

Über die Fusom-Relation (Koppelhaftung) während der Eifurchung.

Von

Prof. Dr. Jan Hirschler

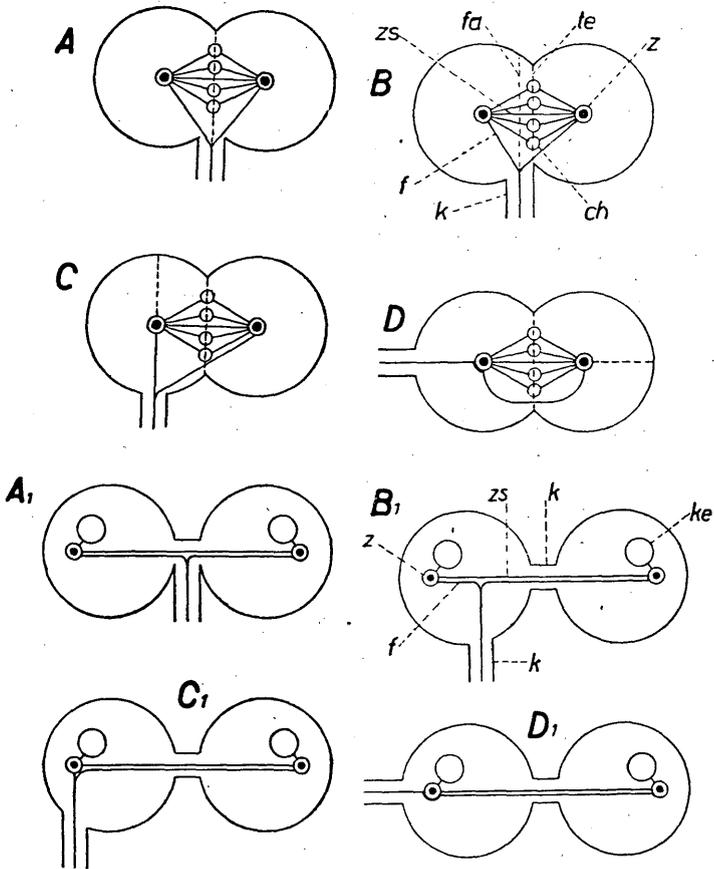
ehem. Vorstand des Zoologischen Instituts der Jan Kazimierz-Universität
in Lwów (Lemberg), z. Z. in Wien.

Mit 5 Textabbildungen (24 Einzelbilder).

I. Einleitende Bemerkungen.

In meinen früheren Arbeiten habe ich darauf hingewiesen, daß die Beziehung der Achsen zweier aufeinander folgender Teilungsspindeln zueinander, d. h. die *Fusom-Relation* (Koppelhaftung), eine zweifache sein kann und zwar ist entweder der eine von den Polen der ehem. Spindel (des Fusoms) auf einen von den Polen der vorhandenen Teilungsspindel, oder es ist der eine von den Polen des Fusoms auf die Achse der vorhandenen Teilungsspindel ausgerichtet. Den ersten Fall bezeichnete ich als den Zwei-End-Fall oder, allgemeiner ausgedrückt, als den Nur-End-Fall, den zweiten als den End-Achsen-Fall. Beiden Fällen könnte man auch internationale Bezeichnungen geben und den Nur-End-Fall als *Monopolie* (nur, ausschließlich, Pole), dagegen den End-Achsen-Fall als *Axopolie* bezeichnen. Es ist klar, daß diese beiden Fälle sich ausschließen, wenn die in Teilung begriffene Zelle nur einfach, d. h. nur mit einer einzigen anderen Zelle verkoppelt ist; ist sie dagegen mehrfach verkoppelt, so können während ein und derselben Zellteilung beide Fälle, d. h. Mono- und Axopolie nebeneinander vorkommen. In meiner früheren Arbeit (Hirschler 1935) entsprechen Fig. 47 und 48 der Mono- und Fig. 49 und 50 der Axopolie, in meiner späteren Arbeit (Hirschler 1945), sind beide Fälle auf Abb. 1 dargestellt. Weil wir mit diesen beiden Begriffen auch in dieser Arbeit viel zu tun haben werden, möchte ich sie hier nochmals an Schemen vorführen, die etwas tiefer in diese

ganze Frage einzudringen erlauben, als das bis jetzt in unseren Arbeiten geschehen ist. Die Axopolie stellt Abb. 1 A u. 1 B, die Monopolie Abb. 1 C und 1 D dar, die Beschriftung auf Abb. 1 B und 1 B₁ bezieht sich auf alle Einzelbilder der Abb. 1 und hat fol-



Abt. 1.

gende Bedeutung: z—Zentrosom, zs—Zentralspindel, ch—Chromosom, k—Zellkoppel, f—Fusom (Zentrofusom), fa—Fusomachse, te—Teilungsebene, ke—Ruhekern. Abb. 1 A und 1 B stellt deswegen Axopolie dar, weil die Fusomachse fa auf die Spindelachse, d. h. auf die Zentralspindel zs ausgerichtet ist, Abb. 1 C und 1 D entspricht dagegen deswegen der Monopolie, weil die Fusomachse

fa auf das Zentrosom, also auf den Pol der Zentralspindel zs ausgerichtet ist. Im Bereiche der Monopolie können zwei Hauptfälle unterschieden werden, die sich durch die Teilungsrichtung voneinander unterscheiden, und zwar bildet entweder die Fusomachse fa mit der Spindelachse zs einen Winkel, wie auf Abb. 1 C, oder die Spindelachse zs liegt in der Verlängerung der Fusomachse fa, wie auf Abb. 1 D. Im Bereiche der Monopolie können auch zwei Hauptfälle unterschieden werden, nämlich die Fusomachse fa ist entweder gleich von beiden Spindelpolen z, wie auf Abb. 1 A, oder ungleich von diesen beiden, wie auf Abb. 1 B, entfernt. Aus diesem Grunde könnte man bei der vorletzt genannten Gleichheit von einer äquidistanten und bei der zuletzt genannten Ungleichheit von einer inäquidistanten Mitose sprechen. Ist die Inäquidistanz, d. h. die Ungleichheit der Entfernungen der Fusomachse fa von den Spindelpolen z unendlich groß, was dann vorkommt, wenn die kleinere Entfernung 0 beträgt, oder 0 nahe kommt, so ist dieser Grenzfall der Axopolie auch gleichzeitig eine Monopolie, woraus folgt, daß die Monopolie sich nicht scharf von der Axopolie abgrenzen läßt, indem zwischen beiden, d. h. zwischen der „echten“ Monopolie und der äquidistanten Mitose, alle möglichen Zwischenfälle, d. h. alle möglichen Inäquidistanzen zu denken sind und auch vorkommen können.

