

1011 16 1525

Celluläre Untersuchungen an Nematoden-Eiern.

Von

Dr. Oscar Meyer.

(Aus dem Zoologischen Institut Würzburg.)

Hierzu Tafel X u. XI.

Den Ausgangspunkt für nachstehende Arbeit bildete eine Untersuchung der Frage, ob den beiden durch den Chromatingehalt ihrer Zellen unterschiedenen Varietäten von *Ascaris megaloccephala*, die seit O. HERTWIG (9) als univalens und bivalens bezeichnet werden, auch Verschiedenheiten im übrigen Bau der Würmer entsprechen oder nicht, und wie sich die beiden Varietäten, wenn sie in einem Wirt zusammenkommen, zu einander verhalten. Daran fügte sich eine Untersuchung der Eier einiger anderer Nematoden mit besonderer Rücksicht auf die von BOVERI (2) bei *Ascaris megaloccephala* entdeckte Differenzierung der Blastomerenkerne. Und nachdem sich hierbei in den Eiern des *Strongylus tetracanthus* ein Objekt gefunden hatte, an welchem die Schicksale der Centrosomen bei der Befruchtung mit besonderer Leichtigkeit verfolgt werden können, wurden auch diese Verhältnisse in den Kreis der Betrachtung gezogen. So zerfällt die Arbeit in drei voneinander unabhängige Abschnitte.

Abschnitt I.

Die Kerndifferenzierung der Furchungszellen bei einigen Nematoden.

Die einzige Arbeit, die wir auf diesem Gebiete besitzen, verdanken wir TH. BOVERI (2, 5), der bei *Ascaris megaloccephala*

hierüber folgendes ermittelt hat. Bei der Furchung der Eier dieses Wurmes haben wir es mit einer eigentümlichen Kerndifferenzierung zu thun, wonach sich eine Scheidung der Furchungszellen in somatische und Propagationszellen vollzieht. Diese Differenzierung beginnt regulär bereits auf dem zweizelligen Stadium und zwar zu einer Zeit, wo sich beide Furchungszellen zu einer zweiten Teilung anschicken, indem die Chromosomen als bandförmige Körper mit verdickten Enden in die karyokinetische Figur eintreten. In der einen der beiden Zellen, und zwar in der kleineren, erfolgt die Teilung in ganz regulärer Weise in zwei Tochterzellen, ohne daß sich im Charakter der Chromosomen etwas ändert; in der anderen aber werden von jedem Chromosoma die verdickten Enden und damit die Hauptmasse des gesamten Chromatins abgestoßen und allmählich von der Zellsubstanz resorbiert. Ferner zerfällt der übrig gebliebene mittlere Teil des Bandes in eine große Anzahl kleiner Stäbchen, welche eine Querspaltung erleiden, und deren Hälften dann auf die beiden Tochterzellen verteilt werden, um deren Kerne zu bilden. Es zeigen sich demnach im vierzelligen Stadium in zwei Furchungskugeln große chromatinreiche Kerne mit eigentümlichen Fortsätzen, in den zwei anderen Furchungskugeln kleine ellipsoide, äußerst chromatinarme Kerne. Bei der weiteren Teilung verhalten sich diese kleinkernigen Zellen ganz gleichartig. Zwischen den beiden großkernigen Zellen dagegen tritt wieder die genannte Differenz auf, wie vorher zwischen den beiden primären Furchungskugeln, d. h. die eine der beiden bewahrt die typischen Chromosomen und überträgt dieselben auf ihre Tochterzellen, in der anderen tritt die gleiche Umformung und teilweise Degeneration des Chromatins ein, wie sie oben beschrieben wurde. Dieser Differenzierungsvorgang wiederholt sich fünfmal, also noch beim Übergang vom acht- zum sechszelligen Stadium und in der entsprechenden Weise noch zweimal. Es bleibt demnach zuletzt eine Zelle mit ursprünglichem Chromatin übrig; es ist die Urgeschlechtszelle. Aus ihr leiten sich dann durch eine Reihe gleichartiger Teilungen die Eier oder die Spermatozoen des neuen Organismus ab.

Von den acht Nematodenarten, deren Eier ich auf ihre Kernteilungsverhältnisse hin untersuchte, konnte ich nur bei *Ascaris lumbricoides*, *Ascaris rubicunda* und *Ascaris labiata* die angegebenen Verhältnisse feststellen, bei den anderen: *Ascaris mystax*, *Ascaris perspicillum*, *Strongylus tetracanthus*, *Strongylus paradoxus* und *Oxyuris vermicularis* gelang es mir nicht, womit jedoch

nicht behauptet werden soll, daß der Differenzierungsprozeß hier fehle. Bei *Ascaris mystax* und *perspicillum* war es mir nämlich auf keine Weise möglich, die Eier überhaupt zu färben, und was die übrigen Formen anlangt, so sind die Verhältnisse des Chromatins hier so ungünstig, daß der Differenzierungsprozeß der Kerne unter Umständen übersehen werden könnte, für welche Annahme sich unten noch einige Gründe ergeben werden.

A. *Ascaris lumbricoides*.

BOVERI hat für *Ascaris megalcephala* eine Variation des Differenzierungsprozesses beschrieben, die darin besteht, daß die ursprünglichen Schleifen bis zum vierzelligen Stadium in allen vier Furchungskugeln erhalten bleiben und dann gleichzeitig dreier Zellen eine Abstoßung ihres Chromatins bewirken. Dieser für *Ascaris megalcephala* seltenere Vorgang findet sich bei unserem Objekt als Regel. Ein hierher gehöriges Präparat ist in Fig. 1 dargestellt; man sieht zwei in Teilung begriffene, höher gelegene Zellen, die in der Zeichnung etwas heller gehalten sind, und zwei tiefer gelegene, dunklere Zellen. In den letzteren finden sich typische ruhende Kerne, ziemlich chromatinreich und ohne weitere Besonderheiten. Die beiden in Teilung begriffenen Zellen lassen karyokinetische Figuren in einem Stadium erkennen, wo die Tochterplatten bereits weit voneinander entfernt sind. Zwischen denselben zeigen sich im Äquator eine Anzahl Chromatinkörnchen; das sind die abgestoßenen, dem Untergange bestimmten Kernteile. Wenn nun die beiden anderen Zellen sich teilen, bewahrt die eine ihre gesamte Kernsubstanz, während in der anderen die gleiche Abstoßung von Chromatin eintritt, wie in den vorher beschriebenen Zellen. Dieses Stadium zeigt Fig. 2. Es sind hier sieben Zellen vorhanden, vier ruhende somatische Zellen, mit wenig färbaren Kernen, die Abkömmlinge jener beiden Zellen, deren Chromatinabstoßung in Fig. 1 dargestellt ist. Eine weitere ruhende Zelle, mit stark färbarem Kern (p), ist identisch mit der Zelle p der Figur 1. Endlich die beiden letzten Zellen, die soeben aus der Teilung hervorgegangen sind, zeigen in ihrer Trennungsfläche noch die Platte des abgestoßenen Chromatins.

