

vollständigen Beinhaut der rechten Seite ist der Tanzschurz um den Körper befestigt worden. Ähnliche Tanzschurze, bei denen der Klimperkram durch Ziegenklauen gebildet war, habe ich bei Suaheli-Negern gesehen.

Die Benutzung der Raphia-Palme, welche bis nach Zentralafrika vorkommt (vgl. Johnston, British Central-Africa p. 213), beweist ebenso wie die Beschaffenheit des Haares, daß das Fell von *Cephalophus emini* nicht aus Bukoba stammt, sondern aus Gebieten weiter westlich vom Victoria Nyansa, vielleicht aus dem Gebiet der Mannyema, wo Emin Pascha nachher ermordet wurde, daß also *Cephalophus emini* bereits der westlichen Subregion der äthiopischen Region angehört.

11. Über die Entwicklung dispermer Ascaris-Eier.

Von Th. Boveri und N. M. Stevens.

(Mitgeteilt von Th. Boveri.)

eingeg. 24. Januar 1904.

Im Winter 1899/1900 verfolgte ich die Entwicklung einer Anzahl simultan viergeteilter, also fast mit Sicherheit als doppeltbefruchtet zu betrachtender Eier von *Ascaris megalcephala*. Das Schicksal aller dieser Eier war prinzipiell das gleiche; es entstanden verschieden gestaltete, unregelmäßige Klumpen größerer und kleinerer Zellen, im besten Fall unregelmäßige Blasen, die sich nicht weiter entwickelten. An einigen dieser Objekte hatte ich die Zellengenealogie festgestellt, soweit mir dies im Leben möglich war, und das Ergebnis dieser Beobachtung führte mich zu dem Schluß, daß die simultan vierteiligen Eier deshalb nicht zu normaler Entwicklung befähigt sind, weil die protoplasmatischen Eigenschaften der vier Blastomeren andre sind, als die der vier ersten Furchungszellen eines normal geteilten Eies, so daß sie nicht in jene Beziehungen zueinander treten können, welche bei der normalen *Ascaris*-Entwicklung schon von Beginn der Furchung an eine so große Rolle spielen.

Inzwischen habe ich die Folgen der Dispermie bei Echiniden untersucht¹ und bin für diese Objekte zu einem ganz andern Ergebnis über die Ursachen ihrer meist pathologischen Entwicklung gelangt. Diese beruht hier, woran mir kein Zweifel möglich zu sein scheint, auf unrichtiger Chromatinverteilung.

Es wird vielleicht auf den ersten Blick sonderbar erscheinen, daß

¹ Th. Boveri, Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg Jahrg. 1902, sowie: Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena, 1904.

die Wirkung der Doppelbefruchtung, obgleich bei beiden Objekten pathologisch, bei jedem auf etwas andrem, bei dem einen auf Störungen im Protoplasma, bei dem andern auf Störungen in den Kernen beruhen soll. Und dies um so mehr, als die nächsten Folgen der Doppelbefruchtung bei den beiderlei Eiern ganz die gleichen sind: hier wie dort enthält das disperme Ei ein Drittel Chromosomen mehr als das normale, hier wie dort entstehen durch Teilung der beiden Spermocentren vier Pole, welche die Chromosomen je nach Zufall zwischen sich fassen und auf vier simultan entstehende Blastomeren in einer nach Zahl und Kombination variablen Weise verteilen.

Der Gegensatz der für die beiden Objekte aufgestellten Behauptungen ist auch nicht ganz so groß, wie es nach dem Gesagten zunächst scheint. Es ist von vornherein die Möglichkeit zuzugeben, daß der durch die Dispermie verursachte abnorme Kernbestand, in welchem bei Echiniden das Verderbliche liegt, bei *Ascaris* eine ähnliche Rolle spielt. Der Unterschied ist nur der, daß im Seeigeli nach meiner Auffassung die Doppelbefruchtung keine Protoplaststörungen, sondern nur Kernstörungen bedingt, wogegen bei *Ascaris* die Verteilung wesentliche Abweichungen in der protoplasmatischen Konstitution der ersten Blastomeren zur Folge hat, welche Abweichungen bei der eigentümlichen Ontogenese dieses Wurmes ausreichend erscheinen, die pathologische Entwicklung zu erklären. Ob neben diesem Moment Kernstörungen in Betracht zu ziehen sind, das ist eine zweite Frage, der wir uns jetzt zuwenden wollen.

