

Über die Teilung centrifugierter Eier von *Ascaris megaloccephala*.

Von

Th. Boveri

(Würzburg).

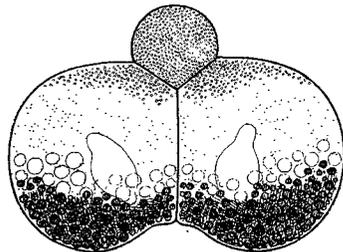
Mit 32 Figuren im Text.

Eingegangen am 16. Februar 1910.

Wenn man Eier von *Ascaris megaloccephala*, wie sie sich im untersten Teil der Eiröhren finden, für einige Zeit centrifugiert, so ordnen sich die ins Protoplasma eingelagerten Dotterkörner und Granula so an, daß die Dotterkörner als die leichtesten Teile sich zu einer Calotte an der nach der Rotationsachse gerichteten Seite des Eies anhäufen, während sich die winzigen bräunlichen Körnchen (Granula) als die schwersten Eibestandteile an der entgegengesetzten Seite ansammeln. Unter der Dottercalotte findet sich eine Schicht heller Vacuolen (Sphaerulae).

Läßt man solche Eier unter starker Centrifugalwirkung sich teilen, so zeigen sich unter den entstandenen zweizelligen Keimen in größerer oder geringerer Zahl solche, wie Fig. 1 einen wiedergibt. Die Furche hat das Ei genau senkrecht zur Schichtung in gleich große Blastomeren geteilt, und es hat sich während dieser Teilung an der Seite, an welcher die schweren Granula liegen, ein Plasmaball abgeschnürt, der, dieser Bildungsstätte gemäß, dicht mit diesen Körnchen angefüllt ist.

Fig. 1.



Über diese »Ballkeime« und ihre Schicksale habe ich bereits in aller Kürze in einer gemeinsam mit M. J. HOGUE veröffentlichten Mitteilung ('09) berichtet. Ausführlicheres enthält die jüngst erschienene Arbeit von Miss HOGUE ('10); aber auch in dieser Abhandlung sind noch manche einschlägigen Fragen unerörtert geblieben.

Was nun die weitere Entwicklung der Ballkeime anlangt, so werde ich dieselbe in nächster Zeit an anderer Stelle eingehend behandeln. Für unsre gegenwärtigen Zwecke genügt es, wenn ich an der Hand dreier aus der vorläufigen Mitteilung herübergenommener Abbildungen anführe, daß das Vierzellenstadium zunächst aus einer einfachen Zellenreihe besteht (Fig. 2), deren beide Zellenpaare sich später, meist unter Einschaltung eines eigentümlichen Ring-

Fig. 2.

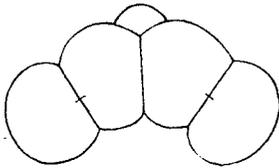


Fig. 3.

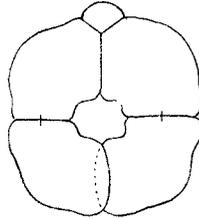
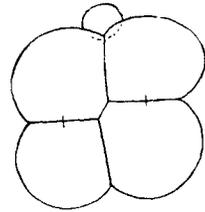


Fig. 4.



stadiums (Fig. 3) zu einem Rhombus (Fig. 4) zusammenschließen. Ich füge einstweilen hinzu, daß dieser Vorgang und die ganze Weiterentwicklung keinen Zweifel lassen, daß jede $\frac{1}{2}$ -Blastomere eines Ballkeimes die Potenzen einer normalen vegetativen Blastomere P_1 besitzt¹⁾.

In den folgenden Ausführungen sollen lediglich die Bedingungen genauer untersucht werden, unter denen der Ball sich bildet, woraus sowohl Schlüsse auf die Organisation des *Ascaris*-Eies im Speziellen, wie auch auf den Mechanismus der Zellteilung im Allgemeinen gezogen werden können.

I. Welche Eier bilden den Ball?

Schon die in der vorläufigen Mitteilung betonte Tatsache, daß die beiden $\frac{1}{2}$ -Blastomeren der Ballkeime sich bei der weiteren Entwicklung völlig gleich verhalten, wogegen das normale *Ascaris*-Ei sich in zwei sehr verschiedenwertige Blastomeren teilt, legte den Schluß nahe, daß bei der Teilung der »Balleier« das Protoplasma in einer Ebene durchgeschnitten wird, die auf der normalen Teilungs-

¹⁾ Bezüglich der Nomenclatur vgl. BOVERI, '99.

ebene senkrecht steht. Denken wir uns die Polarität des Eies auf einer unsichtbaren parallelen Schichtung des Protoplasma beruhend, so würde sich im unbeeinflussten Ei die erste Furchungsspindel senkrecht zu dieser Schichtung einstellen, bei den Balleiern dagegen fiel die Spindelachse in eine solche Schicht selbst.

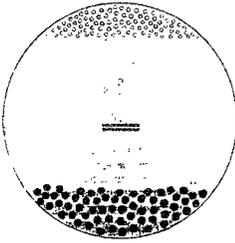
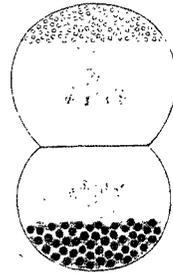
Diese Annahme wird durch alle Umstände, die zu ihrer Prüfung dienen können, bestätigt. Die Eier platten sich, wie man durch Abtöten in der Centrifuge feststellen kann, in der Krafrichtung stark ab. Nun ist für andre Eier nachgewiesen, daß solche Deformation die Spindel aus ihrer typischen Stellung ablenkt, der Art, daß sie sich in eine der längsten Dimensionen einstellt (HERRWIGSche Regel). Daß die Abplattung auch bei den *Ascaris*-Eiern diesen Effekt hat, geht daraus hervor, daß fast bei allen unter starker Centrifugalkraftwirkung sich teilenden Eiern die Teilungsachse auf der Krafrichtung ungefähr senkrecht steht, während sie bei Eiern, die man einige Zeit vor der Teilung aus der Centrifuge genommen hat, jede beliebige Stellung einnehmen kann. So also ist es von vornherein sehr wahrscheinlich, daß bei einem in der Richtung seiner Protoplasmaachse, also senkrecht zu unsrer hypothetischen Schichtung centrifugierten Ei, die Spindel sich zu dieser Schichtung parallel stellt und somit jede Blastomere die Hälfte aller Eizonen zugeteilt erhält. Die Eier aber, die in dieser speziellen Orientierung von der Centrifugalkraft getroffen worden sind, wären eben unsre Balleier.

Daß sich die erste Furchungsspindel der Balleier in der Tat in einer solchen Zwangslage, senkrecht zur Eiachse, befindet, läßt sich folgendermaßen beweisen.

Denken wir uns ein in der Richtung seiner Achse centrifugiertes Ei, und zwar mit seinem vegetativen Pol der Rotationsachse zugekehrt, so ist seine Konfiguration die in Fig. 5a₁ schematisch ausgedrückte. Die quere Streifung, von oben nach unten an Dichte zunehmend, bedeutet die hypothetische Plasmaschichtung; der dichtere Pol ist der vegetative. Dieser Pol ist der Rotationsachse zugekehrt gewesen; an ihm sind daher in möglichst enger Häufung die leichten Dotterkörner angesammelt, wogegen die kleinen schweren Granula am animalen Pol angesammelt sind¹⁾. Die durch das Centrifugieren

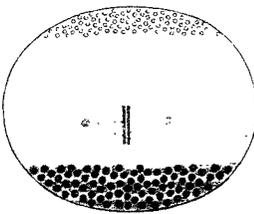
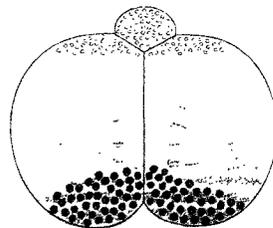
¹⁾ In dieser und den meisten folgenden Figuren ist der schwerere Teil des Eies nach oben gerichtet, also umgekehrt, wie sich ein solches Ei, der Schwerkraft folgend, einstellen würde. Diese Orientierung wurde deshalb gewählt, weil es für die Vergleichung mit der normalen Entwicklung zweckmäßiger schien, daß überall der vegetative Pol des Eies nach unten steht.

bewirkte Schichtung der plasmatischen Einlagerungen fällt mit der angenommenen geschichteten Plasmastruktur zusammen. Wird ein solches Ei einige Zeit vor der Teilung aus der Centrifuge genommen, so daß es zu seiner normalen Kugelgestalt zurückkehrt, so nimmt die Spindel ihre normale Position ein, sie stellt sich also senkrecht zur Plasmaschichtung und damit in unserm speziellen Fall auch

Fig. 5 a₁.Fig. 5 a₂.

senkrecht zu der künstlichen Schichtung der Dotterkörner und Granula (Fig. 5 a₁). Die Teilung führt zu dem Zustand der Fig. 5 a₂, es entsteht eine animale (dorsale) Blastomere, welche nur Granula, eine vegetative (ventrale), welche nur Dotterkörner enthält.

