


Fig. 8.

Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel von *Creseis*. x kleine Chromosomen. Vergr. 3300:1.

nicht mehr von den anderen großen Chromosomen zu unterscheiden. Daß die beiden kleinen Chromosomen der Furchungsspindel wirklich vom weiblichen Vorkern stammen, beweisen ferner parthenogenetisch sich entwickelnde Eier; wir finden in der Furchungsspindel parthenogenetischer Embryonen stets 8 größere und 2 kleinere Elemente. Ebenso wie die erste Furchungsspindel zeigen auch die weiteren Furchungsspindeln befruchteter Keime die Zahl von 18 großen und 2 kleinen Chromosomen (Fig. 9). Die Somazellen wie auch die Urgeschlechtszellen haben also bei *Creseis* 18 große und 2 kleine Elemente. Dieser Bestand geht, wie wir oben sahen, unverändert in die Spermatogonien über. In den Oocyten treffen wir aber 8 große und 2 kleine Chromosomen an, was 16 großen und 4 kleinen Elementen in den Ureiern entspricht. Es erfolgt also bei der

Umbildung der Urgeschlechtszellen zu Ureiern eine Veränderung des Chromatinbestandes, indem 2 größere Chromosomen zu 2 kleineren werden. Wie die Veränderung im einzelnen erfolgen mag, kann ich noch nicht mit Bestimmtheit sagen, denn es befindet sich hier vorläufig eine Lücke in meinen Befunden. Jedenfalls wissen wir mit Sicherheit, daß bei der Eibildung 2 Chromosomen an Chromatin verlieren, welches wahrscheinlich an das Plasma abgegeben wird.

Der Unterschied zwischen kleinen und großen Chromosomen besteht aber nicht nur in der Größe, sondern auch in der Anordnung des Chromatins, wie wir dies besonders gut bei der Eireifung erkennen können (Fig. 6 und 7). In der Anaphase der ersten Richtungsspindel haben die großen Chromosomen 4 Anschwellungen, während die kleinen nur je 2 derartige Anschwellungen besitzen; den gleichen morphologischen Unterschied finden wir in der zweiten Richtungsspindel, hier haben die großen Chromosomen 2 Anschwellungen, während die kleinen nur einfache Klümpchen darstellen. Die großen Chromosomen möchte ich also im Vergleich zu den kleinen als zweimächtig bezeichnen, indem sie morphologisch doppelt soviel struierte Elemente enthalten als die kleinen. Dieser morphologische Aufbau der Chromosomen macht uns auch die zweite Samenreifungsteilung verständlich; das kleine einmächtige Chromosoma wird hier, da es seine Teilung unterdrückt, zweimächtig, so daß also die eine Spermatide 10 große zweimächtige Elemente erhält. Die Diminution der Chromosomen bei der Eibildung muß demnach so erfolgen, daß aus zwei zweimächtigen Chromosomen durch Abgabe von Chromatin zwei einmächtige werden.

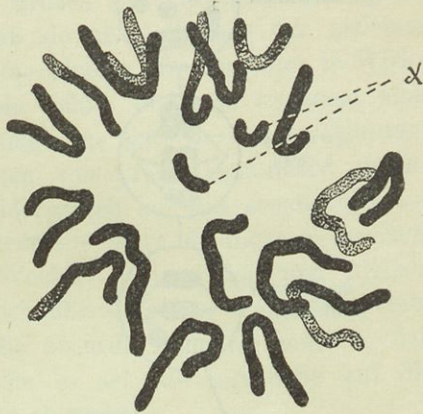


Fig. 9.
Äquatorialplatte einer Furchungsspindel des
8-Zellenstadiums von *Creseis*. x kleine
Chromosomen. Vergr. 3300 : 1.

Wir wollen nun den geschilderten Wechsel der Chromosomen an der Hand eines Schemas (Fig. 10) kurz rekapitulieren, woraus auch einiges über die Bedeutung dieser Prozesse zu ersehen sein wird. Der Einfachheit halber sind im Schema anstatt 18 nur 4 große Chromosomen eingezeichnet, was ja den Prozeß im Prinzip

in keiner Weise abändert. Wir wollen zunächst im Schema nur die Form und Größe der Chromosomen beachten ohne Rücksicht auf die verschiedene Tönung. In den Urgeschlechtszellen fänden wir, wie das Schema zeigt, 4 (in Wirklichkeit also 18) große und 2 kleine Elemente. Das gleiche gilt für die Ursamenzellen. In den

