

Abnormitäten in der Furchung von *Ascaris lumbricoides*.

Von

Kristine Bonnevie,

Konservator an der Universität Kristiania.

(Aus dem zoologischen Institute zu Würzburg.)

Hierzu Tafel IV—VI und 1 Figur im Text.

Während ich im zoologischen Laboratorium in Würzburg mit einer Untersuchung über die Chromatindiminution bei *Ascaris lumbricoides* (1) beschäftigt war, sind mir zwei Zuchten von Ascariseiern auffallend gewesen durch das häufige Vorkommen gewisser Abnormitäten unter den jüngeren Furchungsstadien. — Später habe ich diese Zuchten einer genauen Untersuchung unterworfen. Obwohl meine Resultate kein völlig abgeschlossenes Ganzes bilden, enthalten sie doch Punkte von allgemeinerem Interesse; und da das Eintreten dieser abnormen Bildungen mehr auf Zufall als auf einer bestimmten Behandlungsweise¹⁾ beruht, glaube ich schon jetzt meine bisherigen Befunde veröffentlichen zu dürfen in der Hoffnung, bei einer späteren Gelegenheit die Lücken ausfüllen zu können. Die abnorme Entwicklung geht in den beiden erwähnten Zuchten in verschiedenen Richtungen, und zwar ist sie in der einen durch ein häufiges Auftreten von abnormen Teilungsfiguren charakterisiert (Taf. IV und V), während sich in der anderen (Taf. VI) eine Neigung zeigt zu einer doppelten Einschnürung einzelner Zellen.

1) Die Zuchten waren in derselben Weise behandelt wie viele andere in meinem Material (feuchte Kammer, Pepsinlösung, Alk.-Eisessig [1]) und auch unter sich ganz gleich; die abnorme Entwicklung der Eier beruht wahrscheinlich auf individuellen Unterschieden der Muttertiere.

Ich fange mit einer Beschreibung der ersteren an, da hier das Material am reichsten vorhanden war, und ich werde dann später zu zeigen versuchen, daß diese beiden abnormen Entwicklungsrichtungen wahrscheinlich auf eine und dieselbe Eigentümlichkeit der betreffenden Zellen zurückzuführen sind.

Das abnorme Verhalten dieser Zucht prägte sich nicht nur in dem Vorkommen mehrpoliger Teilungsfiguren aus, sondern auch viele zweipolige Spindeln zeigten eine völlig abnorme Entwicklung. — Ich werde zuerst eine kurze Beschreibung der einzelnen abnormen Bildungen meines Materiales vorausschicken, indem ich sie in der Reihenfolge, in welcher sie in der Entwicklung des Embryos vorkommen, bespreche, um dann später auf eine Deutung derselben zurückzukommen.

Die befruchteten Eier zeigten in überwiegender Zahl ein ganz normales Aussehen. Doch fanden sich unter ihnen einzelne, in denen die Teilungsfiguren eine auffallende Form und Lage aufweisen, so wie in Taf. IV, Fig. 1 und 2 gezeigt ist. Charakteristisch für diese ist, daß die Spindel immer peripher in der Zelle liegt, mit beiden Polen die Oberfläche derselben berührend. Die Chromosomen beider Vorkerne waren in allen diesen Fällen den Spindelstrahlen zerstreut angelagert, ohne eine Aequatorialplatte gebildet zu haben. Außerdem fanden sich unter den ungeteilten Eiern eine kleine Anzahl, in welchen vierpolige Teilungsfiguren zu sehen waren. Fig. 3 und 4 stellen solche vor; in Fig. 3 liegen im Inneren des Eies 4 Centrosomen, in Form eines Tetraeders angeordnet, und durch Spindelstrahlen unter sich verbunden (2 Pole decken sich auf der Figur, und die sie verbindende Spindel steht senkrecht auf dem Plan der Tafel). Die Chromosomen sind auf alle Spindeln verteilt auf einem Stadium nahe vor der Aequatorialplattenbildung. In Fig. 4 dagegen liegen alle Centrosomen oberflächlich in der Zelle, sind nicht unter sich durch Spindeln verbunden, und an ihren Strahlen sind die Chromosomen angeheftet, ohne irgend eine regelmäßige Anordnung zu zeigen.

Viel häufiger als im ungeteilten Ei kommen Abnormitäten vor in Furchungsstadien, wo schon 2 oder 3 Zellen vorhanden sind; Fig. 5—22 (9 und 14 ausgenommen) zeigen verschiedene Beispiele von solchen.

In Stadien, wo zwei Blastomeren vorhanden sind, habe ich nie mehrpolige Teilungsfiguren gesehen; dagegen zeigten die 2-poligen Spindeln sehr häufig einen abnormen Bau, wie dies in Fig. 5—8 und in Fig. 10 abgebildet ist.

In allen diesen Fällen liegen, ähnlich wie in Fig. 1 und 2 für das ungeteilte Ei gezeigt wurde, die Polstrahlungen ganz oberflächlich in den Zellen, und der Verlauf der Spindelstrahlen ist dadurch stark beeinflusst. Am öftesten sind Bildungen wie Fig. 5 und 6 zu finden, in welchen die beiden Pole einander sehr nahe liegen, und wo daher die dieselben verbindenden Spindeln eine eigentümliche Knickung zeigen. — In Fig. 7 ist ein Fall abgebildet, in welchem alle Chromosomen nach dem einen Pol hingezogen werden, während die andere Strahlung auf der entgegengesetzten Seite der Zelle zu sehen ist, ohne daß eine Spindelbildung zwischen beiden überhaupt zustande gekommen ist. — In Fig. 8 sieht man auch eine eigentümlich gebogene Spindel, deren einer Pol die freie Zellenoberfläche berührt, während der andere der Wand zwischen beiden Zellen angelagert ist. Die Chromosomen sind hier schon in zwei Gruppen getrennt, und die Spindelfasern sind überall deutlich zu verfolgen, obwohl sie in einem großen Bogen im Inneren der Zelle verlaufen, so daß sie nur bei verschiedener Einstellung des Mikroskopes in ihrer ganzen Länge sichtbar werden. In Fig. 10 endlich ist ein Fall abgebildet, wo beide Blastomeren abnorme Verhältnisse zeigen, indem die eine 2 ruhende Kerne enthält, während in der anderen wieder eine gebogene Spindel zum Vorschein kommt; beide Pole liegen auch hier oberflächlich, indem der eine die Wand gegen die Nachbarzelle berührt, der andere auf der freien Oberfläche unweit des ersteren zu sehen ist.

Fig. 11—13 und 15—22 zeigen Stadien, in welchen 3 Blastomeren vorhanden sind. — In Fig. 11 findet man in 2 Zellen junge ruhende Kerne, in der dritten aber wird eine abnorme Spindelbildung eben eingeleitet. Man sieht die beiden Centren ganz oberflächlich und einander sehr nahe gelegen von deutlichen Strahlungen umgeben, während die Chromosomen nach eben erfolgter Auflösung der Kernmembran einen Haufen im Inneren der Zelle bilden. — Fig. 12 und 13 stimmen in ihrer Ausbildung sehr überein; in beiden sieht man 2 Zellen von normalem Aussehen und eine dritte, die 2 große ruhende Kerne enthält und auch 2 schwach sichtbare Strahlungen.

Sehr häufig waren in diesen Furchungsstadien Bildungen, wo in einer Zelle mehrpolige Teilungsfiguren vorkommen, und überall ergab sich die Zahl der Pole als vier. — In Fig 15 und 16 haben die 4 Centrosomen ihre kinetische Wirksamkeit vor kurzem begonnen; die Strahlungen sind klein und die Pole noch nicht durch

Spindeln verbunden. Die Lage derselben ist hier überall so oberflächlich, daß sie mit ihren Strahlungen als kleine Höcker außen an der Zelle wahrzunehmen sind. In betreff der Chromosomen ist es deutlich, daß dieselben in beiden Fällen aus 2 Kernen stammen.

