

**Dictionnaire des maladies  
éponymiques et des observations  
princeps : oeuf : fécondation  
(embryologie)**

**HERTWIG, Wilhelm August Oscar. -  
Beiträge zur Kenntnis der Bildung,  
Befruchtung und Theilung des  
thierischen Eies.**

*In : Morphologisches Jahrbuch, 1876, Vol. 1, pp.  
347-434*

# Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies.

Von

**Dr. Oscar Hertwig.**

Mit Tafel X – XIII.

## Einleitung.

Seitdem durch die Bemühungen SCHULTZE's und anderer Forscher das Protoplasma als der Stoff, welcher die Lebenserscheinungen der Zelle und die Gewebebildung vermittelt, erkannt worden ist, wandte sich die Forschung vorwiegend zu dem so interessanten Studium der vitalen Vorgänge im Protoplasma und zu der Erforschung seiner Umbildungsproducte, auf deren Verschiedenartigkeit die vielgestaltige gewebliche Differenzirung der höheren Organismen beruht. Dagegen trat in gleichem Maass das Studium des Zellkerns, welchem SCHWANN bei der Zellbildung eine so wichtige Rolle zuertheilt hatte, mehr in den Hintergrund. Ueber den Bau des Kerns bildete sich eine schematische Vorstellung heraus, welche keineswegs überall den wirklichen Verhältnissen entsprach; über die functionelle Bedeutung desselben blieben die Ansichten der Forscher unsicher und getheilt; während ein Theil den Kern als ein Gebilde von untergeordnetem Werth betrachtete, legte ein anderer Theil ihm eine hohe Bedeutung im Zellenleben bei.

So ist es gekommen, dass wir in den letzten Jahrzehnten zwar mit vielen Feinheiten in der Structur der histologischen Elementarorganismen bekannt geworden sind, dagegen über den Bau und die Functionen des Kerns nach wie vor nur lückenhafte Kenntnisse und mehr oder weniger unbestimmte Vorstellungen besitzen.

Es ist das Verdienst AUERBACH's durch eine Reihe planvoll unternommener Untersuchungen<sup>1)</sup> die Aufmerksamkeit und das Interesse der Forscher wieder auf den Kern der Zelle gelenkt zu haben. In seinen organologischen Studien ist zum ersten Male zur Lösung der Kernfrage ein ausgedehntes Material gesammelt und unter allgemeine Gesichtspunkte angeordnet, sind die Angaben früherer Forscher controlirt und Lücken durch systematisch angestellte Beobachtungsreihen ausgefüllt worden. So hat AUERBACH für die Weiterforschung eine gute Grundlage geschaffen, zugleich aber auch gezeigt, wie viel auf dem in Angriff genommenen Gebiete noch zu leisten ist und wie viele Räthsel hier noch der Lösung harren.

AUERBACH's Untersuchungen haben auch zu der vorliegenden Arbeit den Anstoss gegeben. Namentlich das zuletzt erschienene zweite Heft veranlasste mich einen mehrmonatlichen Aufenthalt am Meere zum Studium des Zellkerns zu benutzen und die Theilungsvorgänge am thierischen Ei zu untersuchen.

Für meine Zwecke fand ich ein ganz vorzügliches Object in den Eiern der Seeigel und zwar des am Mittelmeer überall gemeinen *Toxopneustes lividus*. Abgesehen von dem Umstande, dass es leicht ist, täglich frisches, reichliches Material zu erhalten, lässt sich bei den Seeiegeln die künstliche Befruchtung ohne jede Schwierigkeit ausführen; die Entwicklung geht leicht und rasch von Statten, die Eier sind relativ klein und durchsichtig; die beträchtliche Menge, die man von einem einzigen Individuum erhalten kann, erleichtert sehr die Anwendung von Reagentien, Vortheile, die bei der Beobachtung sehr zu Statten kommen.

Anfangs beabsichtigte ich, die Untersuchungen über eine grössere Anzahl von Thierclassen auszudehnen, stand aber später von diesem Vorhaben ab, da zu einem solchen die Zeit zu beschränkt war und ich es für förderlicher hielt, das eine Object, zumal es ein sehr geeignetes war, eingehend zu untersuchen, als mich durch Beschäftigung mit mehreren Objecten zu zersplittern. Es bilden daher die Beobachtungen am Ei des *Toxopneustes lividus* die Grundlage zu dieser Arbeit, und schliessen sich an dieselben einige bei anderen Thieren mehr gelegentlich vorgenommene Untersuchungen an.

Als ich die Befruchtungsvorgänge und die Eifurchung zu ver-

<sup>1)</sup> AUERBACH. Organologische Studien. Erstes und zweites Heft. Zur Charakteristik und Lebensgeschichte der Zellkerne. Breslau 1874.



folgen begonnen hatte, sah ich ein, dass wenn die Untersuchung nicht eine wesentliche Lücke besitzen solle, sie nicht erst vom reifen befruchtungsfähigen Ei ausgehen dürfe. Zeigt doch dasselbe sehr wesentliche Verschiedenheiten vom unreifen Eierstocksei. Ich nahm daher das letztere zum Ausgangspunct, indem ich zunächst die Frage, wie aus dem unreifen Eierstocksei das reife Ei sich entwickelt, zu lösen versuchte.

Es zerfallen demnach die am Ei des *Toxopneustes lividus* angestellten Beobachtungen in drei Abschnitte. Der erste Abschnitt umfasst den Bau des Eierstockseies und die Umwandlung desselben in das reife befruchtungsfähige Ei, der zweite die Befruchtungsvorgänge, der dritte die Eifurchung.

## I. Abschnitt.

### Das Eierstocksei und die Umwandlung desselben in das reife befruchtungsfähige Ei.

Die der Reife entgegenghenden, aus dem Ovarium isolirten, kugligen Eier bestehen aus Dottermasse mit Keimbläschen und einer breiten Gallerthülle um dieselbe (Fig 1.)

Die Dottermasse ist eine homogene Eiweisssubstanz, welcher kleine runde die Durchsichtigkeit des Eies wenig beeinträchtigende Dotterktigelchen und Körnchen eingelagert sind. Ausser denselben enthält sie noch eine sehr geringe Menge eines feinkörnigen röthlich-bräunlichen Pigmentes, welches dem Ovarium und den Eiern, wenn sie in grösserer Anzahl zusammenliegen, eine rosenrothe Färbung verleiht.

Das in der Mitte des Dotters gelegene Keimbläschen ist von ansehnlicher Grösse, indem es einen Durchmesser von 53  $\mu$  erreicht; es besitzt eine Kernmembran, einen wasserhellen Inhalt und in demselben eingebettet das wichtigste Formelement des Kerns, den meist einfachen Keimfleck.

Die Kernmembran ist deutlich doppelt contourirt und sowohl vom umgebenden Protoplasma als dem Inhalt des Keimbläschens scharf gesondert. Mit AUERBACH betrachte ich dieselbe als ein



Differenzierungsproduct des angrenzenden Protoplasma, »als ein accidentelles Gebilde des Kerns«<sup>1)</sup>.

Der Inhalt des Keimbläschens ist wasserhell, von einem zähflüssigen Aggregatzustand und imbibirt sich in Carmin nur sehr gering.

Der fast vollkommen kugelförmige Keimfleck oder Nucleolus erreicht die constante Grösse von 13  $\mu$ , liegt selten central sondern mehr der Peripherie des Keimbläschens genähert und unterscheidet sich scharf von dessen übrigen Inhalt. Er besteht aus einer gleichartigen, compacten, eiweissartigen Substanz von mattgrauem Glanz und zeichnet sich besonders durch sein Verhalten gegen Carmin aus, in dessen verschiedenen Mischungen er sich intensiv rubinroth imbibirt. Auch in Osmiumsäure schwärzt er sich relativ stärker als die übrigen Substanzen des Eies. Ausserdem besitzt er noch zwei weitere wichtige Eigenschaften, die zuerst AUERBACH in ihrer Bedeutung hervorgehoben hat, nämlich die Fähigkeit, Vacuolen in seinem Innern zu erzeugen und seine Gestalt amöbenartig zu verändern<sup>2)</sup>. An dem von mir untersuchten Objecte fand ich bald eine grössere, bald mehrere kleinere Vacuolen, welche je nach der tieferen oder höheren Einstellung des Mikroskops als hellere oder dunklere Flecke erscheinen. Amöboide Formveränderungen habe ich am Keimfleck der Seeigelleier nicht wahrnehmen können, dagegen beschreibt AUERBACH solche von den grossen Nucleoli der Zellen der Muscidenlarven<sup>3)</sup> und ebenso habe ich sie an den Keimflecken der Froscheier und an dem einfachen Keimfleck des Eierstockseies von Pterotrachea beobachtet.

Es wird sich im Folgenden zweckmässig erweisen, den beiden eben characterisirten Inhaltsbestandtheilen des Keimbläschens oder allgemeiner gesagt, jedes in gleicher Weise differenzirten Kerns besondere Namen beizulegen und werde ich von hier ab, die vornämlich durch ihr Verhalten gegen Carmin ausgezeichnete Masse des Nucleolus oder des Keimflecks (die Nucleolarsubstanz AUERBACH's)

<sup>1)</sup> AUERBACH. Organologische Studien. Heft I. pag. 165.

<sup>2)</sup> AUERBACH. l. c. Heft I. pag. 167—168.

<sup>3)</sup> AUERBACH. l. c. Heft 2. pag. 240. Heft 1. pag. 168. Hier sind Beobachtungen von METSCHNIKOFF (VIRCHOW's Archiv Bd. XLI.), BALBIANI (KEFERSTEIN, Jahresber. f. 1865 in Zeitschr. f. rat. Med. XXVII. pag. 144.) und LA VALETTE (M. SCHULTZE's Archiv Bd. II.) citirt, welche den Keimfleck Form- und Ortsveränderungen haben ausführen sehen.

als Kernsubstanz, dagegen den übrigen bald mehr gallertartigen, bald mehr flüssigen Inhalt des Kerns als Kernsaft bezeichnen. Es sind diese Ausdrücke hie und da auch schon von anderen Forschern gebraucht worden.

Ausser dem in den meisten Eizellen allein vorkommenden 13  $\mu$  grossen Nucleolus beobachtet man in einzelnen Eiern neben ihm noch zwei bis drei kleinere aus Kernsubstanz bestehende runde Kügelchen (Nebenkeimflecke, Nebennucleoli). Den Untersuchungen AUERBACH's zufolge werden wir sie uns durch Abspaltung von dem grösseren Keimfleck entstanden denken müssen.

Ein weiteres bis jetzt meist übersehenes Formelement des Keimbläschens (Fig. 1) sind feine blasse Fäden, die netzförmig durchflochten von einer Wand zur andern, wie die Protoplasmafäden in einer Pflanzenzelle sich ausspannen. Man kann sie sowohl im frischen Zustand als auch an mit Reagentien behandelten Eiern wahrnehmen. Die Fäden bestehen aus einer homogenen Grundsubstanz, welcher kleine Körnchen eingebettet sind. Am dichtesten liegen sie um den Nucleolus herum, wo sie auch membranartig sich ausbreiten. Von hier strahlen sie unter einander anastomosirend nach der Wand des Keimbläschens aus, auf welcher sie einen zarten Beleg zu bilden scheinen. Aus dem Dotter herausgepresst gleicht daher ein Keimbläschen vollständig einer Pflanzenzelle.

Dass in der Flüssigkeit des Keimbläschens ausser dem Nucleolus auch noch körnige Theile vorkommen, wird öfters erwähnt, dagegen finde ich die hier mitgetheilte Bildung nur am Ei der Hydra durch KLEINENBERG<sup>1)</sup> beschrieben. Nach demselben soll das Keimbläschen auf einem frühen Stadium einen gleichmässig verbreiteten granulirten Inhalt mit Keimfleck besitzen; später soll dagegen in seiner Innenmasse eine Sonderung sich vollziehen. — «Der grössere Theil der Innenmasse,» schreibt KLEINENBERG, «zieht sich von der Membran zurück und sammelt sich als ein dichter Klumpen um den Keimfleck an, während auf der Membran nur ein dicht anliegender äusserst dünner, aber ununterbrochener Ueberzug der plasmoiden Masse nachbleibt. Der Zwischenraum ist von wasserklarer Flüssigkeit erfüllt, jedoch steht die Wandschicht vermittelt zahlreicher zarter Fäden, welche den Flüssigkeitsraum durchsetzen, mit der Anhäufung um den Keimfleck in Verbindung. In diesem Zustande hat das Keimbläschen eine frappante Aehnlichkeit mit

<sup>1)</sup> KLEINENBERG. Hydra. pag 41.



vielen Pflanzenzellen oder jenen Zellen, die HAECKEL als Knorpel der Medusen und LIEBERKÜHN aus der Chorda des Frosches beschrieben haben.«

Ueberzeugt, dass diese Bildung auch bei anderen thierischen Eiern sich würde nachweisen lassen, untersuchte ich Eier aus dem Ovarium einer Maus, nachdem dasselbe einen Tag in Jodserum gelegen hatte, und fand ich mich in meiner Erwartung nicht getäuscht. Das central gelegene Keimbläschen (Fig. 9) ist mässig gross und von einer zarten Membran umgeben. In seinem wasserklaren Inhalt finde ich einen runden grossen Nucleolus und zuweilen neben ihm noch ein bis zwei kleinere ähnlich beschaffene Kügelchen. Wie im Keimbläschen der Seeigeleier liegt der Nucleolus in einem Netzwerk spärlicher Fäden, welche die wasserklare Flüssigkeit durchsetzen, hauptsächlich vom Keimfleck ausstrahlen und an die Keimbläschenwand sich anheften, sich hie und da gablig theilen und untereinander verbinden. Sie bestehen wie dort aus einer homogenen Substanz mit eingelagerten glänzenden Körnchen<sup>1)</sup>.

Bei Berücksichtigung aller hier angeführten Structureigenthümlichkeiten wird man es wohl gerechtfertigt finden, wenn ich das Keimbläschen als ein hoch differenzirtes Kerngebilde bezeichne.

Das unreife Eierstocksei ist von einer Hülle umgeben, welche uns jetzt noch näher zu betrachten bleibt. Dieselbe besteht aus einer zarten Gallerte, welche von zahlreichen feinen radiären Streifen durchsetzt ist. Die Streifen sind der Ausdruck feiner Canälchen, durch deren Vermittlung die Ernährung des Eies sich vollzieht. Es liegt mithin hier dieselbe Bildung vor, welche von JOH. MÜLLER<sup>2)</sup> am Holothurienei beschrieben worden ist, dagegen konnte ich eine Mikropyle, welche bei den Holothuriern so leicht wahrzunehmen ist, bei den Seeigeln in der Hülle nicht auffinden.