Muß sich dagegen ein ebenso orientiertes Ei unter der Wirkung der Centrifugalkraft teilen, so ist es in der Richtung seiner Achse, also senkrecht zur Plasmaschichtung, abgeplattet. Die

Fig. 5 b₁.Fig. 5 b₂.

Spindel wird aus ihrer Normalstellung in eine dazu senkrechte gezwungen (Fig. 5 b₁), und die Teilung führt zur Entstehung zweier äquivalenter Blastomeren, die nicht nur gleich viel von den Dotterkörnern und Granula besitzen, sondern auch, was das für die weitere Entwicklung Maßgebende ist, gleichen Anteil von allen Eizonen erhalten haben (Fig. 5 b₂). Ein Accidens, auf dessen Erklärung ich unten zurückkomme, wäre dann dieses, daß solche Eier an ihrem schweren Pol den »Ball« bilden.

Wenn diese Erklärung richtig ist, so müßte das gleiche Ei, das, in der Centrifuge geteilt, den Zustand der Fig. 5b₂ ergibt, bei Teilung außerhalb der Centrifuge die dazu möglichst gegensätzliche Konfiguration der Fig. 5a₂ liefern. Nun läßt sich natürlich diese Probe nicht machen; allein durch ein statistisches Verfahren ist doch nahezu das Gleiche erreichbar. Es ist schon oben erwähnt worden, daß die Zahl der Balleier in verschiedenem Eimaterial sehr verschieden ist; sie kann zwischen weniger als 1% und etwa 36% schwanken. Wenn man also von ganz gleich behandelten Eiern die einen (Portion I) vor der Teilung der Centrifugalkraft entrückt, die andern (Portion II) sich unter Centrifugalwirkung teilen läßt, so müssen nach unsrer Hypothese da, wo in II viele Balleier aufgetreten sind, in I entsprechend viele Zweizellenstadien mit der Dotter- und Granulaverteilung der Fig. 5a₂ zu finden sein, umgekehrt, wo Portion II wenige Balleier enthält, in I entsprechend wenige Exemplare von der Art der Fig. 5a₂.

Ich hatte schon Miss HOGUE veranlaßt, eine Anzahl von Vergleichsversuchen in dieser Richtung zu machen, wobei sich in der Tat die vorausgesetzte Correlation ergeben hat. Allerdings stimmten die Zahlen bei diesen Experimenten nicht immer so gut, wie ich es erwartet hatte. Spätere eigne Versuche belehrten mich, was daran Schuld gewesen war. Es ist bei solchen Vergleichsversuchen nötig, nicht nur Eier von genau gleichem Entwicklungsstadium, als aus einem möglichst kleinen Bereich der Eiröhre, zu verwenden, sondern vor allem auch, sie vom Anfang des Versuches an mit der peinlichsten Genauigkeit stets in der gleichen Orientierung zu belassen. Bei der von mir angewandten Versuchsanordnung, wo die Eier auf Objektträger aufgestrichen werden (vgl. HOGUE), in deren Längsrichtung die Centrifugalkraft wirkt, ist es unerlässlich, bei jeder Pause des Versuchs die Objektträger sofort in gleicher Orientierung senkrecht aufzustellen¹⁾, damit jegliche Drehung der Eier innerhalb ihrer Schalen vermieden wird. Jede wenn auch kurze andre Stellung des Objektträgers, wie etwa Verbringung desselben auf den horizontal stehenden Tisch des Mikroskops, kann das Resultat in größter Weise verändern. So erklärt sich die Angabe von Miss HOGUE (S. 131), daß in gleichem Eimaterial die Zahl der Balleier auf verschiedenen

¹⁾ In der bei den Versuchen benutzten RUNNESchen Centrifuge stehen die Objektträger, solange die Centrifuge nicht läuft, in schiefer Richtung. Sie müssen daher, auch wenn sie später weiter centrifugiert werden sollen, in den Pausen herausgenommen werden.

Objekträgern und von einem Tag zum andern wechsle. Unter genau gleichen Bedingungen trifft dies nicht zu; die Zahl der Balleier ist vielmehr in gleichem Eimaterial überraschend konstant.

Als ich nun die in Rede stehenden Parallelversuche in dieser ganz strengen Weise durchführte, trat auch die geforderte Übereinstimmung in der frappantesten Weise hervor. Wo in der Portion II viele zweizellige Keime von der Art der Fig. 5b₂ (Balleier) auftraten, da zeigte die Portion I entsprechend viele Eier, wie Fig. 5a₂; wenn in Portion II die einen fast fehlten, dann in Portion I die andern. Zählt man eine größere Anzahl von Eiern in beiden Portionen ab und notiert hier und dort die Zweizellenstadien der in Rede stehenden Konfiguration, so ergibt sich allerdings stets ein kleiner Überschuß in der Portion I. Dies erklärt sich jedoch, wie aus dem folgenden erhellen wird, einfach daraus, daß zur Entstehung der Balleier offenbar ein sehr exaktes Angreifen der Centrifugalkraft in der Richtung der Eiachse nötig ist, was für die Entstehung der in Fig. 5a₂ gezeichneten Substanzenverteilung nicht so genau nötig ist.

Da es Eimaterial gibt, das etwa 36% Ballkeime liefert, könnte die Erklärung, die ich hier für deren Entstehung gegeben habe, bedenklich erscheinen. Denn es ist unmöglich, daß bei beliebiger Anfangsstellung ungefähr ein Drittel der Eier in der Richtung ihrer Achse von der Centrifugalkraft getroffen sein könnten.

Allein auch dieser Punkt klärt sich befriedigend auf. Es gibt *Ascaris*-Weibchen, deren Eier auf dem Stadium, in dem sie entleert

Fig. 6 a.

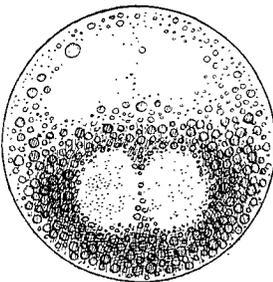
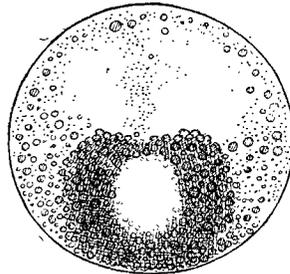


Fig. 6 b.



werden, einen deutlichen polaren Bau darbieten (Fig. 6). Fast der ganze Dotter ist in der einen Eihälfte angehäuft, in ihm eingeschlossen liegen die beiden Vorkerne, die man in Fig. 6a nebeneinander liegen sieht, während sie sich in b decken. Es ist nicht zu bezweifeln,

daß diese Exzentrizität des Dotters der unsichtbaren plasmatischen Polarität des Eies entspricht, und zwar, daß sie den vegetativen Pol bezeichnet, der ja auch bei der Teilung des Eies meist die Hauptmasse des Dotters in seine Nähe zieht. Da nun der Dotter leichter ist als das Protoplasma (vgl. hierzu die Experimente von Miss HOGUE), so muß der vegetative Pol beim Beginn des Centrifugierens die Neigung haben, sich der Rotationsachse zuzukehren. Die Beobachtung bestätigt dies. Betrachtet man einen Objektträger, der mit solchen Eiern bestrichen ist, so steht die Dotteranhäufung in den einzelnen Eiern zunächst in den verschiedensten Richtungen. Centrifugiert man einige Minuten lang, so zeigt sich ein großer Teil der Eier in der erwarteten Weise eingestellt. Kein einziges ist umgekehrt orientiert. Und solches Eimaterial eben ist es, welches in so großer Zahl den »Ball« und entsprechend, wenn es vor der Teilung der Centrifugalwirkung entzogen worden war, die völlig dotterfreie animale Blastomere liefert¹⁾.