Weiter kann gefragt werden, wie sich in all den genannten Fällen die Fusome verhalten. Eine Antwort darauf gibt ebenfalls Abb. 1. Kommt Axopolie vor, wie auf Abb. 1 A und 1 B, oder Monopolie, bei der die Fusom- fa mit der Spindelachse zs unter einem Winkel zueinander geneigt sind, der weniger wie 180° beträgt, wie auf Abb. 1 D, so findet eine Längsteilung des Fusoms statt, liegt dagegen der Fall einer Monopolie vor, in dem die Spindelachse zs in der Verlängerung der Fusomachse fa gelegen ist, so bleibt eine Längsteilung des Fusoms, wenigstens praktisch, aus, was sich aus Abb. 1 D ergibt. Ist die Axopolie mit einer Äquidistanz verbunden, wie auf Abb. 1 A, so sind die Teilungshälften des Fusoms, also die Tochterfusome gleich lang, findet dagegen eine inäquidistante Axopolie, wie auf Abb. 1 D, oder eine „Winkel“-Monopolie, wie auf Abb. 1 C, statt, so sind die Tochterfusome von ungleicher Länge. Kommt eine „lineare“ Monopolie, wie auf

Abb. 1 D vor, so bleibt praktisch eine Längsteilung des Fusoms, wie gesagt, aus, dennoch möchten wir auch in diesem Falle theoretisch eine Längsspaltung des Fusoms, d. h. eine auf einer sehr kurzen Strecke stattfindende, annehmen, der dann ein bedeutendes Längenwachstum einer der Tochterfusome folgt. Zusammenfassend kann also gesagt werden, daß je mehr der zwischen der Fusomachse f_a und der Spindelachse z_s enthaltene Winkel von dem eines 90-gradigen abweicht und sich dem 180-gradigen nähert, desto mehr wird die Längsteilung des Fusoms unterdrückt und das Längenwachstum eines seiner Tochterfusome begünstigt, bis es zu dem auf Abb. 1 D dargestellten Fall kommt, bei dem die Längsteilung des Fusoms praktisch ausfällt, während eines von seinen Tochterfusomen sehr stark an Länge zunimmt. Worauf die Längsteilung des Fusoms beruht, ist unbekannt, es scheint uns aber sehr wahrscheinlich zu sein, daß sie auf denselben Mechanismus wie die Längsteilung des Chromosoms zurückgeht, von dem wir wissen, daß es sich bei ihm nicht um eine Längsteilung des Vorhandenen, sondern um eine Neubildung des Nichtvorhandenen, also um ein appositionelles Wachstum handelt. Das Längenwachstum des Fusoms würde dann als ein auf eine gewisse Weise geregeltes intusceptionelles Wachstum aufzufassen sein.

Bleibt die äquidistante Axopolie, wie auf Abb. 1 A, bis zum Ende der Zellteilung erhalten, so folgt draus das Stadium auf Abb. 1 A₁ und nach unserer früheren Bezeichnung (Hirschler 1942) sagen wir dann, daß eine zweiseitige Extramitose stattgefunden hat, denn beide Tochterzellen liegen nach außen (extra) von der Zellkoppel k . Ist dagegen die Inäquidistanz der Axopolie eine solche, wie auf Abb. 1 B, oder kommt gar Monopolie, wie auf Abb. 1 C und D vor, und bleiben diese Verhältnisse bis ans Ende der Zellteilung erhalten, so bezeichnen wir diese Teilungsweise als eine einseitige Extramitose, denn nur eine von den Tochterzellen kommt nach außen, dagegen die zweite nach innen zu liegen. Diesen zwei Teilungsarten werden wir bei der Eifurchung oft begegnen.

Wir wollen in dieser Arbeit die Fusomrelation während der Eifurchung nicht erschöpfend behandeln, denn eine solche Darstellung müßte zu einem Buche anschwellen. Wir wollen vielmehr an Hand von ausgewählten Beispielen zeigen, daß die Teilungsweisen der Zellen, die wir für die Entwicklung der Ei-Nährzellen-

verbände unterschieden haben, auch bei der Eifurchung vorkommen und nicht, wie man denken könnte, auf die Entwicklung der genannten Zellen-Verbände beschränkt sind.

II. Die Eifurchung nach dem Spiraltypus (Annelida, Mollusca).

Unsere Darstellung lehnt sich hauptsächlich an die Arbeiten Child's an *Arenicola*, Conklin's an *Crepidula* und Wierzejski's an *Physa* an. Wir übergehen die zwei ersten Furchungsschritte, die im einfachsten Falle zu den vier gleichgroßen Makromeren führen, aus dem Grunde, weil ihre Beurteilung, nach den hier gebrauchten Kriterien, einstweilen unmöglich ist und speziell darauf gerichteter Studien bedürfte. Vom dritten Teilungsschnitte angefangen sind die Furchungsstadien für uns schon zu gebrauchen, um aber der ganzen Darstellung eine knappe Fassung zu geben, beginnen wir sie mit dem 16-zelligen Stadium: Ein solches ist auf Abb. 2 A, vom animalen Pole aus gesehen, dargestellt und besteht, wie bekannt, aus drei Mikromeren- und einem Makromeren-Quartett. Das streng am animalen Pole und das unmittelbar unter ihm gelegene Mikromerenquartett sind die beiden Abkömmlinge des ältesten Mikromeren-Quartetts, das beim Übergang des 4- in das 8-zellige Furchungsstadium abgegeben wird, während das unmittelbar auf den Makromeren ruhende Mikromeren-Quartett erst beim Übergange des 8- in das 16-zellige Furchungsstadium entstanden ist. Auf Grund dieser Sachlage, wie das auf Abb. 2 A angedeutet ist, können wir je eine Makromere mit je einer Mikromere, die von ersterer abstammt und dem streng polar gelegenen Mikromeren-Quartett angehört, mit einer Linie verbinden und diese einfach (einmal) quer durchstreichen, was zu bedeuten hat, daß die miteinander verbundenen Zellen auf die Zellteilungen zurückgehen, die der Abschnürung des ersten, also des ältesten Mikromeren-Quartetts dienen. Neben dieser einfach querdurchstrichenen Zellenverbindung sind auf Abb. 2 A in jedem Viertel des dort dargestellten Embryos noch zwei zweifach querdurchstrichene Zellenverbindungen zu sehen: Die eine führt von je einer polar gelegenen zu einer je subpolar gelegenen Mikromere, die zweite von je einer Makro- zu je einer unmittelbar über ihr gelegenen Mikromere. Diese beiden

