

Verfolgung des Mittelstückes des Echiniden-spermiums durch die ersten Zellgenerationen des befruchteten Eies.

Von
Friedrich Meves in Kiel.

Hierzu Tafel I und II.

In einer 1912 erschienenen Arbeit habe ich das Verhalten des plastosomatischen Mittelstückes des Echinidenspermiums bei der Befruchtung studiert. Ich fand, dass das Mittelstück sich vom Kopf des eingedrungenen Samenfadens löst und frei im Eiprotoplasma zu liegen kommt; dass es sodann mit dem Spermakern und dem von Dotterkügelchen freien „hellen Fleck“, welcher neben dem Spermakern auftritt, auf den Eikern zuwandert. Auf Grund meiner Beobachtungen am *Ascarisei* (1911) hatte ich erwartet, dass das Mittelstück nach diesem Zeitpunkt alsbald in Körner zerfallen würde, welche sich mit den Eiplastochondrien vermengen würden. Es gelang mir aber auf den anschliessenden Stadien niemals, irgendwelche Zerfallerscheinungen am Mittelstück zu beobachten; vielmehr vermochte ich in einer grossen Anzahl von Fällen zu konstatieren, dass das Mittelstück in unveränderter Form erhalten bleibt und bei der ersten Teilung in eine der beiden Blastomeren übergeht.

Ich habe nunmehr die weitere Verfolgung des Mittelstückes bei der Eifurchung von *Parechinus miliaris* aufgenommen.

Das Material dafür habe ich zum Teil, wie schon bei meiner ersten Arbeit, hier in Kiel von lebenden Seeigeln gewonnen, welche ich mir von List auf Sylt schicken liess, zum Teil habe ich es (mit Unterstützung der Königl. Preussischen Akademie der Wissenschaften) im August 1913 bei einem zweiten Aufenthalt auf der schwedischen zoologischen Station Kristineberg gesammelt, wo ich wiederum von den Herren Prof. Dr. Hj. Théel und Dr. Hj. Östergren in liebenswürdigster Weise aufgenommen wurde.

Das Ei von *Parechinus* hat gegenüber demjenigen anderer Seeigelarten den Vorzug, dass die Furchung bei ihm sehr rasch

verläuft; das 16-Zellenstadium wird schon nach ca. $2\frac{3}{4}$ Stunden erreicht.

Die angewandte Technik war dieselbe, deren ich mich bei meiner ersten Arbeit (1912) bedient habe, so dass ich den Leser auf das dort Gesagte verweisen kann.

Das Resultat meiner Untersuchung nehme ich kurz vorweg; es besteht darin, dass ich auch im weiteren Verlauf der Furchung, soweit ich sie verfolgt habe, das ist bis zum 32-Zellenstadium, niemals eine Zerlegung des Mittelstückes beobachtet habe; dagegen habe ich in einer grossen Anzahl von Keimen verschiedenen Alters bis zu dem genannten Entwicklungsstadium hin Mittelstücke aufgefunden, die in ihrer Form gänzlich unverändert waren.

Es bedarf wohl keiner Erwähnung, dass die Auffindung dieses winzigen Spermienbestandteiles in den Zellen des sich furchenden Keimes sehr schwierig ist. Sie ist überhaupt nur dadurch möglich, dass die Gestalt des Mittelstückes eine so ausserordentlich charakteristische ist: in Flächenansichten präsentiert es sich als Ring, in Kantenansichten sehen die optischen Querschnitte des Ringes bei Einstellung auf den durchbohrenden Kanal wie zwei entgegengesetzt gestellte Kommata aus (man vergleiche Meves 1912, S. 99). Verwechslungen erscheinen denkbar mit ringförmigen Zwischenkörperchen (besonders dann, wenn die neugebildeten Zellwände, zwischen denen das Zwischenkörperchen liegt, mit der Ebene des Objektträgers einen spitzen Winkel bilden) oder mit nicht völlig entfärbten Dotterkügelchen, welche sich zuweilen als „Ringgranula“ präsentieren, lassen sich aber bei sorgfältiger Prüfung wohl stets vermeiden.

Bevor ich zu einer näheren Beschreibung meiner Befunde an der Hand der beiden Taf. I und II übergehe, sei der Verlauf der Furchung noch einmal (vergl. 1912, S. 116) kurz skizziert.