Es war mir anfangs überraschend, daß die Spindel, wenn das Centrifugieren vor der Teilung aufgehoben wird, mit solcher Präzision aus ihrer Zwangslage in die dazu senkrechte Normalstellung übergeht. Beobachtungen über die Zustände normaler Eier, die sich in Vorbereitung zur Teilung befinden, lassen diese rasche Drehung jedoch verständlich erscheinen. Da es sich um Vorgänge handelt, die bisher meines Wissens keine Beachtung gefunden haben und die auch in andrer Hinsicht von Interesse sind, sei hier eine kurze Darstellung dieser Befunde eingeschaltet.

II. Exkurs über die Stellung der entstehenden Spindel im normalen *Ascaris*-Ei. Beziehungen zwischen verschiedenen Furchungstypen.

Schon vor längerer Zeit hatte ich gelegentlich der jährlich wiederkehrenden Demonstration, bei der ich meinen Zuhörern *Ascaris*-Eier zeige, die sich gerade in der Durchschnürung befinden²⁾, die Erfahrung gemacht, daß man manchmal Eier zu Gesicht bekommt, die in die Länge gestreckt und fast etwas eingeschnürt sind, als wollten sie sich gerade teilen, die dann aber wieder zur Kugelgestalt zurückkehren. Zuerst habe ich dies für etwas Abnormes gehalten,

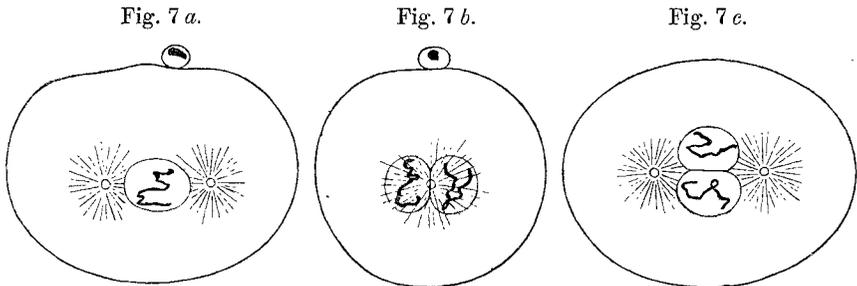
¹⁾ Ich erwähne hier, daß man durch axiales, vor der Teilung sistiertes Centrifugieren der *Ascaris*-Eier Situs inversus hervorrufen kann.

²⁾ Liegt das Präparat auf einem geheizten Objektträger, so kann der Beschauer in einigen Minuten die Fortschritte der Einschnürung verfolgen.

bis die Verfolgung vieler Eier mich belehrte, daß offenbar jedes Ei von *Ascaris magalocephala* einige Zeit vor der Teilung diese merkwürdige Streckung erfährt, die dann wieder rückgängig gemacht wird. Und an einem zum Studium dieser Erscheinung besonders günstigem Material vermochte ich weiterhin festzustellen, daß diese vorübergehende Streckung auf derjenigen, die später die Teilung des Eies einleitet, senkrecht steht.

Die Konstatierung dieses für unsre folgenden Betrachtungen bedeutungsvollen Verhaltens wurde möglich, als mir kürzlich Eier in die Hand kamen mit sehr konstanter Lage des zweiten Richtungskörpers. Bekanntlich findet man bei unserm Objekt dieses sonst so vielfach als Marke für die Eipolarität dienende Körperchen in der aller-verschiedensten Position. Es ist bis jetzt nicht zu entscheiden, ob sein Entstehungsort beliebig variieren kann, oder ob es nur gewöhnlich von der Stelle, an der es sich abgeschnürt hat, mehr oder weniger weit fortwandert. Die Erfahrungen an andern Eiern sprechen für die letztere Annahme, und diese wird besonders wahrscheinlich durch einen Fall, wie den eben genannten, bei dem der zweite Richtungskörper fast an allen Eiern die gleiche Lage darbot. Er fand sich nämlich nach der ersten Teilung am oberen Ende der animalen Blastomere. Der zweite Richtungskörper markiert hier also ausnahmsweise die Eiachse, und zwar liegt er am animalen Pol, wo er ja auch bei allen andern Eitypen angetroffen wird.

Als ich nun jüngere Stadien dieses so günstigen Materials prüfte, fanden sich die in Fig. 7—10 wiedergegebenen Zustände. Fig. 7 zeigt ein Ei in drei zueinander senkrechten Ansichten. Die beiden



Vorkerne, die sich in *a* decken, sind in Vorbereitung zur Teilung, jeder enthält ein Chromosoma (univalens). Das Ei befindet sich in der oben erwähnten vorübergehenden Streckung, die senkrecht zu der durch den zweiten Richtungskörper markierten Eiachse erfolgt ist.

Diese Beziehung, die besonders gut aus Fig. 7a ersehen werden kann, kehrt an allen Eiern dieses Materials wieder. Dabei tritt noch ein weiteres ganz konstantes Verhalten hervor. Diejenige Seite, auf der der Richtungskörper aufsitzt, ist stets etwas abgeflacht, manchmal sogar eingezogen, und aus der Mitte dieser Einziehung erhebt sich ein kleiner flacher Hügel. Diese Gestalt habe ich an so vielen Eiern von verschiedenen Weibchen im Leben gesehen, daß sie als etwas völlig Typisches betrachtet werden muß.

Fig. 7 lehrt endlich noch, daß die Verbindungslinie der beiden Centrosomen in die Richtung der Streckung fällt, daß also die Achse der entstehenden Teilungsfigur auf der Eiachse zunächst senkrecht

Fig. 8.

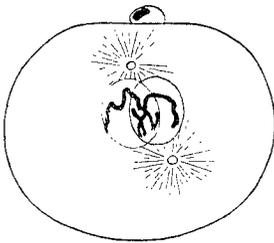


Fig. 9.

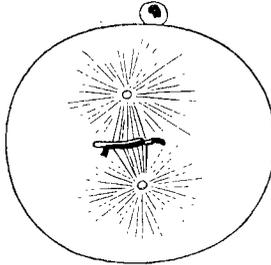
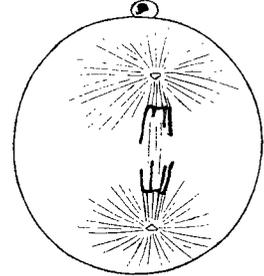


Fig. 10.

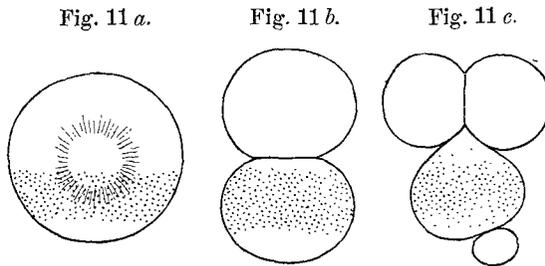


steht. In der nun folgenden Periode aber wird dies alles ziemlich rasch verändert. Während das Ei zur Kugelgestalt zurückkehrt, dreht sich die in Bildung begriffene Teilungsfigur (Fig. 8 und 9), bis ihre Achse schließlich in die Eiachse fällt oder mit ihr parallel läuft. In diesem Zustand teilt sich das Ei (Fig. 10).

Es scheint mir zweifellos, daß wir in dieser Sonderbarkeit nichts anderes erblicken können als eine phylogenetische Reminiszenz. Der eigenartige Furchungstypus der Nematoden ist nach meiner Überzeugung aus der in den meisten Tierabteilungen bestehenden ursprünglichen Furchungsart mit zwei meridionalen und darauf folgender äquatorialer Furche dadurch entstanden, daß die beiden meridionalen Teilungen verloren gegangen sind und das Ei seine Entwicklung gleich mit der äquatorialen Furche beginnt. Jene unterdrückten beiden Teilungen werden aber noch angedeutet durch die vorübergehende Streckung in einer zur Eiachse senkrechten Richtung, in die sich bedeutsamerweise auch die Achse der entstehenden Teilungsfigur zunächst einstellt.