Von dem hier geschilderten unreifen Eierstocksei weicht das in den Oviduct übertretende reife Ei sowohl in der Beschaffenheit seines Inhalts als auch in der Bildung seiner Hüllen wesentlich ab (Fig. 2).

Das Keimbläschen ist spurlos verschwunden und besteht daher das Ei ausschliesslich aus der körnchenführenden Dottermasse, von einer kleinen hellen Stelle abgesehen, die früher nicht vorhanden

<sup>1)</sup> Ganz neuerdings hat auch FLEMMING in seinen «Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden» ein Netzwerk von protoplasmatischen Fäden im Keimbläschen von Unio beschrieben.

<sup>2)</sup> JOHANNES MÜLLER. Archiv f. Anat. u. Phys. 1854.



gewesen war. Der helle Fleck, dessen Beschaffenheit jetzt zu untersuchen ist, leuchtet meist mit Deutlichkeit aus dem dunkleren Dotter hervor, bald liegt er central, bald mehr der Peripherie des Eies genähert. Er ist kugelförmig und zeigt constant die Grösse von 13  $\mu$ . Beim Zerdrücken des Eies behält er seine runde Form bei, selbst dann wenn er mit der Dottermasse aus der Eihülle ausfliesst. Gleichwohl ist er von keiner besondern Membran umgeben, wie denn auch die Dotterkörnchen unmittelbar seine Umgrenzung bilden. Es lässt sich hieraus schliessen, dass der helle kugelförmige Körper aus einer von der Grundmasse des Dotters verschiedenen, ziemlich festen, homogenen Substanz besteht. Dieselbe zeigt noch ausserdem einige chemische Eigenschaften, durch welche sie sich von allen übrigen Eibestandtheilen unterscheidet. So gerinnt die Substanz gleichmässig in Osmiumsäure und hat sich nach einiger Zeit intensiver als die Dottermasse geschwärzt. In BEALE'schem Carmin färbt sie sich gleichmässig rubinroth. Chromsäure und Essigsäure bewirken eine etwas ungleichmässige Gerinnung, und kann man jetzt an dem kugligen Gebilde eine körnige Rindenschicht und in dieser eingeschlossen einzelne geronnene Flecke unterscheiden. Wie schon aus diesen Reactionen, noch deutlicher aber aus dem weiteren Verhalten bei der Eifurchung hervorgehen wird, ist der helle Fleck der Kern des reifen befruchtungsfähigen Eies. Ich will ihn zur Unterscheidung vom Kern des unreifen Eies, für welchen ich den einmal eingeführten Namen Keimbläschen beibehalte, kurzweg als Eikern bezeichnen.

Nicht minder deutlich wahrnehmbare Veränderungen sind in den Eihüllen eingetreten (Fig. 2). Eine doppelt contourirte, ziemlich derbe Membran umgibt in einiger Entfernung den Dotter. Der Zwischenraum wird durch eine dünne Gallerte ausgefüllt, die wasserklar ist, aber in Osmiumsäure sich etwas bräunt und dann kenntlich wird. Nach aussen von der Membran findet sich noch, obwohl nicht constant an allen Eiern, eine dünne vollkommen durchsichtige Schleimschicht, welche schon von DERBÈS beschrieben worden ist<sup>1)</sup>. Man nimmt sie wahr, wenn man die Eier unter dem Mikroskop in eine gefärbte Flüssigkeit bringt, dieselbe bleibt dann durch eine farblose Zone von der Membran des Eies getrennt. Bei der Befruchtung haften die Spermatozoen in dieser Schleimhülle.

<sup>1)</sup> DERBÈS. Formation de l'embryon chez l'oursin comestible. Annales des sciences nat. Serie III. B. VII. 1847.

Bei einem Vergleich des unreifen mit dem reifen Ei drängt sich einem Jeden naturgemäss die Frage auf, wie ist das letztere aus dem ersteren entstanden, durch welche Veränderungen ist der Schwund des Keimbläschens herbeigeführt und in welcher Weise ist der spätere Eikern gebildet worden. Gestützt auf eine grössere Anzahl von Beobachtungen will ich diese Fragen zu beantworten versuchen.

Die Umwandlung des Eies erfolgt bei den Seeigeln schon in den Ovarien, und muss man daher zur Untersuchung aus ihnen die Eier entnehmen. Auf der Höhe der geschlechtlichen Entwicklung sind die Ovarien ungemein vergrössert, von rosenrother Farbe, und leicht zu verletzen, so dass schon bei einem geringen Druck mit dem Finger einzelne Drüsenbläschen platzen und ihren Inhalt ausfliessen lassen. Wenn man diese in einer zähen Flüssigkeit eingebetteten Eimassen unter dem Mikroskop untersucht, so erhält man fast nur reife, selten aber unreife Eierstockseier und Uebergangsstadien zu sehen. Man wird daher am besten die Zeit, wo die Geschlechtsproducte zu reifen beginnen, zur Untersuchung benutzen. Da dieses Moment, als ich meine Beobachtungen anfang, bereits verstrichen war, suchte ich mir auf zweierlei Weise zu helfen. Einmal benutzte ich sehr junge, kleine Thiere, bei denen, wie ich fand, die Reife der Eier etwas später erfolgt, und zweitens untersuchte ich die Ovarien grösserer Thiere, wenn sie ihren Inhalt reifer Eier entleert hatten, was immer vollständig eintritt, wenn man die Seeigel einige Zeit in einem Gefäss mit Meerwasser aufbewahrt hält. Die an Grösse um ein mehrfaches reducirten Eierstöcke besitzen jetzt eine schmutzig bräunlich rothe Färbung; sie fühlen sich weit derber und fester an und vertragen selbst einen stärkeren Druck ohne zu platzen.

Zur Untersuchung in frischem Zustande zerzupfte ich entweder ein Stück Ovarium auf dem Objectträger oder strich auf demselben die aus der Schnittfläche des Eierstocks hervorquellende Eimasse ab. Die nöthige indifferente Flüssigkeit lieferte der im Ovarium enthaltene Gewebssaft. An günstigen Präparaten wird man immer zwischen einer grösseren Anzahl unreifer und reifer Eier auch eine kleinere Anzahl Uebergangsstadien auffinden, wie ich sie in den Figuren 3—6 wiedergegeben habe.

Als häufigstes Uebergangsbild erblickt man Eier, wo das Keimbläschen im Centrum fehlt, anstatt dessen aber die Oberfläche des Dotters an einer Stelle uhrglasförmig vertieft und von einem kugligen oder linsenförmig abgeplatteten glashellen Körper ausgefüllt ist.



(Fig. 4 u. Fig. 6.) An diesem konnte ich eine besondere Membran nicht wahrnehmen. Sein Inhalt besteht aus einem dünnflüssigen Saft, in welchem ausser feinen punctförmigen Körnchen eine Anzahl kleiner unregelmässig gestalteter Körper eingebettet sind. Letztere können im frischen Zustande leicht mit Keimflecken verwechselt werden, unterscheiden sich aber von diesen schon dadurch, dass sie sich in Carmin gar nicht imbibiren, mithin auch nicht aus Kernsubstanz gebildet sind. In einigen Fällen fand ich ausserdem noch in dem linsenförmigen Körper ein rundes Gebilde von der Beschaffenheit und Grösse des Keimflecks. Dasselbe lag unmittelbar der Dotteroberfläche an und färbte sich in Carmin dunkelroth (Fig. 6). In anderen Objecten, wo dieser Keimfleck fehlte (Fig. 4), enthielt der Dotter stets schon den bleibenden Eikern. Derselbe lag in der Regel in der Nähe der der Eioberfläche eingesenkten hellen Körpers. In allen von mir untersuchten in der Umwandlung begriffenen Eiern schlossen sich der Keimfleck und der Eikern in ihrem Vorkommen gegenseitig aus. War der Keimfleck im linsenförmigen Körper bemerkbar, dann vermisste man den Eikern und umgekehrt. Dagegen fehlten beide nie gleichzeitig in irgend einem Ei.

An anderen Uebergangsobjecten sieht man an Stelle des beschriebenen kugligen Körpers eine gleichbeschaffene flache Scheibe der Dotteroberfläche aufliegen und durch ihren hellen Inhalt deutlich von derselben sich abgrenzen. Auch kömmt es nicht selten vor, dass die Scheibe in zwei Stücke zerfallen ist und dass dann, wie es meist der Fall ist, neben einer grösseren noch eine kleinere Scheibe angegriffen wird. Figur 3 gibt eine Ansicht des scheibenförmigen Körpers von oben, Figur 5 eine Ansicht von der Seite. Der Keimfleck fehlt in diesen Objecten, dagegen ist stets der Eikern in der Nähe der Scheibe vorhanden.

Wenn wir an die Deutung der mitgetheilten Befunde gehen, so unterliegt es wohl keinem Zweifel, dass der helle verschieden geformte Körper auf der Oberfläche des Dotters das veränderte und in Rückbildung begriffene Keimbläschen ist. Denn die angewandte Untersuchungsmethode in frischem Zustande und der Umstand, dass in Flüssigkeiten conservirte Eier gleiche Veränderungen zeigten, bürgt uns dafür, dass wir in den beschriebenen Bildern keine Kunstproducte vor uns gehabt haben. Bei der Reife des Eies hat demnach das Keimbläschen beträchtliche Veränderungen sowohl in seiner Lage, als auch besonders in seiner Textur erlitten. Was zunächst



seine Lage anbetrifft, so ist es aus der Mitte an die Oberfläche des Dotters gerückt. Hier liegt es als ein linsenförmig gestalteter Körper in einer tiefen Grube, späterhin plattet es sich immer mehr ab und bildet schliesslich eine flache Scheibe auf dem Dotter, der allmählig seine kugelförmige Oberfläche wieder angenommen hat, dadurch dass die Grube mehr und mehr verstrichen und endlich ganz ausgeglichen worden ist. Bei der stattfindenden Lageveränderung kann das Keimbläschen in zwei, vielleicht auch in noch mehrere Theile getrennt werden. Alle diese Vorgänge werden offenbar durch Contractionen des Protoplasma herbeigeführt. Auch liess sich öfters bei Untersuchung frischer Objecte die Wahrnehmung machen, dass ein in einer tiefen Grube gelegenes Keimbläschen plötzlich über die Oberfläche des Eies buckelförmig hervorgetrieben wurde, indem der Dotter hierbei seine Contouren veränderte. In einem Falle sah ich, wie ein in Umwandlung begriffenes und oberflächlich gelegenes Keimbläschen an einer Stelle eingeschnürt und schliesslich in zwei Stücke zerlegt wurde, von welchen das grössere auf die Dotteroberfläche austrat, während das kleinere noch vom Protoplasma umschlossen blieb.

Die Texturveränderungen, welche das Keimbläschen während dieser Lageveränderungen erleidet, sind jedenfalls Erscheinungen einer regressiven Metamorphose. Hierbei wird seine Membran wahrscheinlich vom Protoplasma, von welchem sie nach meiner Meinung ursprünglich gebildet worden ist, auch wieder aufgelöst. Ferner zerfällt der Kernsaft, die früher gleichmässige dünnflüssige Gallerte, in einzelne fettig glänzende Körperchen und in die dunkleren Körnchen. Da ich an reifen Eiern zwischen Dotter und Eimembran nie Gebilde vorgefunden habe, die ich für Reste des Keimbläschens in Anspruch nehmen könnte, so lässt sich vermuthen, dass alle Bestandtheile nach ihrem Zerfall und völliger Auflösung in den Dotter wieder aufgenommen werden.

Das Schicksal des Keimflecks ist bei dieser Schilderung bis jetzt ganz unberücksichtigt geblieben. Es ist aber die Frage nach dem Verbleib desselben von hoher principieller Bedeutung und verlangt dieselbe daher an dieser Stelle eine eingehende Besprechung. Wie gesagt, habe ich an keinem der von mir untersuchten Objecte irgend eine Veränderung am Keimfleck wahrgenommen. In allen Fällen, wo er vorhanden war, färbte er sich mit gleicher Intensität wie früher in Carmin, zeigte er dieselbe Grösse, dieselbe Form und Beschaffenheit. Wo er fehlte, war er spurlos verschwunden. Für

die Annahme, dass der Keimfleck, wie das Keimbläschen zerfällt, lässt sich daher keine directe Beobachtung anführen. Dagegen muss es in hohem Grade auffallend erscheinen, dass an allen Eiern, wo der Keimfleck vermisst wird, stets der Eikern vorhanden ist, und lässt sich daher die Vermuthung aufstellen, dass beide identische Bildungen sind, dass der Eikern der aus dem Keimbläschen frei gewordene oder ausgewanderte Keimfleck ist.

Für diese Annahme lassen sich nun auch in der That eine nicht geringe Anzahl von triftigen Gründen geltend machen. Eikern und Keimfleck sind von gleicher Grösse ( $13 \mu$ ), beide sind membranlos, beide bestehen aus einer ziemlich festen homogenen Substanz, beide färben sich intensiv in Carmin und schwärzen sich in Osmiumsäure. Wie vom Keimfleck nicht sein Verschwinden, so konnte vom Eikern nicht eine Neubildung beobachtet werden. Beide Körper sind nie gleichzeitig in einem Ei vorhanden, wie auch beide nie gleichzeitig fehlen. Bei seinem Erscheinen liegt der Eikern in der Nähe des metamorphosirten Keimbläschens, vor seinem Verschwinden berührt der Keimfleck unmittelbar die Dotteroberfläche. Der Umstand, dass der Keimfleck im Keimbläschen als ein dunkler Körper, der Eikern dagegen im Dotter als ein ganz helles Bläschen erscheint, lässt sich leicht durch den Contrast zur umgebenden Substanz erklären, da der Keimfleck in dem wasserhellen Kernsaft, der Eikern dagegen in dem dunkleren Dotter liegt. Ebenso kann die Lageveränderung, welche der Keimfleck, um zum Eikern zu werden, erfahren müsste, keinen Grund gegen die Annahme einer Identität beider Gebilde abgeben. Denn nach den Beobachtungen METSCHNIKOFF's, BALBIAN's, LA VALETTE's, AUERBACH's und anderer Forscher kann ja der Keimfleck amöboide Bewegungen ausführen und seine Lage verändern.