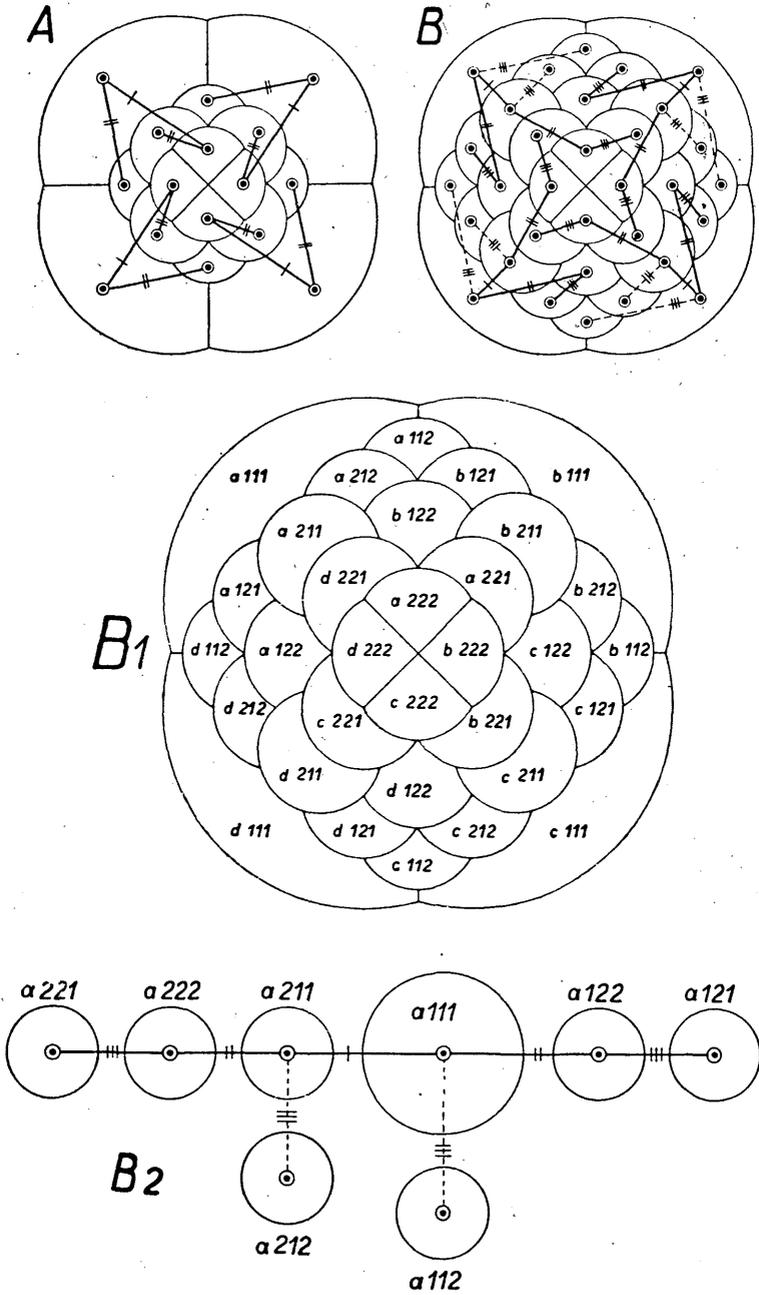


Abb. 2 A, B, B₁, B₂.

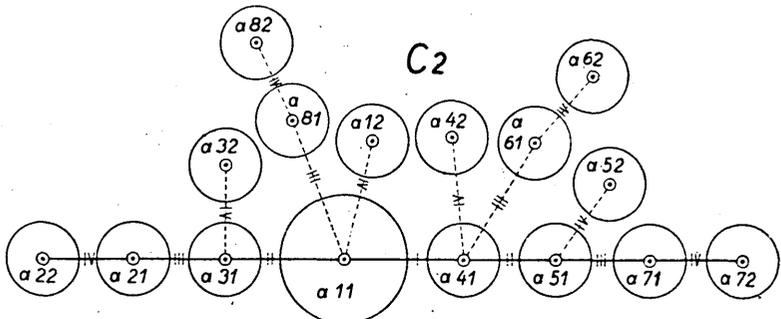
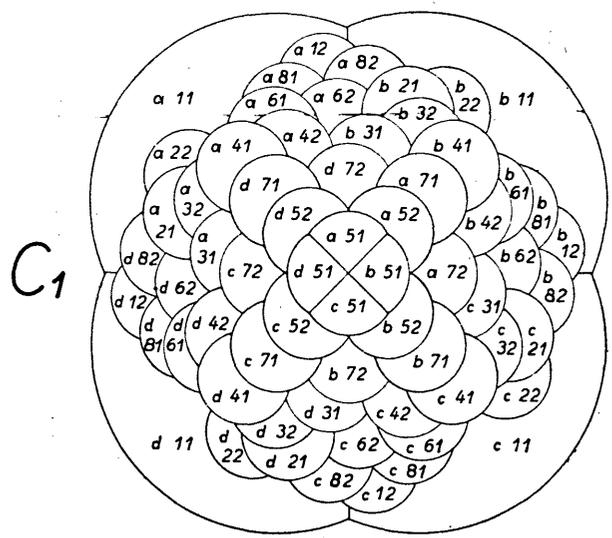
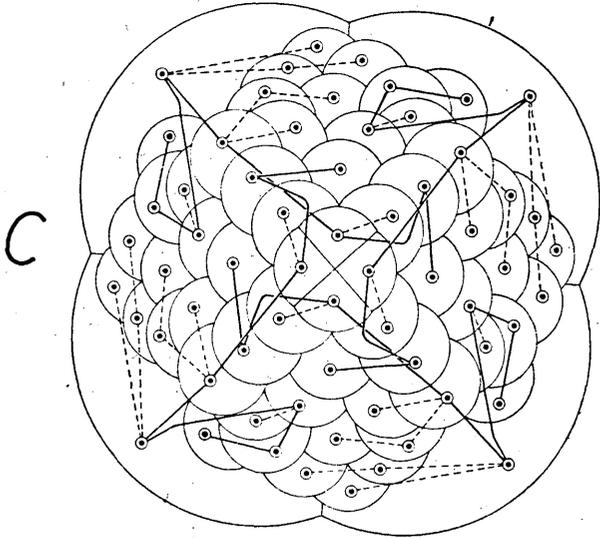


Abb. 2 C, C₁, C₂.

Zellenverbindungen gehen auf den Teilungsschritt zurück, der unmittelbar auf den durch einfach querdurchstrichene Verbindungslinien angedeuteten und demnach ihm gegenüber jüngeren folgt, nämlich auf die Zellteilungen, die vom 8-zelligen zum 16-zelligen Stadium hinüberführen. Der 16-zellige Embryo besteht also aus vier Vierteln, jedes Viertel aus einer Makro- und drei Mikro-meren und alle vier Zellen eines Viertels sind mittels einer nicht geraden, sondern zickzackförmig verlaufenden Linie verbunden. Der zickzackförmige Verlauf dieser Linien rührt daher, daß bei jedem Teilungsschritte die Teilungsrichtung eine verschiedene ist, folgt doch bei spiraler Furchung, wie bekannt, einer dextiotropen Teilung eine läotrope und dieser wiederum eine dextiotrope usw. Schließen wir aber den Faktor Teilungsrichtung aus, indem wir die zickzackförmig verlaufende Linie sich künstlich in eine gerade umgewandelt denken, so erscheinen alle vier Zellen linear angeordnet, ohne jedwede Dendrition (Verästelung) gerade so, wie ein 4-zelliger Ei-Nährzellenverband z. B. *Macrothylacia* (Hirschler 1942), was ein Beweis dafür ist, daß der Blastomerenverband auf dieselbe Weise, wie der Ei-Nährzellenverband entstanden ist, nämlich ausschließlich auf dem Wege einer einseitigen Extramitose, bei deren Zustandekommen der Faktor Fusom-Relation in Form von Monopolie auftritt.