Diese Auffassung wird noch wesentlich unterstützt durch gewisse

Befunde an Seeigeleiern, über die ich schon gelegentlich ('05, S. 17) kurz berichtet habe. Wenn man durch Schütteln eines normalen Seeigeleies kurz nach der Befruchtung die Bildung eines Monasters an Stelle des normalen Amphiasters hervorbringt, so läuft ein karyokinetischer Cyclus ab, manchmal sogar noch ein zweiter, ohne daß sich das Ei teilt. Erst nach längerer Zeit, wenn die normalen Keime vier- bis sechzehnzellig sind, bildet sich in einem solchen Ei der Amphiaster, der nun die doppelte oder gar vierfache Chromosomenzahl enthält. Nun erfolgt die Furchung, wie sonst durch fortgesetzte Zweiteilung; aber niemals furcht sich ein solches Monasterei wie ein normales. Manche erfahren eine Art Halburchung mit zwei Mikromeren, andre bilden sog. vorzeitige Mikromeren. Der interessanteste Fall, den ich verfolgt habe, verlief so, wie es in Fig. 11 wieder-



gegeben ist. Das Ei teilte sich, wie an dem Pigmentring zu erkennen war, annähernd in der Richtung seiner Achse, also in eine animale und eine vegetative Blastomere; die letztere teilte sich dann in eine Makro- und Mikromere, während die animale Zelle durch eine meridionale Furche in zwei gleich große Mesomeren zerlegt wurde.

Aus diesen Tatsachen geht, wie ich früher schon betont habe ('05, S. 17), hervor, daß die Konstitution des Seeigeleies infolge Einleitung der Entwicklungsprozesse bestimmt gerichtete Veränderungen erfährt, welche der Reihe nach verschiedene gegenseitige Lagerung der Teilungscentren bewirken. Es gibt bei dieser Umwandlung der Eistruktur eine Periode, während deren die Spindeln, mag es nun eine sein oder, im dispermen und trispermen Ei, zwei oder drei (vgl. BOVERI, '01), in einer ungefähr äquatorialen Ebene (karyokinetischen Ebene) des Eies liegen, dann eine Periode, wo sie zu dieser senkrecht stehen usw. Wird, wie es im Monasterei der Fall ist, die Entwicklung, d. h. der Ablauf der karyokinetischen Vorgänge, eingeleitet, ohne daß es zunächst zu einer Vermehrung des einfachen Centrums und damit zur Kern- und Zellteilung kommt,

so wird die Periode der horizontalen Spindelstellungen zum Teil oder ganz übersprungen und das Ei ist, wenn es nun die Teilung beginnt, so verändert, daß es mehr oder weniger klar der normalen $\frac{1}{2}$ - oder $\frac{1}{4}$ -Blastomere entspricht und sich wie diese furcht.

In der Tat haben wir in Fig. 11 genau das Furchungsbild einer isolierten $\frac{1}{4}$ -Blastomere vor uns, nur viermal vergrößert. Was aber noch interessanter ist und uns nun zu unserem Gegenstand zurückführt, ist dieses, daß wir in dieser künstlich erzielten Furchungsart eines Seeigeleies den Typus der normalen *Ascaris*-Furchung erkennen. Wenn wir uns die inäquale Teilung der vegetativen Familie mehr äqual denken, so entspricht Fig. 11c dem T-Stadium von *Ascaris*.

Durch einen Vorgang also, wie er oben für das *Ascaris*-Ei aus jener eigentümlichen Streckung erschlossen worden ist: Unterdrückung einer oder zweier bei den Vorfahren sich vollziehender Teilungen, läßt sich der ursprüngliche Furchungstypus, wie ihn das Seeigelei (wohl auch nicht mehr ganz rein) aufweist, in jenen spezialisierten der Nematodeneier künstlich verwandeln. Damit wird man der ausgesprochenen Hypothese eine gewisse Berechtigung zuerkennen dürfen.

III. Erklärung für die exakte Drehung der Teilungsfigur in den axial centrifugierten Eiern bei Sistierung der Bewegung.

Die am Schluß des vorletzten Abschnittes aufgeworfene Frage löst sich nun sehr einfach. Aus den durch die Fig. 7–10 (S. 108 u. 109) illustrierten Tatsachen ergibt sich, daß das in der Richtung seiner Achse centrifugierte *Ascaris*-Ei seine abnorme Spindelstellung nicht erst sekundär gewinnt, sondern daß es lediglich die Anfangsspindelstellung eines jeden normalen Eies beibehält. Und wenn in einem solchen Ei, das vor der Teilung aus der Centrifuge genommen wird, sich nun die Spindel alsbald um 90° dreht, so tut sie nur, vielleicht etwas verspätet, das gleiche, was die Spindel in jedem normalen Ei tut.

Damit erklärt sich auch die von Miss HOGUE festgestellte Tatsache, daß zwar die kurz vor der Teilung der Centrifuge entnommenen Eier ihre Spindel in die Normalstellung drehen, daß dagegen Eier, die man erst auf diesem Stadium der Centrifugalkraft unterwirft, die zur »Ballfurchung« führende abnorme Spindelstellung nicht mehr annehmen. Die Spindelstellung senkrecht zur Eiachse ist eben in dem teilungsbereiten Ei als eine labile Gleich-

gewichtslage zu betrachten, die zwar, wenn sie einmal da ist, sich durch starkes Centrifugieren erhalten läßt, nicht aber, nachdem schon die stabile Gleichgewichtslage in der Eiachse erreicht ist, nachträglich noch hergestellt werden kann.

IV. Über die Bedingungen der Ballbildung.

Einige Beobachtungen von Miss HOGUE (S. 135), daß nämlich in seltenen Fällen ein »Ball« an der Dotterseite des centrifugierten Eies sich abschnürt und nun die gleiche abnorme Furchung folgen kann, wie nach Bildung des Granulaballes, führten mich anfänglich zu der Meinung, der Ball sei eine Bildung, welche durch den protoplasmatischen Bau des Eies vorgeschrieben werde; er bilde sich stets am animalen Pol und enthalte, je nachdem dieser Pol der Rotationsachse ab- oder zugewandt sei, entweder Granula oder Dotterkörner. Auf Grund dieser Meinung und weiterhin, beeinflusst durch die Ergebnisse über die Entwicklung der Ballkeime hegte ich längere Zeit die Vermutung, der Ball sei eine rudimentäre Blastomere *AB*, gleichsam ein Versuch des Eies, die äquatoriale Teilung, die durch das Centrifugieren verhindert wird, doch wenigstens andeutungsweise durchzusetzen.

Diese Idee hat sich jedoch bei genauerem Studium als unrichtig erwiesen. Untersucht man nämlich stark centrifugierte Eier unmittelbar nach der Teilung, so kann man finden, daß ein Ansatz zur Bildung eines Granulaballes fast von allen Eiern gemacht wird, wie Fig. 12 und 13 dies illustrieren. Danach erhält man folgenden

Fig. 12.

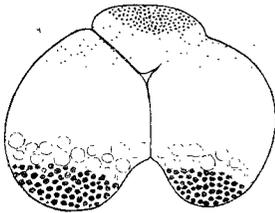
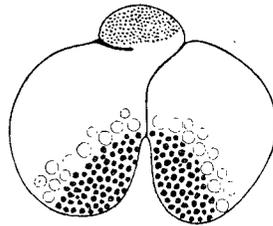


Fig. 13.



Eindruck. Da unter starker Centrifugalwirkung sich, wie oben erwähnt, fast alle Eier so teilen, daß die Furche auf der künstlichen Schichtung ungefähr senkrecht steht, so muß die Einschnürung die Anhäufung der schweren Granula durchschneiden, oder anders ausgedrückt: die infolge der starken Centrifugalwirkung von der Ro-

tationsachse fliehenden schweren Granula sollen durch die einschneidende Furche gegen die Rotationsachse hin bewegt werden. Der Konflikt, der hier entsteht, ist einleuchtend. Wenn die Furche sich bilden will, muß zwischen der schweren Seite des Eies und der Schale ein kleiner Hohlraum entstehen; sowie aber dieser entsteht, treibt sofort die Centrifugalkraft die schweren Körnchen und mit ihnen das umgebende zähe Plasma wieder in ihn hinein: die Furche kann an dieser Stelle nicht zustande kommen.

Da nun offenbar die Tendenz des Eiplasmas, sich vollkommen durchzuschnüren, eine sehr große ist, wird ein Ausweg eingeschlagen; die Furche gibt, wie Fig. 12 und 13 lehren, ihre typische ebene Form auf und geht neben der Stelle, wo die schweren Granula angehäuft sind, vorbei. Oft sieht es so aus, als wolle sich ein kleiner Plasmabezirk mit der Hauptmasse der Granula selbständig machen; aber nach einiger Zeit wird es deutlich, daß dieses Stück mit der einen Blastomere in Zusammenhang steht. Und in diese wird es weiterhin so vollkommen eingezogen, daß keine Spur mehr davon nachweisbar ist. Denn auch die zuerst gebogen verlaufene Furche wird schließlich so gerade, wie wenn sie das Ei direkt in regulärer Weise durchgeschnitten hätte. Die Entwicklung solcher Eier ist völlig normal.