Ein späteres Stadium ist in Fig. 3 dargestellt. Die beiden Zellen mit ursprünglichem Kern sind soeben in Teilung begriffen und stehen so zum Auge des Beschauers, daß die eine Teilungs-

figur in seitlicher, die andere in Polansicht erscheint. In der ersteren (*p*) findet keine Chromatinabstoßung statt, die letztere zeigt bei wechselnder Einstellung drei parallele Platten, die beiden Tochterplatten und eine äquatoriale Platte, aus den abgestoßenen Chromatinkörnern bestehend. Zum besseren Verständnisse habe ich diese drei Platten, wie sie bei verschiedener Einstellung untereinander erscheinen, in Fig. 3 b nebeneinander gezeichnet.

Dieser Prozeß nimmt nun in den nächstfolgenden Stadien in gleicher Weise immer denselben Fortgang, so daß ich hierüber auf BOVERI's Darstellung verweisen kann. Ich beschränke mich bei der Anführung weiterer Teilungsstadien auf Fig. 4, wo wir die Stammzelle geteilt und die aus der vorhergehenden Teilung stammenden beiden anderen Tochterzellen mit ruhenden Kernen und abgestoßenem Chromatin innerhalb des Protoplasmakörpers erkennen können. Es finden sich demnach an diesen Eiern die gleichen Verhältnisse der Kerndifferenzierung wie bei *Ascaris megalocephala*. Über die feineren Vorgänge bei diesem Differenzierungsprozesse vermochte ich leider nichts zu ermitteln. Durch die Untersuchungen von CARNOY (6) und BOVERI (3) ist bekannt, daß die Richtungsspindeln von *Ascaris lumbricoides* 24—25 Chromosomen enthalten, und muß danach erwartet werden, daß in der ersten Furchungsspindel 48—50 Chromosomen vorhanden sind. Nach den Teilungsbildern, die ich gesehen habe, wird sich das wohl so verhalten, allein die Verhältnisse sind so winzig klein, daß es mir unmöglich war, eine Zählung der Chromosomen auszuführen, und ebensowenig vermochte ich zu ermitteln, woher die abgestoßenen Chromatinstückchen stammen, wenn es ja auch nach der Analogie mit *Ascaris megalocephala* wohl keinem Zweifel unterliegen kann, daß auch hier von jedem Chromosoma die Endabschnitte abgestoßen werden. Eines erscheint wohl sicher, daß die in den somatischen Zellen übrig bleibenden Teile der Chromosomen nicht jenen weiteren Zerfall erleiden, den BOVERI bei *Ascaris megalocephala* konstatiert hat; denn die Teilungsfiguren der somatischen Kerne zeigen ziemlich den gleichen Habitus, wie die der jeweiligen Propagationszellen. Noch auf einen weiteren Punkt möchte ich hier aufmerksam machen. Das abgestoßene Chromatin verschwindet so rasch, daß man es auf den früheren Stadien nur so lange nachweisen kann, wie die Teilungsfigur besteht, so daß es also, um den Differenzierungsprozeß konstatieren zu können, durchaus notwendig ist, denselben sozusagen in flagranti zu ertappen. Es liegt darin ein Hinweis, wie schwierig es unter Umständen

sein kann, diesen Vorgang überhaupt zu konstatieren. Auf späteren Stadien, wie dem in Fig. 4, wo der Chromatinreichtum des Kerns bereits beträchtlich zugenommen hat, erhalten sich die abgestoßenen Brocken auch nach der Teilung noch längere Zeit fort und sind dann fast in jedem Präparat nachweisbar.

B. *Ascaris rubicunda*.

Diese wohl sehr seltene Species stammt aus einer Python-schlange, die hier in einer Menagerie zu Grunde gegangen war und vom Zoologischen Institute erworben wurde. Die Würmer, in einer Größe von 8—10 cm, bewohnen das Duodenum und besitzen eine Lebensfähigkeit, die jene der in Warmblütern lebenden bedeutend übertrifft. Die Eier zeigen dieselben Merkmale der Kerndifferenzierung, wie die von *Ascaris megalcephala*, und zwar mit den beiden von BOVERI angegebenen Variationen.

In dem in Fig. 5 dargestellten zweizelligen Stadium bemerkt man in der einen Zelle eine typische Teilungsfigur, die sich in polarer Ansicht präsentiert und deren Äquatorialplatte aus einer Anzahl kleiner gekrümmter Stäbchen zusammengesetzt ist; die größere Zelle schickt sich eben zur Teilung an, wobei bereits im Äquator die im Profil stabförmig erscheinende körnige Chromatinplatte abgestoßen liegt. Die für die Bildung der neuen Kerne bestimmten Chromatinstäbchen sind bereits weiter auseinandergewichen. Den anderen Modus zeigt Fig. 6; in dem hier dargestellten Ei hat sich der ursprüngliche Kernzustand bis zum vierzelligen Stadium in allen 4 Zellen erhalten. In unserem Bild sind nun zwei dieser Zellen im Begriffe, sich zur Teilung vorzubereiten; in beiden bestehen Teilungsfiguren, deren Chromatin den Abstoßungsprozeß erlitten hat; die beiden anderen Zellen befinden sich noch in Ruhe; es entspricht dieses Bild dem in Fig. 1 von *Ascaris lumbricoides* gegebenen. Denselben Vorgang ein wenig weiter vorgeschritten bietet Fig. 7, wo auch die eine der beiden in Fig. 6 noch ruhenden Zellen sich unter Abstoßung ihrer Hauptchromatinmasse zur Teilung anschickt, während die vierte im Stadium des dichten Knäuels sich befindet und als Stammzelle anzusehen ist. Ein weiter vorgeschrittenes Furchungsstadium weist Fig. 8 auf. Sämtliche Zellen befinden sich im Stadium der Ruhe und lassen sich nach dem Chromatingehalt ihrer Kerne auf das leichteste als somatische bzw. Propagationszellen erkennen. Es

sind zwei Zellen vorhanden mit ursprünglichem Kern, daneben zeigt sich eine Zelle, die durch die in ihr enthaltenen Chromatinbrocken erkennen läßt, daß sich an ihr bei der vorhergehenden Teilung die Ausstoßung des Chromatins vollzogen hat. Eine ganz entsprechende Zelle wird durch die ebengenannte verdeckt. Die Differenzierungsbilder, welche *Ascaris rubicunda* darbietet, haben eine größere Ähnlichkeit mit denen von *Ascaris megalcephala* als die von *Ascaris lumbricoides*, doch gelang es auch hier nicht, an dem sehr spärlichen Material die feineren Vorgänge zu erkennen.

