MAY 1 - 1903

Ueber Mitosen bei einseitiger Chromosomenbindung.

Von

Marcella Boveri.

(Aus dem zoologischen Institut zu Würzburg.)

Hierzu Tafel XXI—XXIII und 25 Figuren im Text.

I. Material. Untersuchungsverfahren. Kurze Uebersicht über den abnormen Vorgang.

Im folgenden soll ein abnormer mitotischer Prozeß genauer analysiert werden, von dem das, was im Leben beobachtet werden konnte, bereits von Th. Boveri (5) beschrieben worden ist. Derselbe beobachtete, als er kernlose Eifragmente eines Echinus microtuberculatus-Weibchens mit Sperma von Strongylocentrotus lividus befruchtete, daß bei der ersten Teilung die gesamte von dem eingedrungenen Spermatozoon stammende Kernsubstanz in die eine Tochterzelle gelangte, während die andere nur ein Centrosoma erhielt. Die erstere teilte sich regulär weiter, ihre Abkömmlinge ordneten sich epithelial an, und es entstanden schließlich kleine geschlossene Blastulae, von denen eine 3 Tage am Leben blieb, ohne sich weiter zu entwickeln. Die andere Zelle verhielt sich zunächst ganz entsprechend; in genau gleichem Rhythmus teilte sich ihre Astrosphäre, es entstand ein Amphiaster, aber es kam in den etwa 20 genau verfolgten Fällen nicht zu einer Zellteilung. Die beiden Astrosphären aber verhielten sich weiterhin ganz so, wie wenn die Teilung eingetreten wäre. Sie vermehrten sich auf 4, 8, 16 u. s. w., genau entsprechend der Vermehrung der kernhaltigen Blastomere, so daß schließlich die noch immer einheitliche Protoplasmamasse dicht und ziemlich gleichmäßig von Strahlensonnen durchsetzt war.

Hierzu seien aus den Aufzeichnungen von Th. Boveri noch folgende Ergänzungen hinzugefügt. Das kernlose Stück beginnt sich nach einiger Zeit in sehr mannigfaltiger und unregelmäßiger Weise einzuschnüren, ohne daß zunächst eine völlige Durch-

schnürung einzutreten scheint. Die Form wird dabei immer unregelmäßiger, und schließlich zerfällt das Stück. Am nächsten Tage hatte sich bei sämtlichen isolierten Objekten der gefurchte Teil als mehr oder weniger regelmäßige Blastula von dem zerfallenden abgelöst. An ganzen Eiern und kernhaltigen Fragmenten, die mit dem gleichen Sperma befruchtet wurden, trat die Abnormität niemals ein.

Da das Material, das aus ganzen und zerschüttelten Eiern bestand, zu den beabsichtigten Bastardzuchtversuchen wegen der abnormen Chromatinverteilung nicht brauchbar war, wurde es zum Zweck einer genaueren Untersuchung der Abnormität im ganzen mit Sperma des vorher verwendeten Strongylocentrotus-Männchens befruchtet und in 12 Etappen mit Pikrinessigsäure konserviert. Dieses Material stand mir zur Verfügung, sowie 5 gleichfalls in Pikrinessigsäure konservierte, isoliert gezüchtete Objekte, die in verschiedenen Stadien abgetötet worden waren.

Nach Färbung mit Boraxkarmin ließ sich das Schicksal des Chromatins an den ganzen Fragmenten leicht verfolgen. Feinere Verhältnisse dagegen, wie etwaige Teilung der Chromosomen, Beziehungen zwischen Chromosomen und Spindelfasern, waren an den Totalpräparaten nicht deutlich genug zu sehen, und es ergab sich die Notwendigkeit, Schnitte zu machen.

Das einfachste Verfahren schien zu sein, Eier und Bruchstücke zusammen zu schneiden und erst in den Schnitten die in Betracht kommenden Fragmente auszusuchen. Es war aber äußerst langwierig, sie auf diese Weise aufzufinden. Denn wenn sie auch in genügender Zahl vorhanden waren, um sie in gefärbten Nelkenölpräparaten leicht zu finden, so ist doch der Prozentsatz im Vergleich zu den ganzen Eiern und den kernhaltigen Fragmenten ein sehr geringer. Dazu kommt noch, daß bei beliebiger Schnittführung in der Regel eine sehr genaue Analyse aller Schnitte, die zu einem Stück gehören, nötig ist, um entscheiden zu können, um was es sich handelt.

Da auf diese Weise nicht zum Ziel zu gelangen war, blieb nichts anderes übrig, als die in Betracht kommenden Bruchstücke in Nelkenöl-Deckglaspräparaten mit starker Vergrößerung (Immersion) aufzusuchen, sie dann zu isolieren und zum Schneiden einzubetten. Nach einiger Uebung gelang dies mit großer Sicherheit. Freilich gehen beim Einbetten immer einige von den winzig kleinen, mit bloßem Auge nicht sichtbaren Fragmenten verloren. Dies wurde besonders unangenehm empfunden, wenn ein zum

Schneiden bestimmtes Exemplar sich bei der Betrachtung in toto als besonders interessant erwiesen hatte. Ich suchte deshalb nach einer Methode, derartige Stücke so einzubetten, daß sie nicht verloren gehen können und daß zugleich die Herstellung guter Serienschnitte gesichert ist. Es gelang in der That, ein solches ziemlich einfaches Verfahren zu finden, und da diese Methode, Einzelobjekte, die unter der Grenze der Sichtbarkeit mit freiem Auge stehen, sicher zu schneiden, auch für manche anderen Zwecke geeignet sein dürfte, soll eine ausführliche Beschreibung des Verfahrens an anderer Stelle gegeben werden. Hier sei nur bemerkt, daß das Wesentliche darin besteht, 1) das Objekt aus der mit Xylol gefüllten feinen Pipette nicht auf den Boden des Paraffingefäßes sinken zu lassen, sondern auf eine in gewisser Höhe ausgespannte Haut, die mitgeschnitten wird, und daß 2) an dem Rahmen, über den diese Haut ausgespannt ist, Richtlinien angebracht werden, welche gestatten, die Lage des Objekts vor dem Erkalten mit der Lupe genau zu bestimmen, so daß man den Paraffinblock zurecht schneiden kann, ohne das Objekt in demselben zu sehen.

Zur Färbung der Schnitte wurde M. Heidenhain's Eisenhämatoxylinverfahren angewendet.

Ein Blick auf die Abbildungen lehrt, worin die Abnormität besteht. Der in das kernlose Fragment eingedrungene Spermakern, anstatt bei der Teilung der Spermasphäre mit beiden Tochtersphären in Beziehung zu bleiben, findet sich ausschließlich der einen Sphäre angelagert. Nur mit ihr bildet sich während des mitotischen Prozesses eine Verbindung aus, und wenn schließlich zwischen beiden Sphären die Zellteilung eintritt, gelangt das gesamte Kernmaterial in die eine Blastomere. Diese furcht sich weiter und wird zur Blastula, die kernlose geht, nachdem sich das ihr zugefallene Cytocentrum eine Zeit lang vermehrt hat, unter eigentümlichen Formänderungen zu Grunde. Eine genaue Darstellung dieser Verhältnisse und Erörterung der Fragen, die dabei auftreten, soll in den folgenden Abschnitten gegeben werden.

II. Der Verlauf bis zur Erreichung des Zweizellenstadiums.

Die frühesten Stadien, die in dem konservierten Material enthalten sind, zeigen den Spermakern als Bläschen von beträchtlicher Größe, von einer deutlichen Membran begrenzt. In diesem Bläs-

chen liegt das Chromatin meist noch zu einem Klümpchen zusammengeballt, mehr oder weniger aufgelockert. Der übrige Kernraum erscheint völlig homogen. Zwei Sphären sind stets vorhanden, die deutlich von einander getrennt sind.

Schon auf diesem Stadium ist der Grund gelegt zu der späteren Abnormität in der Teilung. Der Spermakern zeigt sich nämlich mit ganz verschwindenden Ausnahmen der einen Sphäre an- oder eingelagert, während die andere weitab liegt. Nur in den am weitesten zurückgebliebenen Eiern läßt sich noch eine gewisse Beziehung der beiden Sphären zu einander durch verbindende Faserzüge beobachten (Taf. XXI, Fig. 1), in allen folgenden sind die Sphären vollkommen voneinander getrennt, und es schiebt sich indifferentes Protoplasma mit Dotterkörnchen zwischen sie ein.

Die Umbildung des Kernes vollzieht sich so, wie es Th. Boveri (4) beschrieben hat. Es tritt kein Gerüststadium auf, sondern aus dem zuerst kompakten Chromatinkörper gehen direkt durch Auflockerung die Chromosomen hervor. Von achromatischer Kernsubstanz, die sich in dem Eikern so reichlich zeigt, ist, wie schon erwähnt, nichts nachzuweisen.

Was nun genauer die gegenseitige Lage von Kern und Sphären anlangt, so ist die Regel, daß der Kern gegen die freie Sphäre gerichtet ist, wenn auch mit gewissen leichten Abweichungen. Schon diese Abweichungen sprechen dagegen, das die freie Sphäre einen richtenden Einfluß auf den Kern ausübt. Ganz ausgeschlossen erscheint ein solcher bei einer Kernstellung, wie sie in Textfig. A zu sehen ist, oder gar gegenüber dem Fall von Echinus, welchen Th. Boveri (4) beobachtet und in Fig. 49 abgebildet hat. Man wird daher die häufige Rich-

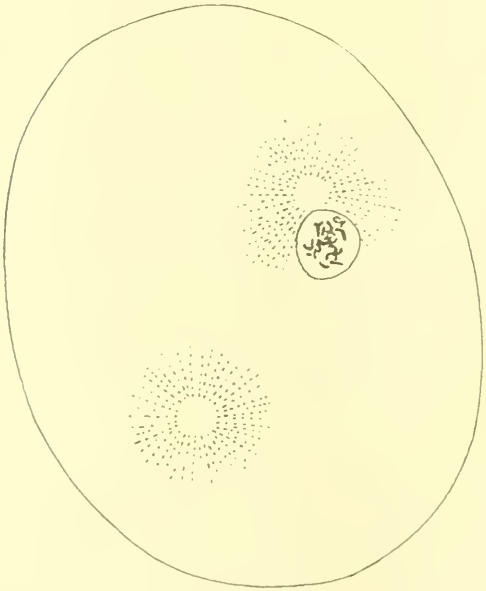


Fig. A.

tung gegen die frei Sphäre in anderer Weise erklären müssen, worauf ich im Abschnitt V zurückkomme. Es kann jedoch hier darauf hingewiesen sein, daß nach den Beobachtungen über normale Teilung des selbständigen Spermakerns, wie sie sich besonders bei O. und R. Hertwig (11) finden, die beiden Spermasphären, die durch Teilung entstanden sind, den Kern regulärerweise zwischen sich nehmen. Rückt nun die eine Sphäre in gleicher Richtung weiter ab, so wird der Zustand eintreten, den wir als den häufigsten bezeichnet haben. Für die Abweichungen ist an Fälle zu denken, wo die Teilungsrichtung des Spermacentrums auf der Verbindungslinie dieses Centrums mit dem Spermakern nicht senkrecht stand.

Fig. 2 und 3 zeigen die Auflösung des Spermakerns, dessen Chromosomen als deutliche Fadenstücke zu erkennen, aber ziemlich dicht zusammengeknäuelt sind. Wenn man diese mit späteren Figuren vergleicht, so ergiebt sich, daß einzelne Chromosomen anfänglich näher am Centrosoma liegen als auf einem späteren Stadium. Es folgt daraus, daß zunächst eine Wegbewegung der Chromosomen vom Centrosoma stattfindet. Diese Thatsache ist wichtig für die Feststellung der Kräfte bei der Bildung der normalen Teilungsfigur. Bei der gleichzeitigen Einwirkung zweier Sphären ist es nicht feststellbar, ob die Bewegung der Chromosomen in den Aequator auf einer Abstoßung von der näheren oder einer Anziehung von der entfernteren Seite beruht. Als Th. Boveri diese Frage für das Ascaris-Ei erörterte (3, p. 81 und 100), glaubte er, daß nur Anziehungen der Chromosomen vermittelst der Spindelfasern eine Rolle spielen. Und in diesen Fällen scheint in der That, da die Chromosomen zunächst von beiden Sphären weiter abliegen als in der äquatorialen Endstellung, nur diese Anziehung in Betracht zu kommen.

Eine Abstoßung als Bewegungsagens für die Chromosomen hat zuerst Watasé (17) in ausführlicher Weise verteidigt, freilich zu weit gehend, indem er auch die Bewegung der Tochterchromosomen in dieser Weise erklären wollte. Für die Anfangsstadien jedoch wird seine Annahme durch meine Beobachtungen bestätigt. Denn da hier an eine Einwirkung von Seite der anderen Sphäre, besonders bei jenen schiefen Lagerungen nicht zu denken ist, muß eine Tendenz in der zugehörigen Sphäre selbst bestehen, die Chromosomen in eine periphere Stellung zu bringen. Man könnte wohl, nach den Erörterungen von Rhumbler (13), daran denken, daß die Chromosomen bei der Verdichtung und Vergrößerung der

Sphäre ebenso nach der Peripherie gepreßt werden, wie es mit den Dotterkörnchen geschieht.

In Fig. 4, 5 und 6 ist das Kernbläschen völlig geschwunden, die Gruppe der Chromosomen, noch immer sehr dicht, ja vielleicht dichter zusammengedrängt als auf früheren Stadien, liegt direkt im Protoplasma und läßt die Tendenz zu peripherer Lage deutlich erkennen. In allen Präparaten dieses Stadiums ist nun der zu den Chromosomen ziehende Sektor der Sphäre auffallend verstärkt; es scheinen mehr Fasern hier zu sein als in den übrigen Richtungen, vor allem sind es aber viel stärkere Fasern, die sich demgemäß auch stärker färben. Ein solcher Gegensatz des „Spindelbereichs" gegenüber der indifferenten Sphäre ist für viele Fälle beschrieben worden; er wird zumeist darauf zurückgeführt, daß sich die Spindel aus specifischem Material, nämlich der achromatischen Kernsubstanz aufbaut. Diese Erklärung ist in unserem Fall ausgeschlossen; der Kern enthält außer dem Kernsatt keine achromatische Substanz. Es müssen also indifferente Sphärenstrahlen sich unter dem Einfluß der Chromosomen in besonderer Weise ausgebildet haben. Etwas Weiteres läßt sich jedoch einstweilen hierüber kaum sagen.

Die Bilder, die sich in meinen Präparaten an die eben besprochenen anschließen, sehen ziemlich abweichend aus, und wenn dies auch gewiß an dem Mangel einiger Zwischenstadien liegt, so kann die Kluft doch keine sehr große sein. Es hat sich ein offenbar sehr rasch verlaufender Prozeß vollzogen, der zu einer weiten Zerstreuung der Chromosomen führt, wobei dieselben jedoch ungefähr gleichen Abstand vom Centrosoma bewahren. So zeigen sie sich nun in Form eines Kugelschalenbezirks um das Centrosoma angeordnet, wie dies aus Fig. 7 ersichtlich ist, in welcher nur diejenigen Chromosomen des Schnittes, die in dem größten Durchschnitt der Sphäre liegen, eingezeichnet sind. Diese Zerstreuung der Chromosomen ist ebenso konstant wie die vorher dichte Lagerung und stellt ohne Zweifel ein essentielles Phänomen des karyokinetischen Prozesses dar.