Fig. 17 zeigt ähnliche Verhältnisse, nur auf einem etwas späteren Stadium. Hier sind je 2 von den 4 Centrosomen unter sich durch Spindeln verbunden, und da die Pole noch oberflächlich liegen, zeigen beide Spindeln einen Verlauf ähnlich wie in den früher beschriebenen zweipoligen Zellen (s. Fig. 5 und 6).

In Fig. 18 und 19 liegen die 4 Pole weit voneinander entfernt, und auch hier alle oberflächlich. Die Chromosomen sind anscheinend ganz willkürlich auf die Sphären verteilt, und keine Spindelbildung ist zu sehen.

Fig. 20 und 21 zeigen wieder vierpolige Teilungsfiguren. Hier liegen aber alle Centren im Inneren der Zellen, und sie sind unter sich durch wohl entwickelte Spindeln verbunden. Charakteristisch ist es auch für beide Fälle, daß in allen Spindeln eine Chromatindimination zu erkennen ist.

In Fig. 22 ist ein Furchungsstadium abgebildet, das gleichfalls aus 3 Zellen besteht. 2 von diesen haben normale Teilungsfiguren mit Chromatindimination, während die dritte, die im Ruhestadium ist, eine ganze Menge kleiner Kerne enthält.

Endlich sind in Fig. 23 und 24 ein paar spätere Furchungsstadien abgebildet, in welchen dieselben abnormen Bildungen vorkommen, die schon oben für jüngere Stadien beschrieben sind. — In Fig. 23 sind 2 der 4 Zellen im Ruhezustande, während in den 2 anderen die charakteristisch geknickten Spindeln mit oberflächlich gelegenen Polen wieder zum Vorschein kommen. — In Fig. 24 sind 5 Zellen vorhanden, von denen 2 ganz junge Kerne enthalten, die dritte eine Gruppe von kleinen Kernen, während die zwei letzten, die in Vorbereitung zur Teilung stehen, je 4 Centrosomen haben, zwischen denen die Chromosomen verteilt sind. In der Zelle *B* liegen alle 4 Centrosomen oberflächlich (2 decken sich beinahe auf der Zeichnung) und keine Spindeln sind vorhanden, während in *A* 3 Centrosomen oberflächlich liegen, das vierte im Inneren der Zelle¹⁾, und eine Spindel zwischen dem letzteren und einem der oberflächlich gelegenen zu sehen ist.

1) Ist auf der Figur von einer der oberflächlichen Strahlungen gedeckt.

Durch die obigen Erörterungen habe ich die verschiedenen Erscheinungen kurz charakterisiert, in welchen die Abnormität dieser Zucht zum Vorschein kommt, und ich gehe jetzt zu einer Deutung der einzelnen Fälle über, um dann erst den Gesichtspunkt festzustellen, worunter diese verschiedenartigen abnormen Bildungen zu betrachten sind.

Die große Menge von mehrpoligen Teilungsfiguren dieser Zucht könnte ihren Grund entweder in einer weit verbreiteten Polyspermie haben, oder in einer Neigung zu Unterdrückung der Zellteilung. — Eine eingehende Betrachtung des ganzen Materiales ergibt als unzweifelhaft, daß das letztere der Fall ist, und zwar aus folgenden Gründen:

1) In den multipolaren Teilungsfiguren ist die Zahl der Pole immer 4¹⁾; sie wären also, — wenn nicht auf Unterdrückung einer Zellteilung, — alle auf Dispermie zurückzuführen; und daß eine so weit verbreitete Dispermie stattfinden sollte, ohne daß ein einziger Fall von wirklicher Polyspermie vorkommt, ist nicht wahrscheinlich.

2) Eine Betrachtung der befruchteten Eier auf Vorkern-Stadium zeigt nichts Abnormes²⁾, und wenn Dispermie die Ursache wäre, müßten beinahe die Hälfte der Eier 3 Vorkerne haben.

3) Die multipolaren Teilungsfiguren kommen im Ei außerordentlich viel seltener vor als in den späteren (3—4-zelligen) Furchungsstadien, was mit der Annahme einer dispermen Befruchtung nicht zu vereinigen wäre.

Die hier erwähnten Thatsachen, von denen vielleicht jede einzelne für sich keine absolute Beweiskraft beanspruchen kann, sprechen, alle zusammengenommen, sehr entschieden gegen eine Annahme von Polyspermie, ebenso wie eine Betrachtung der ganzen Reihe von abnormen Fällen stark zu Gunsten einer Deutung derselben als Unterdrückung einer Zellteilung spricht.

1) Einmal habe ich in einer Zelle eines 3-zelligen Keimes eine 6-polige Figur wahrgenommen, aber diesem ganz allein stehenden Falle kann keine Bedeutung zugelegt werden, und er ist wohl auf eine abnorme Dreiteilung eines Centrosoma zurückzuführen.

2) In einzelnen Fällen habe ich Eier mit 3 Kernen gesehen, doch nicht öfter, als sie auch unter ganz normalen Eiern vorkommen; sie haben hier kaum ihren Grund in Polyspermie, sondern darin, daß nach der Richtungkörperbildung 2 Eikerne sich gebildet haben.

Es zeigt sich auch durch eine solche Betrachtung, daß die abnormen zweipoligen Spindeln Vorstufen sind vor den vierpoligen, und weiter, daß die Ursache aller dieser Bildungen in einem eigentümlichen Verhalten der Centrosomen der betreffenden Zellen zu suchen ist.

Ein Rückblick auf die Beschreibung der einzelnen Fälle ergibt als gemeinsam für alle abnormen zweipoligen Teilungsfiguren, daß die Centrosomen eine ganz oberflächliche Lage einnehmen. — Dies ist bei den normalen Teilungen bei *A. lumbrioides* auf dem Spindelstadium nicht der Fall; nach jeder Zellteilung rücken zwar beide Centrosomen normal ganz an die Oberfläche der Zellen hinaus, wo sie während der allmählichen Rückbildung der Polstrahlung eine Zeitlang verbleiben. Vor der nächsten Teilung wandert aber das Centrosoma oder seine beiden Abkömmlinge ins Zelleninnere hinein; noch vor der Auflösung der Kernmembran sieht man, wie auf Fig. 14 abgebildet, die beiden Tochtercentrosomen dem Kern dicht angelagert, und von dieser Stelle aus fangen sie normal ihr Mitwirken bei der Spindelbildung an.

In den hier betrachteten Fällen ist es nun augenscheinlich, daß diese Wanderung der Centrosomen ins Zelleninnere hinein unterblieben ist. In seiner oberflächlichen Lage teilt sich das Centrosoma; die beiden Tochtercentrosomen wandern, indem sie sich voneinander entfernen, noch immer der Zellenoberfläche entlang, und von dieser Stelle aus vermitteln sie die nächstfolgende Spindelbildung. Dies wäre die erste unserer Beobachtung zugängliche Ursache der späteren abnormen Bildungen.

Geht man noch weiter zurück, dann stellt sich die Frage, worin dieses eigentümliche Benehmen der Centrosomen seinen Grund hat, ob dieser in den Centrosomen selbst zu suchen ist, oder vielleicht im Protoplasma der betreffenden Zelle. Auf diese Frage geben meine Befunde keine Antwort; nur so viel geht daraus deutlich hervor, daß die Tätigkeit der Centrosomen während der Kern- und Zellteilung eine geringere ist als sonst, aber nicht, ob dies auf eine Abschwächung der Centrosomen oder auf einen gesteigerten Widerstand des Protoplasmas zurückzuführen ist.

Werfen wir jetzt wieder einen Blick auf die verschiedenen Folgen dieser abnormen Neigung.

Fig. 1 und 2 repräsentieren beide die Teilung des befruchteten Eies; man sieht da noch die Chromosomen der beiden Vorkerne in zwei Gruppen getrennt. Eine periphere Lage der Vorkerne, wie sie die beiden Figuren voraussetzen, ist nichts Außer-

gewöhnliches, aber peripher gelegene Spindeln, wie diese, kommen doch normal nicht vor, da die Centrosomen selbständig ihre richtige Lage in der Zelle einnehmen und dann die Chromosomen zwischen sich einordnen. Hier scheint es, daß das Centrosoma zuerst — wie das bei einer so peripheren Lage der Vorkerne leicht denkbar ist — zufällig ganz oberflächlich in der Zelle gelegen war, und später sozusagen an die Oberfläche gebunden geblieben ist, so daß die Tochtercentrosomen von dieser Stelle aus die Kernteilung dirigieren müssen. In Fig. 1 scheint es, daß der Trieb zu einem Eindringen ins Innere der Zelle sich an den Centrosomen noch geltend gemacht hat, und daß dadurch ein Zug auf die Oberfläche ausgeübt und die beiden Einbuchtungen derselben bewirkt worden sind.