C. *Ascaris labiata*.

Leider war mir dieser Rundwurm aus dem Darne von *Anguilla vulgaris* nur in einem einzigen Exemplare zugänglich, wobei mir trotz aller Vorsicht ein Teil der Eiröhren mit den jüngeren Furchungsstadien verloren ging. Nichtsdestoweniger lassen die nach den späteren Stadien angefertigten Zeichnungen recht deutlich erkennen, daß auch hier die gleichen Verhältnisse bestehen. So finden wir in Fig. 9 die Propagationszelle in Teilung mit bereits auseinandergerückten, aus je zwei Schleifen bestehenden Tochterplatten in schräger Ansicht. Zwei benachbarte somatische Zellen weisen in ihrem Protoplasma abgestoßene Chromatinteile auf. Fig. 10 u. 11 zeigen ein späteres Stadium in verschiedener Ansicht: Fig. 10 einen optischen Längsschnitt, Fig. 11 die Ventralseite. Entoblast und Mesoblast sind bereits in die Tiefe gerückt und rings vom Ektoblast umwachsen. In letzterem erkennt man fast in der Mitte der Ventralseite eine äußerst chromatinreiche Zelle in Vorbereitung zur Teilung, vielleicht die definitive Urgeschlechtszelle; caudalwärts von ihr liegen die beiden zuletzt gebildeten Somazellen, als solche kenntlich an den im Protoplasma noch nachweisbaren Chromatinbrocken.

Es kann somit keinem Zweifel unterliegen, daß auch hier genau der gleiche Prozeß abläuft. Überhaupt aber glaube ich aus meinen Untersuchungen den Schluß ziehen zu dürfen, daß der von BOVERI für *Ascaris megalcephala* nachgewiesene Differenzierungsvorgang bei allen *Ascariden* in wesentlich gleicher Weise abläuft.

Abschnitt II.

Das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung der Eier von *Strongylus tetracanthus*.

Die für Nematodeneier ganz außerordentlich deutliche Protoplasmastrahlung, die sich am Spermakern von *Strongylus tetracanthus* zeigt, legte es nahe zu prüfen, wie in diesen Eiern die Centrosomen der ersten Furchungsspindel gebildet werden. BOVERI (3) hatte aus seiner Untersuchung an den Eiern von *Ascaris megalocephala* den Schluß gezogen, daß die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel ausschließlich von einem im Spermatozoon gelegenen Centrosoma abstammen. Volle Gewißheit hierüber konnte er jedoch aus dem Grunde nicht erlangen, weil das Spermatozoon keine Strahlenfigur im Ei erzeugt. Bekanntlich hat FOL (7) im Jahre 1891 für das Seeigellei angegeben, daß hier an der Konstituierung der Polkörperchen der ersten Furchungsspindel neben dem Spermacentrosoma auch ein im Ei vorhandenes Centrosoma beteiligt sei. Beide sollen sich hier an entgegengesetzten Seiten des ersten Furchungskerns aufstellen, sich teilen, worauf dann je ein Abkömmling des männlichen und des weiblichen Centrosomas sich zu einem Polkörperchen der Furchungsspindel vereinigen. Vielfach scheint man seither der Meinung zu sein, daß das von FOL beschriebene Verhalten als ein allgemeines für alle Eier giltiges anzusehen sei, wobei die entgegengesetzten Angaben von VEJDOVSKY (14), HENKING (8) und anderen vollständig ignoriert werden. Es ist daher von Wichtigkeit, die in Rede stehenden Verhältnisse an möglichst günstigen Objekten von neuem wieder zu untersuchen.

Zur Konservierung der Eier von *Strongylus tetracanthus* wandte ich PERENNYI'sche Flüssigkeit und Pikrinessigsäure an, erzielte jedoch nur mit ersterer brauchbare Resultate. Die PERENNYI'sche Flüssigkeit konserviert allerdings das Chromatin nicht besonders gut und scheint vor allem dessen Färbbarkeit zu beeinträchtigen, dagegen treten die Centrosomen und ihre Strahlungen, auf die es ja in diesem Falle ausschließlich ankam, mit großer Deutlichkeit hervor.

Ich beginne die Beschreibung mit einem Stadium, wo die erste Richtungsspindel bereits fertig ausgebildet die Eiperipherie be-

rührt und an dem länglich-ovalen Spermakern die Strahlung nachweisbar wird. Dieses Stadium ist in Fig. 12 abgebildet. Man sieht hier die Richtungsspindel in polarer Ansicht und am Spermakern in einiger Entfernung von dem einen spitzen Ende ein sehr kleines Centrosoma mit noch wenig ausgebreiteter Strahlung. Die Lage des Spermakerns in diesem Ei ist eine außergewöhnliche; in der Regel findet man ihn auf diesen Stadien an dem einem spitzen Eipole, wie die folgenden Figuren lehren.

Da es nicht allein darauf ankommt, die Veränderung des Spermacentrosoma zu verfolgen, sondern auch nachzuweisen, daß der Eikern ein solches nicht besitzt, will ich zunächst etwas näher auf die Konstitution der Richtungsspindel bis zur Ausbildung des Eikerns eingehen.

Die Richtungsspindel der Fig. 12 stellt sich in polarer Ansicht dar, und ihre Chromatinelemente, in der Anzahl sechs, sind kreisförmig im Äquator derselben angeordnet. Eine Strahlung an den Spindelpolen fehlt, wie wohl an den Richtungsspindeln aller Nematoden, vollständig. Und auch Centrosomen lassen sich hier nicht erkennen. Ich hebe dies besonders hervor, weil neuerdings von einigen Autoren für *Ascaris megalocephala* das Vorhandensein von Centrosomen an den Richtungsspindeln behauptet wird. Die Spindelfasern laufen an den Polen entweder in einer Spitze zusammen, wie dies der innere Pol der zweiten Richtungsspindel in Fig. 17 und 22 zeigt, oder sie endigen in einer breiten Platte, so an dem nach außen gekehrten Pol der genannten Figuren. Und diesen Zuständen entspricht es vollkommen, daß auch bei der Entstehung des Eikerns bis zu dessen vollständiger Ausbildung niemals an demselben eine Strahlung nachweisbar ist. Auf eine scheinbare Ausnahme von dieser Regel komme ich unten zurück.

Indem ich die Detailverhältnisse der Richtungskörperbildung als nichts wesentlich Neues darbietend und für unsere Frage nebensächlich übergehe, wende ich mich nun dazu, das Verhalten des Centrosoms am Spermakern von seinem Eintritte ins Ei bis zur Bildung der ersten Furchungsspindel zu beschreiben.

Das Centrosoma am Spermakopf, kenntlich an seiner Strahlung, habe ich frühestens auf einem Stadium nachweisen können, wie das der Fig. 12, also zur Zeit des Bestehens der ersten Richtungsspindel. Der Spermakern hat die Gestalt eines Ellipsoides. Fig. 12 zeigt denselben an dem einen spitzen Ende von einem Hofe achromatischer Substanz umgeben, über dessen Be-

deutung ich nichts Sicheres auszusagen vermag; doch glaube ich nicht fehlzugehen, wenn ich denselben als Rest des protoplasmatischen Anteils des Spermatozoons ansehe. An dem entgegengesetzten Ende, eine kurze Strecke vom Kern abgerückt, liegt ein winziges Centrosoma mit zarter Strahlung. In Fig. 13 sind die Reste des achromatischen Anteils des Spermatozoons bereits vom Eiprotoplasma resorbiert; Centrosoma und Strahlung sind deutlicher geworden; der erste Richtungskörper ist bereits abgestoßen und die zweite Spindel in Bildung begriffen. Fig. 14 zeigt ein Stadium, wo die zweite Spindel fertig gebildet ist und wo das Centrosoma des Spermatozoons sich zu teilen beginnt. Man sieht zwei dicht benachbarte Körperchen, deren Verbindungslinie auf der Längsachse des Spermakerns senkrecht steht. Auch die Strahlung hat sich diesem Teilungsvorgang entsprechend gestreckt.