Bei Abwägung aller dieser Verhältnisse kann zwar die Möglichkeit, dass der Keimfleck sich auflöst und der Eikern neu entsteht, solange nicht der directe Uebergang des ersteren in den letzteren beobachtet ist, nicht ganz von der Hand gewiesen werden; immerhin aber wird die Annahme, dass der Keimfleck zum Eikern wird, als die am meisten begründete Erklärung gelten müssen.

Für den ersten Abschnitt dieser Beobachtungen ergibt sich mithin folgendes Gesamtergebniss: Zur Reifezeit des Eies erleidet das Keimbläschen eine regressive Metamorphose und wird durch Contractionen des Protoplasma an



die Dotteroberfläche getrieben. Seine Membran löst sich auf, sein Inhalt zerfällt und wird zuletzt vom Dotter wieder resorbirt, der Keimfleck aber scheint unverändert erhalten zu bleiben, in die Dottermasse selbst hineinzugelangen und zum bleibenden Kern des reifen befruchtungsfähigen Eies zu werden.

Literaturangaben. Ueber den in diesem Abschnitt behandelten Gegenstand, über das Schicksal des Keimbläschens und über die Herkunft des Kerns der ersten Furchungskugel liegt ein sehr reiches Beobachtungsmaterial vor, welches alle Thierclassen umfasst. Ein Studium derselben zeigt, wie die einzelnen Forscher in ihren Angaben und Deutungen in vielfacher Weise aneinandergehen und wie selbst über Punkte von hervorragend theoretischer Bedeutung ein allgemeines Ergebniss noch nicht zu gewinnen ist.

Im Folgenden werde ich eine gedrängte Zusammenstellung der einschlägigen Beobachtungen und der von verschiedenen Seiten geäusserten Ansichten geben, eine Zusammenstellung, welche bei dem Umfang unserer embryologischen Literatur durchaus keine vollständige sein kann.

Wenn es für derartige Darstellungen gewöhnlich richtig ist, die historische Aufeinanderfolge der Untersuchungen einzuhalten, so schien es mir dagegen im vorliegenden Falle geboten, von dieser Regel abzuweichen, und zwar aus dem einfachen Grunde, weil in den mitzutheilenden Beobachtungen keine Continuität herrscht, so dass ich eine Menge zusammenhangsloser und sich widersprechender Einzelheiten in ermüdender und verwirrender Aufeinanderfolge dem Leser vorführen müsste. Die meisten Forscher haben eben nur den an einem einzelnen Objecte gewonnenen Befund mitgetheilt, eine Verknüpfung desselben mit früheren Angaben oder mit allgemeinen theoretischen Auffassungen dagegen gewöhnlich nicht versucht. So ist es denn gekommen, dass man von einer geschichtlichen Entwicklung des uns hier beschäftigenden Gegenstandes kaum reden kann. Diese Erscheinung erklärt sich wohl besonders aus zwei Ursachen: einmal daraus, dass die meisten dieser Beobachtungen bei Gelegenheit grösserer entwicklungsgeschichtlicher Arbeiten gemacht worden sind und daher nur nebenbei Berücksichtigung gefunden haben, ferner erklärt es sich aber auch aus der ganzen Forschungsrichtung der früheren Jahr-



zehnte. Wie bei jeder jungen Wissenschaft, so hat man auch in der Anatomie der Elementarorganismen schon Befriedigung in der Beobachtung selbst, in der Entdeckung neuer Thatsachen gefunden, und war das Bedürfniss, sie stets unter allgemeinere Gesichtspuncte zu gruppiren, naturgemäss ein minder reges gewesen.

Wenn aus den erörterten Gründen die mitzutheilenden Beobachtungen sich nicht nach ihrer geschichtlichen Aufeinanderfolge in einen Zusammenhang bringen lassen, so können sie dagegen nach ihrem Inhalt leicht unter allgemeinere Gesichtspuncte übersichtlich angeordnet werden.

Bei der Untersuchung der Umwandlung des Eierstockseies in das reife befruchtungsfähige Ei handelt es sich hauptsächlich um die Feststellung der Thatsache, ob zwischen dem Keimbläschen und dem Kern der ersten Furchungskugel ein morphologischer Zusammenhang besteht oder ob ein solcher fehlt. Ein morphologischer Zusammenhang würde bestehen, wenn das Keimbläschen entweder als Ganzes oder ein Theil desselben, wie der Keimfleck zum Eikern würde; dagegen würde der morphologische Zusammenhang fehlen, wenn das Keimbläschen in toto einer Auflösung verfiel. Es lassen sich hiernach die Beobachtungen, je nachdem sie für den einen oder andern Fall sprechen, in drei Gruppen sondern und werde ich zunächst diejenigen anführen, nach denen das Keimbläschen in toto untergehen soll.

#### 1. Angaben über Schwund des Keimbläschens und Neuentstehung des Eikerns.

Die ersten und zugleich auch die zahlreichsten Beobachtungen über Verschwinden des Keimbläschens sind an den Eiern der Wirbelthiere gemacht worden. Schon im Jahre 1825 fand PURKINJE<sup>1)</sup>, der Entdecker des Keimbläschens im Hühnerei, dass dieses in Eiern, welche dem Oviduct entnommen wurden, verschwunden sei, und schloss daraus, dass es durch die Contractionen des Eileiters zersprengt und sein Inhalt (eine *lympha generatrix*) mit dem Keim vermischt werde. Daher der Name *vesicula germinativa*.

Die Angaben PURKINJE's wurden bald darauf bestätigt und erweitert durch Untersuchungen von C. E. v. BAER, welche an

<sup>1)</sup> PURKINJE. *Symbolae ad ovi avium historiam ante incubationem*. Referirt nach den von OELLACHER wörtlich citirten Stellen (SCHULTZE's Archiv. Bd. VIII).

Fisch-<sup>1)</sup>, Amphibien-, Reptilien- und Vogeleiern<sup>2)</sup> angestellt worden waren. Er beschreibt schon, wie am unreifen Ei das Keimbläschen central liegt, später durch den Dotter hindurch gegen die Oberfläche wandert und endlich bei völliger Reife verschwindet. Er erwähnt, dass das Schwinden auch ohne Befruchtung erfolgt und nicht durch Contractionen des Oviducts herbeigeführt wird, sondern mit der Reife des Eies in Zusammenhang steht.

Die genauesten Untersuchungen über diesen Gegenstand haben OELLACHER<sup>3)</sup> und GOETTE<sup>4)</sup> angestellt, indem sie Schnitte durch erhärtete Eier anfertigten. Als Hauptresultat seiner Arbeit hebt OELLACHER besonders hervor, dass in keinem Wirbelthiere das Keimbläschen in genetischer Beziehung zu den Kernen der ersten Furchungskugeln stehe, dass dieselben vielmehr ganz unabhängig von ihm sich neu bilden.

Ähnliche Beobachtungen sind auch in allen übrigen Thierclassen gemacht worden und will ich die wichtigsten derselben hier kurz anführen.

Eine sehr ausführliche Beschreibung von der Rückbildung des Keimbläschens im Hydra-Ei liefert KLEINENBERG<sup>5)</sup>. Dieselbe werde ich dem Wortlaut nach wiedergeben, da es die einzige an einer so tief stehenden Thierclassen genauer angestellte Untersuchung ist.

„Zu der Zeit ungefähr, wenn im Ei die Pseudozellenbildung beendigt ist, tritt eine rückgängige Metamorphose des Keimflecks ein, er verliert seinen kreisförmigen Umfang und wird unregelmässig eckig, seine Substanz erscheint wie geronnen, dann zerfällt sie in kleine Stückchen und diese werden, wie ich glaube annehmen zu dürfen, aufgelöst. Das Keimbläschen selbst, das, so lange das Ei den flachen amöbiformen Körper bildete, im Centrum desselben lag, wird mit der Abrundung des Eikörpers excentrisch gegen den nach aussen gerichteten Pol gedrängt, wo es dicht an der Oberfläche nur von einer ganz dünnen Plasmaschicht überzogen liegt. Hier beginnt nun auch seine Rückbildung, die in völligen Schwund ausläuft. Der

<sup>1)</sup> C. E. v. BAER. Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische. 1835. pag. 4 und 9.

<sup>2)</sup> C. E. v. BAER. Ueber die Entwicklungsgeschichte der Thiere. Bd. II. pag. 27—28. pag. 157. 158.

<sup>3)</sup> OELLACHER. Beiträge zur Geschichte des Keimbläschens im Wirbelthiere. Archiv f. mikrosk. Anat. B. VIII. pag. 1—25.

<sup>4)</sup> GOETTE. Entwicklungsgeschichte der Unke.

<sup>5)</sup> KLEINENBERG. Hydra. Leipzig 1872.



körnige Inhalt verflüssigt sich mehr und mehr, zugleich tritt ein Theil desselben durch die Membran aus, denn diese, die bisher prall gespannt war, sinkt zu einem meist eiförmigen Schlauch zusammen, dessen Wandung verdickt und stellenweise gefaltet ist. Die noch übrig gebliebene compacte Innenmasse löst sich darauf in einzelne glänzende Körper auf von rundlicher oder eckiger Form und sehr verschiedener Grösse, zwischen denen hin und wieder Tröpfchen eines flüssigen Fettes zerstreut sind. Die festen Partikel liessen sich in Kalilauge leicht auflösen, dagegen konnte ich ihre Löslichkeit in Aether nicht mit Sicherheit feststellen. Ich bin sehr geneigt, die fraglichen Körper für Fett oder doch für jene eigenthümliche Modification eiweisshaltiger Stoffe, welche wir als sicheren Vorläufer der Verfettung aus so vielen pathologisch veränderten Geweben kennen, zu erklären, und demgemäss den Schwund des Keimbläschens auf eine fettige Degeneration zurückzuführen. Einmal glaube ich in diesem Stadium eine Oeffnung in der Membran gesehen zu haben; wenn dies ein normaler Befund ist, wäre es möglich, dass auch ihr fester Inhalt austritt und in das umgebende Plasma aufgenommen wird. Was aus der Membran selbst wird, kann ich nicht sagen, jedenfalls ist aber das ganze Keimbläschen schon lange vor Eintritt der Befruchtung bis auf jede Spur verschwunden.

Wie bei Hydra, ist auch bei reifen Beroe-Eiern, welche trotz ihrer Grösse vollkommen durchsichtig sind, nach den Angaben KOWALEWSKY'S<sup>1)</sup> keine Spur eines Keimbläschens mehr nachzuweisen. Dasselbe soll nach METSCHNIKOFF<sup>2)</sup> bei Medusen und Siphonophoreneiern der Fall sein.

Unter den Würmern sind es die Nematoden<sup>3)</sup> vorzüglich, welche häufig als Beweis für den Schwund des Keimbläschens und die Neubildung des Kerns der ersten Furchungskugel angeführt worden sind. REICHERT sah bei *Strongylus auricularis* die Con-

<sup>1)</sup> KOWALEWSKY. Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen. Petersburg 1866.

<sup>2)</sup> METSCHNIKOFF. Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. v. SIEB. und KÖLL. 1874.

<sup>3)</sup> BAGGE. Dissertatio inauguralis de evolutione Strongyli auricularis et ascaridis acuminatae. Erlangae 1841. KÖLLIKER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere. Archiv f. Anat. und Physiol. 1843. pag. 76. REICHERT. Der Furchungsprocess und die sogenannte Neubildung um Inhaltsportionen. Archiv. f. Anat. u. Phys. 1846. pag. 201 etc. AUERBACH. Organologische Studien. Heft II.



tour des Keimbläschens nach und nach undeutlich werden und seinen Inhalt im Dotter sich vertheilen. Ob zuvor schon der Keimfleck geschwunden sei, darüber sind alle Forscher unsicher geblieben, doch stimmen sie darin überein, dass das Ei der Nematoden längere Zeit eine kernlose Dottermasse sei, bis sich wahrscheinlich unter dem Einfluss der Befruchtung der Kern der ersten Furchungskugel bilde.

Bei den Mollusken beschreibt LOVÉN<sup>1)</sup>, dass in reifen Eiern das Keimbläschen an die Dotteroberfläche rückt, dass hier seine Membran aufgelöst wird und einzelne Theile ganz aus dem Ei ausgestossen werden und die sogenannten Richtungskügelchen bilden. Der Kern der Furchungskugel soll mit dem Schwund des Keimbläschens in der Dotterperipherie hervortreten. Zu ähnlichen Resultaten ist neuerdings FLEMMING<sup>2)</sup> gekommen.

Nach den Untersuchungen von KROHN<sup>3)</sup>, LEYDIG<sup>4)</sup>, WITTICH<sup>5)</sup> etc. schwindet das Keimbläschen auch in den reifen Eiern der Ascidien und Arthropoden.

Wenn man die Fülle der hier mitgetheilten in allen Thierclassen angestellten Beobachtungen, welche alle zu demselben Resultate geführt haben, berücksichtigt — und ihre Zahl kann durch weitere Beispiele noch leicht vermehrt werden — so wird man es begreiflich finden, dass bei einem grossen Theil der Naturforscher sich schon früh die Ansicht herausgebildet hat, dass das Keimbläschen in allen Eiern zu Grunde geht und dass zwischen ihm und dem Kern der ersten Furchungskugel kein genetischer Zusammenhang besteht. So erklärt schon LEUCKART<sup>6)</sup> in dem Artikel Zeugung in WAGNER'S Handwörterbuch: »Das Einzige, was der Aufbau eines neuen Thieres voraussetzt, ist die Anwesenheit eines entwicklungsfähigen Materials, und dieses ist der Dotter, der durch die Auflösung des Keimbläschens in eine gleichförmige Masse verwandelt wird und sich erst

<sup>1)</sup> LOVÉN. Ueber die Entwicklung der kopflosen Mollusken. Archiv. f. Anat. u. Phys. 1848.

<sup>2)</sup> FLEMMING. Ueber die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. X.

<sup>3)</sup> KROHN. Ueber die Entwicklung der Ascidien. Archiv. f. Anat. u. Phys. 1852. pag. 313.

<sup>4)</sup> LEYDIG. Ueber Argulus foliaceus. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. II. pag. 340.

<sup>5)</sup> WITTICH. Die Entstehung des Arachnideneies im Eierstocke etc. MÜLLER'S Archiv 1849. pag. 122—124.