Eine Folge der peripheren Lage der Spindel — in erster Linie also der Abschwächung der Centrosomenthätigkeit — wäre es dann, wenn in diesen Eiern keine Durchschnürung des Zelleibes erfolgen würde, was durch einen Vergleich mit den späteren Stadien unbedingt anzunehmen ist.

In Fig. 3 und 4 ist in dieser Weise eine Teilung unterdrückt; diese Figuren repräsentieren also in Wirklichkeit das zweizellige Stadium mit den beiden Zellen P^1 und S^1 . — Sie sind unter sich verschieden in betreff des Verhaltens der Centrosomen¹⁾. In Fig. 3 sind die 2 Centrosomen, die sich nach Unterdrückung der Teilung in der Zelle befanden, vor der nächsten Teilung in die Zelle hineingewandert, und die 4 Tochtercentrosomen haben eine regelmäßige Anordnung der Chromosomen der beiden Kerne bewirkt. In Fig. 4 dagegen haben sich die Centrosomen noch nicht von der Zellenoberfläche getrennt; die 4 Tochtercentrosomen sind, weit voneinander entfernt, von deutlichen Polstrahlungen umgeben, aber nicht durch Spindeln unter sich verbunden. Die Chromosomen sind auf die 4 Strahlungen verteilt, wie es scheint ganz regellos.

Ein Vergleich zwischen dem normalen Zweizellenstadium der *A. lumbricoides* und diesen abnormen, wo die Teilung des Protoplasmas unterdrückt ist, ergibt in betreff des Verhaltens der Centrosomen eine Thatsache von Interesse. Normal unterscheiden sich die 2 ersten Zellen P^1 und S^1 äußerlich sehr wenig voneinander, so lange sie in Ruhe sind. Aber die Vorbereitung zur

1) Auf eine Deutung dieses Unterschiedes komme ich später (p. 92) zurück.

nächsten Teilung tritt in der Zelle S^1 immer zuerst auf und erst, wenn diese schon geteilt ist, findet man eine Spindelbildung in P^1 . — Hier dagegen, wo die Centrosomen und die Kerne sich normal geteilt haben, während das Protoplasma beider Zellen noch gemischt ist, fängt die Wirksamkeit beider Centrosomen gleichzeitig an, — eine Thatsache, die dafür spricht, daß der normale Unterschied im Teilungsrhythmus der Zellen auf einer Verschiedenheit der Protoplasmabeschaffenheit beruht, während die Centrosomen beider Schwesterzellen unter sich gleichwertig sind.

Zwischen den beiden Stadien, die in Fig. 1 u. 2 und 3 u. 4 abgebildet sind, wäre ein ungeteiltes Ei mit 2 Kernen einzuschalten, dem normalen Ruhestadium nach der ersten Teilung entsprechend. — Daß ich solche Bildungen gesehen habe, ist sehr wahrscheinlich; da sie sich aber in nichts von dem Vorkernstadium des befruchteten Eies unterscheiden würden, konnte ich nie mit Sicherheit behaupten, ein solches Zwischenstadium vor mir zu haben.

Während im ungeteilten Ei die in Rede stehenden abnormen Bildungen verhältnismäßig sehr selten vorkommen, sind sie in Furchungsstadien mit 2—3 Blastomeren außerordentlich häufig. Dieser Unterschied läßt sich durch das Verhalten der Centrosomen vor dem Eintritt ihrer kinetischen Wirksamkeit bei den betreffenden Teilungen erklären. — Wenn nämlich die Ursache der abnormen Teilungen in einer oberflächlichen Lage der Centrosomen während des ganzen Teilungsvorganges zu suchen ist, so ist es klar, daß die Möglichkeit für das Eintreten einer solchen eine weit größere ist zwischen der ersten und zweiten Teilung des Eies, wo das Centrosoma auch normal zu einer gewissen Zeit die Zellenoberfläche berührt, als vor der ersten, da hier eine Berührung zwischen beiden wohl nur zufällig durch eine ganz periphere Lage der Vorkerne bewirkt werden kann. — Man könnte dann hieraus schließen, daß das abnorme Verhalten der Centrosomen nicht auf einem aktiven Trieb in diesen selbst beruht, sondern darauf, daß sie, wenn sie erst mit der Zellenoberfläche in Berührung geraten sind, abnorme Schwierigkeiten haben, von derselben loszukommen.

Während in Fig. 3 und 4 die ungeteilte, mit 4 Centren ausgestattete Zelle dem normalen zweizelligen Zustand entspricht, ist dieser in Fig. 5—8 wirklich eingetreten. Hier ist überall die Ursomazelle I (S^1) in Vorbereitung zur Teilung, während die Propagationszelle (P^1) immer noch in Ruhe ist. In Fig. 10 und 11 sieht man den Teilungsvorgang in der Zelle P^1 eingeleitet, während in S^1 die Teilung vollendet ist (in Fig. 10 ist nur der Kern geteilt).

Ein Blick auf diese Figuren genügt, um zu zeigen, wie das Aussehen der Teilungsfiguren von Zufälligkeiten bestimmt wird, sobald die reguläre Wirksamkeit der Centrosomen in irgend einer Weise gehemmt ist. Wo das Centrosoma nach der vorigen Teilung liegen geblieben ist, da teilt es sich wieder; und die Form der Spindeln ist abhängig von dem Zeitpunkt, zu welchem die Tochterstrahlungen stark genug sind, um die Chromosomen an sich heranzuziehen, oder mit anderen Worten: von den zufälligen Lagebeziehungen zwischen Kern und Centrosoma; und so kann auch der Fall eintreten, daß alles Chromatin an die eine Sphäre angezogen wird, ohne daß eine Spindel überhaupt zustande kommt. (Fig. 7).

Während man für die erwähnten Figuren in den meisten Fällen voraussetzen darf, daß die erste Teilung des Eies normal verlaufen ist, ist dies bei Bildungen, wie der in Fig. 10 dargestellten, kaum möglich; die Lage der Tochtercentrosomen läßt sich hier kaum auf eine normale Spindelbildung in der vorigen Zellengeneration zurückführen. Nur so läßt sich diese Bildung erklären, daß nach einer Teilungsfigur, wie den in Fig. 1 und 2 abgebildeten, eine Durchschnürung der Eizelle doch ausnahmsweise erfolgt ist und daß das Centrosoma seinen Platz nahe an der Zellengrenze während des darauf folgenden Ruhestadiums behalten hat.

Die Annahme, daß die hier besprochenen Stadien mit abnormen Teilungsfiguren Vorläufer einer Unterdrückung der Zellteilung sind, hat eine direkte Stütze in Bildungen, wie der in Fig. 8 dargestellten. Hier sind die Chromosomen in Tochtergruppen getrennt, und diese sind schon nahe an den Spindelpolen gelegen, ohne daß man auch die geringste Andeutung zu einer Einschnürung des Zellkörpers sehen kann, während normal zu dieser Zeit eine deutliche Furche nachweisbar ist (siehe Fig. 9).