In Fig. 15 sind bereits zwei Centrosomen selbständig konstituiert, jedes nun von einer besonderen Strahlung umgeben. Als Zeuge ihrer früheren Zusammengehörigkeit stellt noch eine starke Brücke achromatischer Fasern die Verbindung beider her. Es ist dies offenbar HERMANN's sog. Centralspindel, die aber, wie die folgenden Stadien lehren, bei unserem Objekt nicht bis zur Ausbildung der Teilungsfigur bestehen bleibt. Die Verbindungslinie der Centrosomen steht auch hier annähernd senkrecht zur Längsachse des Spermakerns. Das folgende Stadium, Fig. 16, zeigt die beiden Strahlensysteme getrennt, die Fäden der Centralspindel sind in der Mitte unterbrochen, wobei die beiderseitigen Enden etwas dunkler konturiert sind. Auf diesem Stadium etwa beginnt der bisher kompakte Spermakern eine Vakuole um sich zu bilden und rückt zwischen die beiden Centren hinein, wie dies in Fig. 17 dargestellt ist. Fig. 18 zeigt dann den Ei- und Spermakern bereits als Bläschen; der Spermakern ist sofort an seinen an entgegengesetzten Enden gelegenen Strahlensystemen als solcher kenntlich. Die folgenden Bilder (Fig. 19—21) zeigen die Annäherung der Kerne aneinander bis zur vollen Aneinanderlagerung, worauf dann sofort die Auflösung ohne vorhergehende Verschmelzung der Kernvakuolen folgt.

Das Verhalten der beiden Centrosomen bei der Annäherung der Kerne stellt sich in der Weise dar, daß immer das eine zunächst dem Eikern zustrebt, wie dies in Fig. 19 zu sehen ist. Interessant ist an dieser Figur, daß ausnahmsweise noch eine lang gedehnte, blasse „Centralspindel“ zwischen den beiden Centren vorhanden ist. In Fig. 20 hat sich das führende Centrosoma

wenn ich es so nennen darf, bereits dem Eikern angelegt; es bildet sich nun der volle Kontakt zwischen den beiden Kernen aus, und gleichzeitig vollzieht sich eine Drehung derart, das schließlich die Verbindungslinie der Centrosomen in die Längsachse des Eies eingestellt ist, während die der Kerne darauf senkrecht steht. Dieses Endstadium, auf welches unmittelbar die Bildung der karyokinetischen Figur folgt, ist in Fig. 21 wiedergegeben.

Man kann also aus dem Gesagten den Schluß ziehen, daß für unseren Fall nur dem Spermatozoon ein Centrosoma zukommt, welches durch Teilung in zwei Centrosomen die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel liefert.

Neben dem im Vorstehenden geschilderten typischen Verlauf fand ich nun auch einige abweichende Bilder, welche von einem gewissen Interesse sind.

In Fig. 22 ist ein Ei mit zweiter Richtungsspindel dargestellt, in welchem sich in ganz regulärer Weise das Spermacentrosoma in zwei bereits beträchtlich voneinander gewichene Centrosomen geteilt hat. Das Außergewöhnliche besteht nur darin, daß das eine Strahlensystem dem Spermakern angelagert geblieben, das andere aber von demselben bereits ziemlich weit abgerückt ist.

Ein ganz entsprechendes Bild, nur weiter gediehen, ist in Fig. 23 zu sehen. Daß wir es auch hier mit Abkömmlingen des Spermacentrosomas zu thun haben, ergibt sich noch mit vollkommener Sicherheit aus einer schmalen, etwas gebogenen Verbindungsbrücke zwischen beiden. Ein fast identisches Bild hiermit ist in Fig. 24 dargestellt, für welches ich besonders auf die Nähe aufmerksam machen möchte, in welche das vom Spermakern abgerückte Centrosoma zur zweiten Richtungsspindel getreten ist. Aus diesem Verhalten möchte ich nun das höchst merkwürdige Bild der Fig. 25 erklären, wo Ei- und Spermakern einander gegenüberstehen, jeder mit einem Centrosoma ausgestattet. Ich habe dieses Bild unter einer sehr großen Anzahl typischer Fälle, wie sie oben beschrieben worden sind, nur zweimal beobachtet. Würde man dasselbe ohne Kenntnis des typischen Verlaufs antreffen, so würde man nicht im Zweifel sein, hier ein Stadium des von FOL (7) beschriebenen Befruchtungsmodus vor sich zu haben, das heißt, außer dem Spermacentrosoma ein damit ganz identisches Eicentrosoma. So aber, und besonders auf Grund der Figuren 22, 23 u. 24, halte ich es für vollkommen sicher, daß das

dem Eikern anliegende Centrosoma gleichfalls ein Abkömmling des ursprünglichen Spermacentrosomas sein muß.

Wenn ich somit für *Strongylus tetracanthus* den Nachweis erbracht zu haben glaube, daß hier ein Eicentrosoma fehlt oder wenigstens, wenn doch an den Richtungsspindeln vielleicht sehr unscheinbare Centrosomen vorhanden sein sollten, an der Bildung der Polkörperchen der ersten Furchungsspindel keinen Anteil nimmt, so scheint mir damit auch die hauptsächlich von BERGH (1) ausgesprochene Meinung, wonach den Centrosomen eine Bedeutung für die Vererbung der elterlichen Qualitäten zukäme, im höchsten Grade unwahrscheinlich gemacht zu sein.

Abschnitt III.

Untersuchungen über unterscheidende Merkmale zwischen *Ascaris megalocephala univalens* und *bivalens*, sowie über Kreuzung zwischen beiden Varietäten.

Wie BOVERI (3) zuerst erkannt hat, und alle späteren Beobachter bestätigt haben, findet sich der Pferdespulwurm in zweierlei Individuen vertreten, die sich dadurch unterscheiden, daß die einen, und zwar sowohl Männchen wie Weibchen, in ihren Geschlechtszellen doppelt so viele Chromosomen besitzen als die anderen. O. HERTWIG (9) hat diese Varietäten, wenn man es so nennen will, als *univalens* und *bivalens* unterschieden. Bei *univalens* enthält das befruchtete Ei zwei, die reife Geschlechtszelle ein Chromosoma, bei *bivalens* sind diese Zahlen vier, beziehungsweise zwei.

Es war nun von Interesse, zu untersuchen, ob sich den beiden Eivarietäten entsprechend auch in der ganzen übrigen Organisation ihrer Träger greifbare Unterschiede nachweisen ließen, ob es, mit anderen Worten, gerechtfertigt sei, hier wirklich von zwei Varietäten des Pferdespulwurms, event. von zwei verschiedenen Arten zu sprechen. Zu diesem Zwecke sammelte ich im vorigen Winter alle Pferdespulwürmer, die zu bekommen waren, und zwar wurden die Würmer eines jeden Pferdes gesondert für sich aufbewahrt; aus jedem Wurm wurde sodann ein Teil des Inhaltes der Ei- und Hodenröhren der mikroskopischen Untersuchung unterzogen und

so also für jeden einzelnen Wurm bestimmt, ob er dem Typus bivalens oder univalens angehörte.