Ascaris megaloccephala stellt bekanntlich dadurch ein Unikum in der ganzen Organismenwelt dar, daß bei der Varietät *univalens* der Eikern, wie der Spermakern nur ein einziges Chromosoma enthält. Alle unsre Erfahrungen sprechen für die Annahme, daß dieses einzige Element des Spermakerns demjenigen des Eikerns essentiell gleichwertig ist; bei *Ascaris* selbst können wir freilich nur die morphologische Identität der beiden Chromosomen und ihr völlig gleiches Verhalten bei der Diminution anführen. Allein in den fundamentalen Einrichtungen der Individuenmischung scheint eine solche Gleichartigkeit zu bestehen, daß wir uns für berechtigt halten dürfen, die bei den Echiniden durch die Versuche über Merogonie und künstliche Parthenogenese nachgewiesene physiologische Äquivalenz von Ei- und Spermakern als allgemein gültig anzusehen. Auch die Tatsache, daß bei Nematoden Parthenogenese vorkommt, und die weitere, daß bei *Rhabdonema nigrovenosum* in der gleichen Geschlechtsröhre zuerst Samenzellen, dann Eizellen produziert werden, dürfte dafür sprechen, daß die Vorkerne in der Gruppe der Nematoden essentiell gleichwertig sind.

Unter dieser Voraussetzung kann es bei *Ascaris megalcephala univalens* eine unrichtige Chromatinverteilung in dem Sinn, wie sie bei Echiniden vorkommt, nicht geben. Bezeichnen wir bei unserm Wurm das Chromosoma des Eikerns seiner Qualität nach mit a , seiner Kernangehörigkeit nach als a_1 , so ist das des Spermakerns a_2 , das eines weiteren Spermakerns a_3 ². Wie diese drei Elemente auch zwischen die vier Pole verteilt sein mögen: sofern nur jede der vier simultan entstehenden Zellen überhaupt ein Tochterchromosoma erhält, muß sie sämtliche Chromatinqualitäten der Species *Ascaris megalcephala* besitzen. Bei der Varietät *bivalens* dagegen wäre ein andres Verhalten, wenn auch unwahrscheinlich, so doch denkbar. Hier könnten die Chromatinqualitäten eines jeden Vorkerns so auf die beiden Schleifen verteilt sein, daß diese qualitativ verschieden wären, also a und b . Dem a_1 und b_1 des Eikerns würde ein a_2 und b_2 , bzw. a_3 und b_3 der Spermakerne gegenüberstehen. Man kann sich leicht Anordnungen dieser sechs Chromosomen in der vierpoligen Figur konstruieren, welche einer oder mehreren der vier entstehenden Zellen nur a oder b vermitteln würden, so daß hier prinzipiell die gleichen Verhältnisse gegeben sein könnten wie bei den Echiniden.

Ich hatte nun bei meinen früheren Beobachtungen nicht speziell darauf geachtet, welche Varietät ich vor mir hatte. Einzelne Fälle bezogen sich sicher auf *bivalens*; ob aber unter den damaligen Objekten auch solche von *univalens* waren, weiß ich nicht. Es blieb also auf Grund der eben vorgetragenen Erwägungen noch die Frage zu entscheiden, ob sich vielleicht disperme Eier von *univalens* anders entwickeln als die von *bivalens*.

Fräulein N. M. Stevens, die im Sommer 1902 im Würzburger zoologischen Institut arbeitete, unternahm es, diese Frage zu prüfen. Da unter meinem Beobachtungsmaterial bereits *bivalens*-Fälle sicher vertreten waren, handelte es sich nur noch darum, solche von *univalens* zu verfolgen. Es wurden deshalb die eintreffenden Würmer sofort durch Untersuchung der Eireifungsstadien mittelst Essigkarmins auf die Zahl der Chromosomen untersucht und nur die Individuen der Varietät *univalens* weiter verwendet. Daß bei dieser Feststellung kein Irrtum vorgekommen war, ergab sich nachträglich noch durch Prüfung der normalen Furchungsstadien des gleichen Wurmes.

Ein direkter Nachweis der Dispermie dürfte bei *Ascaris* unmöglich sein. Wir mußten uns also in allen Fällen darauf beschränken, unter den in Teilung begriffenen oder soeben zum ersten Mal geteil-

² Vgl. hierzu die näheren Ausführungen für Echiniden in: Ergebnisse über die Konstitution usw. S. 45 ff.

ten Eiern die vierteiligen herauszusuchen. Eine Verwechslung mit normalen Keimen des Vierzellenstadiums ist schon wegen der bei gleichen Bedingungen fast völligen Gleichzeitigkeit der einzelnen Furchungsschritte, aber auch wegen der ganz andern Anordnung der vier Zellen des normalen Keimes ausgeschlossen.