Auffallend ist es bei einer Betrachtung aller dieser abnormen zweipoligen Spindeln, daß nie eine wirkliche Aequatorialplatte zur Ausbildung kommt. Ueberall liegen die Chromosomen in gänzlich ungeordneten Gruppen zwischen beiden Spindelpolen, und es ist kaum wahrscheinlich, daß für die Tochterkernbildung eine normale Trennung der beiden Spaltheilften der einzelnen Chromosomen bewerkstelligt wird. — Man könnte einwenden, daß Bildungen, wie Fig. 5, 6 und 10, vielleicht nur kurze Uebergangsstadien repräsentieren, und daß durch das weitere Entfernen der beiden Centrosomen zuletzt eine normal aussehende Spindel mit Aequatorialplatte hergestellt werden könnte. Aber erstens zeigt Fig. 8, daß

auch auf so vorgeschrittenen Stadien die Chromosomen keine normale Anordnung haben; sie bilden keine Tochterplatten, nur eben zwei Gruppen — und zweitens sieht man aus häufig vorkommenden Bildungen, wie den in Fig. 12 und 13 dargestellten, daß die Lageverhältnisse der Centrosomen in der Zelle nach vollendeter Kernteilung ganz regellos und abnorm sind, was darauf hindeutet, daß auch die vorhergehenden Teilungsfiguren keine normale Form und Lage gehabt haben. Diese beiden Figuren stellen Stadien vor, dem normalen vierzelligen Keim entsprechend; nur ist in der Zelle S^1 die Zellteilung unterdrückt. Alle Kerne sind in Ruhestadium und in der Doppelzelle $A-B$ sieht man noch 2 sehr schwache Polstrahlungen. Wenn man annehmen darf, daß die Centrosomen während der Ruhepause ihre bei der vorigen Kernteilung eingenommene Lage beibehalten haben — was durch die gegenseitige Lage der Kerne und Centrosomen der ganzen Reihe abnormer Bildungen dieser Zucht fast sicher scheint — so ist Fig. 12 direkt von Fig. 5 abzuleiten, wie Fig. 13 von Fig. 6.

In Fig. 15 und 16 sind Stadien abgebildet, die sich wieder direkt an Fig. 12 und 13 anschließen. Die beiden Muttercentrosomen der Zelle $A-B$ haben sich geteilt, und die Kerne sind in Auflösung begriffen. Fig. 7 repräsentiert noch eine weitere Entwicklungsstufe, indem hier eine Spindelbildung eingeleitet ist.

Auch in den in Fig. 18—21 abgebildeten Stadien ist die Zelle P^1 normal geteilt (P^2 und S^2), während die erste Teilung in S^1 unterdrückt ist, und die vierpoligen Teilungsfiguren der nächsten Teilungsschritte in voller Ausbildung zu sehen sind. Eine Betrachtung dieser 4 Figuren ergibt, daß jetzt zwei verschiedene Entwicklungsrichtungen sich geltend machen, indem die Centrosomen entweder zum zweiten Mal ihre oberflächliche Lage behalten (Fig. 18 und 19), oder wie bei der normalen Entwicklung ins Zelleninnere hineinwandern und eine regelmäßige vierpolige Spindelbildung erfolgt (Fig. 20 u. 21). Ein Vergleich zwischen Fig. 3 und 4 zeigte für das ungeteilte Ei ganz ähnliche Verhältnisse.

In den in Fig. 18 und 19 dargestellten Fällen liegen, wie schon gesagt, alle 4 Tochtercentrosomen ganz oberflächlich. Solche Stadien sind mir sehr oft begegnet, und meistens zeigt es sich, daß eine Spindelbildung unter diesen Umständen nicht zustande gekommen ist. Dies läßt sich so erklären, daß die Wirkung der Sphären über eine gewisse Entfernung hinaus zu schwach ist, um sich geltend zu machen.

Wo nämlich, wie in Fig. 15—17 abgebildet, die beiden Kerne ursprünglich sehr nahe an den Muttercentrosomen gelegen waren, so daß die Tochterstrahlungen bald nach der Teilung der Centrosomen mit den Chromosomen in Verbindung treten können — da, und nur da — werden die Tochtercentrosomen unter sich durch Spindeln verbunden, zu zweien, wie in Fig. 17, oder es bilden sich vierpolige, oberflächlich gelegene Teilungsfiguren. Wenn aber die Tochtercentrosomen schon relativ weit voneinander entfernt sind, ehe sie auf ihrer oberflächlichen Wanderung den Kernen nahe genug kommen, um durch die Polstrahlen die Chromosomen beeinflussen zu können, dann kommt kein Zusammenwirken zwischen den Sphären mehr zustande. Die Verteilung der Chromosomen wird dann eine ganz zufällige, die Spaltheilungen derselben werden nicht voneinander getrennt, sondern jeder Pol zieht an sich hin alle Chromosomen, die zufällig in seinem Bereiche liegen. — Daß dies so ist, tritt durch eine nähere Betrachtung von Fig. 18 hervor. Hier ist alles Chromatin der beiden Kerne zwischen 2 einander gegenüberliegenden Polstrahlungen verteilt, während die 2 anderen ganz chromatinfrei sind. Die beiden ersten sind sehr groß, und es scheint auf den ersten Blick, als wären sie durch eine Spindel verbunden. Doch deutet die Lage der Chromatinteile darauf hin, daß doch kein Zusammenwirken zwischen ihnen stattgefunden hat. Bei dieser Karyokinese der oberen Zelle, welche die vereinigten Blastomeren *A* und *B* repräsentiert, wäre eine Chromatindiminution zu erwarten (1), und damit als Einleitung zu derselben ein Zerfall aller Chromosomen je in 3 Stücke, von denen die 2 Endstücke später abgeworfen werden. Betrachtet man nun die Chromatinteilchen an jeder der beiden großen Polstrahlungen in Fig. 18, so ist es auffallend, wie die kleinen Körnchen immer in Reihen zu dreien oder zu zweien angeordnet sind, und man darf wohl annehmen, daß jede Reihe ein ganzes Chromosoma repräsentiert, das zum Zweck der Diminution in Zerfall begriffen ist. Die einzelnen Körnchen, die in der Mitte zwischen beiden Strahlungen liegen, sind vermutlich schon abgeworfene Endstücke einzelner Chromosomen. Möglich haben die beiden Strahlungen hier je einen Kern für sich in Anspruch genommen, — jedenfalls haben sie die ganzen ungespaltenen Chromosomen, die in ihrem Bereiche lagen, an sich gezogen und nicht, wie normal, nur die eine Hälfte derselben.

In voller Deutlichkeit zeigt sich die Chromatindiminution nur, wenn die Spindeln normal entwickelt sind, wie dies in Fig. 20

und 21 der Fall ist. Nachdem die Centrosomen während der ersten Karyokinese der Zelle S^1 ihre Lage an der Oberfläche derselben beibehalten und dadurch eine Unterdrückung der Zellteilung eingetreten ist, sind sie hier vor der Teilung der Doppelzelle $A-B$ wieder wie normal ins Zelleninnere hineingewandert, und sind auch durch ganz normale Spindeln unter sich verbunden; ein Abwerfen von Chromatinteilchen läßt sich in allen Spindeln deutlich erkennen¹⁾.

In Fig. 21 ist eine beginnende Einschnürung des Zelleibes sichtbar, und überhaupt ist durch das Einwandern der Centrosomen in die Zelle auf diesem Stadium die Möglichkeit gegeben für eine Rekonstruktion der normalen Verhältnisse, wenn sich nämlich die durch Unterdrückung einer Zellteilung entstandene Doppelzelle jetzt auf einmal in 4 teilen würde. Um eine solche Vierteilung zu ermöglichen, genügt jedoch, nach BOVERI (2), nicht die Anwesenheit von 4 Centrosomen in der betreffenden Zelle; es ist auch die Anordnung des Chromatins von Bedeutung, indem keine Zellteilung zu erwarten ist zwischen 2 Centrosomen, die nicht durch Chromatin verbunden sind.

Dies stimmt vollkommen mit den Erscheinungen in Fig. 21; die Einschnürung der Doppelzelle deutet darauf hin, daß dieselbe sich nicht in 4, sondern in 2 ungleich große Tochterzellen teilen wird, und zwar so, daß die 3 Centrosomen, die unter sich nicht durch Spindeln verbunden sind, in einer Zelle liegen bleiben, während die 3 Spindeln, die alle zu dem vierten Centrosoma hinführen, durch die Zellteilung halbiert werden. — In der Zelle $A-B$ der Fig. 20 dagegen würde wahrscheinlich eine Vierteilung erfolgen; und eine normale Weiterentwicklung des Embryos wäre damit vielleicht ermöglicht.