<sup>6)</sup> LEUCKART. WAGNER'S Handwörterbuch der Physiologie. Bd. IV. pag. 922.

dadurch für jene wunderbaren Metamorphosen vorbereitet, die ihn in Folge der Befruchtung allmählig in einen selbstständigen Organismus verwandeln.« Das Keimbläschen hält er nur für ein provisorisches Gebilde, das mit der weiteren Ausbildung der Zelle seine ursprüngliche Wichtigkeit verloren hat. Dem Keimfleck theilt er eine gewisse Massen nur architectonische Bedeutung zu.

Indem die genannten Forscher das Keimbläschen vollständig sich auflösen lassen, müssen sie eine Neubildung des Kerns der ersten Furchungskugel annehmen. Ueber den Process dieser Neubildung sind erst neuerdings zwei Ansichten ausgesprochen worden, von welchen die eine von AUERBACH, die andere von STRASBURGER herührt. Nach AUERBACH soll die helle Primärsubstanz der Kerne durch ihr optisches und chemisches Verhalten, wie durch ihren Mangel an activer Bewegungsfähigkeit als ein vom eigentlichen Protoplasma verschiedener Stoff sich erweisen, welcher dieses diffus durchtränken kann, in gewissen Entwicklungsmomenten aber in grösseren kugligen Hohlräumen des Protoplasma sich ansammelt. Bei der Neubildung des Kerns im Ei soll zunächst eine minimale Lücke im Protoplasma sich zeigen und von diesen kleinsten Anfängen ausgehend zu einer immer grösseren, kuglig sich abrundenden Höhle heranwachsen; der Zellkern soll daher ursprünglich nichts anderes als eine Art Vacuole, d. h. eine mit Flüssigkeit erfüllte Höhle im Protoplasma sein. Die Nucleoli sollen in dieser Höhle nachträglich entstehen durch Zusammenballung feiner Protoplasmatheilchen, welche entweder von der Umgebung der Vacuole sich abgelöst haben, oder schon gleich bei der Aussonderung des Tropfens in die entstehende Höhle mit hineingerissen worden sind<sup>1)</sup>.

Gegen die Deutung des primären Kerns als eines flüssigen Tropfens wendet sich STRASBURGER<sup>2)</sup>, indem er meint, dass AUERBACH die in den Kernen sich bildenden Vacuolen jedenfalls für die Kerne selbst gehalten habe. Er selbst habe an Ascidieneiern feststellen können, dass der eigentliche Zellkern in lebenden Objecten meist unkenntlich bleibe, und dass nur die in ihnen auftauchenden Vacuolen deutlich sichtbar werden. Die Neuentstehung des Kerns will STRASBURGER in folgender Weise beobachtet haben. »Die Haut-

<sup>1)</sup> AUERBACH. Organologische Studien Heft 1. pag. 79—91. 164. Heft 2. pag. 238—241.

<sup>2)</sup> STRASBURGER. Ueber Zellbildung und Zelltheilung. pag. 189—192. pag. 209. pag. 233.



schiebt des Eies verdickt sich an einer unbestimmten Stelle; in der angesammelten, homogenen, glashellen Hautschichtmasse tritt aber alsbald eine Spaltung ein, und der innere Theil derselben beginnt sich sichtlich von dem als Hautschicht an ursprünglicher Stelle zurückbleibenden abzustossen. So fängt die Wanderung eines Theiles der peripherischen Hautschichtmasse nach dem Innern des Eies an, und zwar mit einer von der Peripherie nach dem Innern zu abnehmenden Geschwindigkeit.« Im Centrum ballt sich die Masse zu einer Kugel zusammen. »Während der Wanderung der Hautschichtmasse treten in ihr ein, in selteneren Fällen mehrere Vacuolen auf, die im frischen Zustand allein wahrnehmbar sind.«

## 2) Angaben über Fortbestand des Keimbläschens und Theilung desselben.

Den im vorausgegangenen Paragraphen angeführten zahlreichen Angaben über Schwund des Keimbläschens steht eine geringere Anzahl von Beobachtungen gegenüber, nach denen der Kern der ersten Furchungskugel vom Keimbläschen abzuleiten ist. Dasselbe soll fortbestehen bleiben und vor Beginn der Furchung sich theilen.

Eine ältere Angabe, das Säugethiere betreffend, rührt von dem englischen Embryologen BARRY<sup>1)</sup> her, welcher behauptet, dass das auf der Dotteroberfläche gelegene Keimbläschen nach der Befruchtung sich wieder in das Eicentrum zurückziehe. Wie wenig aber diese Angabe BARRY'S glaubwürdig ist, geht aus der Schilderung der weiteren Veränderungen, die im Keimbläschen stattfinden sollen, klar hervor. Es soll nämlich die Peripherie des Keimflecks in einen Kranz von Cytoblasten zerfallen. Während dieselben sich vergrössern und sich in Zellen umwandeln, sollen vom Keimfleck aus immer neue Kränze von Cytoblasten entstehen, welche sich in immer neue Zellen umwandeln. BARRY nennt dies den Keimflecktheilungsprocess.

Von ganz besonderer Wichtigkeit als ein Fall von Fortbestand und von Theilung des Keimbläschens sind die Angaben von JOH. MÜLLER über *Entoconcha mirabilis*<sup>2)</sup> geworden, weil hier der Name des Forschers eine Bürgschaft für die Richtigkeit der Beob-

<sup>1)</sup> BARRY. Neue Untersuchungen über die schraubenförmige Beschaffenheit der Elementarfasern der Muskeln, nebst Beobachtungen über die muskulöse Natur der Flimmerhärechen. Archiv für Anat. u. Physiol. 1850.

<sup>2)</sup> JOHANNES MÜLLER. Ueber die Erzeugung von Schnecken in Holothurien. Archiv f. Anat. u. Phys. 1852. pag. 11 u. 19.



achtung lieferte. Ich gebe daher die betreffende, häufig citirte Stelle wörtlich wieder: »Das Keimbläschen im reifen Ei von *Eutoconcha* ist völlig hell und hat eine einfache nicht doppelte scharfe Contour. In seinem Innern sind keine Granula und nichts einem Keimfleck Aehnliches zu erkennen; es ist durch und durch so zähe, dass man an der Existenz einer Membran zweifeln könnte; es gleicht daher mehr dem, was VON BAER in den reiferen Eiern des Seeigels den Kern des Eies<sup>1)</sup> nennt.« Von diesem Keimbläschen beschreibt JOH. MÜLLER weiterhin, dass es vor der Dotterfurchung nicht verschwinde, sondern sich in zwei etwas kleinere sonst ganz gleiche helle Körpertheile und so die Kerne der beiden ersten Furchungskugeln liefere.

An diese Angaben von JOH. MÜLLER schliesst sich eine Anzahl ähnlicher Befunde anderer Forscher an, wie die an niederen Thieren angestellten Untersuchungen von LEYDIG, GEGENBAUR, FOL und VAN BENEDEN.

LEYDIG<sup>2)</sup> und GEGENBAUR<sup>3)</sup> haben, der erstere bei Räderthieren, der letztere bei Medusen, Pteropoden und Heteropoden homogene Keimbläschen beschrieben und haben solche bei der Furchung sich theilen sehen.

FOL<sup>4)</sup> liefert uns eine recht genaue Beschreibung sowohl von den Eierstockseiern als auch von den befruchteten, frisch gelegten Eiern der Geryoniden. Im Eierstocksei enthält das Keimbläschen einen grossen Nucleolus, »das Keimbläschen oder der Kern des gelegten Eies dagegen sieht wie eine Vacuole aus, indem seine Substanz weniger lichtbrechend ist als das umgebende Protoplasma und flüssig zu sein scheint. Eigene Wandungen dieser Vacuole lassen sich am frischen Ei nicht unterscheiden; der Durchmesser dieses Keimbläschens beträgt 0,02—0,027 Mm., so dass man ihn gewiss nicht mit dem Keimbläschen des unbefruchteten Eies identificiren kann.« FOL wirft bei dieser Beschreibung die Frage auf: »Es wäre interessant zu wissen, ob der Kern des befruchteten Eies vom Kern oder vom Kernkörperchen des unbefruchteten abstammt, oder ob

<sup>1)</sup> V. BAER bezeichnet als Kern des Eies das von mir als Eikern benannte Gebilde.

<sup>2)</sup> LEYDIG. Ueber den Bau und die systematische Stellung der Räderthiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VI. pag. 28. u. 102, 203.

<sup>3)</sup> GEGENBAUR. Zur Lehre vom Generationswechsel und der Fortpflanzung bei Medusen und Polypen. pag. 24 u. 28. GEGENBAUR. Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. pag. 66 u. 180.

<sup>4)</sup> FOL. Die erste Entwicklung des Geryonideneies. Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturwiss. Bd. VII. pag. 474.

diese Gebilde bei der Befruchtung verschwinden, um einer Neubildung Platz zu machen?

VAN BENEDEN <sup>1)</sup> endlich hat den Fortbestand des Keimbläschens als einen im ganzen Thierreich stattfindenden gesetzmässigen Vorgang in seinen Untersuchungen über die Zusammensetzung und die Bedeutung des Eies wahrscheinlich zu machen gesucht. Gestützt auf eigene Wahrnehmungen an dem sehr durchsichtigen Ei von *Distomum egnoides*, an welchem er durch Vergleichung einer Reihe von Objecten auf die Theilung des Keimflecks und darauf folgende Theilung des Keimbläschens bei der Dotterfurchung hat schliessen können, gestützt ferner auf gleichlautende Angaben anderer Forscher, von denen er eine kurze Zusammenstellung gibt, spricht VAN BENEDEN die Vermuthung aus, dass in keinem thierischen Ei das Keimbläschen wirklich zu Grunde gehe, sondern nur zeitweilig durch Veränderungen des Dotters unsichtbar gemacht werde und dem Beobachter zu verschwinden scheine, um dann vor der Dotterfurchung wieder zum Vorschein zu kommen.

Indem ich hiermit die zweite Gruppe von Beobachtungen abschliesse, mache ich noch besonders darauf aufmerksam, dass in fast allen angeführten Fällen die Keimbläschen, welche später sich theilen sollen, als durchaus homogene Vacuolen ohne Keimfleck beschrieben werden. Angaben, dass in dem fortbestehenden Keimbläschen auch ein Keimfleck vorhanden gewesen ist, finden sich in der Literatur nur sehr vereinzelt vor. Dies soll nach den Beobachtungen KÖLLIKER'S, GEGENBAUR'S und HAECKEL'S zum Beispiel bei den Siphonophoren, nach VAN BENEDEN bei *Distomum egnoides* der Fall sein.

### 3. Angaben über Schwund des Keimbläschens und Fortbestand des Keimflecks.

In einer dritten Gruppe lassen sich eine Anzahl Beobachtungen zusammenfassen, nach denen zwar das Keimbläschen sich auflösen, der Keimfleck aber erhalten bleiben und zum Kern des reifen Eies werden soll.

Von besonderem Interesse sind mir hier zwei Untersuchungen, welche gleichfalls am Seeigeli angeestellt worden sind; die eine rührt von DERBÈS, die andere von C. E. v. BAER her.

<sup>1)</sup> VAN BENEDEN. Recherches sur la composition et la signification de l'œuf. Bruxelles 1870. pag. 239—244.



DERBÈS<sup>1)</sup> beschreibt, dass das Eierstocksei aus drei Kreisen besteht, dem Keimfleck, dem Keimbläschen und dem Dotter; der mittlere Kreis soll verschwinden und nur der äussere Kreis, der Dotter, und der kleine innere, der Keimfleck, bestehen bleiben<sup>2)</sup>. Die Schilderung BAER'S<sup>3)</sup> gebe ich dem Wortlaut nach wieder: Im reifen Ei des Seeigels erkennt man an einer Stelle seiner Oberfläche einen hellen Kreis, der etwa ein Achtel vom Durchmesser des ganzen Eies hat. Sobald die Dotterkugel durch Aufnahme von Flüssigkeit eine hinlängliche Beweglichkeit innerhalb einer umgebenden durchsichtigen Hülle erlangt hat, senkt sich die Gegend, welche den hellen Kreis enthält, nach unten, mag also wohl die schwerste sein. Dass es nicht ein Bläschen oder eine Zelle, sondern ein sehr weicher Körper ist, was äusserlich als heller Kreis erscheint, glaube ich nach vielfältigen Versuchen, die ich mit mechanischen Zertheilungen und einigen Reagentien anstellte, mit Bestimmtheit erkannt zu haben, obgleich dieser Körper bald in seiner Metamorphose völlig durchsichtig wird. Ich will ihn den Kern des Eies nennen, da er diesen Namen durch sein Verhalten bei der Metamorphose des Eies vollständig verdient, und seine Genese von mir nicht hinlänglich hat verfolgt werden können. Ich kenne nur den ersten Anfang des Eies, ferner den Zustand, welcher der vollen Reife vorangeht, und diese selbst. Nach dem ersten muss ich den Kern für identisch mit dem Theile, den man den WAGNER'schen Keimfleck zu nennen pflegt, halten, wofür ihn auch WAGNER selbst erklärt hat. Allein in einer viel späteren Zeit nimmt der Theil, welcher ein Keimbläschen zu sein scheint, einen so ansehnlichen Theil der Eier ein, dass man über die Deutung zweifelhaft werden kann. Jedenfalls scheint für ein nicht ganz kleines Körperchen,

<sup>1)</sup> DERBÈS. Observations sur le mécanisme et les phénomènes qui accompagnent la formation de l'embryon chez l'oursin comestible. Annales des scienc. nat. Zoologie 1847. Tome VIII. pag. 83.

<sup>2)</sup> KROHN erklärt in seinem Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Seeigel-larven (Heidelberg 1849 pag. 5—7) irrthümlicher Weise die Behauptung DERBÈS, es schwinde das Keimbläschen vor der Befruchtung, scheine auf einer nicht ganz sorgfältigen Untersuchung zu beruhen. Erst nach der Befruchtung, meint KROHN, sei das Keimbläschen sammt dem Keimfleck nicht mehr aufzufinden, dagegen sei jetzt ein helles sphärisches Gebilde wahrnehmbar, ein Bläschen, das dem Umfang nach dem Keimfleck gleichkomme. Dem gegenüber kann ich nur bemerken, dass alle von mir geschilderten Veränderungen an unbefruchteten Seeigeleiern allein aufgefunden worden sind.