Das noch ungefurchte Seeigelei besitzt eine Polarität, welche bei Strongylocentrotus, wie wir durch Selenka und Boveri wissen, durch sichtbare Differenzierung (das ist durch einen Pigmentring, welcher die vegetative Hälfte des Eies umzieht) gekennzeichnet ist. Die erste Teilung ist meridional; ebenso auch die zweite, welche rechtwinklig zur Ebene der ersten verläuft und vier gleich grosse Blastomeren liefert. Die dritte Teilung dagegen ist eine äquatoriale; der Keim besteht nach

ihrem Ablauf aus acht gleich grossen Blastomeren, welche in zwei Ringen von je vieren übereinander liegen. Das 16-Zellenstadium wird dadurch erreicht, dass die vier Zellen der animalen Hälfte durch eine meridionale und äquale Teilung in acht, die sogenannten Mesomeren, zerfallen, während die vier Zellen der vegetativen Hälfte durch eine äquatoriale inäquale Teilung nach unten hin vier kleinere Zellen abschnüren und auf diese Weise vier grosse Makromeren und vier kleine Mikromeren bilden. Weitere Teilungen, durch welche der Grössenunterschied zwischen den Abkömmlingen der Makromeren, Mesomeren und Mikromeren immer mehr ausgeglichen wird, führen zur Bildung der Blastula. Eine aus den Mikromeren entstehende Zellkappe am vegetativen Pol der Blastula liefert später das primäre Mesenchym und somit das Larvenskelett; Abkömmlinge der Makromeren bilden das Entoderm und das sekundäre Mesenchym; die Zellen der animalen Hälfte, die Abkömmlinge der Mesomeren, nebst einem Anteil von Zellen der vegetativen Hälfte, liefern das Ektoderm (man vergl. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, allgemeiner Teil, dritter Abschnitt, 1909, S. 20).

In der letzten Figur (18) meiner vorigen Abhandlung habe ich einen Schnitt durch ein 2-Zellenstadium abgebildet, dessen Kerne sich in Teilungsrube befinden; das Mittelstück liegt auf der äquatorialen Seite des einen Tochterkernes, zwischen ihm und der neugebildeten Zellwand.

In dem in Fig. 1 der vorliegenden Arbeit wiedergegebenen Schnitt durch ein 2-Zellenstadium, welcher senkrecht zur Eiachse geführt ist, stehen beide Zellen schon wieder unmittelbar vor Eintritt der Zelldurchschnürung. Die auseinander gerückten Tochterchromosomen haben sich in kleine Bläschen umgewandelt. Das Mittelstück ist in der linken Zelle rechts unten von der oberen Gruppe der Chromosomenbläschen gelegen und präsentiert sich in Kantenansicht.

Fig. 2 betrifft einen Schnitt senkrecht zur Eiachse durch ein 4-Zellenstadium, welches ruhende Kerne aufweist. Zwischen den beiden rechts gelegenen Zellen ist das Zwischenkörperchen der letzten Teilung wahrzunehmen. Ein etwas grösseres deutlich ringförmiges Zwischenkörperchen, welches augenscheinlich von der

ersten Teilung herrührt, liegt frei in der Höhle zwischen den vier Blastomeren. Bei Betrachtung des letzteren erkennt man, dass zusammen mit dem ringförmigen Zwischenkörperchen bei den Furchungsteilungen eine allerdings nur sehr geringe Menge Protoplasma ausgeschieden wird.¹⁾ Das Mittelstück liegt (in Kantensicht) in der rechten oberen Zelle an der linken Seite des Kernes.

Fig. 3 stellt einen Schnitt durch ein 4-Zellenstadium dar, welcher der Länge nach durch die Eiachse oder parallel derselben gelegt ist. Die Zellen sind in Ausführung der dritten äquatorialen Teilung begriffen. Die Tochterchromosomen sind bereits wieder in zwei Platten auseinandergerückt. Zwei diametral einander gegenüberliegende Zellen sind ganz im Schnitt, eine dritte im Anschnitt getroffen. Das Mittelstück findet sich in der linken Zelle; es liegt der Zellperipherie (rechts) auffallend nahe.