Auf diesem Stadium nun, wo die Chromosomen weit getrennt liegen, läßt sich an allen guten Präparaten erkennen, daß jedes Chromosoma mit seinem einen Ende einer bestimmten Faser angelagert ist. Sehr häufig hebt sich dieser Radius von den umgebenden durch besondere Dicke und stärkere Färbung ab. Da nun schon auf dem vorigen Stadium die Fasern, die zu der Chromosomengruppe ziehen, durch besondere Stärke ausgezeichnet

waren, liegt die Frage nahe, ob dies die gleichen sein könnten, in welchem Fall eine Zerstreuung, ein Spreizen dieser Radien ganz entsprechend dem der Chromosomen angenommen werden müßte. Eine Sicherheit hierüber zu erlangen, wird selbst an reicherem Material außerordentlich schwierig sein. Als sehr wahrscheinlich wird man dieses Hindurchschieben einzelner Radien zwischen den anderen nicht ansehen können. Doch lehrt Fig. 6, daß sehr erhebliche Divergenzen zwischen benachbarten Fasern vorkommen können.

Aus dem oben Gesagten geht schon hervor, daß jedes Chromosoma eine gewisse Polarität besitzt, der Art, daß nur das eine Ende mit einem der Radien in engere Verbindung tritt. Dieses Ende zeigt sehr häufig schon auf diesem Stadium eine etwas differente Beschaffenheit; es ist in der Richtung, in der es dem Radius anliegt, verbreitert oder läßt sogar die ersten Andeutungen der Längsspaltung erkennen (Fig. 7). Es ist sehr bemerkenswert, daß nur diese angehefteten Enden der Chromosomen den typischen, wenn auch innerhalb gewisser Grenzen variablen Abstand vom Sphärenmittelpunkt einhalten, während die anderen Teile beliebig liegen können. In Fällen jedoch, wo sich die Chromosomen sehr stark verkürzt haben, wie es in Fig. 18 (Taf. XXIII) von einer anderen Serie zu sehen ist, findet man sie meistens auf ihrem Radius senkrecht stehen, wie Flaggen an ihrem Stiel.

Eine letzte Erscheinung, welche für dieses Stadium hervorzuheben ist, ist die, daß die Chromosomen niemals die Peripherie der Strahlenkugel einnehmen, sondern in ihrem Innern liegen, auch daß sehr häufig, vielleicht ist es allgemein giltig, der Radius, der an das Chromosoma tritt, über dasselbe hinaus verfolgt werden kann. Das Seeigel-Ei unterscheidet sich in dieser Beziehung von anderen Objekten. Th. Boveri hat einige Fälle von einseitiger Chromosomenbindung für das Ascaris-Ei beschrieben (3, Fig. 57, 62 und 63); hier finden die Radien, die zu den Chromosomen ziehen, an ihnen ihr Ende. Das Gleiche hat er für Monaster-Fälle aus den Spermatocyten von Astacus gefunden (6, Fig. 37); das Chromosoma liegt hier gleichfalls am Ende der Faser, wie es dann auch Mrazek (12) für ähnliche Abnormitäten bestätigt hat.

Fig. 8 zeigt ein ganz ähnliches Stadium, nur mit dem Unterschied, daß hier die Spaltung der Chromosomen in ganzer Länge deutlich ist, ein Zustand, der in der normalen Teilungsfigur das Ende der Aequatorialplatte bezeichnet.

Nun folgt sehr rasch die auch normalerweise eintretende Vergrößerung der Sphären mit dem Auftreten peripherer Radien, womit sich die gleichfalls normale, immer stärkere Abplattung der Sphären verbindet (Taf. XXII, Fig. 9 und 10). Das Wichtigste für diese Stadien, auf welchen im normalen Fall die Trennung der Tochterchromosomen vor sich geht, ist die Erscheinung, daß die Spalthälften sich nicht voneinander lösen, sondern sich vereint dem Centrum der verbundenen Sphäre nähern. Soweit sich das Ende, das früher dem Radius angeschmiegt war, erkennen läßt, geht dieses bei der Bewegung häufig voraus (Fig. 9a und b); doch vermochte ich jene ausgezeichneten Radien auf diesen Stadien nicht mehr nachzuweisen. In Fig. 10 sind die Tochterchromosomen im Begriff, sich voneinander zu lösen; ein Paar ist nur noch mit dem einen Ende in Berührung. Das hierauf folgende Stadium der Kernbläschenbildung ist leider in meinem Material nicht zu finden gewesen. Es folgen gleich Bilder (Fig 11), wo die primären Bläschen zu einigen größeren verschmolzen sind, die sich schließlich (Fig. 12) zu einer einzigen Vakuole vereinigen. Inzwischen hat sich das Protoplasma zwischen den beiden Sphären durchgeschnürt, und eine kernhaltige und eine kernlose Zelle ist entstanden. Es ist bemerkenswert, daß der Blastomerenkern der Fig. 12, der nur die Bestandteile eines Spermakerns enthält, sich nun von dem Kern einer typischen $^1/_2$-Blastomere nicht unterscheidet. Die achromatische Substanz, die wir im Spermakern völlig vermißt haben, ist hier aufs reichlichste entwickelt.

Werfen wir nun noch einen Blick auf die beiden Sphären, so muß zunächst über die so variable Stellung ihrer Verbindungslinie zu der Form des Fragments ein Wort gesagt werden. Gewöhnlich allerdings liegt diese Verbindungslinie in dem längsten Durchmesser, aber sie kann zu ihm auch jeden beliebigen Winkel bilden (Fig. 3 und Textfig. A) oder stark excentrisch liegen (Fig. 14). Diese Verhältnisse haben jedoch mit unserer Abnormität nichts zu thun; die Variationen hängen, nach den Feststellungen von Th. Boveri (7), offenbar davon ab, welchem Bereich des Eies das Fragment entstammt.

In ihrer Umwandlung verhalten sich die beiden Sphären genau gleichwertig und ebenso wie die eines normalen Eies. Das Gleiche gilt von den Centrosomen, deren Erhaltung allerdings in den meisten Fällen ungenügend ist. Der einzige Unterschied in den Sphären liegt in den specifischen Charakteren, welche durch die Verbindung der einen mit den Chromosomen bewirkt werden.

III. Uebereinstimmung der beschriebenen Vorgänge mit solchen, wo nur eine Sphäre im Ei vorhanden ist.

Bei einem gemeinsamen Aufenthalt an der zoologischen Station in Neapel während des letzten Winters beobachtete mein Mann Fälle, wo sich das Spermocentrum nicht geteilt hatte und an Stelle der zweipoligen Spindel ein central gelegener Monaster entstand. Da zu erwarten war, daß sich das Chromatin in diesen Fällen ebenso verhalten werde, wie in denjenigen, wo dasselbe bei Vorhandensein von 2 Sphären nur mit der einen in Beziehung tritt, benutzte ich diese Gelegenheit zu einer genaueren Untersuchung. Dieselbe war um so mehr erwünscht, als sie die Möglichkeit in Aussicht stellte, die Lücke zwischen Fig. 10 und 11, die oben erwähnt wurde, auszufüllen, was in der That eintrat. Da in diesen Fällen doppelt so viele Chromosomen vorhanden sind als in dem vorigen, 36 anstatt 18, ist die Kugelfläche, welche die Chromosomen nach der Zerstreuung beschreiben, beträchtlich größer und beträgt nicht selten mehr als eine Halbkugel. So sind Schnitte möglich, wie der in Fig. 17 (Taf. XXIII) gezeichnete, wo die Chromosomen annähernd einen Kreis bilden. Im übrigen sind die Verhältnisse mit den vorhin beschriebenen identisch. Fig. 18 bietet bei anderer Schnittrichtung ein etwas späteres Stadium mit Chromosomenspaltung. Fig. 19 zeigt die beginnende Ausbreitung der Sphäre mit Abplattung verbunden; die Spaltung der Chromosomen ist noch deutlicher geworden. Dem oben beschriebenen, in Fig. 10 wiedergegebenen Stadium der Lösung der Spalthälften entspricht Fig. 20, und an diese schließt sich eng der in der anderen Serie fehlende Zustand an, wo sich die Chromosomen in kleine kugelige Bläschen verwandelt haben. Es ist von vornherein zu erwarten, daß sich jede Spalthälfte von nun an wie ein selbständiges Chromosoma verhält. Die Verhältnisse der Fig. 21 lassen keinen Zweifel, daß es so ist. Es müssen ungefähr 72 Tochterchromosomen vorhanden gewesen sein; die Zahl der Kernbläschen in diesem und den beiden Nachbarschnitten beträgt 61; von diesen ist eine große Anzahl auf das deutlichste zu Paaren gruppiert, wie sie den benachbarten Schwesterchromosomen der Fig. 20 entsprechen; einige größere umfassen offenbar 2 Chromosomen, so daß sich die Differenz der Zahl 61 gegenüber der Zahl der vermutlich vorher vorhandenen 72 Tochterelemente einfach erklärt. Spätere Stadien zeigen dann die Verschmelzung der

Kernbläschen, bis schließlich der einheitliche Kern gebildet ist. Der Monaster geht gewöhnlich nach der Ruheperiode in eine zweipolige Figur über, in welcher ungefähr 72 Chromosomen gezählt werden können[1]).

IV. Das weitere Schicksal der kernhaltigen und der kernlosen Blastomere.

a) Die kernhaltige Blastomere.

Ueber diese ist wenig zu sagen. Sie verhält sich wie jede normale Blastomere, vermehrt sich durch successive Zweiteilung (Textfig. B—E) und liefert eine Blastula, die, solange ihr noch die andere Blastomere anhängt, als Halbblastula erscheint (Fig. 22 und 23, Taf. XXIII), sich aber nach der Loslösung zu einer vollkommenen Blase schließt. Die Zahl der Chromosomen bei den Teilungen konnte nicht genau bestimmt werden, beträgt aber ungefähr zwischen 30 und 40, also der postulierten Zahl 36 entsprechend.

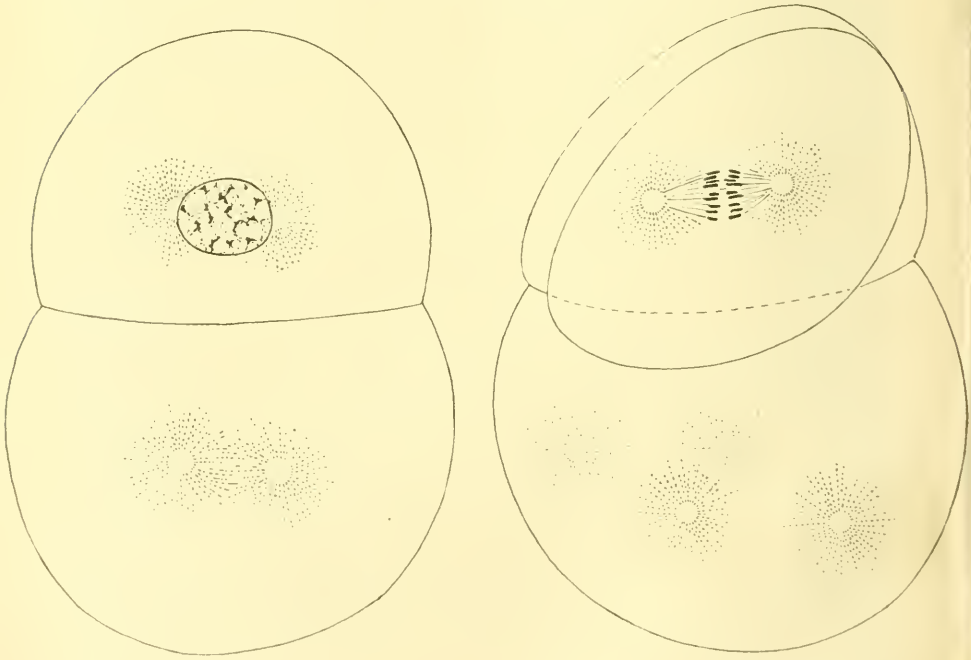


Fig. B. Fig. C.

1) Vergl. hierzu Th. Boveri (8), p. 73, Anmerkg.

Nach den Erfahrungen über Merogonie ist kaum zu bezweifeln, daß unter besonders günstigen Umständen aus den so entstandenen Blastulae Plutei hervorgehen würden. Freilich wird die Hälfte eines kernlosen Fragments im allgemeinen zu klein sein, um hierzu auszureichen.

b) Die kernlose Blastomere.

Die wichtigen Verhältnisse, die diese Blastomere darbietet, sind von Th. Boveri (5) nach dem Leben beschrieben worden. Ich habe die betreffende Stelle in Abschnitt I wiedergegeben. Zu dieser Beschreibung gebe ich hier in Fig. 13, 22—24, sowie in Textfig. B—E Abbildungen, von denen Fig. D und E zwei aufeinander folgende Stadien des gleichen Objekts nach dem Leben darstellen.

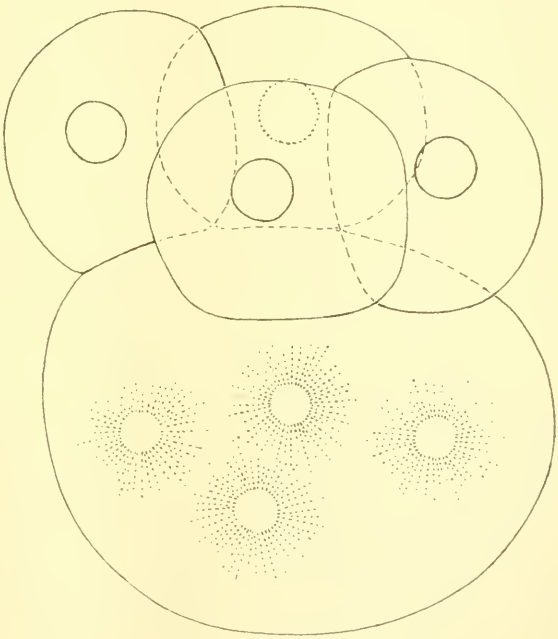


Fig. D.

Aehnliche Vorgänge sind seither auch von H. E. Ziegler (21) und E. B. Wilson (20) beobachtet worden. Der Fall von Ziegler — nur einmal beobachtet — betrifft ein normal befruchtetes Echinus-Ei, bei welchem die gesamte Kernsubstanz in einer nicht völlig klaren Weise in die eine Blastomere gelangte, während die

andere nur eine Sphäre erhielt. Auch hier trat in dieser kernlosen Zelle eine reguläre Vermehrung der Sphären ein, jedoch mit dem Unterschied, daß zwischen den Sphären, wenn auch verspätet und weniger regelmäßig, eine völlige Durchschnürung des Protoplasmas zu stande kam.

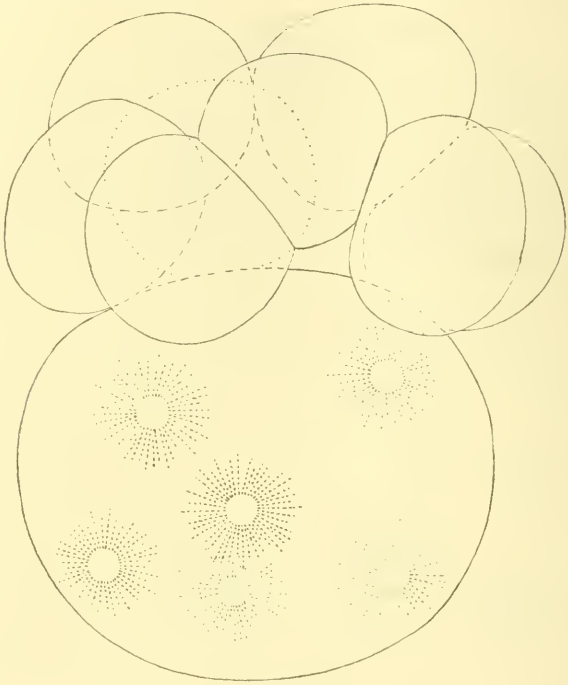


Fig. E.