<sup>3)</sup> C. E. v. BAER. Neue Untersuchungen über die Entwicklung der Thiere. FROBIEP'S Neue Notizen Bd. 39. pag. 38.



das beim Zerdrücken auffallend mehr Resistenz zeigt, die Benennung eines Flecks wenig bezeichnend, und es scheint mir sehr wahrscheinlich, dass die Rolle, welche im Ei des Seeigels dieser Kern (oder Keimfleck) spielt, in andern Thieren dem Keimbläschen zu Theil wird. Im Ei des Seeigels schwindet aber der Theil, welchen man das Keimbläschen genannt hat, ziemlich lange vor der vollen Reife.«

Aehnliche Angaben, wie v. BAER, hat LEYDIG von *Piscicola* und BISCHOFF von Säugethieren gemacht.

Nach LEYDIG<sup>1)</sup> sind bei *Piscicola* von den Eiern, die innerhalb des Ovarium von Spermatozoiden umwimmelt werden, manche noch ganz unverändert mit Keimbläschen und Keimfleck, andere dagegen ermangeln des Keimbläschens; die Dotterkugel der letzteren ist grösser geworden und am Rande derselben macht sich ein heller Körper bemerklich, von dem LEYDIG vermuthet, dass es der freigewordene Keimfleck sei.

BISCHOFF<sup>2)</sup> ist durch zahlreiche Untersuchungen von Kaninchen-eiern zu der Ueberzeugung gelangt, dass im Ei, wenn es das Ovarium verlassen hat, das Keimbläschen aus dem Centrum zur Oberfläche emporsteigt und sich hier auflöst. Da er einige Male nach dem Schwund desselben im Inneren des Dotters einen helleren kleinen Fleck wahrgenommen hat, so vermuthet er, dass dieser der »freigewordene Keimfleck sei, der sich wahrscheinlich in Folge der Einwirkung des männlichen Samens vergrössere und in einen helleren, einem Oeltröpfchen ähnlichen Körper umwandle, daher in der That einem Bläschen ähnlicher werde«. Von ihm sollen die Kerne der Furchungskugeln abstammen. Das Keimbläschen deutet BISCHOFF gewissermassen als schützende Hülle des Keimflecks, welcher der wesentliche Theil sei, der die Zumischung des männlichen Samens erfahre. In seinen späteren Arbeiten dagegen erklärt BISCHOFF seine Ansicht von der Bedeutung des Keimflecks für problematisch<sup>3)</sup>, spä-

<sup>1)</sup> LEYDIG. Zur Anatomie von *Piscicola geometrica*. Zeitschrift f. wiss. Zool. B. I. pag. 125.

<sup>2)</sup> BISCHOFF. Entwicklungsgeschichte des Kanincheneies. 1842. pag. 12, 22, 39, 53, 75—76. 141.

<sup>3)</sup> BISCHOFF. Entwicklungsgeschichte des Hundeeies 1845. pag. 22, 42.

ter gibt er sie ganz auf<sup>1)</sup>, während er seine Angaben von der Auflösung des Keimbläschens noch aufrecht erhält.

Der Vermuthung FOL's, es könne der Kern des reifen Meduseneies vom Keimfleck des Keimbläschens abstammen, wurde bereits früher gedacht.

Wie sollen wir uns den mitgetheilten einander vielfach widersprechenden Beobachtungen gegenüber verhalten? Sollen wir annehmen, dass in einem Falle das Keimbläschen völlig schwindet, in einem anderen zum Kern der ersten Furchungskugel wird und dass in einem dritten Fall allein der Keimfleck fortbestehen bleibt? Von theoretischen Gesichtspuncten aus scheint mir eine solche Verschiedenartigkeit durchaus als unwahrscheinlich bezeichnet werden zu müssen. Denn wenn der Kern eine wichtige Rolle im Zellenleben spielt, wofür die Constanz seines Vorkommens, seine Bethheiligung bei der Zelltheilung und die an den Nucleoli beobachteten Lebenserscheinungen ein beredtes Zeugnis ablegen, dann lässt sich gewiss erwarten, dass in so wichtigen Entwicklungsvorgängen, wie die Entstehung des befruchtungsfähigen Eies, gesetzmässige Verhältnisse vorliegen, dann muss es nicht recht glaubwürdig erscheinen, dass bei Hydra und Beroë das Keimbläschen sich auflösen, bei Medusen und Siphonophoren dagegen bestehen bleiben soll, und dass gleiche Abweichungen bei *Modiolaria* und *Cardium* einerseits und *Entoconcha mirabilis* andererseits stattfinden sollen.

Eine Beurtheilung der betreffenden Angaben wird uns hierüber Aufklärung verschaffen und uns eine grössere Uebereinstimmung in den Vorgängen erkennen lassen, als eine flüchtige Durchmusterung des literarischen Materiales vermuthen lässt.

Was die erste Gruppe von Beobachtungen anbetrifft, so meine ich, kann gegen die Richtigkeit der Angabe, dass das Keimbläschen sich rückbildet, in den beschriebenen Fällen wohl kein begründeter Zweifel erhoben werden, da ein so deutlich erkennbares und wohl characterisirtes grosses Gebilde einer aufmerksamen Forschung nicht entgehen kann. Ein solches wird nicht nur in kleineren durchsichtigen Eiern, sondern selbst an Eiern mit grossem Dotterreichthum (Vogel-, Amphibieneiern etc.) so lange es überhaupt vor-

<sup>1)</sup> BISCHOFF. Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens 1852. pag. 20, 21.



handen ist, sich jederzeit darstellen lassen, wenn man den Dotter in Jodserum ausfliessen lässt oder Schnitte durch erhärtete Objecte anfertigt. Daher muss ich die Annahmen jener, welche das Keimbläschen in allen jenen Angaben für übersehen halten, als nicht berechnigte bezeichnen.

Nun liegen aber, wie wir gesehen haben, auch eine Anzahl positiver Angaben vor, nach denen das Keimbläschen direct in die Kerne der ersten Furchungskugeln sich spalten soll, und werden dieselben von dem grössten Theile der Forscher als Ausnahmen von der Regel betrachtet. Der letzteren Ansicht kann ich nicht beipflichten. Wenn auch gegen die Richtigkeit der Beobachtungen selbst kein Zweifel erhoben werden kann, so scheint mir dagegen für dieselben eine andere Erklärung aufgestellt werden zu müssen, und zwar ergibt sich eine andere Erklärung schon aus den Beschreibungen, welche ein Theil der früher aufgeführten Forscher von der Beschaffenheit der einer Rückbildung nicht anheimgefallenen Keimbläschen geliefert hat. Für mich unterliegt es keinem Zweifel, dass in allen jenen Angaben zwei ganz verschiedene morphologische Bildungen mit einander verwechselt worden sind; nämlich das Keimbläschen des unreifen Eierstockseies mit dem Gebilde, das ich bei den Echinodermen als Eikern bezeichnet habe. Das Keimbläschen ist im ganzen Thierreich von einer nahezu übereinstimmenden Beschaffenheit, es ist mit einer mehr oder minder derben Membran, mit einem mehr flüssigen Inhalt und mit einem grossen, aus compacter Substanz bestehenden, deutlich hervortretenden Keimfleck versehen; die in den Ausnahme-Fällen als Keimbläschen beschriebenen Gebilde sind unverhältnissmässig kleiner, sie sind membranlos, bestehen aus einer homogenen, mehr oder weniger zähen festen Substanz und besitzen keinen Keimfleck. Denn die dunkleren Stellen und Körnchen, die hie und da beschrieben worden sind, sind wohl nicht gleichbedeutend mit dem scharf begrenzten grossen Keimfleck eines Keimbläschens, sondern müssen vielmehr, falls sie überhaupt vorhanden sind, für locale Verdichtungen der gewöhnlich gleichartigen Kernsubstanz gehalten werden. Bei den Siphonophoren endlich, von deren reifen Eiern Keimflecke am bestimmtesten beschrieben worden sind, habe ich bei eigener Untersuchung von Hippobodius deren keine wahrnehmen können, sondern fand ich auch hier den Eikern an der Dotteroberfläche als ein ganz helles homogenes membranloses Gebilde vor, so beschaffen, wie es Fol von Geryonia beschreibt.



So scheint mir denn in der zoologischen Literatur kein Fall vorzuliegen, in welchem wirklich der Fortbestand des Keimbläschens im Eierstocksei und eine Theilung desselben bei der Dotterfurchung wirklich beobachtet ist, und glaube ich, dass man schon jetzt mit Sicherheit den allgemeinen Satz aufstellen kann: Zur Reifezeit der Eier geht in denselben das Keimbläschen als morphologisches Gebilde unter.

Zu diesem Schlusse ist schon seiner Zeit LEUCKART<sup>1)</sup> in dem Artikel Zeugung durch vergleichende Betrachtung gelangt. Dass trotzdem dieser Satz bis jetzt noch nicht als allgemein gültig in der Wissenschaft angesehen worden ist, erklärt sich wohl daraus, dass der Irrthum in den gegentheiligen Angaben nicht nachgewiesen, vor Allem aber der Unterschied zwischen dem Kern des unreifen Eierstockseies (dem Keimbläschen) und dem homogenen Kern des reifen befruchtungsfähigen Eies (dem Eikern) nicht genügend erkannt worden ist.

Nachdem ich durch Aufstellung und Begründung obigen Satzes im ganzen Thierreich ein übereinstimmendes Verhalten für die Auflösung des Keimbläschens glaube nachgewiesen zu haben, tritt jetzt die zweite ungleich schwierigere Aufgabe heran, nämlich zu entscheiden, wie das von mir als Eikern bezeichnete Gebilde entsteht.

Mit Ausschluss der Forscher, welche eine Persistenz des Keimbläschens annehmen, sind nun alle der Ansicht, dass der Kern der Furchungskugel sich neubilde. Dieser Ansicht habe ich auf Grund eingehender Beobachtungen an Seeigeleiern eine andere entgegengesetzt, nach welcher der Keimfleck nach Auflösung des Keimbläschens zum Eikern wird, und habe ich zugleich einige ältere Beobachtungen, in welchen ein Gleiches auch noch bei anderen Thieren gefunden wurde, der Vergessenheit wieder entrissen, indem ich sie als eine dritte Gruppe von Beobachtungen aufgeführt habe.

Es handelt sich jetzt darum, die Grundlagen der allgemein angenommenen und der von mir ihr gegenübergestellten Auffassung einer Prüfung zu unterwerfen.

Die Forscher, welche den Kern sich neubilden lassen, nehmen als ausgemachte Thatsache an, dass das Ei auf einem bestimmten Entwicklungsstadium eine kernlose Dottermasse, eine Cytode, sei. Ich betrachte dies gewissermassen als den Angelpunct der ganzen

<sup>1)</sup> LEUCKART. WAGNER'S Handwörterbuch der Physiologie. Bd. IV. pag. 921.

Frage und werde daher festzustellen versuchen, in wie weit die Angaben, dass im thierischen Ei auf einem bestimmten Stadium seiner Entwicklung der Kern fehlen solle, zuverlässig sind.

Zunächst kann man hier wohl sagen, dass die meisten Forscher es mit dem Negiren des Kerns zu leicht genommen und die Schwierigkeiten ganz unterschätzt haben, mit welchen der Kernnachweis unter Umständen verknüpft ist. Wenn auch ein Gebilde wie das Keimbläschen der Untersuchung nicht entgehen kann, so ist dies dagegen mit einem durchaus homogenen, soliden Kern von der Beschaffenheit und Grösse eines Keimflecks um so leichter der Fall. Ein solcher Körper kann nicht nur in einem körnchenreichen Dotter, sondern selbst in einem kleinen Ei mit durchsichtigem Protoplasma unbeachtet bleiben, weil die Lichtbrechung der Kernsubstanz und des Protoplasma oft eine nahezu gleiche ist. Hier kann nur eine zweckmässige Anwendung von Reagentien uns eine annähernde Bürgschaft geben, ob ein Kern vorhanden ist oder fehlt. Vor allen Dingen aber verdienen hier die verschiedenen Tinctionsmethoden mehr in Gebrauch gezogen zu werden, als es meist geschieht. Denn mit ihnen habe ich auch in Fällen, wo die sonst so vortreffliche Essigsäure und Chromsäure versagte, den Kern noch nachweisen können. Da nun von den meisten Forschern die mikrochemischen Reactionen entweder gar nicht oder in ungenügender Weise geübt worden sind, so verlieren die Angaben von Kernlosigkeit des Dotters sehr viel an Glaubwürdigkeit.

Ueberhaupt ist in diesem Gebiete viel gefehlt worden, wie man denn Eier, welche schon im frischen Zustande den Kern recht gut erkennen lassen, als kernlos beschrieben hat. Ein Beispiel liefert uns METSCHNIKOFF<sup>1)</sup>. Derselbe stellt als völlig sicher die Angabe hin, dass das Ei der Geryonia eine homogene protoplasmatische Kugel sei, in der man weder ein Keimbläschen, noch irgend welche andere bläschen- oder körnchenförmige Bildung erkennt. Da nun FOL an demselben Object den Eikern im frischen Zustande sehr deutlich beschreibt und abbildet, und ich einen solchen an unbefruchteten, aber entleerten Eiern einer anderen Meduse gleichfalls ohne Mühe habe unterscheiden können, so kann das negative Resultat METSCHNIKOFF's nur von oberflächlicher Beobachtung herrühren.

<sup>1)</sup> METSCHNIKOFF. Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 1874.



Wenn somit schon in relativ leichten Fällen gefehlt worden ist, so wird man unter erschwerten Verhältnissen, bei nicht ganz durchsichtigem Dotter etc., noch mehr auf irrige Angaben sich gefasst machen müssen. Ja selbst verhältnissmässig sorgfältig angestellte Untersuchungen geben uns hier noch keine Garantie, dass nicht der Kern übersehen worden ist. So gibt zum Beispiel KOWALEWSKY in seiner Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen<sup>1)</sup> an, dass »vom Kern hier gar nichts zu sehen sei, obgleich er ihn bemerkt hätte, wenn er hier überhaupt vorhanden gewesen, da die Eier und besonders die Furchungskugeln hinreichend durchsichtig seien.« Auch bei Einwirkung der Essigsäure glückte es ihm nicht den Kern zu sehen. Nur nachdem die Eizelle in 32 Kugeln zerfallen war, bemerkte er an ihnen bei Essigsäurezusatz einen Kern. »Wie dieser Kern entsteht, setzt hier KOWALEWSKY hinzu, oder ob er schon vorhanden gewesen, das sind allerdings Fragen, auf die ich nicht antworten kann. Jedenfalls glaube ich die letztere Frage verneinen zu müssen, da meine angestrengtesten Bemühungen, einen Kern früher zu finden, zu keinem positiven Resultate führten, trotzdem dass ich dieselben Mittel anwandte, mit deren Hilfe ich ihn zuletzt auffand.«

Man wird einräumen, dass dies ein Fall ist, den man als kräftige Stütze für den Cytodenzustand der Eizelle anführen könnte. Trotzdem bin ich in der Lage das Gegentheil zu beweisen. Da während meines Aufenthalts am Meere eine *Beroë* in einem Glase viele Eier absetzte, so untersuchte ich dieselben, und glückte es mir in der ersten Furchungskugel einen Kern aufzufinden und zwar indem ich die Eier durch kurze Einwirkung der Osmiumsäure etwas erhärtete und sie dann in BEALE'schem Carmin färbte. Der Kern bildete eine kleine homogene etwas dunkler roth gefärbte membranlose Kugel, welche in einer Anhäufung körnigen Protoplasmas lag. Mit Essigsäure konnte auch ich den Kern nicht nachweisen, weil es hierdurch nicht gelingt, denselben in dem schaumigen mit runden hellen Nahrungskugeln durchsetzten Protoplasma der grossen Eizelle genügend hervortreten zu machen.