Das Untersuchungsverfahren war in den meisten Fällen dieses, daß eine größere Anzahl von Eiern vor der Furchung in Wasser unter das Deckglas gebracht und das Präparat dann entweder mit Wachs umschlossen oder in einer feuchten Kammer gehalten wurde. Nach Beginn der Furchung wurden die zu verfolgenden Eier auf dem Deckglas markiert. Die Eier haften so fest zwischen den beiden Glasplatten, daß man zum Zweck der Sauerstoffzufuhr beliebig oft frisches Wasser durchleiten kann, ohne sie aus ihrer Lage zu bringen. In einigen Fällen wurde das Präparat zwischen zwei Deckgläsern montiert, um es von beiden Seiten betrachten zu können. Bei dem geschilderten Verfahren befanden sich die im ganzen sehr seltenen dispermen Eier mitten unter normal befruchteten, welche als Kontrollobjekte dienten. In allen unsern Präparaten entwickelten sich diese letzteren zu jungen beweglichen Würmchen, ein Beweis, daß nicht etwa abnorme äußere Bedingungen an der pathologischen Entwicklung der dispermen Eier Schuld sein konnten. Bei allen Objekten, auf die wir uns im folgenden beziehen, war in jeder der vier simultan entstandenen Zellen ein Kern vorhanden.

Es mag noch erwähnt sein, daß in den Präparaten von *univalens* simultane Dreiteilung zur Beobachtung kam³. Wie diese Erscheinung zu erklären ist, vermögen wir nicht anzugeben. Für einzelne genauer verfolgte Fälle dieser Art ergab sich, daß jede der drei Blastomeren einen Kern besaß und sich durch Zweiteilung weiter vermehrte; es ist also nicht an jene Abnormität zu denken, die der eine von uns früher beschrieben hat, wo eine im Ei anwesende dritte Sphäre unbekannter Herkunft, ohne mit Chromosomen in Verbindung getreten zu sein, eine kernlose Zelle um sich abgrenzt⁴. Da in dispermen Echinideneiern unter gewissen Umständen die Teilung des einen Spermiozentrums unterbleibt und daraufhin simultane Dreiteilung eintritt, ist es nicht unwahrscheinlich, daß unsre Fälle in dieser Weise zu beurteilen sind. Im übrigen war das schließliche Schicksal dieser dreiteiligen Eier von dem der vierteiligen nicht zu unterscheiden. Das Hauptergebnis aber bei der Prüfung der Varietät *univalens* war dieses,

³ Nicht zu verwechseln mit sekundärem Zusammenfließen zweier oder mehrerer der bei simultaner Vierteilung sich bildenden Zellen.

⁴ Th. Boveri, Zellenstudien II. Jena, 1888. S. 178/179.

daß ihre doppeltbefruchteten Eier sich ganz ebenso pathologisch entwickeln wie die von *bivalens*.

Gehen wir nun auf diese Entwicklung etwas näher ein, soweit es ohne Beigabe größerer Reihen von Abbildungen möglich ist, so läßt sich dieselbe in Kürze folgendermaßen charakterisieren.

Die vier Sphären des dispermen Eies liegen entweder annähernd in einer Ebene oder tetraedrisch und demgemäß sind auch die vier entstehenden Zellen verschieden zueinander gestellt. In Hinsicht auf die Polarität des Eies erhebt sich vor allem die wichtige Frage, ob die Zentrosomen bzw. ihre Sphären polaritätsbestimmend sind, oder ob das Eiplasma eine von der Zahl und Stellung der Sphären unabhängige Polarität besitzt.

Wäre das erstere der Fall, so müßte erwartet werden, daß die vier Zentren, da sie zu je zweien denen des normalen Eies entsprechen, die normale Polarität doppelt zur Ausbildung bringen, daß also stets zwei in ihrem Protoplasma gleichwertige Zellen von der Qualität der normalen $\frac{1}{2}$ -Blastomere S_1 (AB), zwei von der Qualität P_1 entstehen⁵. Da dies nach der großen Variabilität des weiteren Furchungsverlaufes nicht angenommen werden kann, bleibt nur die andre Alternative übrig, daß mehrfache Zentren die in der Eistruktur begründete Polarität nicht stören. So ist es ohne Zweifel im Echinidenei, und was wir im *Ascaris*-Ei von Polarität erkennen können, spricht entschieden für ein gleiches Verhalten. Im normalen *Ascaris*-Ei häuft sich vor der Teilung das Deutoplasma einseitig an, in diese »vegetative« Hälfte kommt schließlich die eine, in die »animale« die andre Sphäre zu liegen. Das disperme Ei sieht in seiner Dotterverteilung ganz ebenso aus. Die Verteilung der vier Zentren auf die Eiregionen ist nun aber hier eine variable. In manchen Fällen steht, wie schon früher gelegentlich mitgeteilt⁶, die eine Diagonale des Zentrenquadrates in der Eiachse, die andre senkrecht dazu. Bei dieser Konstellation entstehen eine als animal, eine als vegetativ zu bezeichnende Blastomere und zwei äquatoriale. Ein zweiter Typus ist der, daß die Vierteilung das Ei in zwei annähernd animale und zwei annähernd vegetative Blastomeren zerlegt. In andern Fällen lassen sich solche bestimmte Beziehungen zwischen Zentrenverteilung und Eipolarität nicht erkennen. Ganz allgemein aber nötigen die großen Variationen im weiteren Furchungsverlauf zu dem Schluß, daß die verschiedenen Eiregionen fast in jedem Fall wieder etwas anders auf die vier simultan entstehenden Blastomeren verteilt werden.