Die Fälle von Wilson beziehen sich auf Eier, die mit Magnesiumchlorid oder Aether behandelt waren. Ueber die Art, wie hier die Chromosomen nur an den einen Pol gelangen, macht Wilson keine Mitteilung. Das Resultat ist wie bei Th. Boveri und Ziegler eine kernhaltige und eine kernlose Zelle, jede mit einer Sphäre. Allein die kernlose Zelle blieb in den Fällen von Wilson nicht selbständig, sondern vereinigte sich wieder mit der kernhaltigen, und in dieser einheitlichen Masse trat eine successive Zweiteilung der Sphären bis zu 16 ein, von denen die der einen Eihälfte mit Kernen in Verbindung traten und deren Teilung bewirkten, während die der anderen Hälfte frei waren. Jedem Teilungsschritt entsprechend traten Furchen zwischen allen Centren ein, doch zeigten sich diejenigen, welche Kerne hatten, entschieden

stärker. Allein auch in diesem Bereich wurden die Furchen, selbst wenn sie anscheinend völlig durchgeschnitten hatten, wieder rückgebildet.

Wenn wir zunächst diese Fälle von Wilson etwas näher betrachten, so muß wohl angenommen werden, daß in denselben zwei abnorme Zustände vereint zur Wirkung kamen: erstens die abnorme Verteilung des Chromatins und zweitens eine Schwächung der Eier durch die Veränderung des Mediums. Denn die Unfähigkeit kernhaltiger Bezirke, sich ganz und dauernd voneinander abzuschnüren, findet sich nicht im gesunden Ei, auch wenn die Furchung noch so sehr modifiziert ist. Von diesem Standpunkt aus wird sich auch die Differenz leicht verstehen lassen, die zwischen den mir vorliegenden Fällen, sowie dem Ziegler'schen einerseits und denen von Wilson andererseits besteht, daß nämlich die kernlose Blastomere bei den letzteren wieder mit der kernhaltigen verschmilzt. Wenn dies infolge des chemischen Beeinflussung zwischen ganz typischen kernhaltigen Zellen auftritt, so ist es natürlich auch zwischen der kernlosen und kernhaltigen Zelle zu erwarten.

Auf der anderen Seite stimmen die Fälle von Wilson und Ziegler gegenüber den von Th. Boveri beschriebenen darin überein, daß der kernlose Bereich eine viel größere Tendenz zur Teilung zeigte, eine Tendenz, die bei Ziegler zu wirklicher und dauernder Teilung, bei Wilson wenigstens zu vorübergehender Einschnürung führte, eine Differenz, die wieder durch den allgemein abnormen Zustand des Wilson'schen Falles erklärlich wird.

Wilson hat die Vermutung geäußert, daß diese Furchungsversuche, die wieder rückgängig werden, auch in den Fällen von Th. Boveri vorhanden gewesen, von ihm aber übersehen sein könnten, da er nur konserviertes Material studiert habe. Diese Vermutung ist jedoch insofern irrig, als Th. Boveri im Gegenteil nur lebendes Material verfolgt hatte; und ich kann aus seinen Notizen und Skizzen mitteilen, daß Ansätze zur Einschnürung auch hier vorkamen; allein sie führten nur zu oberflächlichen Einbuchtungen, nie zu einer vollen Durchtrennung des Protoplssmas, „es kam nie zu einer Zellteilung". Vier Objekte, die auf verschiedenen Stadien von ihm konserviert worden waren, lassen das Gleiche erkennen und zeigen sehr schön ein anderes, noch besser im Leben zu beobachtendes Phänomen, daß nämlich die kernlose Blastomere eine immer stärkere amöboide Beweglichkeit gewinnt, die schließlich zu ihrem völligen Zerfall führt. Ein Stadium aus diesem Prozeß zeigt Fig. 24 (Taf. XXIII). Der kernhaltige gefurchte Bereich

ist fast vollständig von dem kernlosen verdeckt, doch erkennt man auf der oberen Seite einige Blastomeren mit ihren Kernen. Die kernlose Masse zeigt die unregelmäßigste Oberfläche; in mannigfaltigster Weise ist sie zu gröberen und feineren Buckeln und Lappen erhoben, die zum Teil wieder miteinander zusammengeflossen sind, einzelne Teile scheinen sich ganz losgeschnürt zu haben, womit der im Leben beobachtete Zerfall eingeleitet wird. Selbstverständlich kann hierbei nicht von Zellteilung die Rede sein. Die sich abschnürenden Bereiche sind auch meist viel zu klein, um den einzelnen Astrosphären zu entsprechen. Wenn man nun hiermit frühere Stadien vergleicht, so ist dieser Prozeß unregelmäßiger Oberflächengestaltung gleichfalls vorhanden, wenn auch viel schwächer ausgeprägt (Fig. 22 und 23), ja es ist nicht unmöglich, daß sich schon hier einzelne Teile vollkommen abgeschnürt haben, obgleich dies an den analysierbaren Stellen, wie Fig. 13 eine wiedergiebt, sicher nicht der Fall war. Betrachtet man die Verteilung der Sphären, so wird man auch hier kaum geneigt sein, diesen Prozeß als eine Zellteilung zu betrachten, wenn auch irgend eine gleiche Bedingung zwischen diesen unregelmäßigen Oberflächenveränderungen und denen bei der Furchung bestehen wird.

Sonach ist also ein wirklicher Unterschied unseres Falles speciell gegenüber demjenigen Ziegler's unzweifelhaft vorhanden; die Sphären besitzen in Ziegler's Fall Fähigkeiten, die ihnen in unserem fehlen. Vielleicht kommt hier in Betracht, daß es sich in diesem letzteren Fall um eine Bastardbefruchtung handelt. Im übrigen haben die Versuche E. B. Wilson's (20) über Seeigel-Eier mit mehr als 2 Centren so große Unterschiede in dem Verhalten der nicht durch Kerne verbundenen Sphären bei der Zellteilung ergeben, daß individuelle Verschiedenheiten ausreichend erscheinen, um die erwähnten Differenzen zu erklären.

Ferner ist es ohne Zweifel, daß, wie Th. Boveri (5) aus seinen Erfahrungen geschlossen hat, die Ursache für die mangelnde Teilungsfähigkeit irgendwie in dem Fehlen des Kernes liegt. Dagegen muß der von ihm vertretene Satz, daß im Seeigel-Ei[1]) eine

---

1) Der Satz war ausdrücklich nur für das Seeigel-Ei ausgegesprochen worden als Einschränkung zu dem früher nach den Erfahrungen an Ascaris aufgestellten Satz, daß die Zellteilung nur eine Funktion der Centrosomen und von der Kernsubstanz völlig unabhängig sei (3, p. 179).

bestimmte Beziehung des Kernes zu den Sphären für die Zellteilung notwendig ist, nach den Befunden von Ziegler und Wilson dahin eingeschränkt werden, daß es neben Fällen, in denen die Sphären allein Zellteilungen veranlassen können, solche giebt, wo die Sphären ohne Kern nicht im stande sind, unter sonst völlig normalen Bedingungen Zellteilung zwischen sich zu bewirken. Ich komme auf diesen Punkt im nächsten Abschnitt zurück.

Die Zahl und Lagerung der Sphären in der kernlosen Blastomere ist für verschiedene Stadien aus den Textfig. B—E und der Fig. 13 (Taf. XXII) zu ersehen. Soweit eine Zählung möglich ist, entspricht die Sphärenzahl des kernlosen Bereiches derjenigen des gefurchten. So sind in Textfig. E, wo die kernhaltige Blastomere in 8 Zellen zerfallen ist, in der kernlosen 8 Sphären vorhanden, von denen 2 nicht gezeichnet sind, weil sie sich mit 2 anderen fast decken. In dem Präparat der Fig. 13 konnte ich zwischen 60 und 70 Sphären, ziemlich gleichmäßig zerstreut, zählen; die Zellenzahl in der gefurchten Hälfte beträgt 66.

Die Vermehrung der Sphären erfolgt also genau ebenso, wie wenn die Kern- und Zellteilungen mit ihr Hand in Hand gehen. Zugleich bewirkt sie aber eine in dem Zerfließen sich äußernde Umstimmung im Protoplasma, die vielleicht auch mit den normalen Prozessen verbunden ist, dort aber bei der zunehmenden Zerlegung in immer kleinere Bereiche nicht hervortritt.

V. Vergleichung der beschriebenen abnormen Vorgänge mit normalen.

Bindungen von Chromosomen an eine einzige Sphäre, entweder daß überhaupt nur eine vorhanden ist, oder daß nur eine mit bestimmten Chromosomen in Verbindung getreten ist, sind mehrfach beschrieben worden. Eine kontinuierliche Serie der Veränderungen aber, die die Sphären und Chromosomen in solchen Monasterfiguren erleiden, ist meines Wissens noch nicht beobachtet worden. Da mein Material die aufeinander folgenden Zustände fast lückenlos darbietet, wird eine eingehendere Vergleichung mit den normalen Vorgängen gerechtfertigt sein. Wir wollen die Vergleichung in 2 Perioden einteilen und betrachten zuerst die Vorgänge

a) Bis zur Auflösung des Kernes (Entstehung der Abnormität).

Hier ist vor allem zu erwähnen, daß die Abnormität nicht willkürlich hervorgerufen werden kann. Sie zeigte sich in diesem einen Fall fast an allen in Betracht kommenden Eifragmenten, und daß sie auch sonst bei Befruchtung kernloser Bruchstücke vorkommt, kann aus einer gelegentlichen Beobachtung von Th. Boveri (4, Taf. III, Fig. 49) entnommen werden. Aber sie ist immerhin eine seltene Ausnahme, und die Ursache für ihr Eintreten ist dunkel. Sie wird auch nicht, wie man vielleicht denken könnte, durch die Bastardierung begünstigt. Trotz dieses in Bezug auf die wirkliche Ursache negativen Ergebnisses lassen sich doch durch genauere Analyse und Vergleichung mit dem typischen Verlauf die Bedingungen des Eintretens genauer präcisieren.

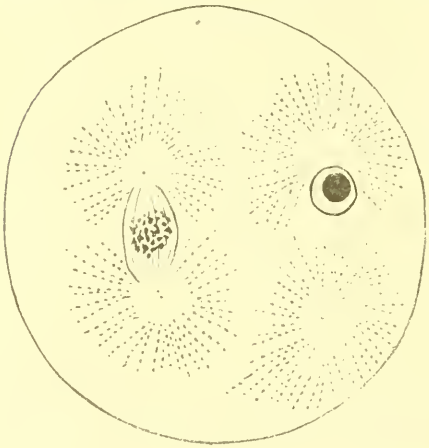


Fig. F.

Zunächst ist hervorzuheben, daß die einseitige Bindung des Kernes, mit einer gleich zu erwähnenden Ausnahme, ausschließlich in solchen Fragmenten gefunden wird, denen der Eikern fehlt. Da in jedem monosperm befruchteten ganzen Ei oder kernhaltigen Fragment meines Materials die typische zweipolige Teilungsfigur entsteht, muß der Mangel des Eikerns eine Bedingung für das Eintreten der Abnormität darstellen. Dieses läßt sich durch folgende Thatsachen noch genauer bestimmen. Es zeigt sich nämlich, daß die ausschließliche Bindung des Spermakerns an die eine Sphäre nicht nur in Fragmenten ohne Eikern, sondern auch in ganzen Eiern und kernhaltigen Fragmenten an jedem isolierten Spermakern zu stande kommt. Wenn im Fall von Dispermie der eine Spermakern mit seinem Spermocentrum selbständig bleibt, so entsteht nach der Verdoppelung der Sphäre die gleiche einseitige Figur, während aus dem anderen Spermakern, der mit dem Eikern kopulierte, eine normale Spindel hervorgeht (Textfig. F). In doppeltbefruchteten kernlosen Fragmenten

dagegen erhält man zwei einseitige Figuren, deren jede der gewöhnlichen einfachen entspricht (Textfig. G).

Eine zweite wichtige Thatsache ist die, daß die beiden Sphären in dem abnormen Fall viel weiter von einander abstehen, als sie im normalen Fall bei gleichen Protoplasmadimensionen und auf dem gleichen Stadium thun. Um dieses genauer zu erläutern, wird es notwendig sein, auf die Verhältnisse, welche Größe und Abstand der Sphären bedingen, etwas näher einzugehen. Im normal befruchteten Ei haben die Sphären auf jedem Stadium eine bestimmte Größe und Entfernung, die nur innerhalb enger Grenzen zu variieren scheint. Dies tritt sowohl im Leben wie an konservierten Objekten deutlich hervor. Bezeichnen wir im lebenden Ei als Sphären die beiden homogen erscheinenden Kugeln, so ist deren Größe und Lage aus Textfig. J_1 und J_2 zu ersehen. Textfig. J_1 repräsentiert das Stadium der Aequatorialplatte, die Sphären sind klein und nahe benachbart, die periphere Strahlung ist äußerst schwach. Kurz vor der Teilung weichen im noch kugeligen Ei die Sphären auseinander und vergrößern sich stark, wobei die Strahlung kontinuierlich wächst (Textfig. J_2). Dies ist die Periode, in der die Tochterchromosomen auseinanderrücken, wie die Schnittpräparate der entsprechenden Stadien zeigen (Textfig. L, M). Ein etwas späteres Stadium zeigt Textfig. N. Hier ist bereits die Abplattung der Sphären eingetreten. Zum Vergleich sei auf die Schnitte, die bei Th. Boveri abgebildet sind (6, Taf. III, Fig. 27—29), verwiesen.

Fig. G.

Zu diesem Befund im normalen Ei haben wir für unsere weiteren Betrachtungen folgende Ergänzungen zu machen. Erstens: Größe und Abstand der Sphären sind nicht allein vom Stadium ab-

hängig, sondern auch von der Menge des Protoplasmas. Dies tritt am klarsten an Fragmenten von verschiedener Größe hervor. Je kleiner das Fragment, um so kleiner sind die Sphären, und um so kleiner ist auf den entsprechenden Stadien ihr Abstand (vergl. die bei gleicher Vergrößerung gezeichneten Textfig. L und O). Aber auch im ganzen Ei zeigt sich das gleiche Gesetz, wenn man Fälle mit verschiedener Sphärenzahl vergleicht. Ich stelle neben den normalen Fall mit zwei Sphären zwei abnorme, einen mit

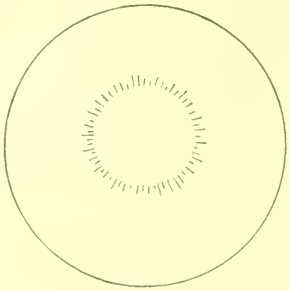


Fig. H_1.

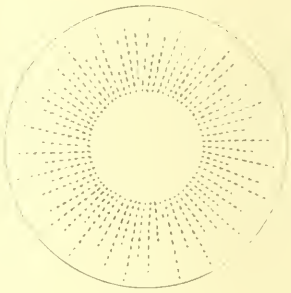


Fig. H_2.

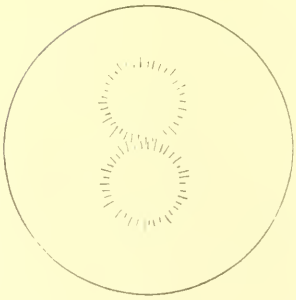


Fig. J_1.