Fig. 22 repräsentiert einen Fall, in welchem sich die Zelle S^1 normal geteilt hat (ihre Tochterzellen, A und B , sind schon wieder in Teilung begriffen), während in P^1 die Zellteilung unterdrückt ist. Die Doppelzelle, P^2-S^2 , enthält hier eine ganze Menge kleiner Kerne, und diese Bildung ist wohl auf eine Chromatinverteilung, ähnlich wie in Fig. 18—19, zurückzuführen.

Fig. 23 und 24 zeigen in den Ektodermzellen A und B dieselben abnormen Verhältnisse, die auch in ihrer Mutterzelle S^1 so häufig getroffen wurden. Ich gehe daher nicht näher auf diese

1) Ein Stadium, ähnlich denjenigen in Fig. 20 und 21 dargestellten, und zwar derselben Zucht entnommen, ist schon in meiner Abhandlung über Chromatindiminution (Fig. 8, Taf. XVI) abgebildet.

Abnormitäten ein. — Fig. 24 entspricht mit ihren 5 Zellen dem normalen achtzelligen Stadium, indem eine Zellteilung unterdrückt ist nicht nur in den beiden Ektodermzellen *A* und *B*, sondern auch in der Zelle *P*², die jetzt eine Ansammlung kleiner Kerne enthält.

In betreff des weiteren Schicksales der abnorm entwickelten Zellen habe ich nicht viel zu sagen. Wie oben erwähnt, ist eine Möglichkeit für eine normale Weiterentwicklung vielleicht noch in dem Falle vorhanden, daß die Centrosomen, nachdem eine Zellteilung unterdrückt ist, wieder in die Zelle hineinwandern. Aber auch diese Möglichkeit wird durch die verschiedenartige Anordnung der Chromosomen stark begrenzt, und die große Häufigkeit von Mißbildungen in späteren Furchungsstadien läßt darauf schließen, daß, wenn überhaupt, nur selten eine Rückkehr zu normalen Verhältnissen vor sich geht. — In den vielen Fällen, wo die Centrosomen noch bei dem zweiten Teilungsvorgang einer Zelle ihre oberflächliche Lage behalten (Fig. 4, 18 u. 19), habe ich nie irgend eine Einschnürung der Zelle gesehen, und ich würde es für wahrscheinlich halten, daß hier zum zweiten Mal die Zellteilung unterdrückt werden würde. Dann müßten aber bei der nächsten Teilung 8 Centrosomen in einer Zelle vorkommen, und obwohl ich genug Material auch von späteren Furchungsstadien durchgesehen habe, habe ich nie mehr als 4 gefunden. Dies ließe sich in zweierlei Weise erklären; entweder wäre auch in diesen Zellen mit 4 oberflächlich gelegenen Centrosomen zuletzt eine Zellteilung erfolgt, oder die Centrosomen wären von ihrer dauernden oberflächlichen Lage in der Weise beeinflusst, daß sie sich nicht weiter zu teilen vermögen.

Aus den obigen Erörterungen geht hervor, daß die Ursache der vielen Abnormitäten in dieser Zucht von *Ascaris*-Eiern in einer Abschwächung der Centrosomenthätigkeit zu suchen ist; diese Abschwächung äußert sich darin, daß die Centrosomen, wenn sie einmal mit der Zellenoberfläche in Berührung gekommen sind, abnorme Schwierigkeiten haben, dieselbe wieder zu verlassen, und daß sie daher genötigt sind, von dieser Stelle aus ihre Rolle im Teilungsmechanismus der Zelle zu spielen. — Als allgemeine Wirkungen davon haben wir gefunden, erstens daß die Spindelbildung abnorm verläuft; es werden keine Aequatorialplatten gebildet, und die Verteilung der Chromosomen wird von Zufälligkeiten stark beeinflusst, — zweitens daß die Teilung der betreffenden Zelle unterdrückt wird.

Ich gehe jetzt zu der anderen Zucht über, in welcher Abnormitäten häufig zu finden waren, die, wie ich im Anfang erwähnt habe, durch eine doppelte Einschnürung der Zellen charakterisiert waren (s. Taf. VI).

So verschieden auch die Aeüßerungen der Abnormität beider Zuchten sind, so glaube ich doch, daß sie sich auf eine und dieselbe Eigentümlichkeit der Zellen zurückführen lassen, die hier wie dort in einer oberflächlichen Lage der Centrosomen zum Ausdruck kommt.

Die Mißbildungen kommen auch in dieser Zucht meistens unter den frühesten Teilungsstadien vor, und zwar findet man sie sehr häufig in Stadien, wo die Zelle S^1 in Teilung begriffen ist; Bildungen wie Fig. 28 kommen hier oft vor. Doch habe ich sie auch nicht selten bei der ersten Teilung des Eies gesehen (Fig. 29—31) und auch zuweilen auf Stadien, wie sie in Fig. 32 und 33 abgebildet sind, wo die beiden ersten Ektodermzellen (A und B) in Teilung begriffen sind. In Fig. 32 sieht man die vordere Ektodermzelle normalerweise geteilt, während die hintere die charakteristische abnorme doppelte Einschnürung zeigt, und in Fig. 33 ist ein Fall abgebildet, wo diese beiden Zellen in drei durch enge Brücken in Zusammenhang stehende Abschnitte geteilt sind.

Es ist nicht wahrscheinlich, daß auf diese Zustände jemals eine völlige Trennung in 3 Tochterzellen folgt. Erstens habe ich auf späteren Stadien keine abnormen Bildungen gefunden, die auf eine frühere Dreiteilung einer Zelle zurückweisen könnten. Solche müßten leicht erkennbar sein, da wenigstens eine der 3 Tochterzellen kernlos sein würde; und bei der relativ großen Häufigkeit der Abnormität auf den ersten Furchungsstadien kann dieser negative Befund entschiedenes Gewicht beanspruchen. — Zweitens habe ich auch mehrmals Bildungen gesehen, die darauf hindeuten, daß später eine Regulierung der Teilung stattfindet; Fig. 29—31 zeigen eine Reihe solcher Fälle; man findet hier das Ei in 2 Zellen geteilt, obwohl auch hier augenscheinlich eine Dreiteilung eingeleitet war. Diese Regulierung kann durch eine neue Einschnürung in der Mitte zwischen den zwei ursprünglichen bewerkstelligt werden (Fig. 29, 31), oder die definitive Durchtrennung folgt annähernd der einen der beiden ursprünglichen Furchen, und die Tochterzellen werden von ungleicher Größe (Fig. 30). — Eine dritte Möglichkeit einer Regulierung wird durch den in Fig. 33 abgebildeten Fall repräsentiert; hier sind die mittleren Stücke beider Ektodermzellen sehr klein im Vergleich mit den äußeren,

und es ist wohl kaum wahrscheinlich, daß die beiden Furchen von Anfang an so nahe aneinander gelegen waren, wie es nach den Größenverhältnissen jetzt scheint. Wahrscheinlich waren die mittleren, kernlosen Teile ursprünglich ungefähr so groß wie die äußeren und nehmen jetzt immer mehr an Größe ab, indem ihr Inhalt durch die noch vorhandenen Verbindungsbrücken in die beiden kernhaltigen Teile hineingezogen wird, bis sich die normalen Verhältnisse wiederhergestellt haben.

Ich möchte noch mit einigen Worten das Verhalten der Kerne und Centrosomen in den von mir beobachteten Fällen berühren, insoweit als ihnen eine aktive Rolle bei den Einschnürungsvorgängen beigelegt werden könnte.