⁵ Vgl. Th. Boveri, Die Entwicklung von *Ascaris meg.* Festschr. für C. von Kupffer. Jena, 1899.

⁶ Th. Boveri, Zellenstudien IV. Jena, 1901. S. 139.

Wie nun in der normalen Furchung die Polarität des Eiplasmas zum Ausdruck kommt, so ist dies bis zu einem gewissen Grad auch in der dispermen Furchung der Fall. Der charakteristische senkrechte T-Balken des normalen Vierzellenstadiums, dadurch bedingt, daß die untere vegetative Zelle dieses Stadiums zunächst ohne Anschluß an die animalen Zellen ringsum frei auf ihrer Schwesterzelle aufsitzt, ist in dispermen Keimen gleichfalls angedeutet, und zwar findet sich, wie zu erwarten, bei dem ersterwähnten Haupttypus auf dem Achtzellenstadium eine einzige solche über das Niveau des Keimes vorspringende Zelle, bei dem zweiten Typus sind es zwei, die sich so verhalten. In diesem letzteren Fall, der souach eine Art Zwillingsfurchung darstellt, ist es wenigstens denkbar, daß je vier der acht vorhandenen Zellen den vieren des normalen Keimes qualitativ entsprechen. Verfolgt man nun die Abkömmlinge dieser beiden aufs engste ineinander geschweißten Gruppen und gibt ihnen die Bezeichnungen der entsprechenden Zellen des normalen Embryo, so sieht man, daß sie in ganz unregelmäßiger, in jedem Keim wieder anderer Weise durcheinander geschoben werden, so daß die einzelnen Eibereiche in wesentlich andre gegenseitige Positionen geraten als bei der normalen Entwicklung.

Hier dürfte nun die geeignete Stelle sein, um die besprochenen Befunde mit den wertvollen Ergebnissen zur Strassens⁷ über Rieseneier und deren Entwicklung in Beziehung zu setzen. Zur Strassen hat nachgewiesen, daß Eier (Oocyten) von *Ascaris*, die vor der Befruchtung verschmelzen, sich weiterhin wie ein einfaches typisches Ei verhalten; sie werden monosperm befruchtet und liefern einen normalen Riesenembryo. Es ist also klar, daß das Verschmelzungsprodukt in irgend welcher Weise die typische Polarität des einfachen Eies gewinnt. *Ascaris*-Eier können aber, wie zur Strassen im Anschluß an Sala gezeigt hat, auch nach der Befruchtung verschmelzen; in diesen Fällen ist das Verschmelzungsprodukt »doppeltbefruchtet« und man möchte nach der durchaus normalen Entwicklung einfach befruchteter Rieseneier, bei diesen dispermen eine volle Parallele zu den soeben mitgeteilten Befunden erwarten. Allein die Entwicklung solcher dispermer Doppel Eier weicht nach zur Strassen Mitteilungen von derjenigen der einfachen dispermen Eier, wie wir sie verfolgt haben, ab, oder kann wenigstens Typen darbieten, die unter den letzteren nicht angetroffen werden. Zur Strassen hat einige 8- und 16 zellige Objekte dieser Art beschrieben, die sich in klarer Zwillingsfurchung befanden, was an sich unsern Feststellungen nicht widersprechen würde.

⁷ O. zur Strassen, Über die Riesenbildung bei *Ascaris*-Eiern. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 7. 1898. — Derselbe, Geschichte der T-Riesen von *Ascaris meg.* Teil I. Zoologica. Stuttgart, 1903.