Fig. 4 ist ein parallel der Achse geführter Schnitt durch ein 8-Zellenstadium, dessen Zellen sich in Teilungsrube befinden; von den acht Zellen sind sechs getroffen, davon zwei im Anschnitt. Die rechte untere Zelle enthält das Mittelstück, welches von der Fläche gesehen wird.

Animale und vegetative Seite des Keims lassen sich auf diesem Stadium (Fig. 4) noch nicht unterscheiden. Dagegen ist dies bereits möglich auf dem 8-Zellenstadium der Fig. 5, dessen Zellen schon wieder ein vorgerücktes Stadium der Mitose erreicht haben. Obgleich die Zelleibsteilung noch nicht begonnen hat, kann man dennoch von den beiden unteren Blastomeren, in denen die Teilungsspindeln eine exzentrische Lage einnehmen, auf Grund dieser Erscheinung mit Bestimmtheit behaupten, dass sie der vegetativen Hälfte angehören. Das Mittelstück erblickt man in dieser Figur in der linken oberen Zelle, das ist also in einer animalen Blastomere.

Fig. 6 ist ein weiteres 8-Zellenstadium, von welchem aber nur vier Zellen im Schnitt getroffen sind. Die beiden unteren Zellen, von denen die linke das Mittelstück enthält, sind im Begriff, eine Mikromere abzuschneiden, gehören also der vegetativen Hälfte an. Der untere Pol der Teilungsspindel, an welchem die Mikromerenbildung erfolgt, wird von einer schalenförmigen (in

¹⁾ Die gleiche Beobachtung kann man an zwei etwas verschieden grossen Zwischenkörperchen machen, welche in Fig. 9 frei in der Furchungshöhle gelegen sind.

der Seitenansicht halbmondförmigen) Masse einer dunkel gefärbten Substanz eingenommen. Das Mittelstück würde in Fig. 6 beim Fortgang der Zelleibsteilung in einer Makromere zu liegen kommen.

In Fig. 7 haben wir ein 16-Zellenstadium (mit ruhenden Kernen) vor uns, bei welchem das Mittelstück in einer Makromere gelegen ist. In anderen Fällen findet man es in einer Zelle der animalen Hälfte (Mesomere);, dagegen habe ich es niemals in einer Mikromere angetroffen.

Bis zum 16-Zellenstadium (Fig. 7) inklusive habe ich ein Erhaltenbleiben des Mittelstückes auf allen Furchungsstadien in einer grossen Anzahl von Fällen konstatieren können. Aus der Zeit vom 16- bis zum 32-Zellenstadium inklusive habe ich weniger Material untersucht, und sind meine Befunde schon daher weniger zahlreich; es ist aber auch zu bedenken, dass die Schwierigkeiten der Auffindung immer mehr wachsen.

Wahrscheinlich schon bei dem Keim der Fig. 8, jedenfalls aber bei demjenigen der Fig. 9 haben sich die Zellen der animalen Hälfte weiter gefurcht; in Fig. 9 dürfte die Anzahl der Blastomeren 24 betragen. Das Mittelstück ist bei beiden Keimen in Zellen der animalen Hälfte enthalten.

Schliesslich habe ich in Fig. 10 noch einen Schnitt durch ein 32-Zellenstadium wiedergegeben. Wenn dieser Schnitt, wie ich glauben möchte, der Länge nach durch die Eiachse oder parallel derselben geführt und auf der Tafel in gleicher Weise wie die anderen orientiert ist, so findet sich das Mittelstück hier wie in Fig. 9 in einer der animalen Hälfte angehörigen Zelle, welche dem Äquator zunächst gelegen ist.

Von der Vorstellung ausgehend, dass es sich bei den Plastosomen um ein Ausgangsmaterial für protoplasmatische Differenzierung handelt, habe ich mir 1908 die Anschauung gebildet, dass die plastosomatische Substanz des Spermiums bei der Übertragung der erblichen Eigenschaften beteiligt ist.

Die 1912 von mir gefundene Tatsache, dass das Mittelstück des Echinidenspermiums bei der ersten Furchungsteilung in eine der beiden Blastomeren übergeht, schien dieser Auffassung zunächst zu widersprechen, liess sich aber, wie ich glaubte, in folgender Weise damit in Übereinstimmung bringen.