Die Eier, welche diese Erscheinung zeigen, sind ohne Zweifel diejenigen, welche schief oder senkrecht zu ihrer Protoplasmaachse

Fig. 14.

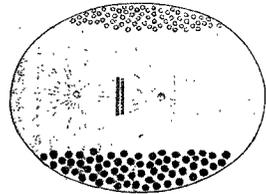


Fig. 15 a.

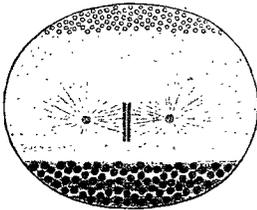
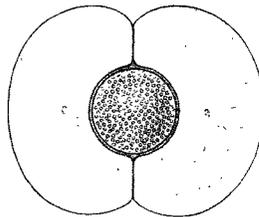


Fig. 15 b.

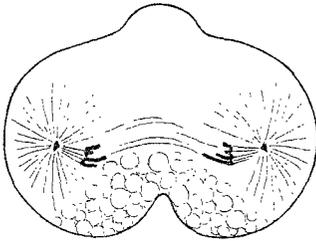


centrifugiert worden sind. Dies sei an Fig. 14 etwas näher erläutert. Die Centrifugenachse ist wieder unterhalb der Figur zu denken. Die durch Streifen angedeutete hypothetische Plasmaschichtung ist so angenommen, daß die Eiachse auf der Richtung der Centrifugalkraft senkrecht steht; der vegetative Pol sieht nach links. Unter diesen Umständen

wird schon die in den meisten Eiern vorhandene Tendenz, die vegetative Blastomere kleiner zu machen als die animale, dazu führen, daß die Furchung nicht auf die dichteste Anhäufung der Granula trifft; jedenfalls aber ist die Richtung für die Abbiegung der Furchung ohne weiteres vorgezeichnet; sie wird sich in unserm Fall nach links wenden. Ganz ähnlich werden sich die Verhältnisse in den allermeisten Fällen von schiefer Centrifugierung gestalten.

Anders aber liegen die Dinge bei genau in ihrer Achse centrifugierten Eiern (Fig. 15a). Auch hier muß die Furchung vor der granulalhaltigen Calotte abbiegen; aber eine Prädilektion für die Richtung des Ausweichens besteht nicht. Und so weicht hier die Furchung beiderseits

Fig. 16.



aus; genauer gesagt: sie spaltet sich, wie es die schematische Fig. 15b in polarer Ansicht darstellt, diesseits der Granulacalotte in zwei Furchen, die sich jenseits wieder vereinigen. So wird ein Stück Plasma mit der Hauptmasse der Granula herausgeschnitten, das sich dann abkugelt: der Ball.

Fig. 16 gibt ein Ei wieder, das im ersten Stadium der Ballbildung, kurz nach der Entnahme aus der Centrifuge, konserviert worden war. Das Bild, das in dieser Weise ziemlich oft beobachtet worden ist, ist sehr charakteristisch. Man sieht, wie die Furchung an der Dotterseite schon tief vorgegraben ist, ehe sie an der Granulaseite richtig beginnt. Und an dieser Seite ist derjenige Bereich, der eigentlich eingezogen sein sollte, hervorgewölbt; die Furchung umgreift ihn.

V. Die Größe der Bälle.

Die Größe des Balles unterliegt sehr erheblichen Schwankungen. Es zeigen sich hierin schon beträchtliche Unterschiede bei Eiern des gleichen Muttertieres, viel auffallendere aber, wenn man die Eier verschiedener Weibchen miteinander vergleicht. Manche Bälle sind so groß wie eine $\frac{1}{2}$ -Blastomere, und von hier gibt es alle Abstufungen bis zur Größe des zweiten Richtungkörpers. Für diese Variabilität wären verschiedene Ursachen denkbar; so könnte vielleicht die verschiedene Reichlichkeit der schweren Granula von Bedeutung sein. Für wichtiger aber halte ich ein andres Moment. Das sich teilende *Ascaris*-Ei ist auch in einer andern Hinsicht sehr bedeutenden Va-

riationen unterworfen, nämlich in dem Größenverhältnis der beiden Blastomeren AB und P_1 . In manchen Fällen ist durchaus kein Größenunterschied zwischen diesen beiden Zellen zu bemerken; bei den meisten Eiern aber findet man AB deutlich größer, und von da gibt es nun alle Abstufungen bis zu Fällen, wo AB etwa das doppelte Volumen von P_1 besitzt. In Fig. 17 und 18 sind Keime mit solchen starken Differenzen wiedergegeben; in Fig. 18

Fig. 17.

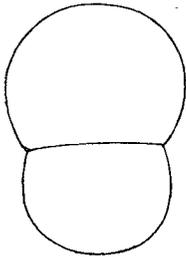


Fig. 18.

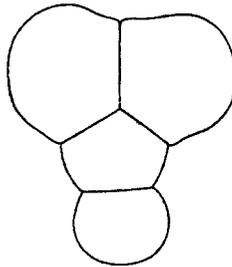
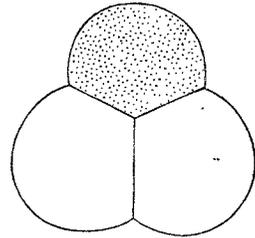


Fig. 19.



ist der Größenunterschied zwischen dem animalen und dem vegetativen Zellenpaar besonders auffallend.

Ich glaube nun auf Grund eines ziemlich reichen Materials behaupten zu dürfen, daß zwischen der variablen Größendifferenz der normalen $\frac{1}{2}$ -Blastomeren und der variablen Größe des Balles eine Relation besteht. In Material, wo die Zelle AB viel größer ist als P_1 , findet man an den in der Centrifuge geteilten Eiern sehr große Bälle; wo der Unterschied der beiden normalen Blastomeren gering ist, kleine Bälle. Variiert in dem gleichen Material der Größenunterschied zwischen AB und P_1 bedeutend, dann auch die Größe des

Fig. 20 a.

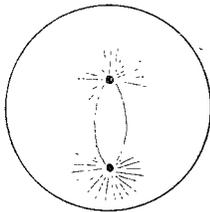
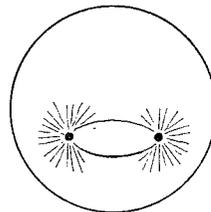


Fig. 20 b.



Balles. Ein Beispiel eines sehr großen Balles ist in Fig. 19 zu sehen; das Ei fand sich auf dem gleichen Objektträger wie diejenigen der Fig. 17 und 18.

Eine gemeinsame Ursache für die beiden Arten von Größenschwankungen läßt sich leicht finden. Das Größenverhältnis von AB und P_1

wird bestimmt durch die Stellung der ersten Furchungsspindel. Ist sie weit nach dem vegetativen Pol verschoben (Fig. 20a), so wird P_1 klein. Es ist nun gewiß sehr wahrscheinlich, daß wenn die Wechselwirkung zwischen den Centren und dem Eiplasma so ist, daß die Centren bei normaler Spindelstellung dem vegetativen Pol angenähert sind, dies auch für die in Zwangslage befindliche Spindel der in ihrer Achsenrichtung centrifugierten Eier gilt (Fig. 20b). So führt jene Relation zu dem Schluß, daß der Ball um so größer ausfällt, je weiter die horizontal gestellte Spindel in die vegetative Eihälfte herabgerückt ist. Wir werden für diese Auffassung im letzten Abschnitt noch wichtige Stützen kennen lernen.

Fassen wir das Ergebnis der vorstehenden Erörterungen kurz zusammen, so läßt sich sagen: die Tendenz zur Bildung eines »Balles« beruht im allgemeinen auf zwei einander unterstützenden Momenten: 1) dem Widerstand der granulahaltigen Eicalotte gegen die Einschnürung und 2) der Exzentrizität der Spindel. Zur vollen Abschnürung des Balles kommt es nur dann, wenn die Spindel zur granulahaltigen Calotte vollkommen symmetrisch steht, wie es beim Centrifugieren eines Eies in der Richtung seiner Achse der Fall ist. Je weiter in diesem Fall die Spindel nach der dotterhaltigen Eiseite verschoben ist, um so größer wird der Ball.