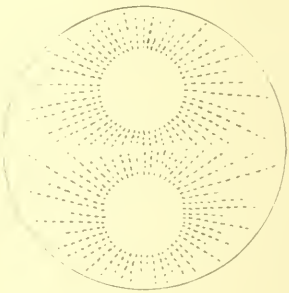


Fig. J_2.

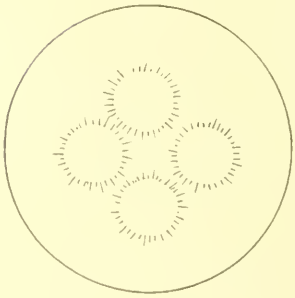


Fig. K_1.

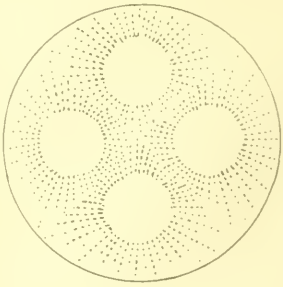


Fig. K_2.

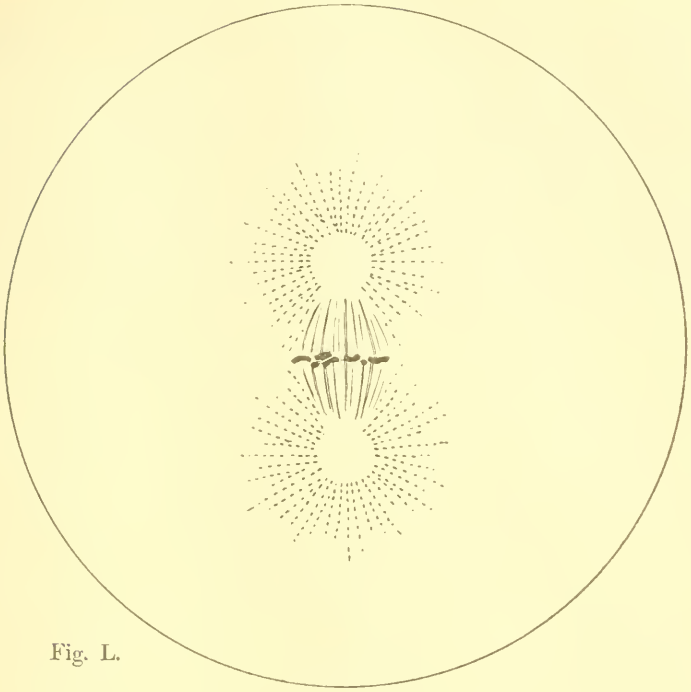


Fig. L.

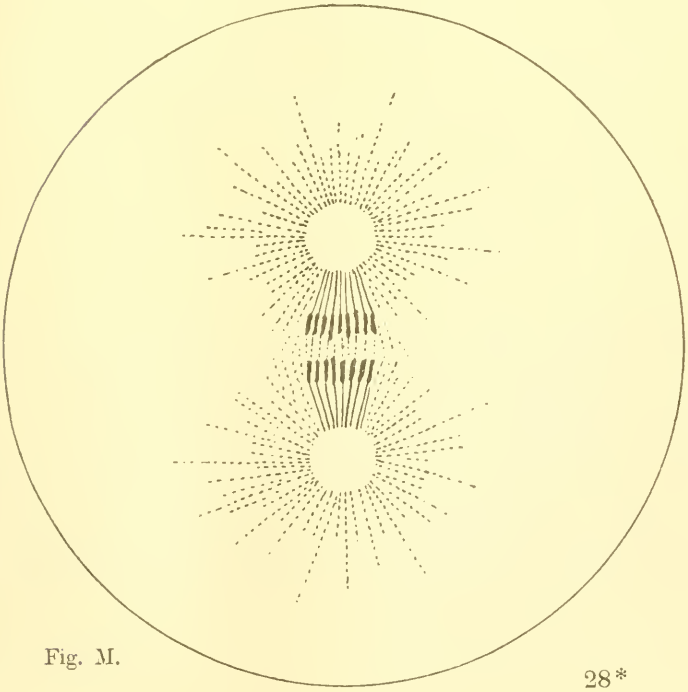


Fig. M.

einer Sphäre (Textfig. H_1 und H_2), indem sich hier das Spermocentrum abnormerweise nicht geteilt hat und ein central gelegener riesiger Monaster[1]) entstanden ist, und einen mit 4 Sphären, auf Dispermie zurückzuführen (Textfig. K_1 und K_2). Man sieht aus dieser Vergleichung, daß die Sphären um so kleiner sind, je mehrere sich in die gleiche Protoplasmamasse zu teilen haben. Im übrigen bemerkt man hier die gleiche Erscheinung, daß die Sphären, die zuerst relativ klein und fast strahlenlos waren, in

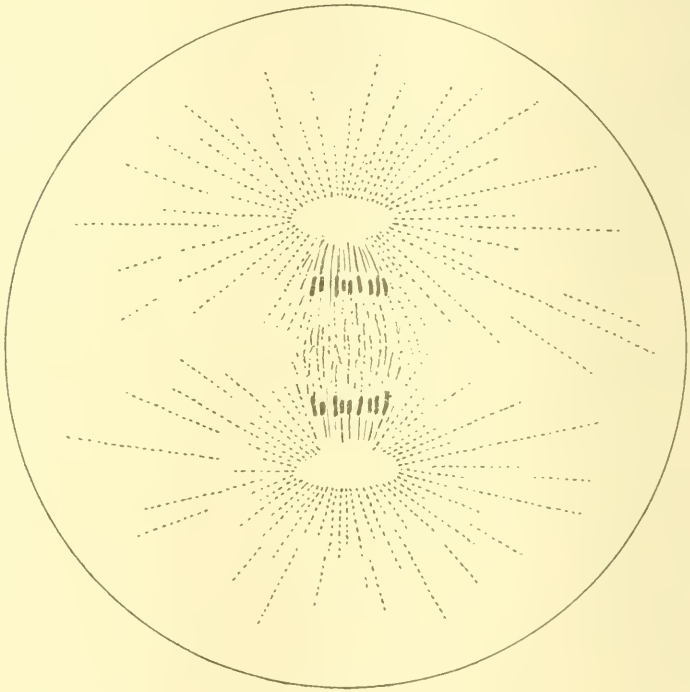


Fig. N.

einem bestimmten Zeitpunkt zu wachsen anfangen, sich dabei, wenn es mehrere sind, voneinander entfernen, wobei eine mächtige, bis zur Eioberfläche reichende Strahlung erscheint.

Der zweite Punkt betrifft die Abhängigkeit der Sphärenentfernung von der Kernsubstanz. Die wichtigen Thatsachen, um die es sich hier handelt, lassen sich am besten an dispermen Eiern studieren, in denen nur der eine Spermakern mit dem Eikern verschmolzen ist, während der andere selbständig bleibt, was

1) Vergl. Abschnitt III.

häufig zur Entstehung zweier paralleler Spindeln führt. In diesem Fall ordnen sich die 4 Centren nicht zu den Ecken eines Quadrats an, wie da, wo alle 4 Sphären durch Chromatin verbunden sind, sondern die unverbundenen Paare sind stets beträchtlich weiter voneinander entfernt als die verbundenen (Textfig. P). Dies gilt jedoch nur für das Stadium der Aequatorialplatte. Sowie durch Spaltung der Chromosomen die verbundenen Sphären voneinander gelöst sind und das normale Auseinanderweichen beginnt, treten solche Verschiebungen ein, daß kurz vor der Teilung eine nahezu

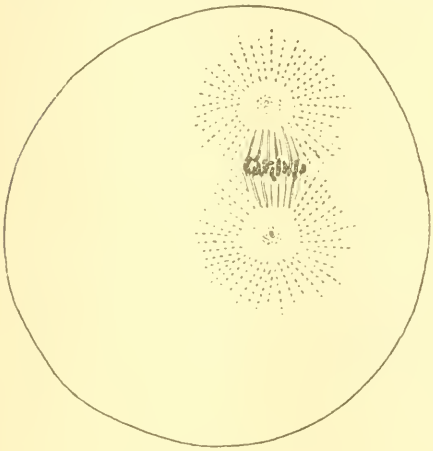


Fig. O.

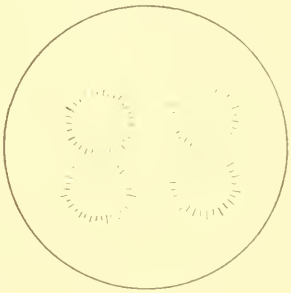


Fig. P.

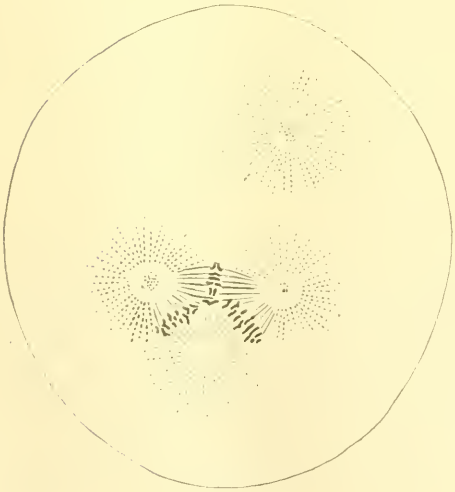


Fig. R.

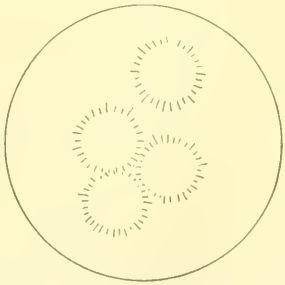


Fig. Q.

quadratische Stellung der 4 Centren erreicht sein kann. Eine ganz entsprechende Erscheinung findet sich, wenn sich im dispermen Ei eine Sphäre nicht an der mitotischen Figur beteiligt; dann bilden die 3 anderen ein gleichseitiges Dreieck, die unverbundene liegt abseits (Textfig. Q u. R).

Wenn wir mit diesen Erfahrungen zu der Thatsache zurückkehren, daß diejenigen Sphären, die nur einen Spermakern zwischen sich enthalten, wo also die einseitige Bindung zu stande kommt, viel weiter voneinander entfernt sind als Sphären mit normalem

Fig. S.

ersten Furchungskern (vergl. Textfig. F, p. 416, sowie S und T), so werden wir daraus schließen müssen, daß der normale erste Furchungskern eine zusammenhaltende Wirkung auf die Sphären ausübt, die dem selbständigen Spermakern in unserem Fall fehlt.

Ein gewisses Verständnis hierfür läßt sich, wie mir scheint, durch eine Betrachtung der normalen Vorgänge gewinnen.

Aus den neueren Arbeiten über die Befruchtungsvorgänge bei Seeigel-Eiern ist bekannt, daß die Teilstücke des Spermocentrums

in der Regel so auseinanderweichen, daß sie den Spermakern in die Mitte nehmen bezw. daß eine von der Mitte ihrer Verbindungslinie gegen den Spermakern gezogene Linie auf dieser Verbindungslinie senkrecht steht. Es seien die Fig. 6a (Taf. I), Fig. 12 (Taf. VI) bei O. und R. Hertwig (11), Fig. 3 bei E. B. Wilson (19) angeführt. Bei der normalen Befruchtung tritt der Spermakern zwischen den beiden Centren mit dem Eikern in Kontakt und verschmilzt mit ihm, die Centren weichen nun am ersten Furchungskern auseinander und stellen sich, indem er sich zwischen ihnen streckt, an entgegengesetzte Pole. Bei diesem Vorgang prägt

Fig. T.

sich sehr deutlich aus, daß zwischen den Centrosomen und dem Kern eine Art von Anziehung besteht; die Centrosomen halten sich an die Kernmembran oder umgekehrt: das Kernbläschen sucht sich an die Centrosomen anzuschmiegen.

Mit besonderer Deutlichkeit tritt diese Anziehung in den primären Blastomeren hervor, wofür auf die Darstellung von Th. Boveri (6) hingewiesen sei. In seinen Fig. 33 (Taf. III), Fig. 50 und 51 (Taf. IV), Fig. 66 und 67 (Taf. V) ist zu sehen, wie der

entstehende Kern sich dem hantelförmigen Centrosom anschmiegt und dermaßen anpaßt, daß er sich in gleicher Richtung in die Länge streckt. Diese Beeinflussung tritt besonders auffallend auch durch Vergleichung von Fig. 34 und 35 (Taf. III) hervor. Es kann nicht zweifelhaft sein, daß die Tendenz des Kernes, den Centrosomen angelagert zu bleiben, eine so intensive ist, daß dadurch die Formveränderung verursacht wird.

Diese Attraktion muß es offenbar sein, die bewirkt, daß Sphären, die einen Kern zwischen sich haben, nicht so weit auseinanderweichen, wie unverbundene es thun. Wir sehen hier zwei einander widerstreitende Tendenzen: die Centren suchen sich bis auf einen gewissen Abstand voneinander zu entfernen, der uns aus den Fällen, wo sie nicht verbunden sind, bekannt ist, und den wir ihre Gleichgewichtslage nennen wollen. Der Kern muß diesem Bestreben folgen, er kommt ihm durch seine Vergrößerung und vor allem durch Streckung bis zu einem gewissen Grad nach. Von da an aber hält er nun seinerseits die Sphären fest und verhindert sie, ihre Gleichgewichtslage wirklich zu erreichen.

In unseren Fragmenten, die nur einen Spermakern enthalten, siegt in diesem Widerstreit die Entfernungstendenz der Sphären. Zur Erklärung wird man vor allem an die Kleinheit des Spermakerns zu denken haben, wobei man zu folgender Vorstellung käme. Die Sphären suchen sich voneinander zu entfernen, der Kern sucht mit beiden in Kontakt zu bleiben. Da er dies nicht kann, weil er so klein ist, bleibt er je nach Zufall an einer von beiden hängen, während die andere ganz unabhängig geworden ist. So können die Sphären hier bis zu ihrer Gleichgewichtslage auseinanderweichen. Diese Auffassung würde zugleich die oben besprochene Thatsache erklären, daß der Spermakern fast stets gegen die freie Sphäre gerichtet ist.

Unerklärt bleibt hierbei, warum dieser Zustand in gewissen Fällen als fast ausnahmslose Regel, in anderen nur selten oder gar nicht eintritt. Dieser Frage wird sich erst näher kommen lassen, wenn man beiderlei Fälle vergleichend mit Rücksicht auf diesen Punkt studiert haben wird. Natürlich muß in unserem Fall irgend eine Besonderheit, sei es im Spermakern [1]), sei es im Ei-

1) Man könnte an den Mangel achromatischer Kernsubstanz denken, der nach der Beobachtung von O. und R. Hertwig (11) und Doflein (10) in meinem Fall als etwas Ungewöhnliches anzusehen sein dürfte.

protoplasma oder in den Centren, vorhanden sein, welche das Eintreten begünstigt. Aber an das, was man auf den ersten Blick vielleicht für das Nächstliegende halten möchte, eine „ungleiche Stärke“ der Centrosomen, kann vorläufig am allerwenigsten gedacht werden. Auch sind die beiden Sphären in jeder Hinsicht gleichartig entwickelt; ihre Centrosomen und Centriolen, soweit erkennbar, zeigen nicht die geringsten Unterschiede.

b) Von der Kernauflösung bis zur Teilung.