Um gleich den Prozentsatz, in dem *Ascaris megalcephala* hier in Würzburg vorkommt, und das Mengenverhältnis der beiden Typen anzuführen, so fanden sich von 154 Pferden, die während vier Monaten im Winter 1893/94 hier geschlachtet wurden, 19 mit *Ascaris* behaftet. Hiervon beherbergten 10 die Varietät univalens, 8 bivalens, in einem Pferde kamen beide Varietäten nebeneinander vor. Dieser letzte Fall machte den ursprünglichen Plan, Eier von beiden Varietäten zu Embryonen aufzuzüchten und dann durch Verfütterung in einem Pferde zusammenzubringen, unnötig, indem sich durch diesen von der Natur dargebotenen Zufall das gegenseitige sexuelle Verhalten univaler und bivaler Würmer feststellen ließ. Es ergaben sich hierüber folgende Thatsachen: Zunächst fiel mir bei Untersuchung der betreffenden Eiröhren an meinen Präparaten auf, daß neben den in großer Anzahl vorhandenen Spermatozoen der zugehörigen Varietät gemischt mit diesen in einer relativ geringen Anzahl Samenkörper der anderen Varietät sich vorfanden. Diese Thatsache läßt sich mit voller Sicherheit daran feststellen, daß die Kerne der Spermatozoen von bivalens weit über doppelt so groß sind, als die von univalens. Was das Mengenverhältnis anlangt, so ergab eine diesbezügliche Berechnung, daß ungefähr auf 25 Spermatozoen der gleichen Varietät ein fremdes kam. War somit nachgewiesen, daß zwischen beiden Varietäten eine Begattung stattfindet, so dürfte die sehr beträchtliche Minderheit der fremden Spermatozoen doch wohl dafür sprechen, daß eine gewisse Abneigung gegen diese Kreuzbegattung besteht. Doch können aus diesem einen Fall keine sicheren Schlüsse in dieser Hinsicht gezogen werden.

Die zweite Frage war nun, ob die Spermatozoen einer Varietät auch zur Befruchtung der Eier der anderen befähigt sind. Die hierauf gerichteten Untersuchungen ergaben gleichfalls ein positives Resultat, wenn auch erst nach längerer Bemühung, was sich aus dem äußerst geringen Prozentsatz der eingetretenen Kreuzbefruchtungen erklärt. Zählungen an verschiedenen Präparaten ergaben, daß auf etwa 800 durch zugehörige Spermatozoen befruchtete Eier ein fremd befruchtetes kam. Vergleicht man hiermit das Mengenverhältnis der frei in den Eiröhren angebotenen Spermatozoen beider Varietäten (25 : 1), so ergibt sich eine 32 mal größere Neigung zur Kopulation zwischen den Sexualzellen der gleichen Varietäten. Wenn auch diese Zahlenverhält-

nisse nur innerhalb sehr weiter Grenzen einen Wert beanspruchen dürfen, so dürften sie doch eine gewisse Abneigung gegen die Kreuzbefruchtung unwiderleglich beweisen.

Die Stadien, an denen ich die Kreuzbefruchtung konstatierte, waren solche, auf denen die Richtungskörperbildung im Gange war. Auch hier war es die viel beträchtlichere Größe der Spermakerne von *bivalens*, welche die Entscheidung ermöglichte (Fig. 26 a, b und 27). Ob nun die Eier mit Kreuzbefruchtung sich weiterentwickeln, konnte ich leider nicht mit Sicherheit feststellen. Es ist ja gewiß von vornherein im höchsten Maße wahrscheinlich, daß sie es thun; kenntlich wären die aus ihnen hervorgegangenen Embryonalstadien wohl ohne Zweifel daran, daß die karyokinetischen Figuren der Stammzellen, bei normal verlaufener Richtungskörperbildung, drei Chromosomen anstatt der typischen zwei oder vier aufweisen müßten. Ich richtete deshalb mein Augenmerk darauf, in den in Furchung eingetretenen Eiern der fraglichen Würmer Teilungsfiguren mit drei Schleifen aufzufinden. Ich fand nur ein einziges, nicht ganz sicher zu analysierendes vierzelliges Stadium, wo drei Chromosomen vorhanden zu sein schienen, das Ergebnis war also eigentlich ein negatives. Doch kann dasselbe nichts gegen die Annahme der Entwicklungsfähigkeit beweisen, wenn man bedenkt, daß auf 800 Eier nur eines mit Kreuzbefruchtung angetroffen wird, daß mir ferner nur relativ wenige Eier in Furchung zur Verfügung standen, und daß ja auch unter diesen nur wieder ein kleiner Bruchteil eine Zählung der Chromosomen zuläßt.

Die Lücke, die meine Beobachtungen hier ließen, wird nun aufs schönste ausgefüllt durch eine soeben erschienene Arbeit von V. HERLA (10). Dieser Forscher fand nämlich einen Pferdespulwurm, dessen befruchtete Eier in der ersten Furchungsspindel ausnahmslos drei Chromosomen enthielten, und vier andere Würmer, wo neben Eiern mit vier Chromosomen ungefähr ebenso viele mit dreien zur Beobachtung kamen. HERLA war nun nicht in der Lage, mit Sicherheit aufzuklären, woher diese abnorme Dreizahl stammt. Denn die Befruchtungsstadien der in Rede stehenden Würmer waren nicht erhalten worden. Er konnte nur im allgemeinen feststellen, daß die Richtungskörper die normale Chromosomenzahl des Typus *bivalens* enthielten, daß sonach Verschleppungen, wie sie zuerst BOVERI (3, 4) beschrieben hat, und wie sie zu einer abnormen Chromosomenzahl in der Furchungsspindel führen können, nicht in Frage kommen. So blieb nichts übrig als die

Annahme, daß die Verminderung der Normalzahl um ein Element dem Spermatozoon zur Last gelegt werden müsse, daß, mit anderen Worten, dieses nur ein Chromosoma geliefert habe, also der Varietät univalens angehören müsse.

Dieser Schluß, daß die fraglichen Eier aus einer Kreuzbefruchtung hervorgegangen seien, wurde dadurch noch erheblich gefestigt, daß HERLA bei diesen Eiern mit drei Chromosomen stets die eine Schleife wesentlich kleiner fand, als die beiden anderen, was vollkommen mit der auch von mir konstatierten Thatsache stimmt, daß die Chromosomen von univalens stets kleiner sind, als die von bivalens. Zusammengehalten mit meinen Ergebnissen, scheinen mir die von HERLA ermittelten Thatsachen in der That nur als das Resultat einer Kreuzbefruchtung gedeutet werden zu können, und da dieser Forscher solche Eier bis zu fertigen Embryonen sich normal entwickeln sah, muß wohl angenommen werden, daß auch vollständig normale ausgewachsene Individuen aus ihnen hervorgehen können.