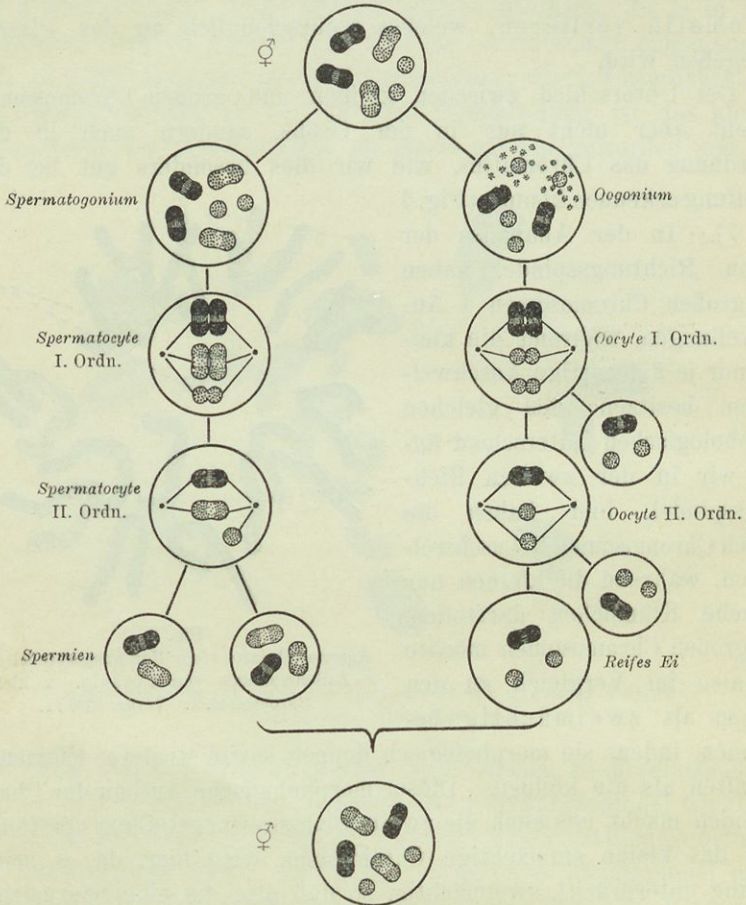


Fig. 10. Schematische Darstellung des Chromosomencyclus von *Crescis acicula*. Je ein schwarzes Chromosoma entspricht in Wirklichkeit acht großen Chromosomen. Nähere Beschreibung im Text.

Spermatocyten 1. Ordnung erfolgt die Kuppelung und Reduktion, in den Spermatocyten 2. Ordnung bleibt das kleine Chromosoma ungeteilt und wird infolgedessen zu einem großen zweimächtigen, so daß also Spermien mit 2 (9) und solche mit 3 (10) großen Elementen gebildet werden. In den Ureiern erfolgt die Bildung von zwei weiteren kleinen Chromosomen durch Diminution zweier großer;

in den Eireifungsteilungen, von denen die erste eine Reduktion ist, werden die Chromosomen beidesmal gleichmäßig verteilt, so daß also Eier mit 1 (8) großen und 2 kleinen Chromosomen resultieren. Da nur die Spermien mit 3 (10) Chromosomen zur Befruchtung gelangen, so hätten wir nach der Befruchtung wieder den gleichen Bestand von 4 (18) großen zweimächtigen und zwei kleinen einmächtigen Chromosomen, von dem wir ausgegangen sind. Allerdings ist jetzt unter den großen Chromosomen eines, das sich auf das kleine, welches in der zweiten Samenreifung ungeteilt blieb, zurückführt. In der nächsten Generation hätten wir dementsprechend eventuell schon zwei derartige große Chromosomen, in der dritten Generation schon drei usw., bei einem Teile der Nachkommenschaft müßte es also schließlich so weit kommen, daß alle großen Chromosomen eine solche Herkunft aufzuweisen hätten, daß sie also alle aus der gleichen Substanz bestehen würden wie die kleinen. Da nun dies in Wirklichkeit schon längst erfolgt sein müßte und nun trotzdem eine Creseis der anderen gleicht, so folgt aus einer derartigen Deutung, daß überhaupt alle Chromosomen von Creseis qualitativ gleichartig seien. Dies stünde im Widerspruch mit den sonstigen cytologischen Erfahrungen und andererseits wäre da nicht einzusehen, was für eine Bedeutung der Wechsel von großen und kleinen Chromosomen hätte, wenn es doch überall genau die gleiche Substanz wäre; wir müßten denn die absurde Annahme machen, daß die Form der Chromosomen allein es sei, die irgendwie auf die Ausbildung der Geschlechtszellen einwirke.