VI. Animale und vegetative Bälle. »Ballfurchung« ohne Ball.

Wie schon in der vorläufigen Mitteilung (BOVERI und HOGUE, '09) angegeben worden ist, findet man manchmal an den in der Centrifuge geteilten Eiern die charakteristische »Ballfurchung« ohne die geringste Spur eines Balles. Wenn die vorgetragene Auffassung richtig ist, so wäre hier der Ball entweder schließlich doch noch mit der einen Blastomere wieder zusammengeflossen; oder es wäre das äußerste untere Extrem in den Größenschwankungen erreicht: der Ball, der von der Größe einer Blastomere bis zu der eines Richtungskörpers variieren kann, wäre auf Null reduziert zu denken. Für diese letztere Alternative wäre anzunehmen, daß die »furchende Kraft« am granulahaltigen Pol ausnahmsweise stark genug war, um die Einschnürung an der richtigen Stelle zu erzwingen. Dabei dürfte wohl die Spindel gar keine Verschiebung gegen die Dotterseite erfahren haben oder müßte gar umgekehrt gegen die Granulaseite verschoben gewesen sein.

Dies führt uns auf einen im Bisherigen noch nicht beachteten

Punkt. Es ist für die vorstehenden Betrachtungen angenommen worden, daß der Granulaball sich am animalen Pol des Eies abschnürt. Dies setzt voraus, daß dieser Pol beim Centrifugieren von der Rotationsachse weggewandt war. In der Tat hat sich für jene Eier, bei denen der Dotter schon vor Beginn des Centrifugierens in der einen Eihälfte angesammelt ist, diese Orientierung so gut wie sicher erweisen lassen. Nun ist es aber unzweifelhaft, daß, wenn auch viel seltener, auch der vegetative Pol beim Centrifugieren nach außen stehen kann. Dies wird dadurch bewiesen, daß unter den Eiern, die vor der Teilung der Centrifuge entnommen worden waren, manche sich so teilen, daß aller Dotter in die animale, alle Granula in die vegetative Blastomere zu liegen kommen (BOVERI und HOGUE). Sollten nicht auch die so orientierten Eier den Granulaball bilden können, der dann also dem vegetativen Eipol angehören würde?

Fig. 21.

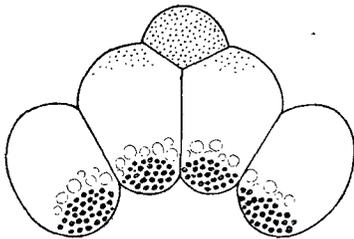
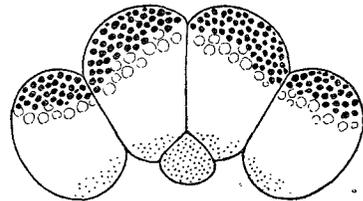


Fig. 22.



In der Tat liegen hierfür sehr starke Indizien vor. Miss HOGUE (S. 18) hat für die weitere Furchung der Balleier zwei Typen beschrieben, die in den schematischen Fig. 21 und 22 dargestellt sind und von denen der Typus der Fig. 21 bei weitem der häufigere ist. Sie unterscheiden sich durch die Richtung, in welcher sich die beiden zweizelligen Schenkel bewegen, um sich zum Ring und schließlich zum Rhombus (vgl. oben S. 102) zusammenzuschließen. Bei dem Fall der Fig. 21 wird der Ball dem Ring außen anliegen, bei dem der Fig. 22 wird er in den Ring eingeschlossen und beim Verschwinden des Hohlraums auf die eine Fläche herausgeschoben werden (vgl. HOGUE, Fig. 14*a—c*). Daß diese beiden Fälle essentiell verschieden sind und nicht etwa der letztere aus dem ersteren durch Wanderung des Balles, die nicht selten vorkommt, abzuleiten ist, geht mit Sicherheit aus der verschiedenen Anordnung des Dotters und der Granula in den beiden Fällen hervor.

Für die Frage, worin das Vorkommen dieser zwei Typen seinen Grund hat, ist nun vor allem die Tatsache bedeutungsvoll, daß ich

bei jenen oben (S. 106) beschriebenen Eiern, die den Dotter in der einen Hemisphäre angehäuft zeigen und die beim Beginn des Centrifugierens diese Hemisphäre gegen die Rotationsachse kehren, ohne Ausnahme den Balltypus der Fig. 21 gefunden habe. Da diese Eier alle den animalen Pol von der Achse wegwenden und der Ball immer an der abgewandten Seite entsteht, so dürfen wir mit großer Bestimmtheit behaupten: drehen sich die beiden Schenkel des Ballkeimes nach dem Typus der Fig. 21, so hat sich der Ball am animalen Pol abgeschnürt. Danach wird es aber schon sehr wahrscheinlich, daß bei dem viel selteneren Typus der Fig. 22 der Ball dem vegetativen Pol angehört.

Eine Bestätigung für diese Deutung liegt, wie ich glaube, in der Richtung, in der sich hier und dort die beiden Schenkel drehen. Wie ich anderwärts zeigen werde, entspricht diese Drehbewegung* aufs Genaueste derjenigen beim Umklappen des normalen senkrechten T-Balkens, d. h. einem Vorgang, der an den vegetativen Bereich des Eies gebunden erscheint. Und weiterhin: wenn bei gewissen dispermen Eiern zwei senkrechte T-Balken vorhanden sind, so ziehen sich diese in ganz ähnlicher Weise gegenseitig an, wie es die beiden Schenkel eines vierzelligen Ballkeimes tun. Es ist danach sehr naheliegend, daß sich diese beiden Schenkel stets mit derjenigen Seite anziehen, die der vegetativen Eihälfte entstammt; und dies ist eben für Eier, die den animalen Pol von der Rotationsachse wegwenden, die Dotterseite, für diejenigen, die den vegetativen Pol nach außen kehren, die Granulaseite.

Es ist nun für diese »vegetativen« Bälle, wie ich sie, im Gegensatz zu den gewöhnlichen »animalen«, nennen will, charakteristisch, daß sie höchstens mittelgroß, meistens aber sehr klein sind. Auch dieser Umstand steht mit unsrer Annahme im besten Einklang, wie folgende Überlegung ergibt. Wir haben oben konstatiert, daß die durch das Centrifugieren in eine zur Eiachse senkrechte Ebene gezwungene Spindel gleich der normalen axial gestellten Spindel, im allgemeinen die Tendenz besitzen muß, dem vegetativen Pol genähert zu sein. Wir haben aus gewissen Tatsachen den Schluß gezogen, daß der Ball um so größer ausfällt, je mehr die Spindel gegen den vegetativen Pol verschoben ist, und zwar deshalb, weil sie dadurch um so weiter von der Stätte der Ballbildung, der Granulacalotte, entfernt ist.

Diese Betrachtung galt für die animalen Bälle. Es ist nun klar, daß für die vegetativen die gleiche Tendenz den umgekehrten

Effekt haben muß. Denn wenn, wie wir es für diese Art von Bällen erschlossen haben, hier der vegetative Pol von der Rotationsachse abgewandt ist und also an ihm die Granula sich ansammeln, so ist die Spindel dem Ort der Ballbildung um so mehr genähert, je mehr sie gegen den vegetativen Pol verschoben ist.

Das gleiche Ei also, das bei der Orientierung des vegetativen Poles gegen die Rotationsachse einen sehr großen Ball liefern würde, muß bei umgekehrter Stellung einen winzig kleinen ergeben. Und hier eben könnte der Punkt erreicht werden, wo der Ball auf Null reduziert wird. So wird es höchst wahrscheinlich, daß die Eier mit »Ballentwicklung ohne Ball« solche sind, die beim Centrifugieren den vegetativen Pol nach außen gekehrt hatten. — Hätte diese Hypothese bei der Beobachtung jener Fälle schon bestanden, so hätte sie an mehreren Umständen, vor allem an der Drehungsrichtung der beiden Schenkel, verifiziert werden können. Leider wurde dies versäumt und konnte bis jetzt nicht nachgeholt werden.

VII. Granulaball und Dotterball.

Ich komme nun auf den oben erwähnten, mich zunächst irreführenden Befund von Miss HOGUE zurück, die einige zweizellige Keime gefunden hat, die anstatt eines Granulaballes einen Dotterball gebildet hatten und sich doch so fürchten, wie diejenigen mit dem Granulaball. Wie oben schon erwähnt, erklärte ich sie mir zuerst so, daß die Ballbildung eine Eigenschaft des animalen Eipoles sei, der, je nach der Orientierung des Eies zur Rotationsachse, das eine Mal Granula, das andre Mal Dotter enthalten müsse. Schon die bisher mitgeteilten Feststellungen schließen diese Deutung aus. Am schlagendsten aber wird sie durch die Tatsache widerlegt, daß sich am gleichen Ei auf der einen Seite ein Granulaball, auf der andern ein Dotterball abschnüren kann. Schon Miss HOGUE hat einen Fall dieser Art beschrieben und in ihrer Fig. 40 abgebildet, einen noch klareren zeigt die umstehende Fig. 23.