Wenn wir zuerst die Schicksale der Chromosomen ohne Rücksicht auf ihre Lagerung und Bewegung betrachten, so läßt sich sagen, daß sie mit denen bei normaler Teilung völlig identisch sind. Der Kern löst sich auf, die Chromosomen, verkürzt und verdickt, erleiden die Längsspaltung, die Tochterchromosomen bilden Bläschen, die zu einem einheitlichen Kern verschmelzen. Diese Vorgänge sind somit von der Wirkung mehrerer Pole ganz unabhängig.

Von großem Interesse ist es, die Lagebeziehungen der Chromosomen zu dem einfachen Radiensystem auf verschiedenen Stadien zu verfolgen. Wir wollen von einem Mittelstadium ausgehen, wie es in Fig. 7 und 8 dargestellt ist, Bilder, die besonders häufig zur Beobachtung kommen, so daß wir hier offenbar ein Stadium von langer Dauer, entsprechend der Aequatorialplatte normaler Eier, vor uns haben. Wie Th. Boveri (3, p. 81 ff.) zuerst für ähnliche Zustände im Ascaris-Ei eingehend erörtert hat, sind die Chromosomen alle in einem ziemlich gleichmäßigen Abstand vom Centrum angeordnet, bilden also in ihrer Gesamtheit eine Kugelschale. Bei Ascaris, wo die Chromosomen bei der Kernauflösung weiter vom Centrum entfernt waren als auf diesem Stadium, konnte hieraus auf eine Attraktion geschlossen werden, welche die Sphäre auf die Chromosomen ausübt. In meinen Fällen kann für entferntere Chromosomen gleichfalls eine solche Attraktion in Betracht kommen; sicher aber muß, wie p. 405 hervorgehoben, das Umgekehrte stattfinden, daß nämlich einzelne Chromosomen zunächst nach der Peripherie verschoben werden. Eine Messung der Abstände auf den Stadien der Kernauflösung und derjenigen in den nächstfolgenden Stadien (vgl. Fig. 2 und 4) läßt hieran keinen Zweifel. Die Chromosomen werden, wohl im Zusammenhang mit einem Gesamtwachstum der Sphäre, weiter vom Centrum abgedrängt.

In dieser Bewegung liegt ohne Zweifel ein wichtiger Faktor für die Bildung der normalen Aequatorialplatte; üben zwei dicht benachbarte Sphären auf das Chromatin, das sich zwischen ihnen befindet, die gleiche Wirkung aus, so muß schon dadurch eine annähernd äquatoriale Zusammendrängung erfolgen.

Eine zweite wichtige Thatsache, die unsere Monasterfiguren uns gelehrt haben, ist die Chromosomenverstreuung, eine Erscheinung, die nur als gegenseitige Abstoßung, sei sie im übrigen vermittelt, wie sie will, bezeichnet werden kann. Auch hierüber liegen für Ascaris einige verwandte Beobachtungen vor. Th. Boveri (3, p. 106) ist dort durch seine Analyse der Teilungsfigur zu dem Resultat gekommen, daß in der Spindel eine Spannung herrschen muß, die jeden Punkt jedes Chromosoms, der von Fädchen besetzt ist, in die Spindelachse zu führen sucht, so daß eine möglichst enge Zusammenlagerung aller Chromatinteile um die Achse herum resultieren müsse. Dies war in der That zu konstatieren, jedoch nur bis zu einem gewissen Grade. Die Schleifen halten gewisse Entfernungen voneinander ein, die sich als „unüberschreitbar" darstellen. zur Strassen (15) hat später ganz ähnliche Erörterungen angestellt (p. 662); er spricht von einem auffälligen sich Suchen und doch Vermeiden und glaubt, hierfür aktive, vielleicht chemotaktische Leistungen der Chromosomen selbst verantwortlich machen zu sollen. Mir scheint, da für die Annäherung die Anordnung der Spindel eine genügende mechanische Erklärung giebt, nur das sich „Vermeiden" auf eine aktive Wirkung der Chromosomen zurückzuführen zu sein; und meine Beobachtungen an den Seeigel-Monastern zeigen deutlich, daß hier, wenn nicht beide Pole wirken, nur ein Fliehen der Chromosomen zu konstatieren ist.

Vergleichen wir nun diesen Zustand mit dem normalen, so tritt die Erscheinung der Verstreuung hier kaum hervor; jedenfalls beschreibt die normale Aequatorialplatte, obgleich sie aus doppelt so vielen Elementen besteht, eine viel kleinere Fläche als unsere Monaster-Kugelfläche. Worauf dieser Unterschied, der natürlich seinen Grund darin haben muß, daß hier zwei, dort eine Sphäre wirken, genauer beruht, soll später erörtert werden. Hier sei nur bemerkt, daß etwas von jener Entfernungstendenz der Chromosomen doch in der zweipoligen Figur gleichfalls bemerkbar ist. Haben sich die Kernelemente auch vorher vielfach berührt, so halten sie nun gewisse Abstände ein, wenn auch nicht so regelmäßig wie bei Ascaris, wie man auf den Flächenbildern von

Aequatorialplatten von Echinus bei Th. Boveri (4, Fig. 43—45) sieht. Wir werden also die abstoßende Wirkung der Chromosomen aufeinander auch hier anzunehmen haben, wenn auch infolge eines gegenwirkenden Einflusses nicht in voller Stärke sich äußernd.

Es hat bei unseren Kenntnissen kaum einen Zweck, Betrachtungen über die Natur dieser Abstoßung anzustellen, dagegen ist darauf hinzuweisen, daß dieselbe eine sehr zweckmäßige Einrichtung ist. Sie verleiht jedem Chromosoma einen gewissen Spielraum, so daß es die Bewegungen bei der Spaltung ungehindert ausführen kann. Wenn die Chromosomen sich hierbei eng zusammendrängen würden, so müßten wohl viel häufiger abnorme Verteilungen vorkommen, als wir solche thatsächlich beobachten.

Es wurde oben konstatiert, daß jedes Chromosoma mit dem einen Ende einer bestimmten Faser seiner Sphäre angelagert ist. Hierzu ist nun nachzutragen, daß dies in gleicher Weise für die Chromosomen der normalen Aequatorialplatte gilt, obgleich es in den bisherigen Arbeiten noch nicht hervorgehoben worden ist. Allerdings ist dieses Verhalten hier viel weniger auffallend als bei anderen Objekten, weil erstens zahlreiche andere Fasern dazwischen sind und zweitens die Chromosomen meist so dicht gehäuft sind, daß nur günstige Stellen in ganz dünnen Schnitten die Insertion, wie in Fig. 16 α (Taf. XXII) gezeichnet, erkennen lassen.

Wir haben oben für den Monaster festgestellt, daß nur die dem Radius angelagerte Seite annähernd bestimmte Entfernung vom Centrum einhält, wogegen in der Lagerung der übrigen Abschnitte variable Verhältnisse angetroffen werden. Ganz das Gleiche zeigt die normale Spindel (Fig. 16 *a*). Man erhält aus beiden Fällen den Eindruck, daß nur jenes ausgezeichnete Ende der Chromosomen direkt von den Sphären beeinflußt ist, alle anderen Teile nur insofern, als sie mit jenem verbunden sind.

Sehr interessant ist eine Vergleichung des Abstandes der Chromosomenfläche vom Centrum der Sphäre in den beiden Fällen. Ich habe, um diese und einige andere Verhältnisse in möglichst einfacher Weise zur Anschauung zu bringen, in Textfig. U, V und W immer ein Stadium der Abnormität mit einem gleich großen normalen so zusammengezeichnet, daß die Teilungsfiguren dicht nebeneinander stehen und die oberen Centren beider auf einer horizontalen Linie liegen. In Textfig. U ist in dieser Weise der Dauerzustand der normalen zweipoligen Figur (Aequatorialplatte) mit dem Dauerzustand bei einseitiger Bindung (Anordnung der Chromosomen zur Kugelschale) zusammengestellt. Man sieht,

daß der Abstand der Chromosomen vom Centrum im letzteren Falle erheblich geringer ist. Man könnte denken, daß der in

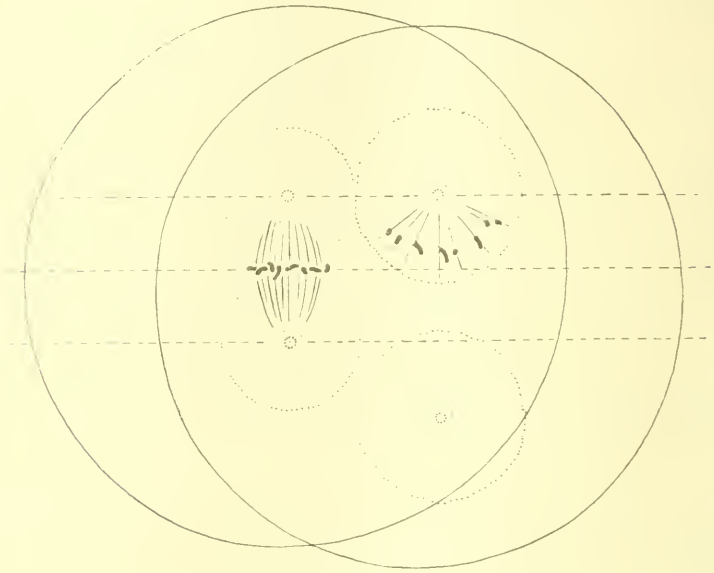


Fig. U.

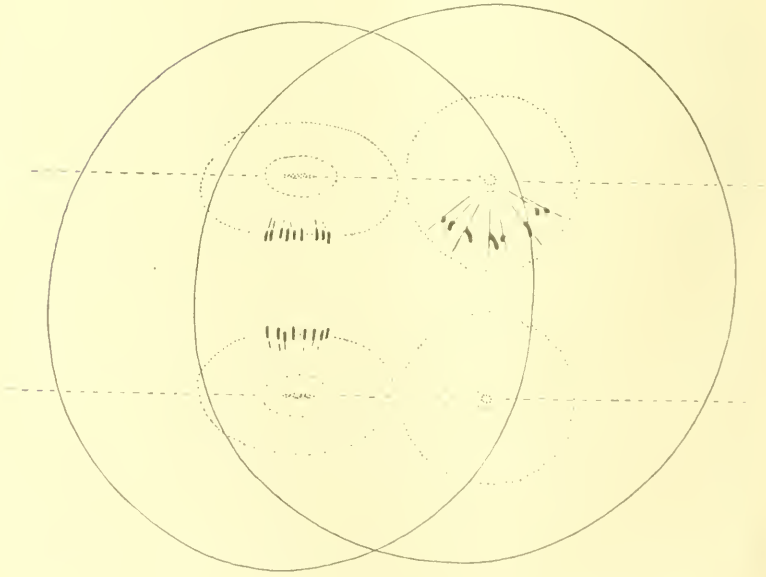


Fig. V.

Textfig. U wiedergegebene Monaster bereits ein späteres Stadium repräsentiere, auf dem die Wanderung der Chromosomen gegen die Pole begonnen habe. In der That entspricht der Abstand ungefähr demjenigen, den normale Figuren in späten Anaphasen darbieten, wie Textfig. V lehrt, wo der gleiche abnorme Fall mit einer normalen Anaphase zusammengestellt ist. Allein einmal geht schon aus dem Zustande der Centrosomen und Sphären hervor, daß die in Textfig. U nebeneinander gestellten Stadien und nicht die der Textfig. V einander entsprechen, und zweitens

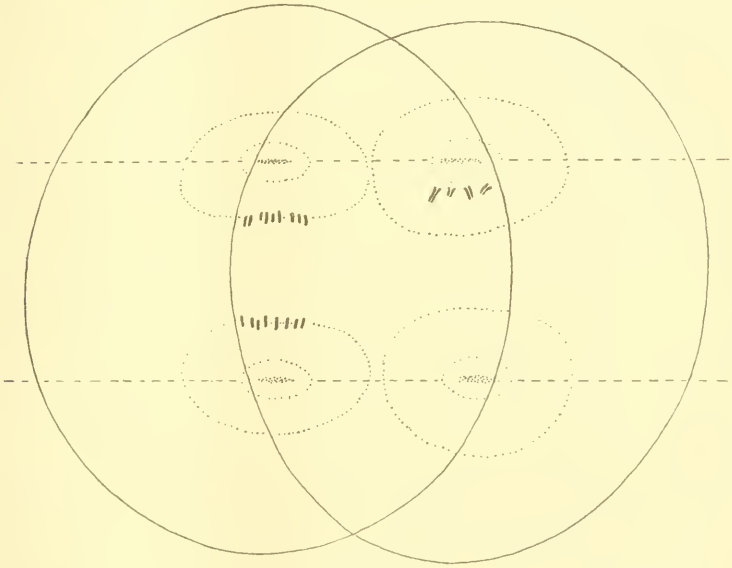


Fig. W.

zeigen Stadien mit zerstreuten, zur Kugelschale angeordneten Chromosomen nach meinen Erfahrungen niemals einen größeren Abstand als den gezeichneten.

Ich glaube sonach zu der Behauptung berechtigt zu sein, daß die Chromosomen bei ausschließlicher Einwirkung nur einer Sphäre nach der Gewinnung ihrer typischen Lage niemals einen so großen Abstand von dem Centrum aufweisen wie bei der Einwirkung zweier. Es muß also im letzteren Fall ein Zug von der Gegenseite stattfinden, der in keiner Sphäre eine so starke Annäherung der Chromosomen an das Centrum gestattet, wie es den Wirkungen dieser Sphäre allein entspräche.

Werfen wir nun von hier einen Blick zurück auf die Stadien

nach der Kernauflösung, wo die Chromosomen noch zu einem Häufchen zusammengedrängt sind (Fig. 4—6), so ergiebt sich, daß ihr Abstand vom Centrum durchschnittlich größer ist als auf dem Stadium der Kugelschale. Es wird daraus zu schließen sein, daß der mit der Zerstreuung eintretende typische Abstand erst durch die nun zu stande kommenden Beziehungen der einzelnen Chromosomen zu bestimmten Sphärenstrahlen vermittelt wird.

Die auf den Dauerzustand folgenden Phasen ergeben zwischen unserer Abnormität und den normalen Verhältnissen die größten Unterschiede, indem eben hier der eigentliche Zweck der zweipoligen Figur, die richtige Verteilung der Chromosomenhälften in die Erscheinung tritt. Das normale Ei läßt jetzt erkennen, wie die Chromosomen an der mit den Radien (Spindelfasern) verbundenen Seite sich zu spalten beginnen, worauf die Spalthälften unter Bildung charakteristischer Y-förmiger Figuren nach entgegengesetzter Richtung auseinanderweichen, bis sie schließlich völlig voneinander gelöst sind. Dadurch daß die Seite, die sich zuerst spaltet, bei der Entfernung immer voraus geht, stehen sich die Schwesterfäden schließlich fast in einer geraden Linie gegenüber. Die weiteren Veränderungen bestehen zunächst wesentlich in der immer größeren Entfernung der Tochterplatten.

Von den charakteristischen Bildern, die auf diese Weise zu stande kommen, läßt der Monaster nichts erkennen. Die Längsspaltung der Chromosomen beginnt zwar auch hier an der Seite, welche dem Radius angelagert ist (Fig. 7), allein die Spreizung zur Bildung der Y-förmigen Figur findet nicht statt; vielmehr treten nun Bilder auf, wo man die Schwesterfäden in ganzer Länge durch eine farblose Linie getrennt findet (Fig. 8 und 9); Zustände, wie sie bei einer normalen Teilung nie zur Beobachtung kommen. Der Raum zwischen den Schwesterchromosomen wird allmählich größer, aber abgesehen von einer geringeren Divergenz an der ursprünglich festgehefteten Stelle, sind sie fast stets annähernd parallel gestellt (Fig. 10 und 20), bis die Bildung der Kernbläschen beginnt.