In betreff der Kerne ist nicht viel zu sagen. In den meisten Fällen waren die Tochterkerne schon in Bildung begriffen, und allen Merkmalen nach ist deren Teilung ganz regelrecht vor sich gegangen; die Schwesterkerne scheinen immer unter sich gleich groß zu sein und symmetrisch gelagert mit Rücksicht auf den Äquator der Zelle; in Stadien, wo eine Chromatindimination zu erwarten wäre (Fig. 32 u. 33), findet man die abgestoßenen Chromatinkörnchen — kurz alles, was die Kernteilung anbelangt, ist völlig normal. Auch die Lage des Kernes scheint keine Bedeutung für das Auftreten der Einschnürungen zu haben; gewöhnlich ist ein Tochterkern in jedem der äußeren Teile der Zelle zu finden, während der mittlere Teil kernlos ist; aber es können auch beide Tochterplatten im centralen Abschnitt liegen (Fig. 32).

Polstrahlungen waren in diesen doppelt eingeschnürten Zellen überall deutlich zu sehen, immer eine in jedem der äußeren Abschnitte, und zwar ganz oberflächlich gelegen.

Wie schon oben erwähnt, ist eine solche oberflächliche Lage der Centrosomen zur Zeit der fertig gebildeten Tochterplatten bei *A. lumbricoides* das normale Verhalten, und insofern wäre daraus nichts zu schließen, wenn nicht in derselben Zucht auch Bildungen, wie die in Fig. 25 und 26, vorhanden wären. Diese Figuren ¹⁾ zeigen, daß auch hier eine Teilung der Centrosomen und ein Auseinanderweichen ihrer Hälften zuweilen vor sich geht, noch ehe dieselben die Zellenoberfläche verlassen haben; und ein Vergleich mit den

1) Auf die Form der Zellen in diesen Figuren ist kein Gewicht zu legen. In Fig. 25 ist die eigentümliche, ringförmige Furche um die Sphären herum wohl sicher eine Schrumpfungerscheinung; ob dasselbe mit der Furche in Fig. 26 der Fall ist, konnte ich nicht mit Sicherheit entscheiden.

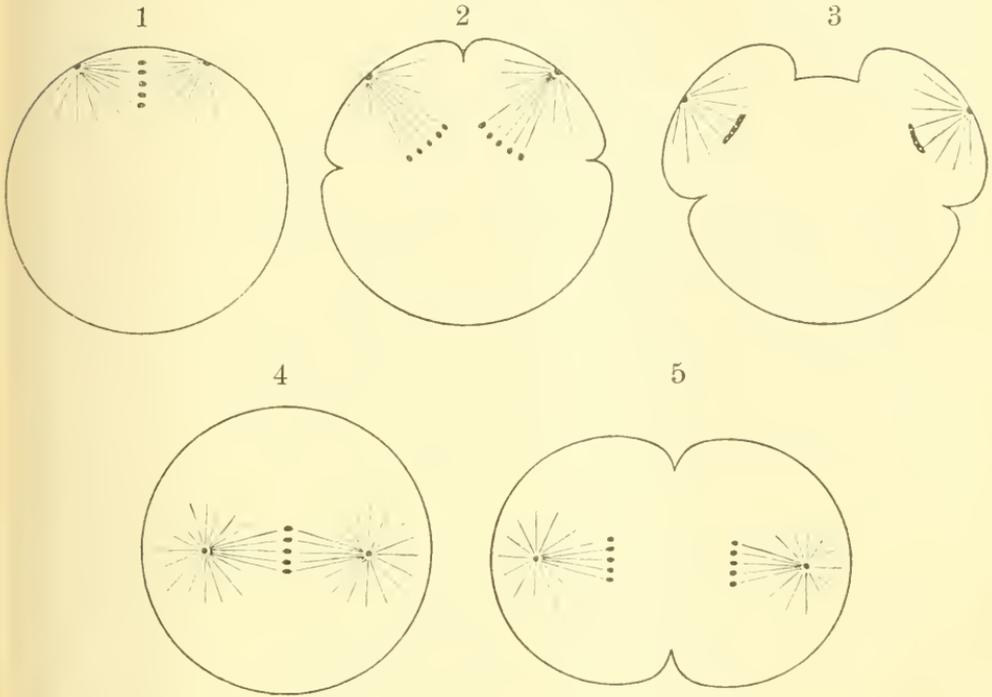
Anfangsstadien der früher beschriebenen abnormen Bildungen (Fig. 5, 6 und 11) legt den Gedanken nahe, daß auch Fig. 25 und 26 Vorstadien repräsentieren zu den so häufig vorkommenden Abnormitäten dieser Zucht, oder mit anderen Worten, daß die doppelte Einschnürung der Zellen, ebenso wie die Unterdrückung der Zellteilung in der anderen Zucht, auf eine Abschwächung der Centrosomenthätigkeit zurückzuführen sei, die darin zum Ausdruck kommt, daß die Centrosomen ihre Lage an der Zellenoberfläche während eines ganzen Teilungsvorganges nicht verlassen.

Leider sind die Anfangsstadien der abnormen Bildungen dieser Zucht sehr sparsam vertreten; und speciell in Bezug auf das Spindelstadium ist eine große Lücke vorhanden. Diese Lücke wird um so mehr fühlbar, als man, ehe sie ausgefüllt ist, nicht mit voller Sicherheit einen genetischen Zusammenhang behaupten kann zwischen den eben erwähnten, in Fig. 25 und 26 abgebildeten Stadien vor der Spindelbildung und den vielen anderen, wo die Tochterplatten schon weit voneinander entfernt sind. Immerhin darf man aus den völlig normal aussehenden, höchst regelmäßig gebildeten Tochterplatten auf eine ebenso normal ausgebildete Aequatorialplatte zurückschließen, und ein Vergleich mit den peripher gelegenen Spindeln in der zuerst beschriebenen Zucht ergibt es als wahrscheinlich, daß die Kernteilung auch hier in ähnlicher Weise vor sich gegangen ist.

Daß die Einschnürungen des Zellkörpers von der Lage der Centrosomen abhängig sind, ergibt sich durch eine Betrachtung sämtlicher Figuren als zweifellos; überall sieht man die Furchen in gewissem, rings gleichem Abstand von den Centren einschneiden und immer genau symmetrisch in Verhältnis zu diesen. Nur in dem einen Falle, der in Fig. 29a und b abgebildet ist, habe ich eine Ausnahme von dieser Regel gesehen; diesem Falle kann aber keine Bedeutung zugelegt werden, da die betreffende Teilung, bei welcher die doppelte Einschnürung sich zeigte, schon vollendet ist — die Tochterkerne sind völlig ausgewachsen, und auch die Zelle ist durch eine definitive Furche in 2 Tochterzellen zerlegt; eine Lageveränderung der Centrosomen mit den immer mehr verschwindenden Sphären ist dann wahrscheinlich nach der vollendeten Teilung eingetreten, so wie sie ZUR STRASSEN für alle Ruhestadien zwischen den Zellteilungen bei *Ascaris* beschrieben hat (6). — Sonst geht es aus allen abnormen Bildungen hervor, daß ein ursächlicher Zusammenhang zwischen Einschnürungen und Sphären vorhanden ist; und die für diese Zucht charakteristischen

doppelten Einschnürungen ließen sich vielleicht in der Weise auf die periphere Lage der Centrosomen zurückführen, wie es in den schematischen Abbildungen (Fig. A) dargestellt ist.

Fig. A.



Nach der Teilung des oberflächlich gelegenen Centrosomas entfernen sich die Tochtercentrosomen voneinander, wobei sie der Zelloberfläche entlang gleiten. Von dieser Stelle üben sie ihre Wirkung bei der Kern- und Zellteilung aus, und die erste Folge ihrer abnormen Lage wäre dann die Bildung von peripher gelegenen Spindeln (Fig. A 1), wie sie in der zuerst beschriebenen Zucht häufig vorkamen, und in Fig. 1, 2, 5, 6 etc. abgebildet sind. Fig. A 2 stellt die beginnenden Einschnürungen des Zellkörpers dar (vergl. Fig. 27, 30 und 31, Taf. VI); sie sind im ganzen Umkreis der beiden Strahlungsbereiche deutlich sichtbar, und es muß angenommen werden, daß jede Sphäre für sich einen kontrahierenden Einfluß auf das Protoplasma übt bis zu einer gewissen Entfernung von ihrem Centrum; die beiden Furchen würden dann die äußeren Grenzen derjenigen Bereiche bezeichnen, innerhalb welcher dieser Einfluß sich geltend machen kann.