Das 16-zellige Furchungsstadium geht durch eine synchrone Zellteilung in das 32-zellige über, das, vom animalen Pol aus gesehen, auf Abb. 2 B dargestellt ist. Neben ein- und zweifach durchstrichenen Zellenverbindungen sind hier auch 3-fach durchstrichene zu sehen. Diese entsprechen den jüngsten, zuletzt stattgefundenen Blastomeren-Teilungen, durch die das 16-zellige in das 32-zellige übergegangen ist. Wenn wir alle Zellen, die einem Embryoviertel angehören und von ein und derselben Makromere abstammen, in einer Linie anzuordnen versuchen, so, wie uns das beim 16-zelligen Stadium gelungen ist, so läßt sich das auf diesem Stadium nicht mehr durchführen. Der Vierzellenverband des 16-zelligen Stadiums läßt sich linear anordnen, der Achtzellenverband des 32-zelligen läßt dies nicht zu. Denken wir uns so einen Achtzellenverband aus dem Embryo herausgenommen und den zickzackförmigen Verlauf seiner Verbindungslinie aufgehoben, so kommen

wir zu Verhältnissen, die auf Abb. 2 B 2 dargestellt sind. Wir sehen hier den Vierzellenverband des 16-zelligen Stadiums, der aus einer Makromere, einer rechts von ihr und zwei links von ihr gelegenen Mikromeren besteht, die miteinander durch ein- und zweimal durchstrichene Linien verbunden sind, also Zellteilungen andeuten, die vor dem 32-zelligen Stadium stattgefunden haben, und an diese sind durch dreifach durchstrichene Linien 4 Mikromeren angeschlossen. Von diesen sind aber nur zwei mit dem Vierzellenverbande in einer Linie gelegen, während die zwei anderen sich wie Abzweigungen eines Stammes verhalten. Kurz und gut, wir begegnen beim 8-zelligen Blastomerenverbände dieselben Verhältnisse, die aus dem 8-zelligen Ei-Nährzellenverbände uns bekannt sind (Hirschler 1942 und 1945). In beiden Fällen haben wir mit einer aus 6 Zellen bestehenden Haupt- und mit zwei einzelligen Seitenketten zu tun, ein Beweis dafür, daß das Entwicklungsprinzip in beiden Fällen dasselbe ist und auf die Monopolie der Fusom-Relation bzw. auf die einseitige Extramitose zurückgeht. Die beiden Mikromeren, die den Seitenketten angehören, würden nur dann in der Hauptkette liegen, wenn ihre Mutterzellen die Fähigkeit hätten, sich intramitotisch zu teilen, die ihnen aber ähnlich abgeht, wie den analogen Mutterzellen des Ei-Nährzellenverbandes, weswegen sie gezwungen sind, auf dem Wege einer einseitigen Dendritionsmitose (s. Hirschler 1942) ihre Teilung durchzuführen. Die Zellen, die der Hauptkette angehören, sind durch eine laufende, die, welche den Seitenketten angehören, durch eine unterbrochene Linie auf Abb. 2 B und 2 B 2 miteinander verbunden. Ein Blick auf die 8-zelligen Blastomerenverbände, wie sie auf Abb. 2 B zu sehen sind, belehrt uns darüber, daß man bloß nach ihrem Verlaufe die Hauptkette von den Seitenketten nicht unterscheiden kann und daß so eine Unterscheidung wertlos ist. Eine richtige Unterscheidung dieser beiderlei Ketten ist vor allem dann möglich, wenn die Entwicklung des Zellenverbandes in allen seinen Etappen sich verfolgen läßt. Wenn dies aber nicht möglich ist und andere Merkmale eines Zellenverbandes es wahrscheinlich machen, daß er auf dem Wege einer einseitigen Extramitose entstanden ist, dann läßt sich auf eine andere Weise die Hauptkette von den Seitenketten unterscheiden, was wir an Hand des 32-zelligen Furchungs-

stadiums darstellen möchten: Zu diesem Zwecke verweisen wir auf Abb. 2 B 1, die dieses Stadium, vom animalen Pole aus gesehen, darstellt und auf der die einzelnen Blastomeren so bezeichnet sind, wie man sie bei dem Nachweise von Zellengenerationen bei der Furchung eines Spiraliereies zu bezeichnen pflegt. Zu den Abkömmlingen der Makromere a gehören also die Zellen a 111, a 211, a 222, a 221, a 121, a 122 und a 112 und Abb. 2 B und 2 B 1 sind so verfaßt, daß dieselben Zellen auf beiden Abbildungen denselben Platz einnehmen und demnach vergleichbar sind. Aus dem Vergleiche der Abb. 2 B mit 2 B 1 geht nun hervor, daß der Hauptkette im a-Viertel die Zellen a 221, a 222, a 211, a 111, a 122 und a 121 angehören, während die Zellen a 212 und a 112 die beiden einzelligen Seitenketten ausmachen. Denken wir uns jetzt, daß wir die Entwicklung des Zellenverbandes nicht kennen und daß wir in dem fertigen 8-zelligen Verbands die Hauptkette ausfindig machen sollen, so ist es am besten so vorzugehen, daß man in ihm diejenige Linie aufsucht, entlang welcher sich die größte Anzahl von Zellen linear anordnen läßt, denn die Hauptkette ist von allen anderen linearen Zellenanordnungen die zellenreichste. Also in unserem Beispiele könnte die Hauptkette nicht durch die Linie gegeben sein, in der die Zellen a 112, a 111, a 211, a 222 und a 221 enthalten sind und auch nicht durch die Linie, entlang welcher die Zellen a 112, a 111, a 122 und a 121 zu liegen kommen, denn diese beiden Linien bestehen nur aus 5 bzw. 4 Zellen, während es daneben eine Linie gibt, die 6 Zellen umfaßt und in diesem Verbands die zellenreichste ist (s. Abb. 2 B 2). Aus diesem Grunde ist diese lineare Zellenanordnung als die Hauptkette des Verbandes zu betrachten. Gibt es in einem Zellenverbande mehr als eine zellenreichste lineare Zellenanordnung, so ist das ein Beweis dafür, daß der betreffende Zellenverband nicht ausschließlich auf dem Wege einer einseitigen Extramitose entstanden ist.