So sieht man, daß zwar die Spaltung selbst ein Prozeß ist, den das Chromosoma ohne zweiseitige Einwirkung erfährt, daß aber die Trennung der Schwesterfäden auf zwei weit entfernte Stellen nur unter der Einwirkung beider Sphären möglich ist und daß vor allem im Chromosoma selbst nicht die Kräfte liegen, um jene Spreizung der Metakinese zu bewirken. Sie muß eine Wirkung der beiderseits angreifenden Sphären sein.

Wie Th. Boveri (6) für die normalen Prozesse im Seeigel-Ei betont hat, kombiniert sich die Entfernung der Tochterplatten von einander aus zwei Prozessen; in der ersten Periode beruht sie in einem Auseinanderweichen der ganzen Spindelhälften, ohne daß sich der Abstand der Chromosomen vom Pol erheblich ändert, in der zweiten bleibt die Entfernung der Centren im wesentlichen konstant, und die weitere Entfernung der Tochterplatten voneinander beruht darauf, daß jede näher an ihr Centrum heranrückt [vergl. die Fig. 27—32, 56—59 bei Th. Boveri (6) und Plate VIII bei E. B. Wilson (18)].

Der erstgenannte Vorgang kann natürlich da, wo es sich überhaupt nur um die Beziehung zu einer Sphäre handelt, nichts Vergleichbares haben, selbst wenn eine weitere Entfernung der Sphären voneinander stattfinden würde. Allein das für den normalen Fall so charakteristische Auseinanderweichen der Sphären, welches mit ihrem gewaltigen Wachstum Hand in Hand geht (vergl. Textfig. H—K), kommt bei unserer Abnormität überhaupt nicht zu stande.

Bevor wir diesen Unterschied näher betrachten, sei eine kurze Vergleichung der Sphärenverhältnisse in beiden Fällen eingeschaltet. Der Hauptunterschied, auf dem die ganze Abnormität beruht, ist uns bekannt; er besteht darin, daß die beiden Sphären in dem abnormen Fall von ihrer Entstehung an viel weiter voneinander entfernt sind, und daß damit jede Beziehung zwischen ihnen, sei es durch verbindende Fasern, sei es durch den Kern oder seine Chromosomen, fehlt. Mit diesem größeren Abstand hängt es wohl zusammen, daß hier die Sphären beträchtlich größer sind als in gleich großen normalen Stücken (Textfig. U). Nach dem, was oben über die Abhängigkeit der Sphärengröße von dem verfügbaren Plasmabereich festgestellt werden konnte, ist dieser Unterschied erklärlich. Auch in einem und demselben Ei zeigen sich weit abgelegene Sphären größer als eng zusammengedrängte, wie aus Textfig. R. ersichtlich ist.

Im übrigen verhalten sich die Sphären und ihre Centren wie im normalen Ei; sie wachsen, ihre Radien breiten sich aus, schließlich werden sie abgeplattet mit Streckung in einer Richtung senkrecht zur Teilungsachse, womit die allmähliche Verdoppelung eingeleitet wird. Nur ein Unterschied läßt sich bei diesen durchaus identischen Vorgängen bemerken: die Sphären in unserem abnormen Fall zeigen, wie oben schon erwähnt, keine Entfernungstendenz während ihres Wachstums, wie die normalen sie so deutlich dargeboten haben. Diese Thatsache ist aus Textfig. V und W zu

sehen, in denen das gleiche Stadium einer normalen Anaphase mit zwei Stadien der Abnormität zusammengestellt ist, und zwar in Textfig. W mit dem nach der Beschaffenheit von Centrosom und Sphäre entsprechenden Zustand, in Textfig. V mit demjenigen, welches der normalen Aequatorialplatte entspricht. Man sieht, daß in dem abnormen Fall schon auf diesem frühen Stadium die Sphären ebenso weit voneinander entfernt sind, wie später, daß sie also während der ganzen Periode ihre Lage nicht verändern, und andererseits, was nun diesem Thatbestand erst seine volle Bedeutung giebt, daß die konstante Entfernung, die sie einnehmen, genau derjenigen entspricht, welche die zunächst verbundenen Sphären des normalen Falles bei ihrem Auseinanderweichen schließlich erreichen[1]). Wir kommen so zu dem Satz: die nicht verbundenen Sphären nehmen von Anfang an diejenige gegenseitige Stellung (Gleichgewichtslage) ein, welche verbundene Sphären erst bei ihrer Lösung voneinander während des karyokinetischen Prozesses gewinnen. Auf die Wichtigkeit dieses Sachverhalts komme ich unten zurück. Ein Unterschied bleibt allerdings auch auf den Endstadien bemerkbar, das sind die Verbindungsfasern der normalen Figur, von denen unsere abnormen nichts zeigen.

Kehren wir von hier zu den Schicksalen der Chromosomen zurück, so liegt der zweite Faktor, welcher bei der Entfernung der normalen Tochterplatten, wie erwähnt, eine Rolle spielt, in einer Annäherung der Tochterchromosomen an ihr Centrosoma. Dieser Vorgang, der mit den eigentümlichen und schwer zu analysierenden Umbildungen von Centrosom und Sphäre in dieser Periode zusammenhängt, endigt schließlich damit, daß sich die entstehenden Kernbläschen dem abgeplatteten und hantelförmig gewordenen Centrosom eng anlegen (vergl. Th. Boveri, 6, Fig. 30—33, 49—51). Es ist verständlich, daß diese Wirkung, welche jede normale Sphäre nach ihrer Entfernung von der anderen Sphäre ihrer Tochterplatte gegenüber entfaltet, von dem Monaster in ähnlicher Weise auf die ihm eingelagerten Doppelchromosomen ausgeübt wird (Fig. 9—11). Zwei Punkte verdienen hierbei noch Beachtung. Erstens scheinen die Doppelchromosomen des Monasters die centrale Lage rascher zu erreichen (Textfig. W), was

1) So genau, wie in dem gezeichneten Fall, ist die Uebereinstimmung gewöhnlich nicht; vielmehr ist die Entfernung, welche die verbundenen Sphären schließlich erreichen, in der Regel etwas geringer als der Abstand, den die nicht verbundenen einnehmen.

vielleicht daraus zu erklären ist, daß sie dem Centrum von Anfang an näher liegen. Zweitens sind sie nicht so regelmäßig in der Richtung der Spindelachse gestellt wie in einer normalen Tochterplatte (Textfig. W).

Mit diesem Punkt können wir die Vergleichung abbrechen. Alle folgenden Unterschiede sind nur selbstverständliche Folgen der bisherigen. Im übrigen stimmt der Verlauf bis zur Vorbereitung zur nächsten Zellteilung mit dem normalen überein.

Im Anschluß an das Gesagte sei zum Schluß ein Fall beschrieben, der das abnorme und normale Verhalten zugleich darbietet und damit eine wertvolle Bestätigung der entwickelten Anschauungen liefert. Es ist ein Eifragment, bei welchem nur einige Chromosomen die beschriebene einseitige Bindung zeigen, während die Mehrzahl mit beiden Sphären in Verbindung getreten ist. Ein Schnitt aus diesem Eifragment ist in Fig. 15 (Taf. XXII) wiedergegeben. Man sieht 3 Chromosomenpaare im Zustand der Metakinese, 3 andere, anscheinend noch ungespalten, stehen nur mit der oberen Sphäre in Verbindung. Es liegt hier also eine interessante Kombination des abnormen Verhaltens mit dem normalen vor, die an gewisse von Mrazek (12) in den Spermatocyten von Astacus gefundene Abnormitäten erinnert. Wie dieselbe in unserem Fall zu stande gekommen ist, dafür dürfte ein Hinweis in der besonderen Kleinheit des Fragments zu finden sein. Je kleiner das Fragment, um so näher liegen nach den Feststellungen des vorigen Abschnittes die Sphären, d. h. um so geringer ist ihr Entfernungsbestreben. Nach den oben gegebenen Darlegungen könnte in diesem Falle die zusammenhaltende Wirkung des Spermakerns genügend gewesen sein, um beide Sphären an sich gebunden zu halten. Außerdem kommt aber noch in Betracht, daß die Sphärengröße nicht direkt proportional der Protoplasmamenge abzunehmen scheint, so daß in kleineren Fragmenten der Zwischenbereich zwischen den Sphären auch relativ viel geringer ist als in größeren. So ist die Möglichkeit gegeben, daß auch die weniger begünstigte Sphäre einzelne Chromosomen in ihren Bereich zieht und aus ihnen im Verein mit der anderen Sphäre eine Aequatorialplatte bildet, während andere Chromosomen nur der letzteren verbunden werden. Als ein Vorstadium zu dem beschriebenen Falle dürfte das in Fig. 14 wiedergegebene zu betrachten sein. Das Fragment der Fig. 15 ist deshalb von besonderem Interesse, weil

es zeigt, daß die Wirkung der Sphäre auf die Chromosomen nur genau so weit reicht, als diese sich erstrecken. Das Chromosoma lenkt nicht in jeder Lage Radien auf sich, sondern nur wenn es in dem bestimmt begrenzten Bereich der Strahlenkugel liegt, wird es in seinen weiteren Bewegungen von hier aus dirigiert.

Des weiteren bestätigt der Fall die oben schon vertretene Anschauung, daß unsere Abnormität kaum auf einer verschiedenen Stärke der Centrosomen oder Sphären beruhen kann. Sobald nur die für gewöhnlich leere Sphäre einem Chromosoma ebenso naherückt wie die andere, zeigt sie sich ihm gegenüber von genau der gleichen Kraft.

Hier sei schließlich noch erwähnt, daß der Verlauf in unserem abnormen Falle gegenüber dem normalen erheblich verlangsamt ist. Zur Zeit, wo die normal befruchteten Eier und kernhaltigen Fragmente schon geteilt sind, zeigen die mit bloßem Spermakern ungefähr das Stadium der Fig. 8. Dies wird jedoch kaum oder nur in geringem Grade mit der einseitigen Bindung in Zusammenhang zu bringen sein. Denn selbständige Spermakerne brauchen auch sonst länger zur Vorbereitung zur Teilung als normale erste Furchungskerne (vergl. O. und R. Hertwig, Taf. I, Fig. 17 und 18, und Teichmann, Fig. 36 und 37).

c) Schlüsse auf die Kernteilungsmechanik.

Die mitgeteilten Befunde dürften es rechtfertigen, einige Betrachtungen über die Mechanik der Kernteilung hier anzustellen. Der Zweck des mitotischen Prozesses ist die reguläre Verteilung der zwei Spalthälften eines jeden Chromosoma auf die beiden zu bildenden Tochterzellen. Diese Verteilung wird im wesentlichen bewirkt: 1) durch das Bestreben der Sphären, bis auf gewisse Entfernung (ihre Gleichgewichtslage) auseinanderzuweichen, und 2) durch die Herstellung einer bestimmten Bindung zwischen ihnen und den Chromosomen. Damit beide Momente richtig zusammenwirken, ist es notwendig, daß die Sphären ihrem Streben nach der Gleichgewichtslage nicht zu früh folgen können. Das Mittel, das sie zunächst daran hindert, ist der Kern. Das sich teilende Centrosom liegt der Kernmembran an, und die Tochtercentrosomen zeigen zu dieser eine unverkennbare Adhäsion. Solange also das Kernbläschen besteht, ist dieses der Einfluß, welcher die Sphären an der Erreichung ihrer Gleichgewichtslage verhindert. Mit der

Kernauflösung muß dieser Einfluß wegfallen, und es findet hierbei in der That, wie z. B. die Photogramme Wilson's (18) lehren, eine weitere Entfernung der Centren voneiander statt, aber, was von großer Wichtigkeit ist, auch jetzt nicht bis zur Gleichgewichtslage. Es muß also die anfängliche Bindung, die durch den Kern vermittelt war, durch etwas anderes ersetzt worden sein. Dieser neue Einfluß dürfte in der Bildung der „Spindel" zu erblicken sein. Es scheint vorläufig kaum möglich, die komplizierten Verhältnisse, die hierbei obwalten, einzeln zu analysieren, nur das können wir mit Sicherheit aus der Lage der Centren im Vergleich mit unserer Abnormität ableiten, daß die Spindel eine Koppelung der Sphären bewirkt, welche dieselben am Auseinanderweichen verhindert. Nehmen wir nun an, diese Koppelung sei durch die Chromosomen, die zwischen die beiden Sphären eingeschaltet sind, vermittelt — wohl die einfachste Annahme, die man machen kann — so werden mit einemmal eine Reihe von Erscheinungen erklärt:

1) Die Sphären müssen in ihrem Streben nach der Gleichgewichtslage von beiden Seiten auf die Chromosomen einen Zug ausüben. Da die Chromosomen, von der Gegenseite gleich stark festgehalten, nicht folgen, so muß eine Dehnung des zu den Chromosomen ziehenden Sektors erfolgen, d. h. der Abstand zwischen dem Sphärencentrum und den Chromosomen muß größer sein als ohne den Gegenzug. In der That haben wir dies durch Vergleichung der Fälle doppelter Bindung mit denen bei einfacher Bindung so gefunden (Textfig. U).

2) Da jeder von dem Sphärenmittelpunkt zu einem Chromosoma ziehende Radius[1]) in Spannung ist, so muß eine Tendenz bestehen, die von beiden Seiten angreifenden Radien in eine Gerade zu verlegen, mit anderen Worten: das Chromosoma in die Spindelachse zu führen. In der That haben wir gefunden, daß ein solcher Trieb gegen die Spindelachse besteht, denn Chromosomen, die nur an eine Sphäre gebunden sind, zeigen eine viel weitere Zerstreuung (Textfig. U).

3) Spalten sich die Chromosomen so, daß jedes Schwesterelement mit einer anderen Sphäre in Verbindung bleibt, so ist damit die Bindung der Sphären aneinander gelöst, und jede kann ihrer Gleichgewichtslage zustreben. Sie müssen auseinanderweichen und jede die ihr verbundenen Chromosomenhälften mit sich führen, wie wir dies in der That beobachten (Textfig. V).

---

1) Radius hier geometrisch gedacht.

4) Die Spannung, die vorher in jeder Spindelhälfte bestanden haben muß, wird durch die Lösung aufgehoben, und die Chromosomen (Tochterchromosomen) stehen nun unter ähnlichen Bedingungen wie im Monaster[1]). In der That sehen wir, wie ihr Abstand vom Centrosoma sich zunächst bis auf die Entfernung, die ursprünglich im Monaster bestand, verkürzt (Textfig. V).