In dieser Weise wäre die doppelte Einschnürung der Zellen in einfacher Weise auf die abnorme Lage der Centrosomen zurückzuführen. Bei der normalen Lage derselben zur Zeit der beginnenden Einschnürung — im Inneren der Zelle und einander diametral entgegengesetzt (Fig. A 4) — würde die Einzelwirkung jeder Sphäre in einer auf die Verbindungslinie der beiden Centren senkrechten Furche zum Ausdruck kommen; und falls der Wirkungsbereich auf beiden Seiten groß genug ist, muß in Kombination der beiderseitigen Wirkungen eine einfache Furche im Äquator resultieren, während bei einer oberflächlichen und einseitigen Lage der Strahlungscentren, wie sie hier vorausgesetzt ist, ein Zusammenfallen der Einwirkungen nur teilweise (Fig. A 2) oder gar nicht (Fig. A 3) eintreten könnte. Allerdings würde dabei, angesichts solcher Bilder, wie Fig. 28, noch weiter anzunehmen sein, daß in unserem abnormen Falle der Wirkungsbereich der Sphären wesentlich kleiner ist als normalerweise; allein dies könnte ungezwungen aus der oberflächlichen Lage der Centren erklärt werden, besonders nachdem wir aus der anderen Serie wissen, wie bei dieser Lage unter Umständen jede Wirkung auf das Protoplasma fehlt.

Damit lassen sich Bildungen verstehen, wo eine Zelle scheinbar im Begriff ist, sich durch zwei parallele Furchen in drei Stücke zu teilen (Fig. 32). Zuerst möchte ich bezüglich dieser Fälle bemerken, daß die zwei Einschnürungen einer Zelle in Wirklichkeit nie ganz parallel waren, und auch dementsprechend eine durch die Mitte aller drei Abschnitte gelegte Linie einen Bogen bilden würde. Selbst in dem in Fig. 32a abgebildeten Falle, wo, in Dorsalansicht gesehen, die drei Abschnitte in einer Ebene zu liegen scheinen, ergibt sich doch durch Drehung des Embryos, (Fig. 32 b zeigt denselben in seitlicher Ansicht), daß der mittlere Teil bedeutend höher steht als die äußeren, die völlig symmetrisch auf beiden Seiten des Embryos gelegen sind. Die gegenseitige Lage der drei Abschnitte der abnormen Zellen läßt sich für die eben besprochenen Fälle durch die schematische Darstellung in Fig. A 3 charakterisieren; und diese ließe sich in der Weise von Fig. A 2 ableiten, daß sich die Tochtercentrosomen, noch immer oberflächlich, weiter voneinander entfernt, und dadurch auch eine Verschiebung der beiden um die Sphären abgegrenzten Protoplasmabereiche bewirkt hätten.

Ich möchte in dieser Verbindung auf die große Ähnlichkeit aufmerksam machen, die zwischen diesen bei *Ascaris* abnormen

Bildungen und den normalen Furchungsvorgängen bei *Myzostoma* (DRIESCH, 5; WHEELER 7), vorhanden ist. — Ein Blick auf WHEELER'S Fig. 46 und 47 ergibt, daß bei *Myzostoma* die Sphären mit der Spindel excentrisch in der Zelle liegen, und daß die Furchen, wie in meinem Falle, in rings gleichem Abstand um die beiden Centren auftreten. In beiden Fällen reguliert sich später die Teilung, bei *Myzostoma* stets in der Weise, daß eine der zwei Furchen zur Hauptfurche wird.

Wenn nach dem oben Erörterten die Abnormitäten beider Zuchten auf eine und dieselbe Ursache zurückzuführen sind, nämlich auf eine Abschwächung der Centrosomenthätigkeit, die sich zuerst in einer oberflächlichen Lage derselben ausprägt, dann bleibt noch übrig, zu untersuchen, wodurch die ganze Verschiedenheit in der weiteren Ausbildung der Abnormitäten beider Zuchten bewirkt ist.

Ein Vergleich zwischen beiden Reihen von abnormen Bildungen ergibt als gemeinsam für beide eine oberflächliche Lage der Centrosomen, aber während in der ersten die Spindelbildung eine völlig regellose war, ohne Aequatorialplatten und mit einer ganz zufälligen Verteilung des Chromatins auf die Tochterkerne, und die Zellteilung unterdrückt wurde, findet man in der letzteren die Kernteilung ganz regulär verlaufend und eine, wenn auch auf Umwegen durchgeführte, Zerlegung des Zellkörpers in 2 Tochterzellen.

Dieser Unterschied deutet darauf hin, daß die Abschwächung der Centrosomenthätigkeit in der ersteren Zucht eine größere war als in der letzteren, was in den Kernteilungsvorgängen beider Zuchten direkt zum Ausdruck kommt. Was den Unterschied in der Teilung des Zellkörpers betrifft, so müssen hier wohl zwei Punkte auseinandergehalten werden, entsprechend den zwei verschiedenen Vorgängen, die bei der Protoplasmazerlegung der zweiten Serie eine Rolle spielen. Wir finden zuerst je eine in gewissem Abstand von jedem Centrosoma auftretende Furche, und später eine von diesen Furchen mehr oder weniger unabhängige einfache Durchtrennung des Protoplasmas zu 2 Tochterzellen. — In der ersten Serie fehlen beide Erscheinungen. Das Fehlen der Einfurchung darf wohl direkt aus einer noch geringeren Wirksamkeit der Centren (oder Sphären) als derjenigen, die in der zweiten Serie zu beobachten ist, erklärt werden; für das gänzliche Fehlen der Protoplasmadurchtrennung könnte aber weiterhin noch

ein indirekter Faktor in Betracht kommen, nämlich eine Abhängigkeit von den Verhältnissen bei der Kernteilung. Wie erwähnt, besteht ein Hauptunterschied in der Karyokinese beider Zuchten darin, daß in der ersten keine Äquatorialplatten gebildet werden, während sie in der letzteren als ganz normal angenommen werden müssen; und es wäre, nach den Beobachtungen BOVERI's (2) an Seeigeleiern, denkbar, daß eben in diesem Mangel der typischen Verbindung beider Sphären die Ursache der Unterdrückung der Zellteilung in der ersten Zucht zu suchen sei. Die doppelten Einschnürungen der zweiten Zucht wären dagegen, — wie oben auseinandergesetzt — nur auf die abnorme, oberflächliche Lage der Centrosomen zurückzuführen.

Ich möchte, ehe ich diesen Aufsatz beendige, meinen herzlichsten Dank Herrn Prof. Dr. BOVERI für sein anregendes Interesse während meiner Arbeit, sowie für seine wertvollen Bemerkungen beim Durchlesen meines Manuskriptes aussprechen.

Würzburg, Juli 1901.

Litteraturverzeichnis.

- 1) BONNEVIE, K., Ueber Chromatindiminution bei Nematoden. Jen. Zeitschr., 1901.
 - 2) BOVERI, TH., Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Sitzber. d. Phys.-med. Ges. zu Würzburg, 1896.
 - 3) — Die Entwicklung von *Ascaris megalocephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. zum 70. Geburtstage v. KUPFFER, 1899.
 - 4) — Ueber die Natur der Centrosomen. Zellenstudien, Heft 4, 1901.
 - 5) DRIESCH, H., Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese. Anhang III. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. IV, 1897.
 - 6) ZUR STRASSEN, O., Ueber die Lage der Centrosomen in ruhenden Zellen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XII, 1901.
 - 7) WHEELER, W. M., The Maturation, Fecundation and Early Cleavage of *Myzostoma glabrum* LEUCKART. Arch. de Biol., T. XV, 1897.
-

Tafelerklärung.

Alle Abbildungen sind bei Anwendung von Zeiß, Apochr. Immers. (Brennweite 2 mm) gezeichnet; Kompens.-Okular 6 ist zu den Figg. auf Taf. IV und V benutzt, während alle Figuren auf Taf. VI mit Ok. 4 ausgeführt sind. Bezeichnung der Zellen nach BOVERI (3).

Tafel IV.