Und nun gehen wir zum nächst älteren Furchungsstadium über, nämlich zum 64-zelligen, um zu sehen, ob auch seine Entwicklung auf die Gesetzmäßigkeit zurückgeht, die der Entwicklung des verästelten Ei-Nährzellenverbandes zugrunde liegt. Dieses Furchungsstadium geben, vom animalen Pol aus gesehen, Abb. 2 C und 2 C 1 wieder. Auf dem Einzelbilde C sind die genetischen, also fusomalen Zellenbeziehungen angedeutet, auf dem Einzelbilde C 1

die Zellgenerationen. Wir bringen jedes auf gesonderten Abbildungen, denn würden wir beides auf ein und derselben Abbildung vorführen, so würde ihre Übersichtlichkeit beträchtlich leiden. Um die Bezeichnung der Zellen auf Abb. 2 C 1 nach Möglichkeit zu vereinfachen und statt 5-gliedrige nur 3-gliedrige zu gebrauchen, haben wir die Bezeichnungen der Zellen auf Abb. 2 B 1 abgeändert. Des Beispiels halber demonstrieren wir diese Abänderung an den Abkömmlingen der a-Blastomere, auf eine analoge Weise sind die Abkömmlinge der b-, c- und d-Blastomere umbezeichnet worden. Nach dieser Umbezeichnung ist

$$\begin{array}{ll}
 a \text{ III} = a \text{ 1} & a \text{ 222} = a \text{ 5} \\
 a \text{ 121} = a \text{ 2} & a \text{ 212} = a \text{ 6} \\
 a \text{ 122} = a \text{ 3} & a \text{ 221} = a \text{ 7} \\
 a \text{ 211} = a \text{ 4} & a \text{ 112} = a \text{ 8}
 \end{array}$$

Daraus folgt, daß das Zellenpaar a 81 und a 82 auf Abb. 2 C 1 der Zelle a 8 entstammt, daß das Zellenpaar c 41 und c 42 der Zelle c 4 entstammt usw. Auf Abb. 2 C ist das Alter der Verbindungslinien durch Querstriche, wie in dem 32-zelligen Stadium auf Abb. 2 B auch nur deswegen nicht angedeutet, um die Übersichtlichkeit dieser Abbildung nicht zu gefährden. Angesichts dessen, daß Abb. 2 C und 2 C 1 so verfaßt sind, daß die analogen Zellen auf beiden auf denselben Platz zu liegen kommen, wird sich der Leser, wie wir hoffen, aus dem Vergleiche beider Abbildungen miteinander, in den ziemlich verwickelten Verhältnissen dieses schon recht zellenreichen Furchungsstadiums auskennen können. Zur Erleichterung der Orientierung nehmen wir aus dem Embryo alle 16 Abkömmlinge der a-Blastomere heraus und stellen diesen Zellenverband, unter Ausschaltung des Faktors Teilungsrichtung, was den Faktor Fusom-Relation in reiner Form hervortreten läßt, auf Abb. 2 C 2 dar. Wir sehen, daß dieser Zellenverband gerade so aufgebaut ist, wie der Ei-Nährzellenverband von *Dytiscus* (Hirschler 1945), denn er besteht aus einer 8-zelligen Hauptkette und aus 6 Seitenketten, von denen 4 ein- und 2 zweizellig sind. Die Bezeichnungen der Zellen auf Abb. 2 C 2 und die Durchstreichung der Zellenverbindungen auf dieser Abbildung erlauben den 16-zelligen Verband, der der a-Blastomere entstammt, mit Leichtigkeit auf Abb. 2 C und 2 C 1 aufzufinden und sich darüber zurechtzu-

finden, welche von den Zellenverbindungen hier auf die früheren und welche auf den letzten Teilungsschritt zurückgehen. Ganz auf dieselbe Weise, wie der 16-zellige Verband, der der a-Blastomere entstammt, sind die übrigen 3 Zellenverbände aufgebaut, die sich von den Blastomeren b, c und d herleiten. Der 64-zellige Spiraliembryo erscheint also aus 4 Zellenverbänden zusammengesetzt, deren Organisation dafür zeugt, daß sie ausschließlich auf dem Wege einer einseitigen Extramitose (Monopolie) entstanden ist.

Aber nicht nur in diesem, sondern auch noch in einem anderen Merkmale sind sich Ei-Nährzellenverbände und Furchungsstadien von Spiraliereiern gleich. Nämlich so, wie im Ei-Nährzellenverbände die Eizelle mit der möglichst größten Anzahl von Nährzellen verbunden ist und in einem 4-zelligen Verbände nicht mit einer, sondern mit zwei und in einem 8-zelligen Verbände mit nicht weniger als mit 3 und in einem 16-zelligen Verbände mit nicht weniger als mit 4 Nährzellen verbunden ist, so folgt derselben Gesetzmäßigkeit auch die Lage der Makromere in dem Zellenverbände, der ihr entstammt. Im Ei-Nährzellenverbände ist das für die Eizelle günstig, denn sie steht auf diese Weise mit möglichst vielen Nährsträngen in Verbindung, in der Eifurchung ist das gewiß günstig für die Entwicklung des Embryos, wenn womöglich viele Micromeren mit der Nahrung spendenden Macromere unmittelbar in Verbindung stehen.

III. Die Eifurchung von *Ascaris megalocephala* (Nematoda).

Unsere Darstellung der Furchung des *Ascaris*-Eies lehnen wir an die bekannten Untersuchungen *Boveri's* und *Zur Strassen's* an. Den ersten Furchungsschritt haben wir schematisch auf Abb. 3 A dargestellt. Die doppelkonturierte Zelle b, nach den genannten Autoren mit pl bezeichnet, entspricht der Keimbahnzelle, die einfach konturierte Zelle a, nach diesen Autoren mit sl bezeichnet, der ersten somatischen Zelle. Auf unserem Schema sind beide Zellen mit einer einfach durchstrichenen Linie verbunden, um anzudeuten, daß hier der erste Furchungsschritt vorliegt. Aus diesem Stadium geht der Embryo in das vierzellige über, das auf Abb. 3 B zu sehen ist. Der Vergleich des zwei- mit dem vierzelligen Stadium