Van der Stricht hatte 1909 entdeckt, dass bei der Fledermaus der Schwanz des Spermiums, dessen Verbindungsstück von einer Plastochondrienhülle umkleidet wird, einer der beiden ersten Blastomeren zuerteilt wird; die gleiche Feststellung hatte Lams (1910) beim Meerschweinchen gemacht. Van der Stricht (1909), Lams (1910) und Henneguy (Diskussion zu Lams, 1910) hatten an diesen Befund die Hypothese angeknüpft, dass diejenige Blastomere, welche den Spermischwanz und mit ihm die männlichen Plastochondrien erhält, den eigentlichen Embryo, die andere Blastomere dagegen den Trophoblasten bilde.

Diese Hypothese habe ich 1912 geglaubt auf das Seeigelei übertragen zu dürfen. Aus dem Seeigelei entwickelt sich zunächst eine bilateral symmetrische Larve, der sogenannte Pluteus. Aus letzterem entsteht der junge Seeigel nicht direkt, bzw. durch weitere Umwandlung, sondern als ein Neugebilde, welches aus einer inneren Knospe, der sogenannten „Seeigelanlage“ oder „Seeigelscheibe“ hervorgeht, die den Larvendarm umwächst. Dabei gehen zahlreiche Teile des Larvenkörpers, welche zu dem neuen Bau nicht benutzt werden, zugrunde, werden abgestossen oder resorbiert. Ich hielt es nun für möglich, dass die untergehenden Teile des Pluteus aus Zellen entstehen, welche bei der Furchung keine Mittelstückssubstanz erhalten haben, dass dieses Material vielmehr ausschliesslich denjenigen Zellen reserviert wird, welche in das definitive Tier¹⁾ übergehen. Dazu war es nötig, dass auch diejenigen Zellen der vegetativen Blastulahälfte, von welchen die Bildung des Larvendarms ausgeht, mit Mittelstücksmasse versorgt werden; ich stellte mir damals vor, dass dies auf dem Wege über eine Makromere möglich sei.

Auf Grund der Schicksale des Mittelstückes, welche ich in der vorliegenden Arbeit festgestellt habe, kann es nun aber wohl als ausgeschlossen gelten, dass männliche plastosomatische Substanz in die Zellen des Larvendarms (und der „Vasoperitonealblasen“) hineingelangt.

Man wird daher in meinen Befunden am Seeigelei vielfach wohl mehr einen Beweis für das „Kernmonopol der Vererbung“

¹⁾ In meiner Arbeit aus dem Jahre 1912 liest man S. 117 in diesem Satz statt „definitives Tier“: „Anlage des jungen Seeigels“; mit letzterer Bezeichnung war, wie aus dem Zusammenhang hervorgeht, damals nicht etwa nur die sogenannte „Seeigelanlage“ (in Anführungszeichen) oder „Seeigelscheibe“ gemeint.

erblicken, als den Gegenbeweis, den ich zu finden gehofft hatte. Ich glaube demgegenüber immer noch an die Möglichkeit denken zu dürfen, dass das Mittelstück in die sogenannte „Seeigelanlage“ oder „Seeigelscheibe“ übergeht. Jedenfalls aber möchte ich im Hinblick besonders auf meine Beobachtungen am *Ascarisei* (1911) daran festhalten, dass es tatsächlich Fälle gibt, in denen die plastosomatische Substanz des Spermiums bei der Vererbung beteiligt ist; um so mehr, als ich in der Lage bin, demnächst ein neues Beispiel einer „Aussaat“ männlicher Plastochondrien bei der Befruchtung beschreiben zu können.

Literaturverzeichnis.

- Boveri, Th., 1901: Über die Polarität des Seeigeleies. Verh. d. physik.-med. Ges. zu Würzburg, Bd. 34.
- Lams, H., 1910: Recherches sur l'oeuf de Cobaye (*Cavia Cobaya*). Maturation, Fécondation, Segmentation. Comptes rendus de l'Association des Anatomistes, douzième Réunion, Bruxelles.
- Meves, Fr., 1908: Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 72.
- Derselbe, 1911: Über die Beteiligung der Plastochondrien an der Befruchtung des Eies von *Ascaris megalocephala*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 76.
- Derselbe, 1912: Verfolgung des sogenannten Mittelstückes des Echinidenspermiums bis zum Ende der ersten Furchungsteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 80, Abt. II.
- Selenka, E., 1883: Studien zur Entwicklungsgeschichte der Tiere. II. Heft. Die Keimblätter der Echinodermen. Wiesbaden.
- Van der Stricht, O., 1909: La structure de l'oeuf des Mammifères (*Chauve-Souris*, *Vesperugo noctula*). Troisième partie. L'oocyte à la fin du stade d'accroissement, au stade de la fécondation et au début de la segmentation. Mémoires publiés par la Classe des Sciences de l'Acad. Royale de Belgique, 2. sér., t. 2.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I und II.