Fig. 1 u. 2. Befruchtete Eier mit peripher gelegenen Spindeln.

Fig. 3 u. 4. Ungeteilte Eier mit vierpoligen Teilungsfiguren, dem normalen Zweizellenstadium entsprechend.

Fig. 5—8. Stadien von 2 Zellen. In der Zelle S^1 abnorme Spindeln mit oberflächlich gelegenen Polen.

Fig. 9. Normales Zweizellenstadium mit beginnender Teilung der Zelle S^1 .

Fig. 10. 2 Blastomeren, dem normalen Dreizellenstadium entsprechend. In S^1 ($A-B$) ist die Teilung unterdrückt, in P^1 eine abnorme Spindelbildung.

Fig. 11. Stadium von 3 Zellen. In P^1 wird abnorme Spindelbildung eingeleitet.

Fig. 12 u. 13. 3 Blastomeren, dem normalen Vierzellenstadium entsprechend. In S^1 ($A-B$) eine Teilung unterdrückt.

Fig. 14. Schnitt durch eine normale Zelle vor der Spindelbildung.

Tafel V.

Fig. 15—21. 3 Blastomeren, dem normalen Vierzellenstadium entsprechend. In S^1 ($A-B$) ist eine Teilung unterdrückt, und vierpolige Teilungsfiguren sind überall vorhanden oder in Bildung (Fig. 15—16). In Fig. 15—19 liegen alle Strahlungscentren ganz oberflächlich, in Fig. 20 u. 21 dagegen im Inneren der Zellen. In den letzteren Figuren Chromatindiminution in allen Spindeln.

Fig. 22. 3 Blastomeren, dem normalen Vierzellenstadium entsprechend. Eine Teilung ist in P^1 (P^2-S^2) unterdrückt, während die Tochterzellen von S^1 (A und B) schon wieder in Teilung begriffen sind.

Fig. 23. Stadium von 4 Zellen. In A und B abnorme Spindeln.

Fig. 24. 5 Blastomeren, dem normalen Achtzellenstadium entsprechend. In A ($a-\alpha$), B ($b-\beta$) und P^2 (P^3-S^3) Unterdrückung einer Zellteilung.

Tafel VI.

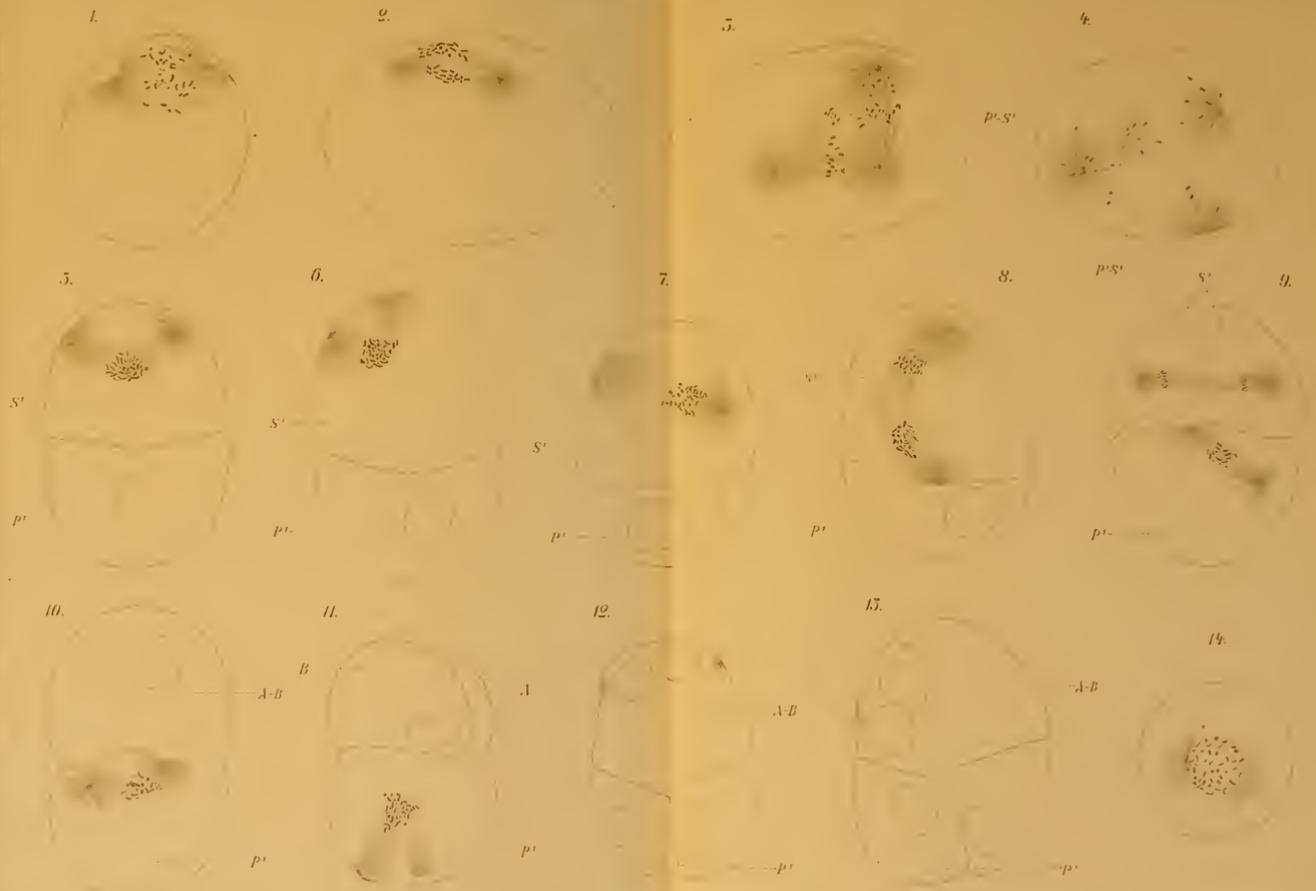
Fig. 25—28. Stadien von 2 Zellen. In S^1 die Strahlungscentren oberflächlich gelegen. In Fig. 25 u. 26 ist die Form dieser Zelle wahrscheinlich als eine Schrumpfungerscheinung zu betrachten. Fig. 27 u. 28 zeigen in S^1 doppelte Einschnürung des Protoplasmas. *R.K.* Richtungskörper.

Fig. 29a—b. Stadium von 2 Zellen, von verschiedenen Seiten gesehen. Bei der ersten Teilung des Eies sind 2 Furchen angelegt, während eine dritte zwischen ihnen zuletzt zur Teilung geführt hat.

Fig. 30 u. 31. Stadien von 2 Zellen, die durch abnorme Teilung des Eies entstanden sind. In Fig. 30 ist eine der ersten Furchen zur Hauptfurche geworden; in Fig. 31 ist das Ei durch eine neue Furche geteilt. *R.K.* Richtungskörper.

Fig. 32a—b. Stadium mit 5 Zellen, a in dorsaler Ansicht, b von der Seite gesehen. In der Zelle *B* abnorme Teilung mit doppelter Einschnürung.

Fig. 33. Stadium ähnlich wie Fig. 32. Beide Ektodermzellen, *A* und *B*, sind durch doppelte Furchen eingeschnürt und anscheinend je in drei Teile geteilt, die doch unter sich in Verbindung stehen.



15.



A-B

p¹

p¹

16.



A-B

17.



A-B

18.



A-B

p¹

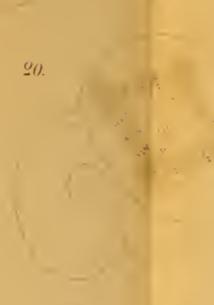
19.



A-B

p¹

20.



A-B

p¹

21.



A-B

p¹

22.



p² S²

A

B

23.



p²

A

S²

24.



B A

p² S²

A B

M S¹

S²



25.



26.



27.



28.



29 a.



29 b.



50.



51.



52 a.



52 b.



53.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: [NF_30](#)

Autor(en)/Author(s): Bonnevie Kristine

Artikel/Article: [Abnormitäten in der Furchung von Ascaris lumbricoides. 83-104](#)