zeigt, daß jede von den Blastomeren des zweizelligen Stadiums anders sich geteilt hat: Bei der Teilung der b-Zelle des A-Stadiums kommt Monopolie vor und diese Zelle teilt sich auf dem Wege einer einseitigen Extramitose in die Tochterzellen b 1 (s 2) und b 2 (p 2) des B-Stadiums, dagegen in der Teilung der a-Zelle des A-Stadiums liegt typische Axopolie vor; diese Zelle teilt sich auf dem Wege einer zweiseitigen Extramitose in die Tochterzellen a 1 (b) und a 2 (a) des B-Stadiums. Bei *Ascaris megalcephala* begegnen wir also schon während des zweiten Furchungsschrittes beiden Fällen der Fusom-Relation, nämlich der Mono- und Axopolie. Bevor das T-förmige Vierzellen-Stadium in das Achtzellige übergeht, unterliegen die Blastomeren, wie bekannt, einer Umordnung, die aber für unsere Frage, einstweilen wenigstens, bedeutungslos ist und deswegen lassen wir sie außer acht. Wir denken uns vielmehr das vierzellige Stadium ohne diese Umordnung in das achtzellige übergehend und kommen so zum C-Stadium auf Abb. 3, das aus acht Zellen besteht. Auf Grund von Angaben, die wir den Arbeiten Boveri's und Zur Strassen's entnehmen, kommt bei der Teilung der a 1- und a 2-Zelle des B-Stadiums wiederum ausgesprochene Axopolie vor, indem sich die Zelle a 1 des B-Stadiums in die Tochterzellen a 11 (b 1) und a 12 (b 2) und die a 2-Zelle dieses Stadiums in die Tochterzellen a 21 (a 2) und a 22 (a 1) des C-Stadiums teilt. Diese beiden Teilungen sind als zweiseitige Extramitosen zu betrachten. Bei der Teilung der b 1- und b 2-Zelle des B-Stadiums kommt dagegen Monopolie vor, indem sich die erste Zelle in die Zellen b 11 (mst) und b 12 (e) und die zweite in die Zellen b 21 (p 3) und b 22 (s 3) des C-Stadiums teilt. Die Teilung der b 2-Zelle des B-Stadiums ist, nach unserer Unterscheidung (Hirschler 1942), als eine einseitige Extramitose und die Teilung der b 1-Zelle des nämlichen Stadiums ist, nach dieser Unterscheidung, als eine Intramitose zu bezeichnen. Das 16-zellige Furchungsstadium bilde ich nicht ab, aus den Arbeiten der beiden genannten Autoren ist es aber bekannt, daß sich die Zellen a 11 (b 1), a 12 (b 2), a 21 (a 2), a 22 (a 1) und b 22 (s 3) des C-Stadiums auf dem Wege einer zweiseitigen Extramitose teilen, daß also während ihrer Teilung Axopolie vorliegt, während sich die Zellen b 12 (e) und b 21 (p 3) des nämlichen Stadiums intramitotisch teilen, woraus folgt, daß wäh-

rend ihrer Teilung Monopolie vorkommt. Der Teilung der Zelle bl₁ (mst) im C-Stadium liegt auch Axopolie zugrunde, dennoch könnte man sie nicht unter dem Begriffe einer zweiseitigen Extra- mitose unterbringen, sondern man müßte für sie eine besondere Bezeichnung schaffen, wovon wir aber einstweilen absehen. Obwohl aus dem Gesagten klar hervorgeht, daß, bei Heranziehung unserer Unterscheidungen, sich das *Ascaris*-Ei während seiner

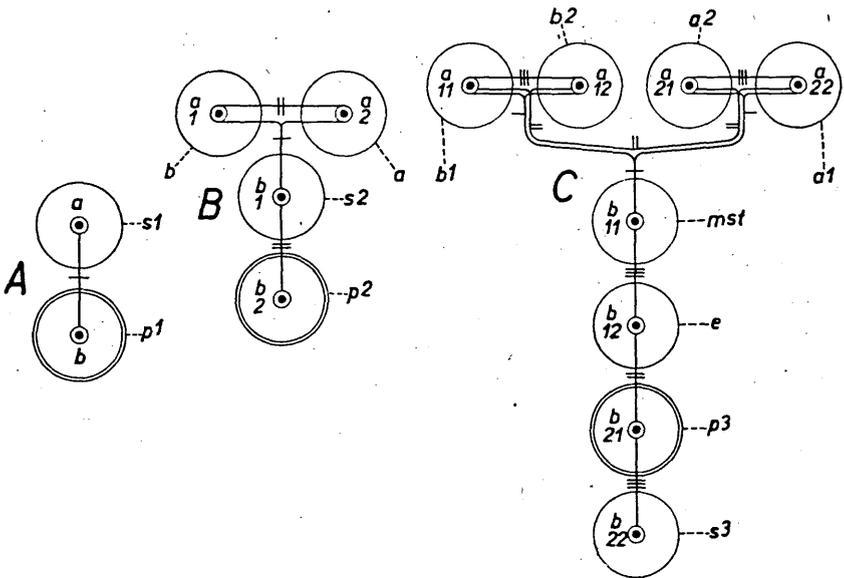


Abb. 3.

Furchung sehr verschieden von den Eiern verhält, die eine Spiralfurchung durchmachen, so ist beiden Furchungsvorgängen doch etwas gemein, was eine besondere Hervorhebung verdient, nämlich das, daß in beiden Fällen die Furchung zu Verbänden führt, deren Zellen reihenartig (ordinär) angeordnet sind und sich nicht ring- oder netzartig (reticulär) zusammenschließen, was wir in anderen Fällen kennen lernen werden. Es sei dabei betont, um Mißverständnissen vorzubeugen, daß bei dem Spiral- und dem *Ascaris*-Furchungstypus es auch sekundär zu einer netzartigen Verbindung der Zellen und zur Entwicklung von Epithelien kommt, aber diese

Verbindungsart der Zellen ist nicht das Produkt der Furchung selbst, sondern ein Vorgang, der später und unabhängig von ihr eingreift und zu Fusomen führt, die nicht auf eine vorangehende Zellenteilung zurückgehen. Auf die Entstehung solcher Fusome haben wir schon früher (Hirschler 1935) hingewiesen.

Weil vorher hervorgehoben wurde, daß die Furchung des *Ascaris*-Eies zu einer ordinären und nicht zu einer retikulären Anordnung der Zellen führt, möchten wir noch etwas eingehender auf die Ursachen dieser Erscheinung eingehen. Diese sind, wie uns scheint, dem B-Stadium auf eine einfache Weise zu entnehmen: Denken wir uns, daß bei der Teilung der b-Zelle des A-Stadiums nicht Mono-, wie in Wirklichkeit, sondern Axopolie vorliegt, so muß die einfach durchstrichene Zellenverbindung ihrer ganzen Länge nach und nicht nur auf einem Bruchteile ihrer Länge (wie auf dem B-Stadium zu sehen ist) sich längs teilen, was dann zu einer retikulären Anordnung der Zellen a₁, a₂, b₁ und b₂ des B-Stadiums führen würde. Daraus ist der Schluß zu ziehen, daß die ordinäre Anordnung der Zellen während der Furchung dann vorkommt, wenn nur Monopolie vorliegt, wie beim Spiraltypus, oder wenn Mono- und Axopolie vermischt vorkommt, wie beim *Ascaris*-Typus. Ist die Längsteilungsbereitschaft des Fusoms keine oder eine geringe, wie im Falle der Monopolie, so tritt eine ordinäre Zellenanordnung ein, ist sie eine große, wie im Falle der Axopolie, so tritt teilweise eine retikuläre Anordnung der Zellen auf, die zu einer ausschließlichen wird, wenn die Längsteilungsbereitschaft der Fusome, d. h. die Axopolie den Furchungsvorgang vollkommen beherrscht.