Die Abbildungen der Taf. I und II sind mit Zeiss' Apochromat 2 mm (Apertur 1,30) und Kompensationsokular 8 unter Benutzung des Abbeschen Zeichenapparates entworfen. Der Abstand der Zeichenebene von der Ebene des Tisches betrug $17\frac{1}{2}$ cm. Die Abbildungen betreffen Schnitte durch Keime von *Parechinus miliaris*, welche mit dem Altmannschen Gemisch fixiert und mit Säurefuchsin-Pikrinsäure nach Altmann gefärbt worden sind. Nur diejenige Blastomere eines jeden Keimes, welche das Mittelstück enthält, ist in der Zeichnung ausgeführt.

Tafel I.

Fig. 1—4. Keime im Alter von $1\frac{1}{4}$ bis $2\frac{1}{2}$ Stunden nach der Befruchtung. Schnittrichtung bei Fig. 1 und 2 senkrecht zur Eiachse, bei Fig. 3 und 4 der Länge nach durch die Eiachse oder parallel derselben.

- Fig. 1. 2-Zellenstadium, $1\frac{1}{4}$ Stunden nach der Befruchtung. Mittelstück (in Kantenansicht) in der linken Zelle rechts unten von der oberen Gruppe der Chromosomenbläschen.
- Fig. 2. 4-Zellenstadium, 1 Stunde 35 Minuten nach der Befruchtung. Mittelstück (in Kantenansicht) in der rechten oberen Zelle an der linken Seite des Kernes. Zwischenkörperchen frei in der Furchungshöhle.
- Fig. 3. 4-Zellenstadium, 2 Stunden nach der Befruchtung. Drei Zellen getroffen, eine davon im Anschnitt. Mittelstück (in Kantenansicht) in der linken Zelle rechts nahe der Peripherie.
- Fig. 4. 8-Zellenstadium, $2\frac{1}{4}$ Stunden nach der Befruchtung. Sechs Zellen getroffen, zwei davon im Anschnitt. Mittelstück (in Flächenansicht) in der rechten unteren Zelle, links unten vom Kern.

Tafel II.

Fig. 5—10. Keime im Alter von 2 Stunden 40 Minuten bis 3 Stunden 10 Minuten nach der Befruchtung. Schnittrichtung der Länge nach durch die Eiachse oder parallel derselben.

- Fig. 5. 8-Zellenstadium, 2 Stunden 40 Minuten nach der Befruchtung. Sechs Zellen im Schnitt. Mittelstück (in Flächenansicht) in der linken oberen Zelle.
- Fig. 6. 8-Zellenstadium, 2 Stunden 40 Minuten nach der Befruchtung. Vier Zellen im Schnitt; die beiden unteren im Begriff, eine Mikromere abzuschnüren. Mittelstück (in Kantenansicht) in der linken unteren Zelle.
- Fig. 7. 16-Zellenstadium, 2 Stunden 40 Minuten nach der Befruchtung. Sieben Zellen im Schnitt. Mittelstück (in Kantenansicht) in einer Makromere.
- Fig. 8. Die Anzahl der Furchungszellen dürfte mehr als 16 betragen; 2 Stunden 40 Minuten nach der Befruchtung. Acht Zellen im Schnitt. Mittelstück (in Kantenansicht) in einer Zelle der animalen Hälfte.
- Fig. 9. Die Anzahl der Furchungszellen dürfte 24 betragen; 3 Stunden 10 Minuten nach der Befruchtung. Neun Zellen im Schnitt. Mittelstück (in Kantenansicht) in einer Zelle der animalen Hälfte. Zwei Zwischenkörperchen frei in der Furchungshöhle.
- Fig. 10. 32-Zellenstadium, 3 Stunden 10 Minuten nach der Befruchtung. 15 Zellen im Schnitt. Mittelstück (in Kantenansicht) in einer Zelle der animalen Hälfte.
-