Solche zu besitzen und die Geschlechtszellen, die sie produzieren, zu studieren, wäre von großem Interesse. Da dieser Fall wohl nicht so leicht eintreten wird, mögen einstweilen einige Vermutungen über diesen Punkt gestattet sein. Bis zu der letzten Teilung der Ovogonien, bezw. der Spermatogonien werden sich wohl die drei Chromosomen unverändert weitervererben. In den Ovocyten bezw. Spermatoocyten dagegen, wo ja bei allen untersuchten Tieren die Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte stattfindet, würden die Kerne vor die Aufgabe gestellt, die ungerade Zahl drei auf die Hälfte zu vermindern. Falls die Reduktion bei *Ascaris* in der gleichen Weise zustande kommt, wie es RÜCKERT (11) kürzlich in einer meisterhaften Abhandlung für *Cyclops* nachgewiesen hat, nämlich dadurch, daß je zwei Chromosomen des Ovocytenkernes miteinander verklebt bleiben, um dann in der zweiten Richtungsspindel auf das Ei und den zweiten Richtungskörper verteilt zu werden, so ist ein normaler Verlauf dieses Reduktionsprozesses ja nur für eine gerade Chromosomenzahl denkbar. Bei der Zahl drei muß eines übrig bleiben, das keinen Partner findet, und dieses müßte wohl bei der Teilung der zweiten Richtungsspindel gänzlich directionslos je nach Zufall in das Ei oder in den Richtungskörper gelangen. So würde also die Wahrscheinlichkeit dafür sprechen, daß die reifen Eier und Spermatozoen zur Hälfte zu univalen, zur Hälfte zu bivalen werden.

Im natürlichen Verlauf der Dinge wird ja eine solche Kom-

plikation kaum jemals vorkommen. Nach den Erfahrungen, die mir Herr Prof. BOVERI mündlich mitteilt, dürfte das gemeinsame Vorkommen beider Varietäten in einem Pferde in 100 Fällen von *Ascaris*-Infektion noch nicht einmal angetroffen werden, was ja auch nach der Art der Infektion begreiflich ist. Und da nun sicher von Millionen von Embryonen, die im Freien der Übertragung in einen Wirt harren, kaum einer an dieses Ziel gelangt, so sind die Aussichten, daß ein kreuzbefruchtetes Ei zur vollen Entwicklung gelangt, fast verschwindend klein zu nennen.

Was nun die weitere Frage anlangt, ob sich im anatomischen Bau zwischen den Trägern der beiden Varietäten Unterschiede nachweisen lassen, so stellte ich hierüber sehr eingehende Untersuchungen an einer großen Zahl von Individuen an. Vor allem prüfte ich die Merkmale, welche A. SCHNEIDER (12) zur Speciesunterscheidung der Nematoden aufgestellt hat, das sind: Anordnung der Kopf- und Schwanzpapillen, sowie die Form der Lippen.

Am männlichen Schwanzende finden sich Papillen von zweierlei Gestalt, solche mit einem einfachen und solche mit zwei Subkuttikularkegeln; letztere hat man sich aus der Vereinigung zweier einfacher Papillen entstanden zu denken. Diese Papillen nun mit zwei Kegeln haben in ihrer Lage als postanale Papillen ein ganz konstantes Vorkommen und werden demgemäß hauptsächlich zur Bestimmung der Species verwendet. Für *Ascaris megalocephala* sind vier postanale Doppelpapillen und vier einfache Papillen charakteristisch. Die Anordnung dieser Papillen fand ich für alle Exemplare beider Varietäten konstant. Desgleichen hatte die Untersuchung der Lippen, sowohl in Bezug auf Stellung, als auch betreffs der Symmetrie ihrer einzelnen Teile ein negatives Ergebnis.

Glaubte ich anfangs in manchen Punkten Unterschiede feststellen zu können, so ergab stets die Heranziehung neuer Individuen, daß es sich nur um Variationen handelte, die beiden Typen in gleicher Weise zukommen. Da nach einer Theorie WEIS-MANN'S (13) eine Tierform um so weniger variieren kann, je geringer die Zahl der Chromosomen ist, achtete ich auch darauf, ob sich vielleicht bei dem univalen Typus eine geringere Variabilität zeigte, als bei dem bivalen. Dieses schien jedoch durchaus nicht der Fall zu sein.

Endlich ergab auch eine makroskopische und mikroskopische Untersuchung der inneren Organisation und der histologischen

Struktur durchaus keine greifbaren Unterschiede. So blieb nur eines übrig, woran man die beiden Varietäten auch ohne Zählung der Chromosomen unterscheiden kann, das ist die Größe der reifen Geschlechtszellen.

Sowohl die Eier wie die Spermatozoen von univalens sind kleiner als die von bivalens, und zwar ergaben meine Messungen für die Eier bei bivalens einen Durchmesser von 0,078—0,088, bei univalens von 0,065—0,07 mm, wonach also die größten Eier von univalens immer noch kleiner bleiben, als die kleinsten von bivalens. Auch in der Dicke der vom Ei abgeschiedenen Perivitellinhüllen macht sich dieser Unterschied geltend.

Man könnte nach diesem Verhalten daran denken, daß überhaupt alle Zellen von univalens kleiner wären, als die von bivalens, und so vielleicht auch die ganzen Tiere etwas kleiner blieben; doch war eine Entscheidung hierüber nicht möglich und dürfte bei den vielen Fehlerquellen, die zu berücksichtigen sind, überhaupt kaum möglich sein.

Fasse ich meine Resultate und das sonst Bekannte zu einem abschließenden Urteil zusammen, so ist fürs Erste als sicher zu betrachten, daß die eine Varietät irgend einmal aus der anderen entstanden ist. Wie dies geschehen ist, entzieht sich unserem Urteil; doch wären Verschleppungsprozesse von Chromosomen, wie sie BOVERI (3, 4) genau beschrieben hat, sehr wohl geeignet, eine Erhöhung oder Verminderung der Schleifenzahl um das Doppelte zu erklären und so, wenn derartige abnorme Fälle durch einen Zufall zur Vermehrung gelangen, die Überführung des ursprünglichen Zahlentypus in einen anderen zu bewirken. Des weiteren lehren meine Beobachtungen, daß seit dieser Spaltung eine selbständige Umbildung beider Typen kaum stattgefunden hat. Denn die verschiedene Größe der reifen Sexualzellen dürfte wohl unmittelbar durch die verschiedene Menge des Chromatins bedingt sein. Eher könnte der Umstand, daß das einzelne Chromosoma von univalens kleiner ist, als das von bivalens, als eine beginnende Divergenzerscheinung bezeichnet werden. Auch die Fruchtbarkeit der beiden Varietäten untereinander trotz einer wahrscheinlich vorhandenen gewissen Abneigung gegen Kreuzbegattung und Kreuzbefruchtung lehrt, daß dieselben einander außerordentlich nahe stehen.