IV. Die Eifurchung von *Strongylocentrotus lividus* und von *Synapta digitata* (Echinodermata).

Die ersten zwei meridionalen Furchungsschritte übergehen wir bei *Strongylocentrotus*, dessen Eifurchung eingehend von *Boveri* studiert wurde, aus denselben Gründen, wie bei der Eifurchung nach dem Spiraltypus. Abb. 4 A stellt eine animale (nämlich die a-Zelle) und eine vegetative (nämlich die b-Zelle) dar, die durch den dritten äquatorialen Teilungsschritt voneinander gesondert

wurden. Die einfach durchstrichene Linie entspricht der Fusomachse des dritten Furchungsschrittes, beide Zellen machen also ein Viertel des achtzelligen Embryos aus. Der vierte Furchungsschritt kommt bekannterweise bei unserer Tierart im Bereiche des animalen Quartetts durch eine Meridional- und im Bereiche des vegetativen Quartetts durch eine Äquatoralfurche zustande. Nach unserer Unterscheidung entspricht diese meridionale Teilung einer

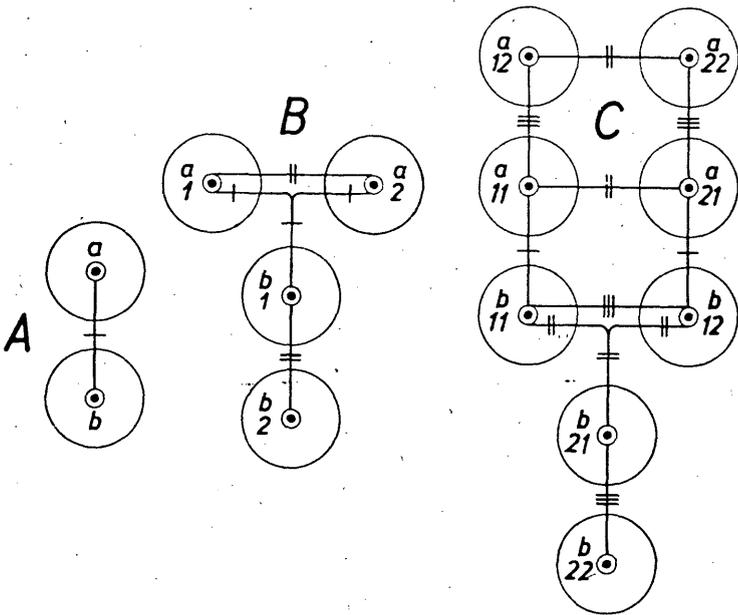


Abb. 4.

zweiseitigen Extramitose, die Axopolie voraussetzt, dagegen diese äquatoriale Teilung einer einseitigen Extramitose, die Monopolie voraussetzt. Die axopolisch entstandenen Abkömmlinge der *a*-Zelle auf dem A-Stadium sind die *a*₁- und *a*₂-Zelle auf dem B-Stadium und die monopolisch entstandenen Abkömmlinge der *b*-Zelle auf dem A-Stadium sind die *b*₁- und *b*₂-Zelle auf dem B-Stadium. Dieses vierzellige B-Stadium hat noch ausschließlich eine ordinäre (reihenartige) Organisation. Es ist zu erinnern, daß, wenn von einem A- oder B-, oder wie künftig von einem C-Stadium gespro-

chen wird, so ist das eine verkürzte Ausdrucksweise, unter der ein Viertel des acht-, 16- und 32-zelligen Stadiums zu verstehen ist. Aus Raumersparnis und der Einfachheit halber wurde statt des ganzen Furchungsstadiums ein Viertel von ihm bildlich dargestellt. Beim Übergang des B- in das C-Stadium teilen sich die a₁- und die a₂-Zelle des ersteren äquatorial und dieser Vorgang verläuft in der Fusom-Theorie gesehen folgendermaßen: Das einfach durchstrichene Fusom der genannten beiden Zellen weist während der Teilung Monopolie auf, dagegen das zweifach durchstrichene muß Axopolie aufweisen. Weil die Axopolie in diesem Falle zu einer Längsteilung des Fusoms seiner ganzen Länge nach (d. h. von Zentrosom zu Zentrosom) führt, müssen die vier Tochterzellen der a₁- und a₂-Zelle des A-Stadiums, d. h. die a₁₂-, a₁₁-, a₂₂- und die a₂₁-Zelle des C-Stadiums *nicht eine ordinäre, sondern eine retikuläre Anordnung annehmen*. Sie liegen auf unserem Schema in den Ecken eines quadratförmigen Ringes und sind mit zwei- und dreifach durchstrichenen Fusomen miteinander verbunden. Das zweifach durchstrichene Fusom tritt jetzt zwei Male auf, weil es sich seiner ganzen Länge nach geteilt hat. Wir haben hier mit einem Fall zu tun, der zeigt, daß, *wenn zwei Zellen wie die Zellen a₁ und a₂ des B-Stadiums nicht mittels eines, sondern mittels mehr als eines und zwar wie hier, mittels zwei, des einfach und des zweifach durchstrichenen Fusoms verbunden sind, bei der Teilung dieser Zellen, eines von den Fusomen sich mono- und das zweite sich axopolisch verhalten kann, so daß dann während ein und derselben Zellteilung nebeneinander Mono- und Axopolie vorkommt*.

Zu den weiteren Vorgängen übergehend, die vom B-Stadium zum C-Stadium hinüberführen, beschäftigt uns zunächst das Verhalten der b₁-Zelle des B-Stadiums. Aus dieser Zelle entstehen durch eine meridionale Furche die b₁₁- und b₁₂-Zelle des C-Stadiums. Diese Furche ist durch das dreifach durchstrichene Fusom angedeutet. Die Teilung der b₁-Zelle des A-Stadiums ist sowohl bezüglich des einfach, wie auch bezüglich des zweifach durchstrichenen Fusoms Axopolie, nur führt diese beim einfach durchstrichenen Fusom zur Längsteilung seiner ganzen Länge nach und beim zweifach durchstrichenen zu einer Längsteilung nur im para-

zentrosomalen Abschnitte. Deswegen sehen wir auf dem C-Stadium zwei einfach durchstrichene Fusome, das eine zwischen der a₁₁- und b₁₁- und das zweite zwischen der a₂₁- und b₁₂-Zelle ausgesponnen. Durch diese Vorgänge schließen sich die b₁₁- und die b₁₂-Zelle retikulär an die a₁₂-, a₂₂-, a₁₁- und die a₂₁-Zelle an und auf diese Weise entsteht ein sechszelliger retikulärer, nicht ordinärer, Zellenverband. Grundsätzlich stellen die einschichtigen Epithelien, die so weit verbreitet im tierischen Organismus vorkommen, derartige Zellenverbände dar. Die Teilungsweise solcher Zellen läßt sich, wie einleuchtend, unter die Begriffe einseitige und zweiseitige Extramitose und Dendritionsmitose nicht unterbringen, denn diese setzen eine einfache Zellenverkoppelung und eine ordinäre Zellenanordnung voraus, was hier nicht der Fall ist. Alle diese Zellteilungen sind lediglich als Intramitosen (Hirschler 1942) zu bezeichnen.