Durch diese Erörterungen glaube ich gezeigt zu haben, wie unsicher die Prämissen sind, von denen aus man eine Neuentstehung

<sup>1)</sup> KOWALEWSKY. Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen. Mémoires de l'Académie impér. des scienc. de St. Pétersbourg. VII. Série. Tome X. No. 4.



des Kerns annimmt, und werde ich in dieser Ansicht um so mehr bestärkt, als die meisten Forscher, welche das Schwinden des Keimbläschens beobachteten, die Möglichkeit, dass der Keimfleck bestehen bleibt, wohl nicht in allen Fällen berücksichtigt haben und dadurch um so leichter zum Verkennen eines etwa bestehenden Zusammenhanges verleitet worden sein können.

Die hier erhobenen Bedenken lassen sich nicht ohne Weiteres auf jene Fälle ausdehnen, in denen die Neubildung des Kerns direct beobachtet worden sein soll. Wie ich unter den Literaturangaben bereits mittheilte, liegen über diesen Gegenstand Untersuchungen von AUERBACH und STRASBURGER vor. Beide Forscher sind zu grundverschiedenen Resultaten gekommen und kann ich weder dem einen noch dem andern beistimmen.

Wenn AUERBACH den Kern bei seinem ersten Entstehen eine mit Flüssigkeit erfüllte Lücke im Protoplasma sein und erst später in derselben festere Bestandtheile sich ansammeln lässt, so widerspricht dem die Beschaffenheit des Eikerns im Seeigeli und in anderen Objecten. Bei den Seeigeln besteht der Eikern, wie ich durch Isolation und mikrochemische Reactionen sicher nachgewiesen habe, aus einer homogenen, zähen und ziemlich festen Substanz, die sich namentlich durch ihre Tinction in Carmin von der Substanz des Keimflecks (der Kernsubstanz) in nichts unterscheidet. Zu denselben Resultaten sind schon früher zum Theil an anderen Objecten v. BAER<sup>1)</sup>, BISCHOFF<sup>2)</sup> und LEUCKART<sup>3)</sup> gekommen. So erklärt namentlich letzterer, dass man an den Furchungskugeln von Gammarus sich durch Isolation der Kerne auf das Entschiedenste überzeugen könne, dass diese Körper aus einer soliden Masse bestehen, die eine zähe elastische Beschaffenheit hat.

Wenn wir indessen von diesen Thatsachen absehen, die sich durch AUERBACH'S Hypothese nicht erklären, so lassen seine Beobachtungen am Nematodenei auch noch eine andere Erklärung zu. Dieselbe stützt sich auf eine Erscheinung, auf welche ich im dritten Abschnitt wieder zurückkommen werde, dass der Eikern in seiner Weiterentwicklung mit Kernsaft sich imbibirt und dadurch in gleicher Weise an Volumen zunimmt wie er an Festigkeit verliert. Ich nehme nun

<sup>1)</sup> v. BAER. Neue Untersuchungen über die Entwicklung der Thiere. FROBENIUS'S Neue Notizen. Bd. 39. pag. 38.

<sup>2)</sup> BISCHOFF. Entwicklungsgeschichte des Kanincheneies. 1842.

<sup>3)</sup> LEUCKART. WAGNER'S Handwörterbuch der Physiologie. Bd. IV.

an, dass im Nematodenei der Keimfleck, welcher ein relativ kleiner solider Körper ist, nach der Auflösung des Keimbläschens an dem einen Eipole vorhanden, aber in der dunklen Dottermasse bei geringer Differenz in der Lichtbrechung im frischen Zustande nicht erkennbar ist<sup>1)</sup>. Erst wenn derselbe mit Kernsaft sich zu imbibiren und anzuschwellen beginnt, wird er allmählig deutlich und erscheint als eine kleine helle Lücke im Dotter. Durch weitere Imbibition vergrössert sich die Lücke, wie es AUERBACH beschreibt, zu einer ziemlich grossen runden Kugel, deren Consistenzgrad natürlich geringer als im Seeigeelei ist, weil in ihr die Kernsubstanz mit Kernsaft stark vermischt ist. In dieser Erklärung ist nur der eine Punct, nämlich der Fortbestand des Keimflecks, hypothetisch. Einige Versuche, durch Anwendung von Reagentien in der Dottermasse den Eikern nachzuweisen, haben bis jetzt zu keinem Ergebniss geführt. Doch halte ich bei vorurtheilsfreier Prüfung diese negativen Resultate im vorliegenden Falle deshalb für durchaus beweislos, weil die Verhältnisse für den Kernnachweis sehr ungünstige sind. Wie gesagt, ist der Keimfleck sehr klein, der Dotter durch Körnchen ziemlich undurchsichtig, die Behandlung mit Reagentien wird sehr erschwert, erstens dadurch, dass man die reifen unbefruchteten Eier nicht isolirt für sich erhalten kann, und zweitens dadurch, dass die Eileiterwand und die Eihüllen das Eindringen der Reagentien mehr oder weniger verhindern<sup>2)</sup>.

Ebenso wenig wie die Angaben AUERBACH's, haben STRASBURGER's an *Phallusia mammillaris* angestellte Beobachtungen mich überzeugen können, dass es sich hier um eine Neubildung des Kerns handelt. Gegen seine Annahme, dass der Kern ein Stück abgelöster und in das Zellcentrum gewanderte Hautschicht der Zelle sei, lassen sich verschiedene Einwände erheben. So besteht zwischen den peripheren und den centralen Partien des Eiprotoplasma kein durchgreifender Unterschied, indem beide continuirlich in einander übergehen. Zwar ist die Eirinde in manchen Fällen weniger körnchenreich und von mehr homogener Beschaffenheit, doch kann dies keinen Grund abgeben sie als etwas Verschiedenes, als eine besonders diffe-

<sup>1)</sup> Die Thatsache, dass bei den Nematoden gleichzeitig an jedem Eipole ein Kern entsteht, werde ich im 2ten Abschnitt dieser Untersuchung zu erklären versuchen.

<sup>2)</sup> Aus dem Umstande erklärt es sich auch, dass man in gutem Jodserum die Eier ein bis zwei Stunden beobachten kann, ohne dass sie absterben.



renzirte Hautschicht den inneren Theilen gegenüberzusetzen. Ferner finde ich durch STRASBURGER die Identität von Protoplasma der Hautschicht und von Kernsubstanz, die er voraussetzt, in seiner Arbeit nicht bewiesen. Eine solche scheint mir überhaupt vor der Hand in Abrede gestellt werden zu müssen, da beide Substanzen durch ihre mikrochemischen Reactionen sich unterscheiden. Denn in Osmiumsäure schwärzt sich der Kern dunkler als die übrigen protoplasmatischen Eibestandtheile und imbibirt sich in Carmin viel intensiver als diese, so dass er als rother Körper aus der Umhüllungsmasse deutlich hervorleuchtet. Aus dieser Verschiedenheit der chemischen Reactionen müssen wir aber wohl auf eine verschiedene chemische Beschaffenheit beider Substanzen zurückschliessen. Endlich lassen die positiven Angaben STRASBURGER's über Kerneubildung eine andere Deutung zu, auf welche ich im zweiten Abschnitt dieser Arbeit näher eingehen werde.

Wenn ich daher jetzt die auf den letzten Blättern angestellten Erörterungen zusammenfasse, so ergibt sich aus ihnen als Gesamtergebnis die Unzulänglichkeit der für die Neuentstehung des Eikerns beigebrachten Beweise. Denn erstens ist es keine erwiesene Thatsache, dass die Eizelle in ihrer Entwicklung ein kernloses Stadium durchläuft und zweitens können die positiven Angaben über Kerneubildung in einer anderen Weise gedeutet werden.

Mit dieser Lehre hängt aber noch ein Irrthum zusammen, auf den man ziemlich häufig in embryologischen Arbeiten stösst und der sehr geeignet ist zur Verwirrung der fraglichen Verhältnisse beizutragen, so dass ich ihn hier nicht unberücksichtigt lassen kann. Die meisten Forscher nämlich, welche eine Neuentstehung des Kerns annehmen, betrachten dieselbe als eine Folge und gewissermassen als ein Zeichen der eingetretenen Befruchtung. Durch die Einwirkung des männlichen Samens soll einestheils das Keimbläschen schwinden, andernteils ein neuer Kern sich bilden. Dass hier aber ein ursächlicher Zusammenhang nicht vorliegt, das lehrt uns eine vergleichende Betrachtung, indem sie uns mit Beispielen bekannt macht, wo in unbefruchteten, dem Eierstock selbst entnommenen Eiern nicht nur das Keimbläschen verschwunden sondern auch der Eikern bereits vorhanden ist, und erinnere ich nur an den Befund bei den Seeigeln, bei Medusen, Siphonophoren und Mollusken. Wenn daher bei einem andern Theil der Thiere die Umwandlung des unreifen in das reife Ei und die Befruchtung scheinbar unmittelbar zusammenfallen, oder wenn der Eikern erst nach der Befruchtung

vom Beobachter wahrgenommen werden kann (Nematoden), so darf man auch hier die Befruchtung nicht als die Ursache der zeitlich mit ihr nahe zusammenfallenden Vorgänge betrachten<sup>1)</sup>. Der Schwund des Keimbläschens und die Entstehung des Eikerns sind vielmehr Vorgänge, die einzig und allein mit der Reife der Eier zusammenhängen und die Befruchtungsfähigkeit derselben herbeiführen.

Nach diesem Excurs gehe ich nunmehr zur Beurtheilung derjenigen Auffassung über, nach welcher der Eikern vom Keimfleck abstammen und durch Auflösung des Keimbläschens frei werden soll, und werde ich an erster Stelle die möglichen Einwürfe, alsdann die Punkte berühren, welche mir für den angenommenen Zusammenhang zu sprechen scheinen.

Nach Ausschluss der schon erörterten Angaben über Neuentstehung des Kerns lässt sich als Einwurf noch die Beobachtung KLEINENBERG's anführen, welcher, wie erwähnt, bei Hydra die Rückbildung des Keimflecks beschreibt. Auch hier muss ich hervorheben, dass die Richtigkeit der Beobachtung zu wenig gesichert erscheint. Denn wie es in der Natur der Sache liegt, kann KLEINENBERG die rückgängige Metamorphose des Keimflecks nicht an ein und demselben Objecte verfolgt haben, sondern hat er dieselbe aus verschiedenen Bildern an verschiedenen Eiern gefolgert. Eine Täuschung halte ich daher um so eher möglich, als ja KLEINENBERG gewiss von der Voraussetzung mit beeinflusst worden ist, dass mit dem Keimbläschen auch der Keimfleck sich rückbilden müsse.

Dagegen lassen sich für den Fortbestand des Keimflecks als Eikern eine Anzahl Gründe geltend machen, die ich hier in ihrer Gesamtheit noch einmal zusammenfasse.

Bei vielen Thieren ist zwischen dem Schwinden des Keimbläschens und dem Erscheinen des Eikerns in genau untersuchten Fällen kein kernloses Zwischenstadium beobachtet worden, wie bei den Seeigeln, bei *Piscicola* (LEYDIG), bei den Mollusken (LOVÉN), bei den Medusen (FOL) etc. Dagegen ist es sehr leicht möglich, dass in den Fällen, wo das Ei nach dem Schwund des Keimbläschens als eine kernlose Dottermasse beschrieben worden ist, ein homogener kleiner Körper von der Grösse des Keimflecks übersehen wurde. Ferner

<sup>1)</sup> Schon LEUCKART hat als allgemeines Resultat den Satz aufgestellt, dass das Verschwinden des Keimbläschens unabhängig von der Befruchtung erfolgt. WAGNER's Handwörterbuch der Physiologie. Bd. IV.



besteht der Kern des reifen unbefruchteten Eies (der Eikern) aus derselben Substanz wie der Keimfleck; wie dieser ist er ein membranloser, homogener, ziemlich fester Körper, der sich in Carmin stark roth färbt.

In den Seeigeleiern, einem sehr günstigen Objecte, konnte bei einem ausgedehnten Untersuchungsmaterial und bei besonders darauf gerichteter Beobachtung eine rückgängige Metamorphose des Keimflecks nie bemerkt werden. Dagegen bestand zwischen dem Verschwinden des Keimflecks und dem Auftreten des Eikerns ein sehr auffälliges und constantes Wechselverhältniss. War der Keimfleck im rückgebildeten Keimbläschen vorhanden, so fehlte im Dotter der Eikern und umgekehrt. Auch besaßen hier die beiden Körper die gleiche Grösse. (Uebrigens lassen sich Fälle, wo der Eikern grösser als der Keimfleck ist, nicht als Beweise gegen die Identität beider Körper anführen, da eine Vergrösserung des freigewordenen Keimflecks durch Imbibition mit Kernsaft erfolgen kann.)

Gestützt auf diese Beobachtungen, auf den Mangel entgegengesetzter erwiesener Thatsachen und geleitet von allgemeineren theoretischen Gründen, gelange ich zu demselben Endergebniss, mit welchem ich schon den Beobachtungstheil abschloss. Es scheint mir in hohem Grade wahrscheinlich zu sein, dass im ganzen Thierreich der Eikern des reifen befruchtungsfähigen Eies vom Keimfleck des sich auflösenden Keimbläschens abstammt.

Wie viel dieser Annahme noch die thatsächliche Begründung fehlt, um sie zu einem allgemeinen Gesetz zu erheben, bin ich mir wohl bewusst, doch hoffe ich für sie bald weitere Thatsachen beibringen zu können. Namentlich verlangen hier die Eier der Fische, Amphibien, Reptilien und Vögel noch eine eingehendere Untersuchung.