Allein die beiden Konstituenten stoßen in den Fällen zur Strassens entweder mit ihren animalen oder mit ihren vegetativen Bereichen aneinander, und es entstehen auf diese Weise Zustände von einer Symmetrie, wie wir sie bei unsern Beobachtungen an einfachen dispermen Eiern niemals angetroffen haben. Lügen nur die Befunde zur Strassens vor, so ließen sich dieselben, im Zusammenhang mit seinen Feststellungen über die normale Rieseneientwicklung am einfachsten so erklären, daß die Polarität des Eies durch die beiden Furchungscentren bestimmt wird und daß bei Doppelbefruchtung die normale Polarität doppelt auftritt und zur Zwillingsfurchung führt. Allein die Beobachtungen an einfachen dispermen Eiern, die unter dieser Voraussetzung gleichfalls immer Zwillingsfurchung darbieten müßten, dürften diese Erklärung ausschließen. Wie oben schon hervorgehoben, nötigen die hier zu beobachtenden Furchungszustände zu der Annahme, daß die Eipolarität unabhängig von den Furchungszentren entsteht. Dann fragt es sich aber: wie kann es in den Fällen von zur Strassens zu der ganz eigenartigen Zwillingsfurchung gekommen sein? Ich hatte früher die Vermutung ausgesprochen⁸, daß die »doppeltbefruchteten Rieseneier dann zu regulären Zwillingsbildungen Veranlassung geben, wenn zwei völlig getrennte erste Furchungsspindeln entstehen, von denen jede in der Regel die Elemente des einen Eikerns und des einen Spermakerns enthalten wird«. Zur Strassens hat sich kürzlich auf Grund seiner seitherigen Erfahrungen dieser Überzeugung angeschlossen. Allein ich glaube, wir sind, wie ich auch gelegentlich schon angedeutet habe⁹, genötigt, noch etwas weiter zu gehen. Sollte ein Riesenei in der Weise in Zwillingsfurchung eintreten, daß die beiden Keimachsen, mit den gleichnamigen Polen aneinander stoßend, in eine gerade Linie fallen, so müßte schon im Ei eine entsprechende doppelte Polarität vorhanden gewesen sein; das Ei müßte in dem einen der konstatierten Fälle zwei an entgegengesetzten Enden befindliche animale Pole und eine äquatoriale Zone von vegetativer Beschaffenheit besessen haben. Ist aber, wie wir aus den oben beschriebenen Tatsachen schließen müssen, die Ausbildung der Eipolarität ein von den Zentren und ihrer Zahl ganz unabhängiger Vorgang, der sich in einer bestimmten Periode in jeder einheitlichen Protoplasmamasse, mag sie aus einem Ei bestehen oder aus zweien zusammengelassen sein, in identischer Weise vollzieht, so ist die Entstehung einer derartigen Doppelpolarität unmöglich. Unter diesen Umständen scheint mir zur Erklärung der Befunde zur Strassens

⁸ Entwicklung von *Ascaris meg.* 1. c. S. 427.

⁹ Th. Boveri, Über die Polarität des Seeigeleies. Verh. d. phys. med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. 34. 1901. (S. 172).

nur folgende Annahme übrig zu bleiben. Zwei Eier, die in der Art, wie es seine Fig. 31 u. 32 darstellen, Zwillingsfurchung darbieten, können erst in einem Moment verschmolzen sein, wo in jedem die typische Furchungspolarität sich schon ausgebildet hatte und die definitive Lage der ersten Furchungsspindel erreicht war, und wo der Beginn der Furchung so unmittelbar auf die Vereinigung folgte, daß eine Änderung dieser Verhältnisse nicht mehr eintreten konnte. Noch wahrscheinlicher ist es mir, daß die beiden Eier erst bei Beginn der Furchung und ohne überhaupt ihre Protoplasmaleiber zusammenfließen zu lassen, in Kontakt getreten sind. Kurz, es handelt sich nach meiner Überzeugung bei der zur Strassenschen Riesen-Zwillingsfurchung nicht um Doppelentwicklung eines einfachen, sondern um gemeinsame Entwicklung zweier Eier, völlig vergleichbar jenen Fällen, welche Morgan, Loeb und besonders Driesch für Echiniden beschrieben haben¹⁰.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu der weiteren Entwicklung der einfachen dispermen Eier zurück, so läßt sich sagen, daß bis zu einem Stadium von etwa 40—48 Zellen die Furchung meist in regelmäßigen Schritten weitergeht; dann tritt gewöhnlich in einzelnen Zellen Stillstand ein, während andre sich noch weiter teilen. Der Zellenhaufen nimmt dabei eine ganz unregelmäßig höckerige, in jedem Fall wieder andre Form an; Zellenverschiebungen treten ein, als sollten Versuche gemacht werden, vermißte Anschlüsse zu finden. In seltenen Fällen entstehen glattwandige Blastulae, wenn auch von abnormer Form; manchmal entwickelt sich ein Teil der Wand zu einer kleinzelligen Blase weiter, der ein Klumpen größerer Zellen angefügt ist. In einem einzigen Fall kam es sogar, wenn auch in deutlich abnormer Weise, zur Anlage eines Urdarms und Stomodäums, worauf die Entwicklung sistierte. Dieses Ei hatte sich nach dem ersten der oben angeführten Typen gefurcht, also mit nur einem senkrechten T-Balken, der bei simultaner Vierteilung etwa $\frac{1}{4}$ des ganzen Keimes ausmacht, während er in der normalen Entwicklung fast die Hälfte repräsentiert. Daraus dürfte es sich erklären, daß der Urdarm im Verhältnis zum »Ektoderm« viel zu klein ausgefallen war.