Zum Schlusse möchte ich noch einige Angaben SCHNEIDER's, die mit meinen³¹ Resultaten differieren, modifizieren. Nach genanntem Autor sollen die vier präanalen Papillen in einer Reihe hintereinander stehen, um dann einer Anordnung von zwei und drei nebeneinander Platz zu machen. Ich kann indes wohl behaupten, daß die Inkonstanz die im weiteren Verlauf an der präanalen Papillenreihe hervortritt, sich auch auf jene vier ersten ausdehnt. So fand ich neben jenen vier hintereinander liegenden in ebensoviel Fällen drei und zwei, seltener eine, fünf und sechs; in einem Falle sogar einmal sieben hintereinander in einer Reihe. In letzterem Falle saßen auf der entgegengesetzten Seite nur zwei Papillen hintereinander. Nicht selten kommt es auch vor, daß etliche in einer Reihe nebeneinander stehende Papillen so nahe zusammenrücken, daß Doppelpapillen entstehen. Die von SCHNEIDER erwähnte Papille am vorderen Afferrande habe ich an keinem Exemplare nachzuweisen vermocht und darf ich, in Anbetracht der großen Anzahl mit peinlichster Sorgfalt untersuchten Tiere, an einem konstanten Vorkommen derselben Zweifel hegen. Zu erwähnen ist noch, daß die postanalen einfachen Papillen stets wesentlich kleiner sind als die präanalen. Die im ganzen sich ergebende Afterpapillenzahl von 79—105 nach SCHNEIDER kann ich bestätigen.

Was die Gestalt der Lippen anbetrifft, so weicht meine Untersuchung von der SCHNEIDER's auch hier etwas ab. So giebt SCHNEIDER Taf. I, Fig. 1 seiner Monographie der Oberlippe an ihrem vorderen Rande eine etwas geschweifte Form, so daß der jenseits der beiden seitlichen Einkerbungen liegende Abschnitt einer abgestumpften, an ihrem Ende etwas eingedrückten Pyramide gleicht. Ebenso zeigt die Lippenbasis rechts und links von der Medianebene jederseits eine starke Einkerbung. Beide Angaben fand ich an den von mir daraufhin geprüften Würmern nicht bestätigt. Es verhält sich die Sache vielmehr so, daß von jeder Lippe, wenn man sich dieselbe mittelst einer durch die beiden seitlichen Einschnitte gelegten geraden Linie in einen vorderen und hinteren Teil zerlegt denkt, jener vordere Abschnitt einer um ein Viertel ihrer Länge abgestumpften Pyramide gleicht, und der hinter jener Linie gelegene Teil eine nierenförmige Gestalt hat. Für die Unterlippen gilt noch, daß sie wesentlich spitzer sind als die Oberlippe. Ebenso ist die seitliche Lippeneinkerbung im allgemeinen weniger tief und mehr horizontal gerichtet. Einen Lobus impar konnte

ich gleich SCHNEIDER für *Ascaris megalcephala* nicht nachweisen. Den Verlauf des Zahnrandes, sowie die Stellung der Papillen fand ich für beide Varietäten in der von SCHNEIDER angegebenen Weise.

Am Schlusse der Abhandlung sei es mir gestattet, Herrn Prof. Dr. TH. BOVERI für die gütige Überweisung dieser Arbeit, sowie für die reiche Unterstützung bei Anfertigung derselben meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Verbindlichsten Dank auch Herrn Polizei- und Sanitätstierarzt DÜLL für das lebenswürdige Entgegenkommen bei Erwerbung des Materials am hiesigen Schlachthofe.

Tafelerklärung.

Alle Abbildungen sind bei Anwendung eines Apochromat-Objektives von Zeiß (homogene Immersion N. A. 1,30, Aequ.-Brennweite 2 mm) mit Hilfe des Abbe'schen Zeichenapparates entworfen.

Tafel X.

Alle Figuren beziehen sich auf die Differenzierung in somatische und Propagationszellen bei Nematoden.

- Fig. 1—4. *Ascaris lumbricoides*.
 Fig. 5—8. *Ascaris rubicunda*.
 Fig. 9—11. *Ascaris labiata*.

Tafel XI.

Fig. 12—25. Verschiedene Stadien des Befruchtungsvorganges bei *Strongylus tetracanthus*; in

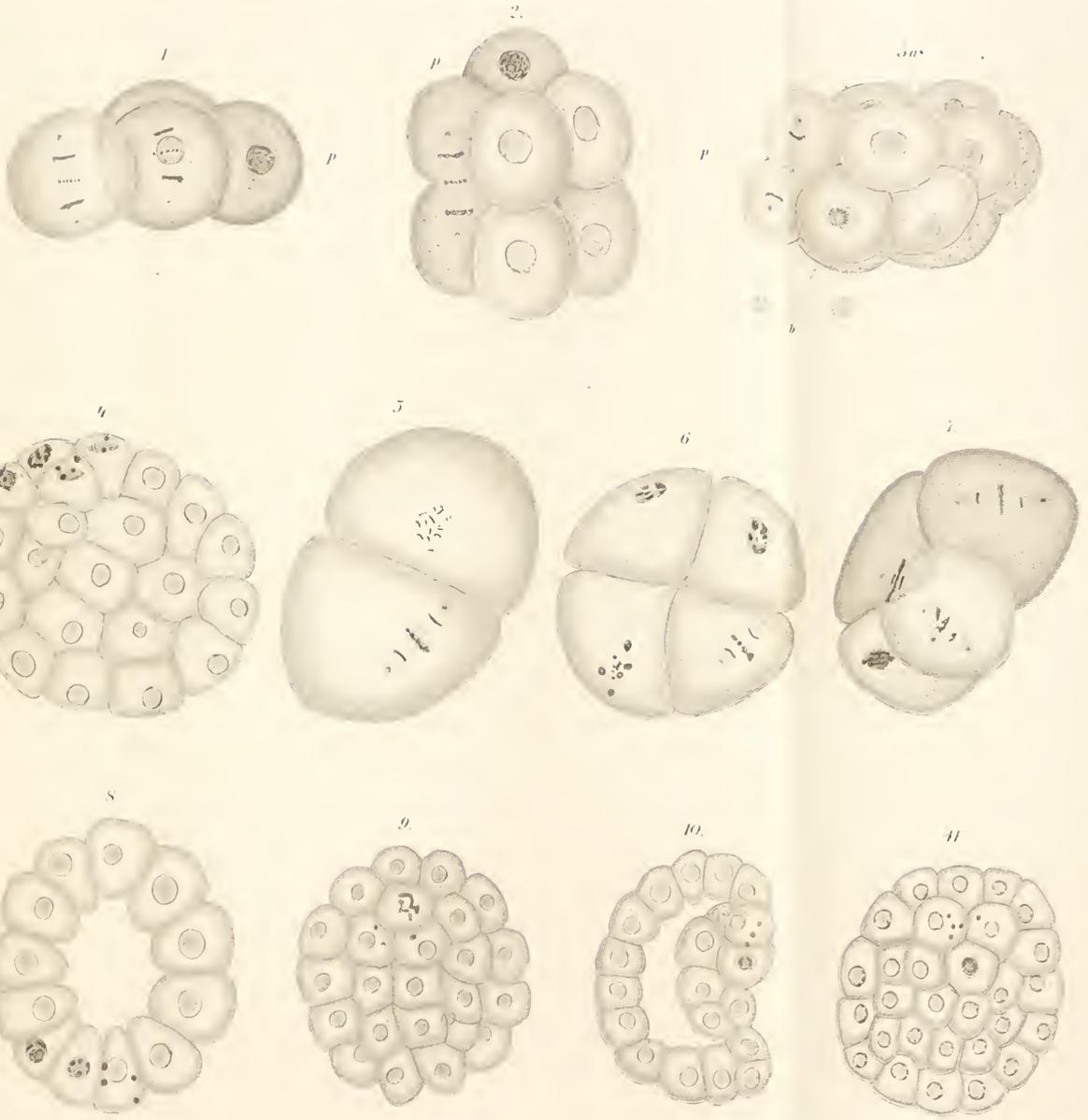
Fig. 22—25 sind verschiedene Stadien eines abnormen Verlaufes dargestellt, dessen in Fig. 25 abgebildetes Endstadium das Vorhandensein eines Eicentrosoma vortäuschen könnte.