Daraus allein dürfte schon hervorgehen, daß Granulaball und Dotterball etwas prinzipiell Verschiedenes sind; und dies wird auch dadurch bestätigt, daß man Dotterbälle findet, die sich nicht in der Richtung der Centrifugalkraft, sondern schief zu ihr abgeschnürt haben, wie aus Fig. 24 hervorgeht. Beim Granulaball kommt solches niemals vor.

Wie Miss HOGUE beschrieben hat, schnüren sich an der Dotter-

seite der zentrifugierten Eier manchmal »Bälle« ab, die erheblich größer sein können, als eine der beiden gleichzeitig entstandenen echten Blastomeren, und die unter Umständen die Hälfte der Eisubstanz in sich aufnehmen. Solche Keime liefern normale Zwergembryonen. Aus all diesem schließe ich, daß, wenn ein Ei mit Dotterball die für den Granulaball charakteristische Furchung erleidet, dies ein zufälliges Zusammentreffen ist. In dem Fall der Fig. 23 haben wir ja neben dem Dotterball auch noch den Granula-

Fig. 23.

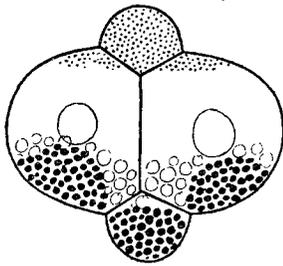
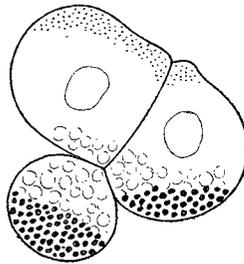


Fig. 24.



ball, und hier erklärt sich also die »Ballfurchung« ohne weiteres. Kommt aber als ganz seltener Fall der Dotterball allein vor und erfolgt doch jene für den Granulaball eigentümliche Entwicklung, dann wäre dies eben als einer von jenen Fällen zu beurteilen, wo sich trotz genau axialen Centrifugierens ausnahmsweise kein Granulaball abgeschnürt hat. Denn für jene charakteristische abnorme Entwicklung ist lediglich die Teilung des Eies in zwei äquivalente Blastomeren Vorbedingung, nicht aber die Abschnürung eines Balles.

Freilich bleiben damit die Bedingungen für die Entstehung der Dotterbälle unaufgeklärt.

VIII. Eier mit Granulaball, die sich normal entwickeln.

Gelegentlich findet man typische zweizellige Ballkeime, die sich normal weiter furchen und völlig gesunde Würmchen aus sich hervorgehen lassen. Einen solchen Fall hat Miss HOGUE in ihrer Fig. 10, *a, b, c* abgebildet. Nachdem wir oben (S. 112 ff.) feststellen konnten, daß die Tendenz zur Bildung des Granulaballes nicht an die Eipole gebunden ist, sondern bei jedem beliebig orientierten Ei an der von der Centrifugenachse abgewandten Seite vorhanden ist, einfach als Folge der hier angehäuften schweren Granula, ist auch bei nicht mit der Eiachse zusammenfallender Centrifugalwirkung die

Möglichkeit zur Abschnürung des Granulaballes verständlich. Würde z. B. ein Ei senkrecht zu seiner Achse centrifugiert sein, wie es oben in Fig. 14 (S. 113) angenommen worden ist, und würde dieses Ei die Tendenz haben, die beiden Blastomeren AB und P_1 gleich groß zu machen, was ja in manchem Eimaterial vorkommt, so wären, nach den Erörterungen auf S. 113, die Bedingungen zur Abschnürung des Balles wohl als gegeben zu erachten.

Auch wäre es denkbar, daß bei sehr geringer Abweichung der Eiachse von der Richtung der Centrifugalkraft zwar der Ball sich abschnürt, die Differenz im Protoplasma der beiden Blastomeren aber doch schon groß genug ist, um die eine zur animalen, die andre zur vegetativen zu stempeln. Auf diese Frage komme ich anderwärts zurück.

Jedenfalls darf behauptet werden, daß das Vorkommen von normal sich entwickelnden Ballkeimen mit der im Vorstehenden dargelegten Beurteilung dieser Keime in bestem Einklang steht.

IX. Verwandte Erscheinungen. Ausblicke auf den Mechanismus der Zellteilung.

Im Abschnitt V (S. 116) habe ich die Hypothese ausgesprochen, daß die Bedingungen für die Entstehung des Granulaballes um so günstiger seien, je weiter die Spindel von der granulahaltigen Calotte entfernt ist. Für die Richtigkeit dieser Auffassung sprechen noch folgende Tatsachen.

K. BONNEVIE ('02) hat in einer im hiesigen zoologischen Institut entstandenen Arbeit abnorme Furchungserscheinungen bei *Ascaris lumbricoides* beschrieben, die mit der Ballfurchung centrifugierter

Fig. 25.

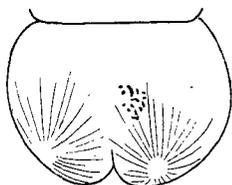
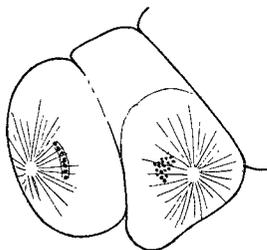


Fig. 26.



Eier von *Ascaris megaloccephala* eine auffallende Ähnlichkeit haben. Jene Abnormität bei *lumbricoides* bestand darin, daß die Centren an der Zellenoberfläche hafteten und infolgedessen die Spindel eine ex-

trem periphere Lage einnahm. Die Furche schnitt nur an dieser Seite des Eies richtig ein (Fig. 25) und lief dann in ungefähr gleichem Abstand von jedem Centrum in zwei Einschnürungen auseinander, zwischen denen ein Stück Plasma gleichsam übrig blieb. Die Bilder, die auf diese Weise zustande kommen (Fig. 26), haben mit den oben von centrifugierten Eiern beschriebenen (Fig. 12 und 13, S. 112, Fig. 16, S. 114) große Ähnlichkeit. In der Tat scheinen mir beide Fälle prinzipiell den gleichen Vorgang darzubieten. Ehe ich jedoch hierauf näher eingehe, sei noch einer andern Erscheinung gedacht, die geeignet ist, auf die Entstehung des Granulaballes Licht zu werfen.

In einer kurzen Mitteilung »Über das Verhalten des Protoplasmas bei monocentrischen Mitosen« (03) habe ich für das Seeigellei gezeigt, daß für die zur Zellteilung führende Einfaltung der Zelloberfläche

Fig. 27.

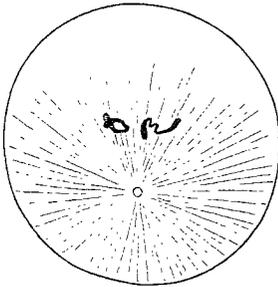
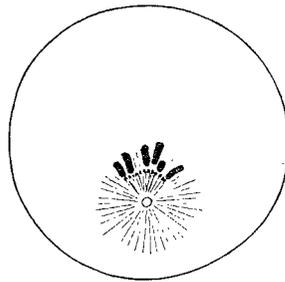


Fig. 28.



nicht die Anwesenheit zweier oder mehrerer Sphären notwendig ist, sondern daß auch beim Vorhandensein einer einzigen, exzentrisch stehenden Sphäre an derjenigen Seite der Zelle, von der die Sphäre am weitesten entfernt ist, Einschnürungen auftreten, ja manchmal sogar kleine Plasmatrophen sich völlig abschnüren.