## II. Abschnitt.

### Die Eibefruchtung.

Wenn man eine Anzahl Seeigel zur Zeit der Geschlechtsreife in einem Wassergefäss zusammen hält, so entleeren sowohl die männlichen wie die weiblichen Thiere bald freiwillig aus den fünf Genitalplatten ihre Geschlechtsproducte in grossen Quantitäten. Zum Zweck

der Untersuchung ist es indessen vorzuziehen, die künstliche Befruchtung einzuleiten, um den Zeitpunkt, wo Sperma und Eier sich treffen, genau bestimmen zu können. An den Seeigeln sind äusserlich keine Geschlechtsunterschiede wahrzunehmen, dagegen unterscheidet man bei geöffneten Thieren die Hoden leicht durch ihre bräunlich weisse Farbe von den rosenroth gefärbten Ovarien. Die Geschlechtsproducte verschafft man sich am besten in der Weise, dass man nach Eröffnung der Schale den Inhalt der Ovarien oder Hoden durch sanften Druck durch die Ausführungsgänge entleert und in Uhrschildchen sammelt. Beim Vermischen der Geschlechtsproducte muss man sich hüten zu viel von der Spermaflüssigkeit zu nehmen, da schon sehr geringe Quantitäten zur Befruchtung grosser Eimengen genügen. Durch mehrmaliges Umrühren der Flüssigkeit erreicht man es leicht, dass alle Eier befruchtet werden und alle fast gleichzeitig sich entwickeln.

Wenn man gleich nach dem Zusatz des Sperma die Eier unter ein Deckgläschen bringt, dessen Ecken man, um das Object vor Druck zu schützen, zweckmässiger Weise mit Wachsfüsschen verzieht, so erblickt man schon eine Anzahl Spermatozoen an der Eihülle anhaften und pendelnde Bewegungen mit ihren Fäden ausführen. An der Stelle, wo die Spitze des Kopfes an die Eihülle bohrt, wird dieselbe leicht eingebogen. Oftmals habe ich längere Zeit solche Spermatozoen fixirt, ohne je einen Fortschritt in ihrem Vorwärtsdringen beobachten zu können, vielmehr erlahmten sie allmählig nach einer viertel oder halben Stunde in ihren Bewegungen und starben endlich ab.

Die unausgesetzte Beobachtung der an der Eihaut anhaftenden Spermatozoen hat mich am Anfang meiner Untersuchungen eine Anzahl Vorgänge ganz übersehen lassen, die bald nach der Vermischung der Geschlechtsproducte im Eidotter sich abspielen. Gerade diese Vorgänge aber sind es, die uns in den Befruchtungsact einen tieferen Einblick gestatten. Einmal auf dieselben aufmerksam geworden, gelang es mir später sie an jedem Ei, auf welches ich meine Aufmerksamkeit richtete, zu verfolgen, so dass meine Mittheilungen über diesen Gegenstand nicht auf vereinzelte und zufällige, sondern auf zahlreich angestellte Beobachtungen sich stützen. Da das von mir benutzte Untersuchungsobject so leicht zu erlangen und bequem zu handhaben ist, so wird jeder am Meer sich aufhaltende Forscher selbst sich von dem Vorgang der Befruchtung, wie ich ihn jetzt



schildern werde, überzeugen können, ohne auf erhebliche Schwierigkeiten bei der Beobachtung zu stossen.

Etwa fünf bis zehn Minuten nach der Vermischung der Eier mit dem Sperma tritt im Dotter ganz nahe an seiner Oberfläche eine sehr kleine helle Stelle auf, aus welcher die Körnchen verschwunden sind. Dieselbe nimmt ein wenig an Umfang zu, wird dadurch immer deutlicher und bietet bald einen sehr frappanten Anblick dar, indem die Dotterkörnchen in ihrer Umgebung sich in sehr regelmässiger Weise gruppiert haben (Fig. 7). Sie liegen nämlich in einzelnen Reihen dicht hintereinander und diese Reihen sind wieder nach dem Mittelpunkt der hellen Stelle zu gerichtet, von welcher sie wie Radien nach allen Seiten ausstrahlen. Anfänglich ist diese Anordnung der Dotterkörnchen nur auf die nächste Umgebung des lichten Flecks beschränkt, je mehr dieser aber anwächst, um so mehr verlängern sich die Radien und werden schärfer und deutlicher (Fig. 8).

Bei aufmerksamer Betrachtung lässt sich jetzt auch in dem körnchenfreien Theil der Figur noch ein kleiner homogener Körper erkennen. Er besitzt fast die gleiche Lichtbrechung wie das umgebende Protoplasma und hebt sich daher von demselben nur wenig ab. Einige Male sah ich von dem kleinen Körper noch eine zarte Linie bis zur Eiperipherie reichen und sich hier in ein kurzes feines Fädchen verlängern, welches in den freien Raum zwischen Dotter und Eimembran hineinragte (Fig. 8).

Ein interessantes Phaenomen beginnt jetzt das Auge des Beobachters zu fesseln. Man sieht die eben beschriebene Figur mit deutlich wahrnehmbarer Geschwindigkeit von der Eiperipherie sich entfernen, in der Richtung nach dem Kern weiter in den Dotter eindringen, am Kern endlich anlangen und an denselben von einer Seite sich anlegen. Bei dieser Wanderung hat die Figur noch an Deutlichkeit zugenommen und lassen sich ihre Körnerradien fast bis zur Eiperipherie verfolgen. (Vergleiche die Figuren 7, 8, 10.)

Während dieser so beachtenswerthe Vorgang sich abspielt, verharrt der Eikern nicht in Unthätigkeit; vielmehr setzt sich derselbe gleichfalls in Bewegung, sobald als die Radienfigur von der Oberfläche sich entfernt, und rückt näher nach der Eimitte zu. Doch ist seine Bewegung langsam und kann leicht übersehen werden, wenn man nicht ein Object gewählt hat, in welchem der Eikern recht peripher gelagert ist. Dass aber eine Bewegung stattfindet, davon habe ich mich ganz sicher überzeugt, indem ich die Lageveränderung des Kerns mit dem Mikrometer controlirte.

Das Resultat dieser Vorgänge ist, dass beide Körper endlich sich treffen entweder in der Eimitte oder wenigstens in der Nähe derselben. In letzterem Falle verändern dann dieselben noch nachträglich zusammen allmählig ihre Lage, bis sie das Eicentrum einnehmen (Fig. 10).

Um den am Eikern anliegenden noch von einem homogenen Protoplasmahofe umgebenen kleineren Körper deutlicher zu sehen, empfiehlt es sich sehr die AUERBACH'sche Compressionsmethode anzuwenden. Doch muss man hierbei besonders vorsichtig verfahren, da das Ei einen irgend wie erheblichen oder plötzlich gesteigerten Druck nicht verträgt sondern rasch abstirbt. Am deutlichsten sah ich den kleinen Körper, als ich in einem Falle durch eine rasch gesteigerte Compression die Eihülle zersprengte und es mir gelang die aneinander liegenden Gebilde durch den Strom des austretenden Dotters von einander zu entfernen. Hierbei liess sich dann auch erkennen, dass der kleine Körper aus einer ähnlichen festen Substanz wie der Eikern bestehen muss. Bei einer Messung ergab sich für ersteren die Grösse von 4  $\mu$ , für letzteren von 13  $\mu$ .

Die Erscheinungen vom Auftauchen des kleinen hellen Flecks an der Eiperipherie bis zu seiner völligen Annäherung an den Eikern haben sich in einem Zeitraum von etwa fünf Minuten vollzogen. Es tritt jetzt ein Stadium ein, wo man von beiden Körpern nur mehr oder weniger verschwommene Bilder erhält. Der Eikern verändert fortwährend in geringem Maasse seine Contouren, indem bald hier, bald da eine geringe Ausbuchtung sich bildet, und erklärt sich aus diesen, ich möchte sagen, amöboiden Formveränderungen leicht seine weniger scharfe Begrenzung. Der kleinere Körper entzieht sich bald vollständig der Beobachtung.

Nachdem dieses Stadium einige Zeit gedauert hat, tritt die Begrenzung des Eikerns wieder mit Deutlichkeit hervor, indem er eine mehr oder minder kuglige Gestalt annimmt. Er scheint an Grösse zugenommen zu haben und bestätigt sich dies auch bei vorgenommenen Messungen; denn während er vor der Befruchtung 13  $\mu$  maass, misst er jetzt 15  $\mu$ . Von dem kleineren Körper lässt sich keine Spur mehr auffinden (Fig. 11).

Während aller dieser Veränderungen hat sich die radiäre Anordnung der Dotterkörnchen nicht nur erhalten, sondern hat an Deutlichkeit und Ausdehnung noch zugenommen. Sowie die an der Eioberfläche entstandene helle Figur in die Mitte gerückt und mit dem Eikern zusammengetreten ist, kommt auch der letztere in die Strahlen-



figur zu liegen. Fast bis zur Eiperipherie lassen sich die einzelnen Körnerradien verfolgen, indem sie je mehr von dem gemeinsamen Centrum entfernt um so undeutlicher werden und sich schliesslich in den unregelmässig angeordneten Körnchen der Dotteroberfläche verlieren. Es entsteht so vollständig das Bild einer Sonne im Ei. Besser als jede Beschreibung erläutern die Figuren 8, 10 und 11 die regelmässige Anordnung der Dotterkörnchen auf den verschiedenen Stadien.

Um von den hier vorgetragenen Verhältnissen eine noch sicherere Vorstellung zu gewinnen, brachte ich Reagentien in Anwendung und kann ich besonders folgendes Verfahren empfehlen. Die in einem Uhrsälchen befruchteten Eier werden mit einer  $\frac{1}{10}\%$  Osmiumsäure im geeigneten Momente übergossen und etwa 2—5 Minuten lang ihrer Einwirkung ausgesetzt. Die Flüssigkeit wird hierauf abgegossen, die noch anhaftende Osmiumsäure mit Wasser abgespült und das Object in BEALE'schem Carmin gefärbt. Bei diesem Verfahren gerinnt der Dotter ganz homogen und wird nur sehr wenig geschwärzt. Durch ein baldiges Einlegen in BEALE'sches Carmin wird einestheils die bei Osmiumanwendung sonst eintretende Nachdunklung der Eier vermieden, andernteils werden die Kerne roth imbibirt, während der Dotter nur eine sehr geringe Färbung annimmt und daher vollkommen durchsichtig bleibt. Auf diesem Wege konnte ich mir Färbungsbilder von überzeugender Klarheit verschaffen.

Figur 13 zeigt ein so behandeltes Ei, das 10 Minuten nach der Vermischung der Geschlechtsproducte abgetödtet wurde. Man sieht hier den deutlich hervortretenden homogen geronnenen Eikern und ausser ihm noch nahe der Oberfläche einen zweiten kleineren Körper von  $4\ \mu$  Durchmesser. Auch bei dieser Behandlung erkennt man, wie derselbe in einem Hofe körnchenfreien Protoplasma's liegt, und wie um diesen Hof die Dotterkörnchen in Radien angeordnet sind. Doch ist dies letztere Structurverhältniss nicht mehr so deutlich wie im frischen Zustande. Der Eikern und der kleinere Körper haben sich in Carmin dunkelroth gefärbt und lässt sich hieraus schliessen, dass auch der letztere aus Kernsubstanz besteht, dass mithin in der Eizelle zwei Kerne, ein grösserer und ein kleinerer sich befinden.

Durch Abtödtung der Eier nach 12 und 15 Minuten erhält man eine Reihe von Bildern, in denen man die Entfernung zwischen beiden Kernen geringer werden sieht, bis beide endlich dicht bei einander liegen (Figur 14). Wenn man die Färbung der sich berührenden Kerne jetzt vergleicht, so fällt es auf, dass der kleinere ein

wenig intensiver als der grössere gefärbt ist, und mag dies von einer etwas dichteren Beschaffenheit der Kernsubstanz des ersteren herühren.

Mit Hilfe der angegebenen Methode ist es mir endlich auch gelungen einen besseren Einblick in die Vorgänge zu gewinnen, welche, wie ich geschildert habe, zu dem Verschwinden des kleineren Kerns führten. Unter Nr. 12 habe ich eine Anzahl von Kernformen abgebildet wie ich sie in einer Anzahl von Präparaten vorgefunden habe. Da durch die Osmiumsäure eine momentane Gerinnung des Eiweisses herbeigeführt wird und die einzelnen Formen fast vollständig so wie sie im lebenden Zustande beschaffen waren, auch erhalten bleiben, so kann man aus diesen Bildern auf die Formen im ursprünglichen lebenden Zustand zurückschliessen. Der Eikern zeigt eine von der Kugelgestalt vielfach abweichende veränderliche Form, indem er bald oval, bald an dieser, bald an jener Seite plattgedrückt ist und hie und da kleine Vorsprünge zeigt. Der kleinere Kern ist von ihm in einigen Fällen durch einen minimalen Zwischenraum getrennt, in anderen dagegen berührt er ihn ganz unmittelbar. Hierbei hat er die Gestalt einer planconvexen Linse angenommen. Je nachdem er mehr oder minder langgestreckt ist, erscheint die Convexität seiner Krümmungsfläche geringer oder stärker. Seine dunklere Färbung in Carmin tritt jetzt am auffallendsten hervor und gibt ein Mittel an die Hand die dicht zusammengefügte Körper zu unterscheiden. An etwas später abgetödteten Eiern ist nur noch ein einfacher Kern in der Eizelle vorhanden. Wenn wir diesen letzteren Befund mit den zuvor erhaltenen Bildern, wo ein grösserer und ein kleinerer Kern sich unmittelbar berühren, zusammenhalten, dann lässt dies wohl keine andere Deutung zu, als dass hier eine Verschmelzung der beiden Körper stattgefunden haben muss. So ergibt sich die wichtige Thatsache: dass der unmittelbar vor der Furchung in der Eizelle vorhandene einfache Kern, um welchen die Dotterkörnehen in Radien angeordnet sind, aus der Copulation zweier Kerne hervorgegangen ist.