Aus diesen Widersprüchen können wir uns befreien durch eine Überlegung in bezug auf die Diminution der Chromosomen in der Oogenese. Es kann sich eben — eine qualitative Verschiedenheit der Chromosomen vorausgesetzt — nur um zwei ganz bestimmte Chromosomen handeln, die in der Oogenese diminuiert werden. Wir müssen annehmen, daß unter den 18 großen Chromosomen zwei Elemente vorhanden sind, die qualitativ den kleinen Chromosomen gleichen und die dementsprechend in der Oogenese sich in kleine umwandeln. Nun löst sich sofort der Widerspruch.

Wir hätten demnach in den Urgeschlechtszellen vier Chromosomen, zwei große zweimächtige und zwei kleine, einmächtige, welche die gleichen Eigenschaften besitzen, wir wollen sie als Geschlechtschromosomen bezeichnen, und außerdem noch 16 große Chromosomen, die wir somatische nennen wollen. Diese Auffassung ist im Schema Fig. 10 durch verschiedene Tönung der Chromosomen zum Ausdruck gebracht; die Geschlechtschromosomen sind durch

Punktierung kenntlich gemacht, während die somatischen Chromosomen, von denen der Einfachheit halber nur ein Paar dargestellt ist, schwarz sind. In der Spermatogenese bleiben die großen Geschlechtschromosomen unverändert und in der zweiten Samenreifungsteilung regeneriert sich ein kleines durch Unterdrückung der Durchschnürung zu einem großen, so daß also zweierlei Spermien entstehen, solche mit einem großen und solche mit zwei großen Geschlechtschromosomen, von denen nur die letzteren befruchtungsfähig sind. In der Oogenese hingegen geben die großen Geschlechtschromosomen einen Teil ihres Chromatins an das Plasma und werden dadurch zu zwei kleinen Chromosomen. Das reife Ei hat dementsprechend nur zwei kleine Geschlechtschromosomen. Die Diminution in der Oogenese wird durch die Regeneration in der zweiten Samenreifungsteilung kompensiert, bei der Befruchtung resultiert daher wieder der Ausgangszustand: zwei große und zwei kleine Geschlechtschromosomen und zwei (in Wirklichkeit 16) somatische Elemente. Der Cyclus ist geschlossen.

Aus dieser Überlegung ergibt sich auch die Bedeutung der als Geschlechtschromosomen bezeichneten Elemente. Die Zellen, in denen die großen Chromosomen diminuiert werden, in denen sie funktionieren, werden zu Eiern und die Urgeschlechtszellen, in denen dies unterbleibt, werden männlich. Die Geschlechtschromosomen besäßen danach die Qualitäten, die für die Ausbildung der Eier bestimmend sind. Die kleinen Chromosomen wären gewissermaßen als Latenzzustände der großen aufzufassen, als Zustände der Funktionslosigkeit.

Aus dem Dargestellten ersehen wir, daß bei hermaphroditischen Mollusken die Verteilung des Chromatins in mancher Beziehung anderen Gesetzen folgt, wie bei getrennt geschlechtlichen Organismen. Weitere Forschungen müssen noch zeigen, wie sich jener Zustand auf den phylogenetisch älteren, getrennt geschlechtlichen zurückführen läßt.

Noch einen allgemeinen Gesichtspunkt, zu dem uns die geschilderten Befunde führen, möchte ich berühren. Bei allen bisher untersuchten Formen haben die weiblichen Geschlechtszellen mehr Chromatin als die männlichen, was vielfach die Annahme nahe legte, daß die Chromatinmenge als solche es sein könnte, die das Geschlecht bestimmt. Bei Pteropoden ist gerade das umgekehrte der Fall, hier haben die männlichen Zellen mehr Chromatin als die weiblichen, woraus sich ergibt, daß jene Annahme nicht zutreffend

sein kann, sondern die Auffassung allein zulässig ist, daß über das Geschlecht ausschließlich nur Qualitäten spezifischer Chromosomen-individuen entscheiden ohne Rücksicht auf die sonstige Chromatinmenge.



N. (Fol. Seidel)
K. 12. 120/43

C00155 3042100

NARODNA IN UNIVERZITETNA
KNJIŽNICA



00000438653