Bei den bisherigen Erörterungen wurde von irgend welcher Vorstellung über die Natur der Bindung zwischen Sphären und Chromosomen abgesehen. Es ist bekannt, daß zuerst E. van Beneden (1) für das Ascaris-Ei ein Anheften von Radien an die Chromosomen angenommen und die Entfernung der Tochterplatten aus Radienzug zu erklären versucht hat. Th. Boveri (3) hat am gleichen Objekt für diese Hypothese eine Anzahl thatsächlicher Belege erbracht. Er vermochte vor allem die Ausbildung der Verbindung zwischen den Radien und Chromosomen zu verfolgen und den Nachweis zu führen, daß das, was man bisher als „Spindelfaser" bezeichnet hatte, sich aus zwei den beiden Sphären angehörigen Radien zusammensetzt, die nur dadurch, daß der eine an die eine Schmalseite dos Chromosoms sich anheftet, der andere an einen entsprechenden Punkt der anderen, in Kontinuität treten. Vor allem aber vermochte er durch genaue Analyse des Vorgangs und speciell eines Falles (p. 123), in welchem die Radien in abnormer Weise mit den Chromosomen verbunden waren, aus der Konfiguration der Chromosomen mit voller Sicherheit darzuthun, daß für die Bewegung der Spalthälften in der That die Art ihrer Verbindung mit den Sphärenstrahlen maßgebend ist. Und es wird kaum eine Möglichkeit bestehen, das in seiner Fig. 84a wiedergegebene Bild anders zu erklären als durch einen Zug, der auf die Spalthälften vermittelst der angehefteten Fasern ausgeübt ist; freilich in der Hauptsache nicht nach der Vorstellung von van Beneden, durch Kontraktion dieser Fasern, sondern, wie die Messung ergiebt, im wesentlichen durch Auseinanderweichen der ganzen Sphären, welche die ihnen angehefteten Tochterchromosomen nach sich ziehen. Bezüglich des Details seiner ausführlichen Betrachtungen über diesen Gegenstand sei auf die Arbeit (3, p. 77) selbst verwiesen; es schien am Platz, die Thatsachen kurz auszuführen, einmal weil die Verhältnisse bei Ascaris in vieler Beziehung so

1) Vergl. Th. Boveri (3, p. 111): „Der ganze Vorgang . . . . ist ja im Grunde nichts anderes als eine Spaltung des Amphiasters in zwei Monasteren."

viel klarer liegen als an meinem Objekt, dann aber auch aus dem allgemeinen Grund, weil die gegebene Auffassung des karyokinetischen Prozesses von manchen Seiten als ein ganz willkürlicher Erklärungsversuch hingestellt wird, dem gegenüber jede andere Vermutung ebenso berechtigt ist.

Wir haben oben sowohl für die einseitige, wie für die doppelseitige Bindung konstatiert, daß in dem dichten Faserkomplex einzelne Fasern dadurch ausgezeichnet sind, daß sich je ein Chromosoma mit seinem einen Ende einer solchen Faser angelagert findet. Häufig zeigen sich diese Fasern stärker als die anderen. Wie die Verbindung zu stande kommt und ob die Faser, wie bei Ascaris, aus zwei nur durch das eingeschaltete Chromosoma verbundenen Hälften besteht, ist bei der Kleinheit der Verhältnisse nicht zu ermitteln. Als sicher dagegen läßt sich betrachten, daß diese Bindung bei der Bestimmung der Stellung, welche das Chromosoma in dem Sphärenkomplex einnimmt, von ausschlaggebender Bedeutung ist. Hier sind besonders die normalen Aequatorialplatten von Bedeutung, welche zeigen (Fig. 16*a*), daß nur die Anheftungsstellen annähernd in der äquatorialen Ebene liegen, während die übrigen Teile nach der einen oder anderen Seite mehr oder weniger stark abgebogen sein können.

Es ist gewiß die nächstliegende Annahme, daß der Zug, den die auseinanderweichenden Sphären auf die Schwesterchromosomen nachgewiesenerweise ausüben, durch die beschriebenen Fasern vermittelt wird. In der That entspricht ja auch die Stellung der Schwesterfäden auf jedem Stadium genau dieser Voraussetzung. Sie weichen zuerst an demjenigen Ende auseinander, an dem die Faser angreift und jetzt läßt sich auch in vielen Fällen ganz klar erkennen, daß die Enden nicht an einer kontinuierlichen Faser entlanggleiten, sondern daß von dem vorausgehenden und etwas angeschwollenen Ende jeder Spalthälfte eine Faser ausgeht (Fig. 16*b*), wie es unter unserer Voraussetzung der Fall sein muß. Die der Anheftungsstelle entgegengesetzten Enden geben ihren Zusammenhang erst zuletzt auf, und indem sie lediglich durch ihre Kontinuität mit den anderen bewegt werden, muß mit Notwendigkeit eine völlige Streckung eintreten; die Schwesterchromosomen müssen sich mit ihrer Längsrichtung in die Richtung der Bewegung einstellen, ja unter Umständen dehnen, wie dies alles in der That zu beobachten ist.

Daß die Verhältnisse bei einfacher Bindung sich mit dieser Anschauung aufs beste vertragen, geht schon aus den oben ange-

stellten Betrachtungen hervor. Die Vergleichung der in Textfig. U zusammengestellten Zustände läßt aber vielleicht noch etwas mehr erkennen. Wir wissen, daß bei einseitiger Bindung alle Chromosomen in ungefähr gleichem Abstand vom Centrum zur Ruhe kommen. Dieser Abstand ist stets kleiner als bei doppelter Bindung. Da nun im letzteren Falle, wie oben dargelegt, eine Spannung des Systems angenommen werden muß, so führt der besprochene Unterschied zu der Vorstellung, daß der Abstand vom Centrum, in dem ein Chromosoma schließlich seinem Radius angefügt ist, bei einfacher und doppelter Bindung gleich groß wäre, wenn er nicht im letzteren Fall durch den Zug von der anderen Seite vergrößert würde, d. h. die Spindelfasern der normalen Figur befinden sich höchst wahrscheinlich in einem Zustand von Dehnung.

Noch eine Erscheinung verdient hier Erwähnung. Nach den oben besprochenen Figg. 4, 5, 6 und 7 ist anzunehmen, daß die Chromosomen des Monasters, nachdem sie die Ruhelage in der Kugelfläche erreicht haben, dem Centrum etwas näher liegen als vorher. Es ist also die Anheftungsstelle des Chromosoma centripetal verschoben worden. Daraus leitet sich einfach die Thatsache ab, daß die freien Chromosomenenden im Monaster in der Regel weiter vom Centrum abstehen als die angehefteten. In der normalen Aequatorialplatte dagegen stehen sie ganz regellos bald nach der einen, bald nach der anderen Seite.

Wenn die Chromosomen auf diese Weise bei einseitiger Bindung ihre Anordnung zur Kugelfläche gewonnen haben, so ist ihre Bewegung im wesentlichen zu Ende. Weder hat die Sphäre selbst ein Bestreben, ihre Stellung zu verändern, noch besteht ein Zug von der Gegenseite. Wenn also auch die Chromosomen sich spalten, so ist, beim Fehlen jeder Spannung in den Radien, kein Moment vorhanden, die Spalthälften auseinanderzuziehen. Sie bleiben nebeneinander liegen und werden alle in einem Kern vereinigt.

Kurz ehe dies eintritt, erleiden sie noch gewisse Verlagerungen in Anlehnung an die Veränderungen der Sphäre; sie werden, wie die Tochterchromosomen im normalen Fall, dem Centrum genähert. Auch hier zeigt sich noch in ihrer Richtung der Unterschied gegenüber den Bewegungsverhältnissen des normalen Verlaufs. Sie liegen sehr verschieden (Fig. 9 und 20), während die Chromosomen der normalen Tochterplatten bis zuletzt in der Richtung der Spindelachse stehen. Diese reguläre Anordnung kann, wie hieraus

folgt, nicht auf einer besonderen richtenden Wirkung in den Endstadien beruhen, sondern sie ist, was zu ihrer Erklärung auch vollkommen genügt, lediglich eine Folge der Art, wie die Tochterchromosomen im normalen Fall von ihrer Sphäre gefaßt und mitgezogen worden sind.

Wir werden, dem Gesagten zufolge, für das Seeigel-Ei zu einer Auffassung des Teilungsmechanismus geführt, welche vollkommen derjenigen entspricht, die Th. Boveri (3) für das Ascaris-Ei entwickelt hat. Nur in einem Punkt besteht ein Unterschied. Die Spannung der Teilungsfigur, die nach der Chromosomenspaltung zum Auseinanderweichen der Sphären führt, suchte Th. Boveri bei Ascaris durch die von Van Beneden (2) beschriebenen cônes antipodes zu erklären, die sich in der Verlängerung der Spindelfigur an die Zellmembran ansetzen sollten. Weder Th. Boveri selbst, noch, wie es scheint, einer der späteren Autoren hat diese Polkegel nachweisen können. Auch bei Seeigeln ist davon nichts zu sehen, und es scheint, daß auf dieses Moment zur Erklärung der Spannung in der karyokinetischen Figur verzichtet werden muß. Dafür dürfte nun durch meine Befunde der exakte Nachweis erbracht sein, das diese Spannung infolge des Strebens der Sphären nach ihrer Gleichgewichtslage bestehen muß, wenn ich auch nicht sagen kann, warum gerade diese bestimmte Entfernung die Gleichgewichtslage darstellt.

In den bisherigen Betrachtungen ist angenommen worden, daß die Spaltung der Chromosomen genüge, um die Koppelung der Sphären so zu schwächen, daß das Streben nach der Gleichgewichtslage die noch bestehenden Widerstände zu überwinden vermöge. Ob dies genügt, muß zweifelhaft bleiben. Es wäre möglich, daß ein zweites Moment hinzukommt, darin bestehend, daß zur fraglichen Zeit die Kraft, mit der die Sphären nach einer mehr peripheren Lage streben, wächst. Da die Beschaffenheit der Sphären sich gerade zu dieser Zeit ändert, so könnte hierin ein Anhaltspunkt für eine solche Annahme gesehen werden.

d) Teilungsunfähigkeit der kernlosen Blastomere.

Die Unfähigkeit der kernlosen Blastomere, sich ihrer Sphärenvermehrung entsprechend zu furchen, ist von Th. Boveri (5) mit seinen gleichzeitig veröffentlichen Erfahrungen in Zusammenhang gebracht worden, daß in Seeigeleiern oder Blastomeren, die mehrere Centren enthalten, nur zwischen solchen eine wirkliche, dauernde

Protoplasmadurchtrennung zu stande kommt, welche Chromatin zwischen haben. Er schloß aus seinen Feststellungen, daß, um die zur Protoplasmateilung nötige Verfassung herzustellen, Kernsubstanz vorhanden sein und bestimmte Beziehungen der Kernsubstanz zu den Centren bestehen müßten.

Wie oben schon berichtet, vermochten Ziegler (21) und E. B. Wilson (20), der erstere für eine kernlose Blastomere, der letztere für Eier mit mehreren Polen, zu zeigen, daß jene Erfahrungen von Th. Boveri nicht allgemein giltig sind. Es kann bei Echiniden auch zwischen Polen, die keine Kernsubstanz zwischen sich haben, eine dauernde Zelldurchschnürung stattfinden, so wie es schon früher für Ascaris konstatiert war[1]).

Es erhebt sich die Frage, warum diese Fähigkeit im einen Fall vorhanden ist, im anderen nicht. E. B. Wilson (20) hat hierüber eine Hypothese aufgestellt, die jene Unterschiede vom Fehlen oder der Anwesenheit des Kernes unabhängig zu machen sucht. Er kam nämlich durch eine Vergleichung verschiedener Fälle zu dem Resultat, daß die Furche dann unterbleibt, wenn die Sphären sehr weit voneinander entfernt sind, daß sie eintritt, wenn die Sphären nahe benachbart liegen. Diese Erklärung erscheint nach seinen Ermittelungen sehr einleuchtend und würde sich nach dem oben Mitgeteilten mit dem Schluß Th. Boveri's, daß der Kern eine Rolle spielt, sehr wohl vereinigen lassen. Denn wenn einerseits eine bestimmte Nähe der Sphären die Teilung begünstigt und wenn wir andererseits festgestellt haben, daß die Kernsubstanz die Sphären nahe zusammenhält, so fügen sich beide Erscheinungen in die gleiche Kausalkette ein.

Allein es scheint, daß hier doch noch kompliziertere Verhältnisse obwalten, als man nach den Ergebnissen Wilson's annehmen möchte. Daß sich in meinen Fällen die kernlose Blastomere nicht teilt, dies würde nach Wilson auf zu großer Entfernung der Sphären beruhen. Nun sind aber bei unserer Abnormität schon im Eifragment die Sphären abnorm weit entfernt, und wenn man z. B. Figur 4 betrachtet und mit den Verhältnissen in der kernlosen Blastomere (Texfig. B—D) vergleicht, wird man die Entfernung im Ei nicht geringer finden als in der kernlosen Blastomere. Da nun die erste Furche in allen lebend und konserviert beobachteten Fällen der Abnormität ganz regulär aufgetreten war, während die folgenden Teilungen in der kernlosen

1) Th. Boveri (3, Fig. 85 und 86).

Blastomere unterblieben sind, kann nicht die Entfernung der Sphären allein maßgebend sein, sondern der Kern muß hier noch in anderer Weise, als von Wilson vermutet, ein die Teilung begünstigendes Moment darstellen.

Welcher Art diese Wirkung des Kernes sei, darüber hat L. Rhumbler (14) interessante Erörterungen angestellt. Er kommt zu dem überzeugend begründeten Resultat, daß an dem Vorgang der Protoplasmateilung zwei Faktoren beteiligt sind: 1) der von den Centren vermittelst der Sphären ausgeübte Zug, 2) ein starkes Wachstum der Zellmembran gerade im Aequator. Dieses letztere Moment sieht Rhumbler als durch den Kern bedingt an. Wenn dies richtig ist, so wäre der Unterschied, den wir soeben zwischen dem Ei mit einseitiger Chromatinbindung und der kernlosen Blastomere in der Teilungsfähigkeit konstatiert haben, leicht erklärlich. Der Kern wird eben bei einseitiger Bindung das Membranwachstum in gleicher Weise begünstigen wie bei doppelter Bindung.

Nach dem Gesagten würden sich die einzelnen Fälle folgendermaßen darstellen. Unter gewissen Umständen, die wir nicht weiter analysieren können, haben die Sphären die Fähigkeit, auch im kernlosen Protoplasma eine vollkommene Teilung zwischen sich zu bewirken, während sie dies in anderen, und zwar sehr vielen Fällen nicht vermögen. Daß also im normalen Verlauf immer mit gleicher Sicherheit eine reguläre Zellteilung eintritt, darauf ist offenbar der Kern von Einfluß. Trifft die Annahme von Wilson zu, daß die Sphären das Protoplasma um so leichter teilen, je näher sie einander liegen, so beruht dieser Einfluß des Kernes zum Teil in seiner von uns konstatierten Wirkung, die Sphären nahe zusammenzuhalten. Außerdem aber muß der Kern, wie unsere letzten Betrachtungen lehren, sicher noch eine direktere Wirkung haben und diese dürfte wohl mit Rhumbler in seinem Einfluß auf das Membranwachstum gefunden werden.

e) Chromosomenzahl.

Es wurde oben mitgeteilt, daß der Kern, der aus der Chromosomengruppe bei einseitiger Bindung entsteht, bei der nächsten Teilung so viele Chromosomen aus sich hervorgehen läßt, als vorher Spalthälften vorhanden waren. Die Chromosomenzahl bei unserer Abnormität — nur die Chromosomen des Spermakerns umfassend — konnte in verschiedenen Fällen durchschnittlich auf 18 bestimmt werden; in der nächsten Teilung wurde ungefähr

die doppelte Zahl konstatiert. Da dies die durch Befruchtung hergestellte Normalzahl ist, könnte der Fall vielleicht im Sinne der Annahme von Delage (9) Verwertung finden, wonach jede Zelle die Fähigkeit haben soll, ihr chromatisches Material in eine für die Species konstante Zahl von Chromosomen zu zerlegen. Allein diese — bisher noch nirgends begründete — Anschauung wird für unsere Objekte sofort durch die Thatsache, die im IV. Abschnitt mitgeteilt wurde, widerlegt, daß auf jene Monasteren, welche die Normalzahl von Chromosomen enthalten, also 36 und schließlich 36 Paare, eine Teilungsfigur folgt, die die doppelte Normalzahl (72) aufweist. Die Verhältnisse zeigen sonach das Gleiche, was Th. Boveri für Ascaris nachgewiesen hat, daß jeder Kern so viele Chromosomen aus sich hervorgehen läßt, als bei seiner Bildung Tochterchromosomen in ihn eingegangen waren.