Vergleichen wir nun diese Resultate mit denen über die Entwicklung dispermer Seeigeleier, so treten uns folgende Unterschiede entgegen.

¹⁰ Freilich, wie ich glaube, mit dem Unterschied, daß bei *Ascaris* wohlentwickelte Mehrfachbildungen, wie sie bei Echiniden aus solchen Vereinigungen hervorgehen, kaum entstehen dürften.

1) Das disperme Seeigeelei zeigt zwar gleichfalls eine von der normalen in bestimmter Weise abweichende Furchung; Driesch¹¹ hat hier verschiedene Typen gefunden, von denen man den einen, als eine Art Zwillingsfurchung bezeichnen und unserm zweiten Typus vergleichen könnte. Allein da die gegenseitige Lagerung der Teile in der Echinidenblastula mit der im Ei übereinstimmt¹², die Furchung also nur ein einfacher Zerlegungsprozeß ist und somit ihr Typus keine formbestimmende Bedeutung besitzt, ist auch die disperme Furchung im Effekt von der normalen nicht verschieden; sie liefert so gut, ja noch leichter als die durch Deformierung des Eies modifizierte Furchung eine in Hinsicht auf das Protoplasma normale Blastula. Wenn ich sage: die Furchung bei den Echiniden ist nur Zerlegung, so ist damit nicht gemeint, daß mit der Furchung keine Protoplasmaumwandlungen verbunden seien. Es ist im Gegenteil ganz sicher, daß solche stattfinden. Allein dieselben vollziehen sich ohne differenzierende Wechselwirkung der jeweils vorhandenen Zellen und es ist deshalb gleichgültig, in welcher Reihenfolge die einzelnen Keimbereiche voneinander gesondert werden. Man kann sagen: die Konstitution der Blastula läßt sich direkt auf die des Eies projizieren.

Der *Ascaris*-Keim verhält sich ganz anders; hier ist schon die Furchungsperiode organbildend, jede Zelle der ersten Entwicklungsstadien hat zum mindesten insofern einen ganz bestimmten absoluten Wert, als sie durch ihre Qualität befähigt sein muß, an Zellenverschiebungen teilzunehmen, welche für eine normale Entwicklung unerlässlich sind. Die auffallendste dieser Verlagerungen vollzieht sich während des Vierzellenstadiums: die untere Zelle des senkrechten T-Balkens legt sich an die hintere Zelle des wagrechten Balkens an, wodurch der am meisten vegetative Keimbereich mit animalen Bereichen in Berührung kommt, von denen er im Ei weit getrennt war. Wie unerlässlich diese merkwürdige Zellenverlagerung ist, hat vor kurzem zur Strassen¹³ durch seine ausgezeichnete Analyse der von ihm als »T-Riesen« beschriebenen Abnormitäten bewiesen. Bei den sich sonst durchaus normal verhaltenden monospermen Doppel-eiern kommt es vor, daß auf dem Vierzellenstadium der Längsbalken des T durch die Enge der langgestreckten Doppelschale am Umklappen verhindert wird. Der Keim ist genötigt, sich in seiner gestreckten Gestalt weiter zu furchen. Gibt man einem Echinidenei durch Streck-

¹¹ H. Driesch, Von der Furchung doppeltbefruchteter Eier. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 55. 1892.

¹² Vgl. Th. Boveri, Die Polarität von Oocyte, Ei und Larve des *Strongylocentrotus lividus*. Zool. Jahrb. Anat. u. Ont. Bd. 14. 1901.