Die Teilung der b₂-Zelle des B-Stadiums ist, wenn wir uns auf unser Embryo-Viertel beschränken, eine einfache Angelegenheit. Sie wird bekannterweise durch eine Äquatorialfurche aufgeteilt, was nach unserer Unterscheidung Monopolie und einseitige Extramitose bedeutet.

Was uns an der Eifurchung des Seeigeleies vor allem auffällt, das ist die beim Übergange vom B- ins C-Stadium fast vollkommene Aufgabe der Monopolie und das Vorherrschen der Axopolie, die der Zellenanordnung einen retikulären Charakter aufprägt.

Behandeln wir auf dieselbe Weise, wie wir das mit dem Seeigelembryo gemacht haben, die Eifurchung der Holoturie *Synapta digitata*, die seitens Selenka untersucht wurde, so sehen wir, wie sich das aus Abb. 4 B ergibt, daß die Axopolie auf diesem Stadium den Furchungsvorgang vollkommen beherrscht und auch am Zustandekommen des C-Stadiums einen größeren Anteil hat, wie beim entsprechenden Furchungsschritte der Seeigelentwicklung. Dies hat zur Folge, daß von einer ordinären Zellenanordnung nichts bei diesen Keimen zu sehen ist und die retikuläre allein ihre Zellenorganisation beherrscht.

Warum bei einem bestimmten Furchungsschritte, bei einer bestimmten Zelle und einer bestimmten Tierart einmal Axo- und das andere Mal Monopolie vorkommt, darüber ist so viel wie nichts

bekannt. Weil wir es aber hier auch mit Merkmalen einer Spezies zu tun haben, so ist im voraus anzunehmen, daß diese Merkmale grundsätzlich auf dieselbe Weise, wie auch alle anderen bedingt und zwar gen-bedingt sind und das die entsprechenden Gene hier mittels derselben Werkzeuge arbeiten, wie beim Hervorrufen anderer Merkmale, also mittels Hormonen und Enzymen. Die Feststellung solcher Mechanismen auf experimentellem Wege, für die

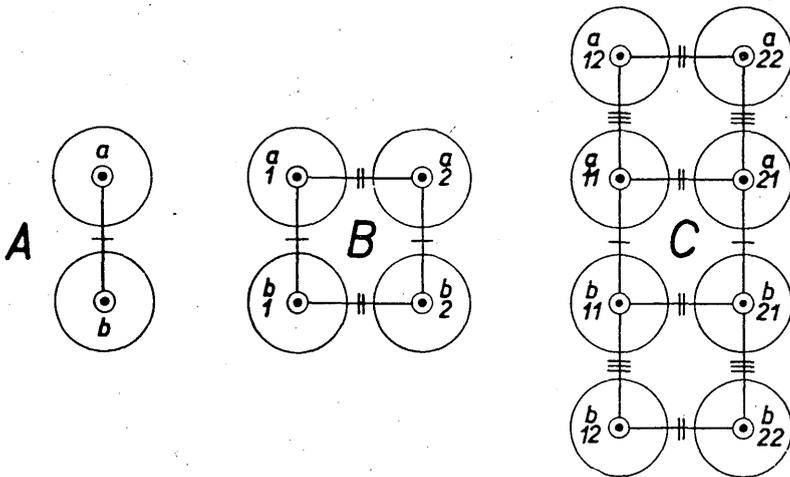


Abb. 5.

übrigens in der Literatur schon einige Hinweise vorliegen, ist auf Grund der ganzen diesbezüglichen Erfahrung fast mit Selbstverständlichkeit zu erwarten, wird aber auch nur eine Vorarbeit für diese Frage sein können. Denn ihre Lösung wird, wie anzunehmen ist, nur aus der chemischen Struktur der Bausteine, die das Protoplasma aufbauen und aus ihren physiko-chemischen Eigenschaften abzuleiten sein.

Zusammenfassung.

1. Es wird festgestellt, daß die Eifurchung nach dem Spiraltypus nach demselben Entwicklungsprinzip erfolgt, wie die Entwicklung der verästelten Ei-Nährzellenverbände der Insekten und anderer Tiere.

2. Es wird zwischen einer reihenartigen (ordinären) und einer netzartigen (retikulären) Anordnung der Zellen während der Eifurchung der Tiere unterschieden.

3. Die ordinäre Zellenanordnung in den Embryonen ist eine Folge der Fusom-Relation, die als Monopolie bezeichnet wird. Die retikuläre Zellenanordnung tritt in den Furchungsstadien dort auf, wo die Fusom-Relation gemischt als Mono- und Axopolie auftritt und wo die letztere die Vorderhand gewinnt.

4. Über die Begriffe Fusom-Relation, Mono- und Axopolie ist im Texte nachzulesen.

Für eine Reihe von Erleichterungen in den schweren Nachkriegszeiten, in denen ich, im Winter, auch eines beheizten Arbeitsraumes entbehrte, spreche ich der wohlbekannten Wiener Firma C. Reichert, Optische Werke, meinen verbindlichsten Dank aus.

Literatur.

- Boveri, T.*: Die Entwicklung von *Ascaris megaloccephala*. Festschr. f. Kupffer. Jena 1899. — Die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve des *Strongylocentrotus lividus*. Zool. Jahrb. Morph. 14, 1901. — *Child, C. M.*: A preliminary account of the cleavage of *Arenicola* etc. Zool. Bull., 1, 1897. — *Conklin, E. G.*: The Embryology of *Crepidula*. Journ. Morphol., 13., 1897. — *Hirschler, J.*: Über eine Reihe von auf ihre fusomale Natur verdächtiger Zelleneinrichtungen (Beiträge zum Fusomproblem). Ergeb. u. Fortschritt. d. Zool., 8, 1935. — Über die Beziehung des Fusomproblems zur Vererbungslehre. Zoolog. Polon., 1, 1935. — Organisation und Genese des Ei-Nährzellenverbandes im Ovarium von *Macrothylacia rubi* L. (Lepidoptera). Ein methodischer Versuch. Biol. Zentrbl., 62, 1942. — Gesetzmäßigkeiten in den Ei-Nährzellenverbänden. Zoolog. Jahrbüch. Abt. allgem. Zool. u. Physiol. 61, Heft 1/2, 1945. — *Selenka, E.*: Entwicklung der Holothurien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 27, 1876. — *Wierzejski, A.*: Embryologie von *Physa fontinalis*. Zeitschr. f. wiss. Zool., 83, 1906. — *Zur Strassen, O.*: Embryonalentwicklung der *Ascaris megaloccephala*. Arch. Entw.-Mech., 3, 1896.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Zoologische Zeitschrift](#)

Jahr/Year: 1948

Band/Volume: [01](#)

Autor(en)/Author(s): Hirschle Jan

Artikel/Article: [Über die Fusom-Relation \(Koppelhaftung\) während der Eifruchtung. 325-344](#)