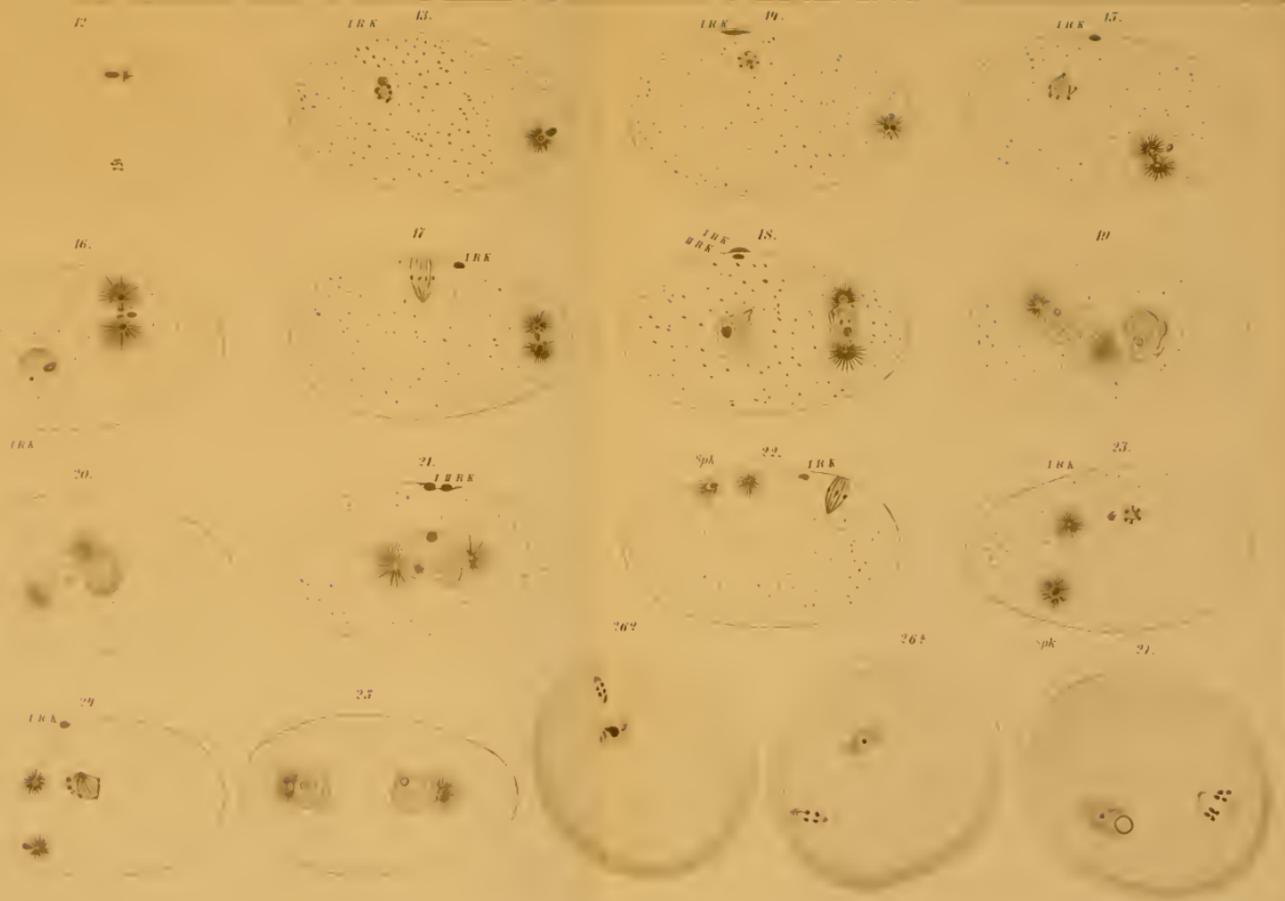
Fig. 26. Zwei Eier von *Ascaris megalocephala univalens* im Stadium der ersten Richtungsspindel, *b* von einem Spermatozoon der gleichen Varietät, *a* von einem der Varietät *bivalens* befruchtet.

Fig. 27. Ei von *Ascaris megalocephala bivalens* vom gleichen Stadium, befruchtet durch ein Spermatozoon der Varietät *univalens*.

Litteratur-Verzeichnis.

- 1) BERGH, Kritik einer modernen Hypothese von der Übertragung erblicher Eigenschaften. Anat. Anz., 15. Jahrg., No. 383.
 - 2) BOVERI, Über Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eies von *Asc. meg.* Anat. Anz., 1887.
 - 3) — Zellstudien, Heft 1. Jena 1887.
 - 4) — Zellstudien, Heft 2. Jena 1888.
 - 5) — Über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei *Ascaris megalocephala*, nebst Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der Nematoden. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. VIII, 1892.
 - 6) CARNOY, I. Conférence, II. Appendice. La Cellule, Tome III, Fasc. 2.
 - 7) FOL, Die Centrenquadrille, eine neue Episode aus der Befruchtungsgeschichte. Anat. Anz., Jahrg. 6, No. 9—10, 1891.
 - 8) HENKING, Über plasmatische Strahlungen. Verhandl. d. Deutschen zool. Gesellsch., 1891.
 - 9) HERTWIG, O., Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Archiv für mikroskop. Anat., Bd. 36, 1890.
 - 10) HERLA, V., Etude des variations de la mitose chez l'ascaride mégalocéphale. Archives de Biologie, Tome XIII, 1894.
 - 11) RÜCKERT, Zur Eireifung bei Copepoden. Anatom. Hefte, 1894.
 - 12) SCHNEIDER, Monographie der Nematoden. 1866.
 - 13) WEISMANN, Amphimixis. Jena 1891.
 - 14) VEYDOVSKY, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. 1888/92.
-





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1895

Band/Volume: [NF_22](#)

Autor(en)/Author(s): Meyer Oscar

Artikel/Article: [Celluläre Untersuchungen an Nematoden-Eiern. 391-410](#)