¹³ Geschichte der T-Riesen usw. l. c.

kung in der Achsenrichtung eine ähnliche Gestalt, wie ich dies öfter ausgeführt habe, so ändert diese Formveränderung zwar den Furchungstypus aufs gründlichste ab, aber das Produkt ist normal oder kann wenigstens normal sein. Denn die relative Lage der Teile ist nicht gestört, und da die Furchung hier nur Zerlegung, nicht gesetzmäßige Verlagerung zu leisten hat, sind die Teile in der aus dem gestreckten Objekt hervorgegangenen Blastula gerade so zueinander orientiert, wie in der aus einem kugligen Ei entstandenen. Bei den T-Riesen zur Strassens ist genau das Umgekehrte der Fall; hier lassen sich die Zellen genealogisch mit denen der normalen Furchung aufs beste identifizieren, aber da sie nicht ihre richtigen, nur durch Verschiebung erreichbaren Plätze einnehmen können, ist das Produkt pathologisch.

Aus diesen Tatsachen ist zu entnehmen, daß in der *Ascaris*-Entwicklung schon während der Furchung Reizvorgänge zwischen den einzelnen Blastomeren von fundamentaler Bedeutung sind. Damit diese Reize richtig wirken können, dazu ist es nötig, daß die gebildeten Zellen 1) ganz bestimmte Qualitäten besitzen, und daß sie 2) ganz bestimmte Anfangspositionen einnehmen. Schon die erste dieser beiden Bedingungen dürfte bei den dispermen Eiern nicht erfüllt sein; aber selbst wenn wir den Fall annehmen, daß die simultane Viertelung zwei identische Zellen von der Qualität S_1 und zwei identische von der Qualität P_1 aus dem Ei herauschneide, würden doch die einzelnen Zellen, da jede Kategorie doppelt vorhanden ist, unter abnormen Reizverhältnissen stehen und so sind sie, wie die Verfolgung der Entwicklung lehrt, nicht imstande, einen Zellenkomplex zu bilden, der zu einem Zwillingsembryo führen könnte, von normaler Entwicklung gar nicht zu reden.

2) Der disperme Seeigelkeim liefert typischer Weise eine ganz normal gebildete Blastula. Die nun erst einsetzende krankhafte Weiterentwicklung muß, wie ich nachgewiesen zu haben glaube, darauf zurückgeführt werden, daß die einzelnen Chromosomen als verschiedenwertige Elemente nur in bestimmter Kombination alle Kernfunktionen zu erfüllen vermögen und daß die mehrpolige Mitose des dispermen Eies den einzelnen Blastomeren in den meisten Fällen nicht die richtigen Kombinationen vermittelt. Daß bei *Ascaris* dieses Moment eine Rolle spielt, dafür sind in der vom Anfang an abnormen Entwicklung der dispermen Eier keine Anhaltspunkte vorhanden. Und wenn wir nun gar aus den Feststellungen zur Strassens ersehen, daß ein T-Riese, dessen Kernbestand in allen Zellen vollkommen normal ist, bei definitiver Verhinderung des Umklappens des senkrechten T-Balkens, ein ganz ähnliches pathologisches Produkt

liefert, wie manche doppeltbefruchteten Eier, so werden wir für die letzteren um so mehr annehmen dürfen, daß die durch die simultane Mehrteilung verursachte Protoplasmastörung genügt, um die krankhafte Entwicklung zu erklären. Falls wir berechtigt sind, die Qualität des einzelnen Vorkerns bei *Ascaris* ebenso zu beurteilen, wie sie bei den Echiniden nachgewiesen ist, d. h. falls jeder Vorkern für sich allein qualitativ und quantitativ befähigt ist, alle in der Entwicklung notwendigen Kernleistungen zu erfüllen, so kann, wie oben schon ausgeführt, der durch die mehrpolige Mitose bedingte atypische Chromatinbestand der einzelnen Blastomeren bei der Varietät *univalens* eine pathologische Bedeutung nicht besitzen.

Nur insofern könnte eine pathologische Wirkung unrichtiger Chromatinverteilung bei *univalens* in Frage kommen, als es von vornherein denkbar erscheint, daß sich die Chromosomen des befruchteten Eies in verschiedenwertige Hälften spalten — nämlich in je eine »generative« und eine »somatische«, zur Diminution bestimmte — und daß diese verschiedenwertigen Abkömmlinge durch die mehrpolige Mitose in unregulierter Weise auf die entstehenden Zellen verteilt werden. Allein wie an anderer Stelle gezeigt¹⁴, beruht das verschiedene Verhalten der Chromosomen in den verschiedenen Zellen des *Ascaris*-Keimes nicht auf differentieller Chromosomenteilung, sondern es hängt ausschließlich von der Protoplasmabeschaffenheit der Zelle ab, ob ein bestimmtes Chromosoma den ursprünglichen Charakter bewahrt oder diminuiert wird. Und so bleibt eben auch in dieser Beziehung nur die Protoplasmastörung als das primär Pathologische übrig.