Litteratur-Verzeichnis.

1) Beneden, E. Van, Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire, Gand et Leipzig 1883.
2) — et Neyt, A., Nouvelles recherches sur la fécondation etc. Bull. Acad. Roy. Belg., Sér. 4, T. XIV, 1887.
3) Boveri, Th., Zellen-Studien, II, Jena 1888.
4) — Zellen-Studien, III, Jena 1890.
5) — Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Sitz.-Ber. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, 1897.
6) — Zellen-Studien, IV, Jena 1900.
7) — Ueber die Polarität des Seeigeleies. Verh. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. XXXIV, 1901.
8) — Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. XXXV, 1902.
9) Delage, Y., Études sur la mérogonie. Arch. de Zool. exp. et gén., Sér. 3, T. VII, 1899.
10) Doflein, F., Karyokinese des Spermakerns. Arch. f. mikr. Anat., Bd. L, 1897.
11) Hertwig, O. u. R., Ueber den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien, Jena 1887.
12) Mrázek, A., Ueber abnorme Mitosen im Hoden von Astacus. Sitz.-Ber. d. K. böhm. Ges. d. Wiss., Prag 1901.
13) Rhumbler, L., Versuch einer mechanischen Erklärung der indirekten Zell- und Kernteilung. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. III, 1896.
14) — Stemmen die Strahlen der Astrosphäre oder ziehen sie? Arch. f. Entw.-Mech., Bd. IV, 1897.
15) Strassen, O. zur, Ueber die Riesenbildung bei Ascaris-Eiern. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. VII, 1898.
16) Teichmann, E., Ueber Furchung befruchteter Seeigel-Eier ohne Beteiligung des Spermakerns. Jen. Zeitschr., Bd. XXXVII, 1902.
17) Watasé, S., On the Nature of Cell-organisation. Wood's Holl Biol. Lect., 1893.
18) Wilson, E. B., An Atlas of the Fertilization etc., New York 1895.
19) — Archoplasm, Centrosome and Chromatin in the Sea-Urchin Egg. Journ. of Morph., Vol. XI, 1895.
20) — Experimental Studies in Cytology, II and III. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XIII, 1901.
21) Ziegler, H. E., Experimentelle Studien über die Zellteilung. II. Furchung ohne Chromosomen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. VI, 1898.

Tafel-Erklärung.

Tafel XXI.

Schnitte durch kernlose Eifragmente von Echinus microtuberculatus, befruchtet mit Samen von Strongylocentrotus lividus. Alle Figuren zeigen den Spermakern oder seine Chromosomen ausschließlich an die eine Sphäre gebunden (Zeiß, Apochr. 1,5, 1,30, Ok. 6).

Fig. 1. Bläschenförmiger Spermakern.

Fig. 2 und 3. Spermakern in Auflösung.

Fig. 4, 5 und 6. Differenzierung stärkerer Fasern in dem zu den Chromosomen ziehenden Sphärensektor.

Fig. 7 und 8. Die Chromosomen annähernd in einer Kugelfläche um das Centrosoma angeordnet, in Fig. 8 mit deutlicher Längsspaltung.

Tafel XXII.

Fig. 9—12, 14 und 15 wie Taf. XXI.

Fig. 9a und b. Zwei benachbarte Schnitte. Die Chromosomen, deutlich gespalten, nähern sich dem Sphärencentrum.

Fig. 10. Etwas späteres Stadium, kurz vor der Kernbläschenbildung. Die Schwesterchromosomen weiter auseinandergerückt.

Fig. 11. Kernbläschen gebildet.

Fig. 12. Zweizelliges Stadium; die untere Zelle kernlos, in der oberen ruhender Kern.

Fig. 13. Optischer Durchschnitt durch ein späteres Furchungsstadium. Aus der kernhaltigen Blastomere ist eine Halbblastula entstanden; die kernlose befindet sich in unregelmäßiger Zerschnürung, ihr Protoplasma ist dicht mit Sphären durchsetzt (Zeiß, Apochr. 2,0, 1,30, Ok. 4).

Fig. 14. Sehr kleines Fragment, in welchem die Chromosomen des vor kurzem aufgelösten Spermakerns zum Teil die Mitte zwischen den beiden Sphären überschreiten.

Fig. 15. Mutmaßliches Folgestadium zu dem der Fig. 14. Die 3 linken Chromosomen stehen nur mit der oberen Sphäre in Verbindung und sind nicht geteilt, die 3 rechten, mit beiden Sphären in Verbindung, befinden sich im Stadium der Metakinese.

Fig. 16. Chromosomen mit den zugehörigen Fasern aus normalen Echinus-Eiern; *a* Aequatorialplatte, *b* Metakinese.

Tafel XXIII.

Fig. 17—21. Schnitte durch Eier von Strongylocentrotus lividus, in denen abnormerweise anstatt zweier Sphären ein Monaster aufgetreten ist (Zeiß, Apochr. 1,5, 1,30, Ok. 4).

Fig. 17. Chromosomen zur Kugelschale angeordnet; der Schnitt hat die randständigen Chromosomen getroffen.

Fig. 18. Desgleichen, in anderer Ansicht, die Chromosomen in Spaltung begriffen.

Fig. 19. Umbildung der Sphäre entsprechend dem Stadium der Metakinese. Die Chromosomengruppe in entsprechender Abflachung.

Fig. 20. Späteres Stadium, die Spalthälften lösen sich voneinander.

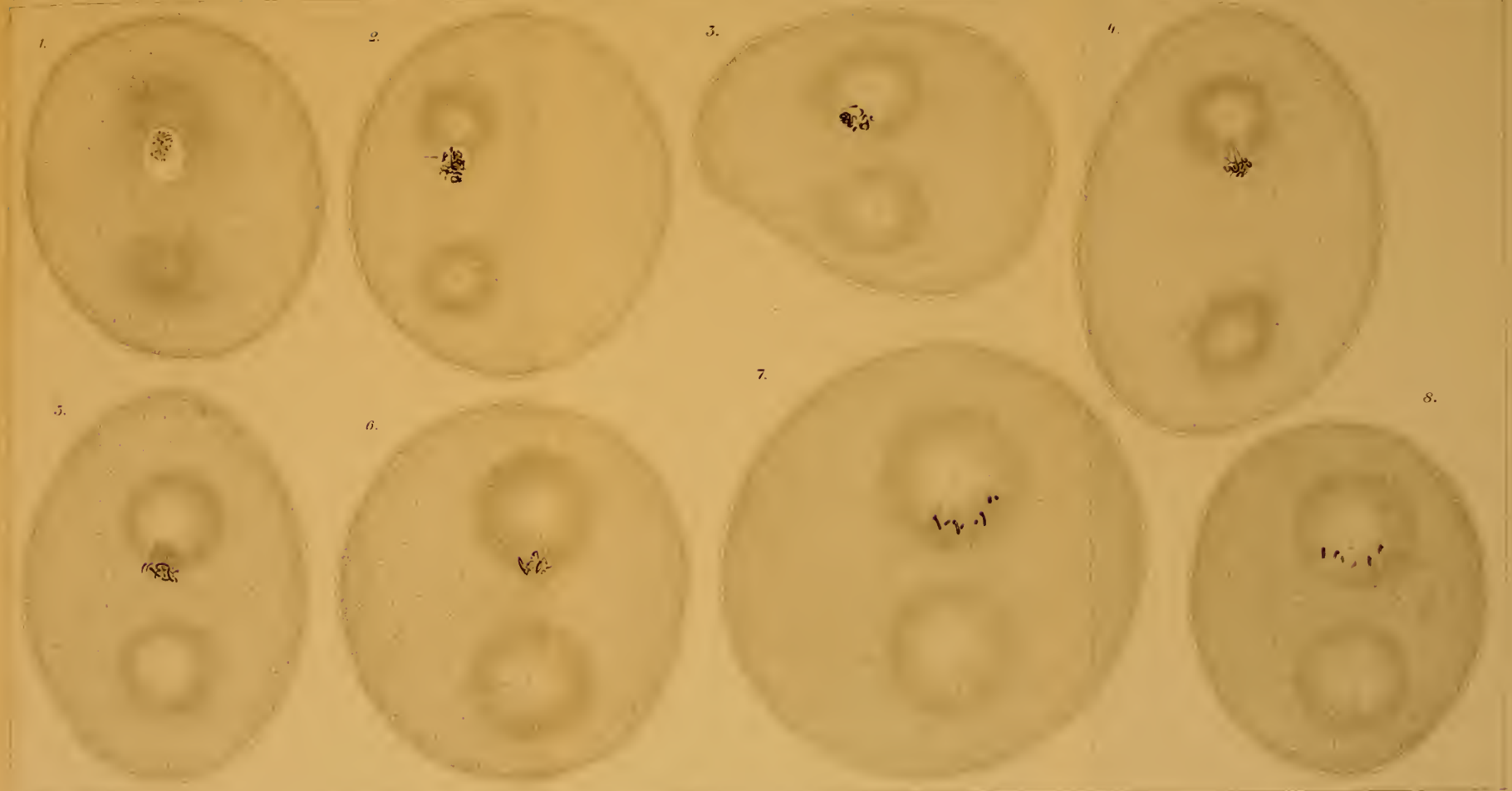
Fig. 21. Beginn der Kernbläschenbildung; einzelne Bläschen deutlich zu Paaren gruppiert.

Fig. 22—24. Keime aus kernlosen Eifragmenten von Echinus microtuberculatus, befruchtet mit Strongylocentrotus-Samen. (Fig. 23 giebt die Oberflächenansicht zu dem in Fig. 13 [Taf. XXII] abgebildeten Durchschnitt.) Die kernhaltige Blastomere hat sich in normaler Weise vermehrt, die kernlose befindet sich in unregelmäßiger Zerklüftung (Zeiß, Apochr. 2,0, 1,30, Ok. 4).

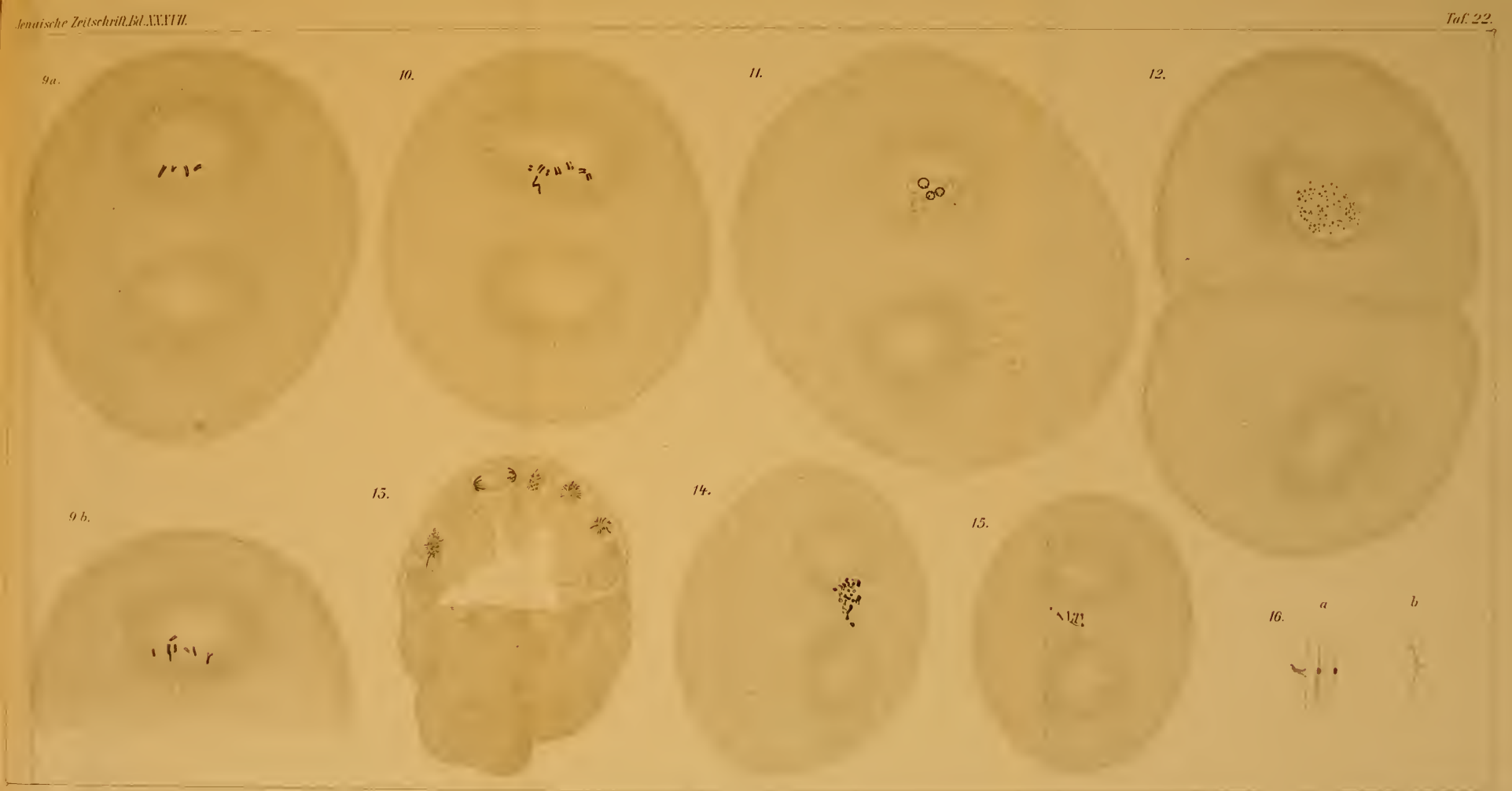
Inhalts-Uebersicht.

Seite

I. Material. Untersuchungsverfahren. Kurze Uebersicht über den abnormen Vorgang . 401
II. Der Verlauf bis zur Erreichung des Zweizellen-Stadiums 403
III. Uebereinstimmung mit Fällen, wo nur eine Sphäre im Ei vorhanden ist 409
IV. Das weitere Schicksal der kernhaltigen und kernlosen Blastomere 410
a) Die kernhaltige Blastomere 410
b) Die kernlose Blastomere 411
V. Vergleichung der beschriebenen abnormen Vorgänge mit normalen 415
a) Bis zur Auflösung des Kernes (Entstehung der Abnormität) 416
b) Von der Kernauflösung bis zur Teilung . . . 425
c) Schlüsse auf die Kernteilungsmechanik . . . 434
d) Teilungsunfähigkeit der kernlosen Blastomere . 439
e) Chromosomenzahl 441



Verlag Gustav Fischer Jena.



Verl. Gustav Fischer, Jena.

17.

18.

19.

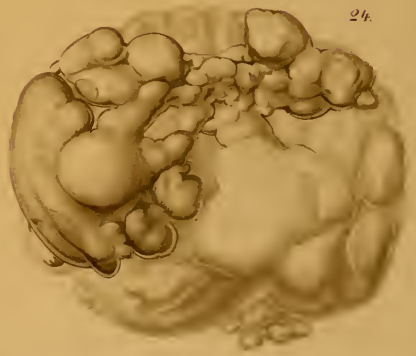
20.

21.

22.

23.

24.



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): Boveri Marcella

Artikel/Article: Ueber Mitosen bei einseitiger Chromosomenbindung. 401-446