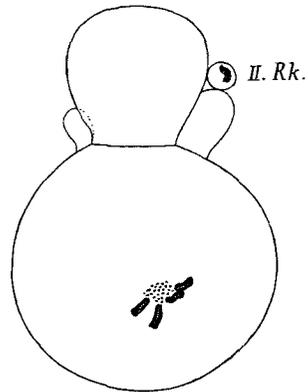
Beobachtungen ähnlicher Art habe ich neuerdings an *Ascaris*-Präparaten gemacht. Auch hier kommen als seltene Ausnahmen Eier mit Monastern vor. In Fig. 27 und 28 sind solche wiedergegeben. Nach dem Verhalten der Chromosomen ergibt sich der Zustand der Fig. 28 als der spätere. Wie es hier zu sehen ist, so scheint in allen Eiern dieser Art während des Monasterzustandes die Absonderung der Schleifenenden und die Fragmentierung der mittleren Schleifenabschnitte stattzufinden, Vorgänge, die sich normalerweise frühestens in der animalen $\frac{1}{2}$ -Blastomere vollziehen. Im Leben fallen diese Eier zunächst nur dadurch auf, daß man sie ungeteilt und kugelig unter Keimen findet, die bereits aus acht oder mehr

Zellen bestehen. Behält man eines davon im Auge, so fängt es plötzlich an, an der einen Seite amöboide Fortsätze auszustrecken oder nur einen einzigen Fortsatz, der sich dann völlig abschnüren kann. Im konservierten Zustand bieten solche Eier das Bild der Fig. 29. Die Sphäre ist nicht mehr nachweisbar; der Zustand des Chromatins stimmt aber noch in allem Wesentlichen mit dem der Fig. 28 überein. Die Protoplasmaabschnürungen haben sich ungefähr an der Stelle gebildet, die von der Chromosomengruppe am weitesten entfernt ist, die also auch von der vorher vorhandenen Sphäre am weitesten absteht muß.

Wenn nun, wie ich nicht bezweifle, die gezeichneten Stadien wirklich so zusammengehören, wie es im Vorstehenden angenommen worden ist, so liegt bei *Ascaris* die für das Seeigelei konstatierte Erscheinung in noch klarerer Form vor. Obgleich nur eine Sphäre vorhanden ist, kann doch eine richtige »Zellteilung« zustande kommen; wobei die eine Tochterzelle freilich diesen Namen kaum verdient, da sie weder ein Centrosoma, noch Chromatin besitzt. Sie ist ein »Ball«, ähnlich dem beim Centrifugieren entstehenden.

Das Resultat, das ich früher schon aus den Befunden an den Monastereiern der Seeigel abgeleitet habe, wird hier abermals bestätigt, daß nämlich die amöboide Bewegung des Plasmas, welche sich in dem Vorgang der Zellteilung äußert, dort auftritt, wo die Sphärenwirkung ihre Grenze hat. Man könnte vielleicht sagen: der von einer Sphäre eingenommene Plasmabezirk sucht sich von allem, was außerhalb dieses Wirkungskreises liegt, abzuschneiden¹⁾.

Fig. 29.



¹⁾ Manche Tatsachen, auf die ich in andern Zusammenhang zurückkommen werde, könnten sogar die Anschauung nahe legen, daß der Vorgang der Zellteilung zu einem wesentlichen Teil darauf beruht, daß in einer bestimmten Phase des karyokinetischen Cyclus über die ganze Zellenoberfläche die gleiche Tendenz zu amöboider Beweglichkeit kommt, daß aber dieses Bestreben nur an jenen Stellen sich äußern kann, wo die Sphärenwirkung fehlt oder wo sie am schwächsten ist. Den Sphären käme nach dieser Auffassung eine regulierende Wirkung zu; sie würden in einem gewissen Umkreis die Zellenoberfläche versteifen. Und diese Festigung müßte, wenigstens bei *Ascaris*, noch über die Existenz der strahligen Struktur hinaus eine Zeitlang bestehen bleiben; denn nach den Bildern der Fig. 28 und 29 tritt hier die Abschnürung erst dann ein, wenn die Sphärenradien schon wieder in Rückbildung begriffen sind.

Ich habe versucht, dies in dem Schema der Fig. 30 zu versinnlichen, in welcher der dicke Kontur die Zelloberfläche und der feinpunktirierte Kreis den Wirkungsbereich der Sphäre darstellt. Infolge der stark exzentrischen Lage des Sphärenmittelpunktes würde dieser Wirkungsbereich auf der einen Seite sich weiter hinaus erstrecken als die Zelle reicht, wogegen er auf der andern Seite innerhalb der Zelle endigt. Hier tritt dann die Tendenz zur Abschnürung auf.

Sind in einer Zelle zwei Sphären vorhanden, so werden sich bei typischer Aufstellung (Fig. 31) deren Wirkungsbereiche in der

Fig. 30.

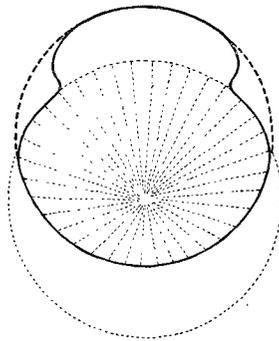


Fig. 31.

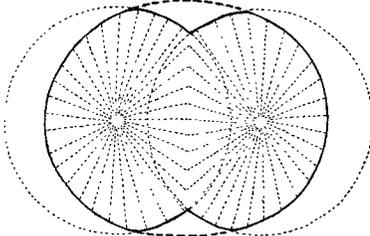
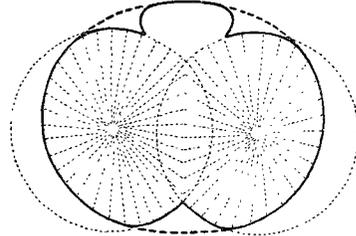


Fig. 32.



Ebene des Spindeläquators berühren oder überschneiden. Wo diese Ebene die Zelloberfläche schneidet, da ist die Sphärenwirkung am schwächsten; hier also erfolgt die Einschnürung. Ist aber die Spindel stark nach der einen Seite der Zelle verschoben und ist der Bereich, über den sich die Sphärenwirkung erstreckt, klein (Fig. 32), so liegt gewissermaßen eine Kombination des einsphäriigen mit dem zweisephäriigen Zustand vor. Nur in einem gewissen Umkreis der Zelloberfläche kommen sich die Wirkungsgrenzen der beiden Sphären so nahe, daß eine gemeinsame Einschnürung im Spindeläquator erfolgt. Auf derjenigen Seite dagegen, von der die karyokinetische Figur weit absteht, grenzt jede Sphäre an sphärenloses Proto-

plasma, wie in der Monasterzelle (Fig. 30). Und hier tritt dann die Erscheinung ein, welche die von K. BONNEVIE beobachteten abnormen Keime von *Ascaris lumbricoides* spontan darbieten und die man an denen von *Ascaris megalcephala* durch Centrifugieren hervorrufen kann, daß auf derjenigen Seite, von der die Spindel weit entfernt ist, bei der Teilung ein gewisser Protoplasmabezirk ausgespart wird, der sich entweder völlig abschnürt oder schließlich in eine oder beide Blastomeren übergeht.

Die große Ähnlichkeit der geschilderten abnormen Vorgänge mit der Bildung des sogenannten Dotterlappens, wie er bei der Furchung mancher Mollusken und Anneliden auftritt, fällt sofort in die Augen; und ich zweifle nicht, daß die Mechanik dieses normalen Vorgangs mit der Ballfurchung von *Ascaris* prinzipiell übereinstimmt. Wie hier die unter dem Einfluß der Centrifugalkraft angehäufte Granulacalotte dem Eindringen der Furche einen sehr starken Widerstand entgegengesetzt und sie zum Ausweichen nötigt, so wird es bei jenen Anneliden- und Moluskeneiern mit der einseitigen Dotteranhäufung der Fall sein. Und hier wie dort wird die Bildung des »Balles« wesentlich unterstützt durch den großen Abstand, der die karyokinetische Figur von jener Anhäufung trennt.

Daß in dem Gesagten der Anteil der Sphären an der Zellteilung nur gestreift ist und daß auf diesem Gebiet noch eine Fülle experimenteller Arbeit zu leisten bleibt, braucht kaum besonders betont zu werden.

Zitierte Literatur.

- BONNEVIE, K., '02, Abnormitäten in der Furchung von *Ascaris lumbricoides*. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 37.
- BOVERI, TH., '99, Die Entwicklung von *Ascaris megalcephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschrift für C. VON KUPFFER. Jena.
- '01, Über die Polarität des Seeigeleies. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. 34.
- '03, Über das Verhalten des Protoplasmas bei monocentrischen Mitosen. Sitz.-Ber. d. phys.-med. Ges. Würzburg.
- '05, Zellen-Studien V. Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigel-Larven usw. Jena.
- BOVERI, TH., und HOGUE, M. J., '09, Über die Möglichkeit, *Ascaris*-Eier zur Teilung in zwei gleichwertige Blastomeren zu veranlassen. Sitz.-Ber. d. phys.-med. Ges. Würzburg.
- HOGUE, M. J., '10, Über die Wirkung der Centrifugalkraft auf die Eier von *Ascaris megalcephala*. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 29.