3) Unser Resultat, daß hier Protoplasmastörung, dort Kernstörung, wird nun noch durch die Erscheinung bestätigt, daß sich die dispermen Keime bei *Ascaris* nach unsern Erfahrungen immer pathologisch entwickeln, während bei Echiniden ihre Schicksale in hohem Grad variabel sind, und speziell aus dreiteiligen Eiern Larven in allen Abstufungen zwischen pathologisch und normal, ja sogar vollkommen normale Plutei hervorgehen können. Die Protoplasmastörungen bei *Ascaris* sind eben unvermeidlich und wenn auch variabel und von verschiedenem Grad, doch schließlich immer gleich verderblich; die Chromatinverteilung bei Echiniden dagegen kann in allen Graden vom Normalen abweichen, daher die große Variabilität; sie kann in gewissen Fällen fast genau der Norm entsprechen und damit zu normaler Larvenbildung führen.

¹⁴ Th. Boveri, Protoplasmadifferenzierung als auslösender Faktor für Kernverschiedenheit. Sitz.-Ber. d. phys. med. Ges. Würzburg, 1904.

Aber ob die Doppelbefruchtung im Protoplasma oder in den Kernen Störungen hervorruft, so ist doch beiden Fällen gemeinsam, daß die pathologische Wirkung der Dispermie hier wie dort auf der simultanen Mehrteilung und somit auf der Einführung zweier Spermocentren beruht. Und damit stellen beide Typen die Bedeutung des Centrosoma als des wirkenden Elements bei der Befruchtung in gleich helles Licht.

12. Zum Bau des *Hypodontolaimus inaequalis* (Bastian), einer eigentümlichen Meeresnematode.

Von Dr. L. A. Jägerskiöld (Upsala).

(Mit 3 Figuren.)

eingeg. 11. Januar 1904.

Mein Freund Dr. C. Wesenberg-Lund aus Kopenhagen sandte mir diesen Herbst einige Nematoden von den großen seichten Küstengebieten an der südlichen Westküste Jütlands. Es waren nicht viele Formen, *Oncholaimus fuscus* Bastian, *Tripyloides vulgaris* de Man und vor allem *Hypodontolaimus inaequalis* (Bastian). Beim Bestimmen dieser letzteren habe ich aber gefunden, daß auch die sonst so ausgezeichnete Beschreibung de Mans nicht ganz ausreicht. Besonders habe ich eine ganz andre Auffassung bezüglich des mit der Mundhöhle in Verbindung stehenden Zahnes erhalten, den ich für dorsal und nicht wie de Man¹ für ventral halte. Wenn seine Auffassung richtig wäre, würde unser Wurm, wie auch de Man in einer andern Arbeit bemerkt², »durch dieses Merkmal von allen andern abweichen«. Der Zweck dieser kleinen Mitteilung ist nachzuweisen, daß es sich nicht so verhält, und zugleich unsre Kenntnis eines interessanten Meeresnematoden zu erweitern.

Leider habe ich lebende Würmer dieser Art nicht studieren können; nur Formolmaterial, das von mir nachher allmählich in Glycerin aufgehellt wurde, stand mir zur Verfügung. Indessen glaube ich, daß meine Bilder zeigen, daß das Material brauchbar gewesen ist.

Maße.	♀ ♀	♂ ♂
Gesamte Körperlänge geschlechtsreifer		
Tiere	0,980—1,112 ³	0,940—1,140
Maximale Dicke	0,044—0,052	0,044—0,048

¹ Sur quelques Nematodes libres de la Mer du Nord, nouveaux ou peu connus; Memoires de la Société Zoologique de France. T. I. 1888. (S. 39—44 des Sonderdruckes.)

² Anatomische Untersuchungen über freilebende Nordseenematoden. Leipzig, 1886. S. 66.

³ De Man hat Tiere von sogar 1,3 mm Länge gefunden. Bastian gibt nur 0,964 mm (= $\frac{1}{28}$ inch.) an. Daß die von mir beobachteten Tiere ganz geschlechtsreif waren, geht schon daraus hervor, daß die Weibchen bis zu sieben Schaleier enthalten konnten.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: [27](#)

Autor(en)/Author(s): Boveri Theodor

Artikel/Article: [Über die Entwicklung dispermer Ascaris-Eier. 406-417](#)