Von dem hier geschilderten regulären Gange der Befruchtung habe ich in einigen wenigen Fällen Abweichungen wahrgenommen, die eine kurze Erwähnung finden mögen. Während in der grössten Anzahl der durchmusterten Eier nach der Befruchtung nur eine helle Stelle an der Eiperipherie auftauchte, bemerkte ich ausnahmsweise auch deren zwei und in einem Fall sogar deren vier. In ihrem



Umkreis nahmen die Dotterkörner ebenfalls eine radiäre Anordnung an. Auch hier setzten sich die hellen Stellen in Bewegung, rückten nach dem Eikern hin und legten sich demselben an. In allen Fällen der Art, die ich noch weiter bis zur Theilung zu verfolgen suchte, trat indessen nie eine regelmässige Entwicklung ein, sondern die Eier starben bald ab, nachdem anomale Kernfiguren entstanden waren. Es liegt daher die Vermuthung nahe, dass vielleicht von vornherein die Eier pathologisch verändert waren und dass hieraus die abweichenden anomalen Erscheinungen zu erklären sind.

Hiermit schliesse ich die Darstellung der Vorgänge bei der Befruchtung ab, da die weiteren im Kern und im Dotter alsbald eintretenden Veränderungen zur Eifurchung überleiten und daher im dritten Abschnitt ihre Besprechung finden werden.

Wenn ich jetzt an die Deutung der so bemerkenswerthen Erscheinungen gehe, so lässt schon der Umstand, dass alle die besprochenen Veränderungen mit Constanz 5—10 Minuten nach der Vermischung der Geschlechtsproducte in fast allen Eiern auftreten, den sicheren Schluss zu, dass wir es mit einem durch die Befruchtung hervorgerufenen Vorgang zu thun haben. Da ich nun sogar in einigen Fällen von dem an der Eioberfläche gelegenen kleinen Kern eine zarte Linie nach der Dotterperipherie habe verlaufen und sich über dieselbe in ein kleines Fädchen verlängern sehen, so trage ich nicht das geringste Bedenken, die ganze Erscheinung direct von dem Eindringen eines Spermatozoon in den Dotter abzuleiten. Der in der homogenen Protoplasmaansammlung liegende kleine Kern ist alsdann der Kopf oder der Kern des eingedrungenen Spermatozoon. Zum Unterschied von dem Eikern werde ich daher denselben auch fortan nach seiner Abstammung als Spermakern bezeichnen. Welches Schicksal der mit ihm verbundene Faden erleidet, kann ich nicht mit Gewissheit entscheiden. In einem Falle, wo das Ei stark comprimirt war, erkannte ich im Dotter mit Deutlichkeit nahe an der Oberfläche ein vollständiges Spermatozoon mit Körper und Faden, bei den Eiern aber, wo Ei- und Spermakern sich genähert hatten, konnte ich an letzterem eine Verlängerung nie wahrnehmen. Wahrscheinlich wird der Schwanz des Samenthierechens entweder unmittelbar beim Eindringen in den Dotter oder während der nachfolgenden Wanderung aufgelöst.

Gegen die hier gegebene Deutung kann es nicht schwer in die Wage fallen, dass ich nie ein Spermatozoon von aussen durch die

Eihäute in den Dotter habe eindringen sehen. Wie die Beobachtung an der Eihaut ansitzender pendelnder lebensfrischer Spermatozoen lehrt, ist die Membran in ihrer allgemeinen Beschaffenheit undurchdringlich für dieselben, und wird sich wahrscheinlich in ihr eine besondere zum Eintritt geeignete Stelle (eine Art Mikropyle) irgendwo vorfinden, wie dies von anderen Eiern bekannt ist. In der Membran des Seeigeleies habe ich diese Stelle nicht entdecken können. Daher glückte es mir aber auch nicht unter den vielen am Ei haftenden Spermatozoen gerade auf den glücklichen Eindringling das Mikroskop einzustellen; erst durch die Veränderungen, die er im Ei hervorrief, wurde ich auf den Ort des Eintritts aufmerksam gemacht. Wenn man das Eindringen selbst beobachten will, dann wird man sich günstige Eier mit einer Mikropyle zur Untersuchung wählen müssen, wobei ich natürlich voraussetze, dass die Mikropyle die ihr zuertheilte Bedeutung besitzt.

Was die weiteren Vorgänge im Dotter anbetrifft, so ist die Ansammlung eines homogenen Protoplasmahofes und die Strahlenfigur augenscheinlich durch den im Centrum gelegenen Spermakern veranlasst; in welcher Weise dies geschieht, darauf werde ich ausführlicher im dritten Abschnitt zu sprechen kommen, in welchem ich eine Reihe ähnlicher Erscheinungen, die während der Eifurchung im Dotter sich abspielen, beschreiben und zu erklären versuchen werde. Einstweilen will ich nur das hervorheben, dass mir der Kern auf die homogenen Bestandtheile im Dotter eine Anziehung auszuüben und so als ein Attractionscentrum zu wirken scheint. Die angezogenen Theile würden sich in der Umgebung des Kerns am dichtesten ansammeln und von hier allseitig als Fäden in die Umgebung ausstrahlen, und zwischen ihre Interstitien würden sich die Dotterkörnchen lagern. Diese erscheinen hierbei als die passiv bewegten Theile, deren Lagerung uns äusserlich die gesetzmässige Anordnung der zwischen ihnen befindlichen Bestandtheile anzeigt.

Noch schwieriger mag es sein in die Kräfte, welche die Bewegung und Vereinigung der beiden Zellkerne herbeiführen, einen Einblick zu gewinnen. Hier lassen sich wohl verschiedene Ansichten aufstellen. Es könnte einerseits die contractile Substanz des Protoplasma der wirksame Factor sein, welcher im Eicentrum die Kerne zusammenführt; andererseits könnte die Bewegung auch von den Kernen allein ausgehen. Gestützt auf deren Formveränderungen kann man hier an amöboide Fortbewegung denken; oder man kann in dem Einanderentgegenwandern die Wirkung einer Af-



finität erkennen, welche die weibliche auf die männliche Kernsubstanz ausübt; oder endlich kann man hierin einen complicirten Vorgang erblicken, der durch das Zusammenwirken verschiedener Kräfte hervorgerufen ist. Zur Zeit lässt sich auf solche Fragen noch keine Antwort geben; denn da chemische und physikalische Experimente hier nicht ausführbar erscheinen, so entziehen sich diese Verhältnisse vorläufig unserer Untersuchung.

Wenn wir aber auch alle die aufgeworfenen Fragen ganz unbeantwortet lassen und uns nur an die morphologischen Ergebnisse der Untersuchung halten, so haben wir schon durch sie einen tieferen Einblick in das Wesen der Befruchtung gethan, als vordem möglich gewesen ist. Wenn man früher einfach die Befruchtung auf eine Copulation zweier Zellen zurückführte, so haben wir jetzt erkannt, dass der wichtigste Vorgang hierbei die Verschmelzung der beiden Zellkerne ist. Indem der Eikern mit dem Spermakern sich vermischt, entsteht erst ein mit lebendigen Kräften ausgestatteter Kern, der in wirksamer Weise die weiteren Entwicklungsvorgänge im Dotter anregt und sie in vielfacher Beziehung beherrscht. Zum Unterschied vom Eikern will ich denselben als Kern der ersten Furchungskugel oder kurz als Furchungskern bezeichnen<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Wie wir gesehen haben, besteht vorübergehend in der Eizelle ein Zustand, den wir als einen hermaphroditischen bezeichnen können, insofern in einer gemeinsamen Protoplasmamasse zwei mit verschiedenen Fähigkeiten versehene, geschlechtlich unterschiedene Kerne vorhanden sind. Man wird hier unwillkürlich an Verhältnisse erinnert, welche schon seit längerer Zeit von den Infusorien bekannt sind. Hier finden sich im Körperparenchym gleichfalls zwei Gebilde vor, welche man als Nucleus und Nucleolus beschrieben hat, besser aber wohl Kern und Nebenkern nennen wird. Dieselben lassen sich nach den Veränderungen, die sie bei der Fortpflanzung eingehen sollen, recht gut mit dem Ei- und Spermakern der Eizelle vergleichen. Von diesem Gesichtspunct aus können dann die Infusorien als hermaphrodite einzellige Organismen aufgefasst werden, insofern bei ihnen die geschlechtliche Differenzirung der Kernsubstanz, die bei anderen Organismen in 2 getrennten Zellen sich vollzogen hat, in einer Zelle eingetreten ist.

Aus diesen Reflexionen geht zugleich hervor, wie unzulässig es ist, von einem Gegensatz der beiden primären Keimblätter die geschlechtliche Differenzirung herleiten zu wollen (EDOUARD VAN BENEDEN: De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire. Bulletins de l'Académie royale de Belgique 2<sup>me</sup> serie tome XXXVII 1874), dieselbe scheint mir vielmehr auf elementare Vorgänge im Leben der einzelnen Zelle zurückgeführt werden zu müssen. Schon die einfache Zelle enthält die Fähigkeit zu einer geschlechtlichen Differenzirung; und können hier die polaren Gegensätze entweder in einer Zelle (Infusorien) oder in zwei Zellen (die meisten Organismen) zur Entwicklung kommen. In ersterem Falle kann man von einem Hermaphroditismus, in letzterem von einem Gonochorismus der Zelle reden.

Wer genauer mit den Arbeiten bekannt ist, die gerade in der letzten Zeit über die ersten Vorgänge im befruchteten Ei veröffentlicht worden sind, dem wird es vielleicht aufgefallen sein, dass viele der von mir beschriebenen Erscheinungen mit einer Reihe von Thatsachen, die man schon an anderen Objecten erhalten hat, eine grosse Aehnlichkeit besitzen. Ich habe hier Untersuchungen von AUERBACH, BÜTSCHLI und STRASBURGER im Auge. Wie ich gleich nachzuweisen hoffe, sind bereits Theile des Befruchtungsvorganges von diesen Forschern beobachtet, aber nicht als solche gedeutet worden.

Nach den genauen Angaben AUERBACH's<sup>1)</sup>, von deren Richtigkeit man sich leicht überzeugen kann, entstehen in den ovalen Eiern von *Ascaris nigrovenosa* und *Strongylus auricularis* nach ihrem Zusammentreffen mit den Spermatozoen in den beiden Eipolen nahe der Oberfläche im Dotter zwei kleine helle Stellen. Dieselben vergrössern sich langsam zu glatt contourirten membranlosen Kugeln, welche aus einer zähflüssigen Substanz bestehen. Dann setzen sich beide in Bewegung und rücken langsam mit wachsender Geschwindigkeit auf einander zu bis sie sich im Eicentrum treffen. Hier angelangt platten sie sich einander ab, so dass sie wie zwei Halbkugeln mit abgerundeten Kanten auf breiter Berührungsfläche aneinander haften. Die Trennungslinie der beiden Halbkugeln steht Anfangs senkrecht zur Längsaxe des Eies; bald aber beginnt das Kugelpaar sich zu drehen, so lange bis die Trennungslinie mit der Längsaxe des Eies zusammenfällt. Dann verschmelzen beide und bilden so den centralen Kern der ersten Furchungskugel. Indem AUERBACH eine Erklärung für diese Erscheinung zu geben versucht, hält er es für naheliegend, daran zu denken, «dass wie zur Fortpflanzung ganzer organischer Wesen eine Copulation zweier Individuen oder wenigstens zweier Zellen in irgend welcher Form nöthig ist, so auch hier eine ähnliche Bedingung für die Fortpflanzung der Eikerne gefunden sei.» Zwischen beiden Kernen sollen materielle Differenzen bestehen, da das Material des einen aus der vorderen<sup>2)</sup> Eihälfte, in welcher die befruchtenden Zoospermien eingedrungen waren, das Material des anderen aus der hinteren Eihälfte herkommt. Diese Differenzen sollen durch die Verschmelzung ausgeglichen werden. «Nach dieser Auffassung,» meint AUERBACH, «ist das Bedürf-

<sup>1)</sup> AUERBACH. Organologische Studien. Heft II.

<sup>2)</sup> Vorderen Eipol nennt AUERBACH den zuerst aus dem Eileiter in den Uterus vordringenden Theil.



niss zu diesem ganzen Complex von Leistungen wesentlich durch die besondere Beschaffenheit der befruchteten Nematodeneier bedingt, nämlich durch ihre längliche Gestalt und durch die eigenthümlichen Verhältnisse beim Befruchtungsacte, indem sie, durch einen engen Canal sich durchzwängend, zunächst nur ihre vordere Polargegend den Zoospermien darbieten.«

Wenn ich mit den AUERBACH'schen Beobachtungen die von mir an den Seeigeleiern beschriebenen Vorgänge vergleiche, so kann ich an einer vollkommenen Uebereinstimmung beider nicht länger zweifeln. Ich deute daher auch den am vorderen Eipol auftauchenden hellen kleinen Fleck als den auf ein eingedrungenes Spermatozoon zurückführbaren Spermakern, dagegen den am hinteren Eipol gleichzeitig wahrnehmbar werdenden Fleck als Eikern, dessen Abstammung vom Keimfleck des Keimbläschens ich schon früher wahrscheinlich gemacht habe. Beide Kerne vergrössern sich dadurch, dass die anfangs dichte Kernsubstanz einen flüssigeren Kernsaft aus dem Dotter in sich aufnimmt. Durch die Copulation des Ei- und Spermakerns entsteht endlich wie in den Seeigeleiern der Furchungskern.

Aehnliche Beobachtungen wie AUERBACH hat BÜTSCHLI<sup>1)</sup> an Nematoden, wie Tylenchus, Cephalobus, Rhabditis, Diplogaster und Cucullanus sowie an zwei Schnecken, Lymnaeus auricularis und Succinea Pfeifferi angestellt, doch hat er nicht immer nur zwei Kerne, sondern in einzelnen Fällen bei einigen Arten deren drei bis fünf an der Dotteroberfläche entstehen und allmähig im Eicentrum mit einander verschmelzen sehen. Meist sollen dieselben an der Stelle, wo das Keimbläschen sich aufgelöst hatte, aufgetreten sein und wahrscheinlich aus der Keimbläschenmaterie sich neugebildet haben. BÜTSCHLI ist der Ansicht, dass die Entstehung des Kernes der ersten Furchungskugel durch Vereinigung zweier oder mehrerer getrennt entstandener Kerne ein Vorgang von weiter, vielleicht allgemeiner Verbreitung ist. Hierbei wirft er die Frage auf, ob nicht der mehrkernige Zustand der ursprünglichere und der einkernige aus diesem hervorgegangen ist, und ist er geneigt den mehrkernigen Zustand der Furchungskugeln als ein hinterlassenes Erbstück eines ehemaligen Vorfahren der höheren Organismen zu beurtheilen.

Wie mir scheint, lassen sich diese Beobachtungen BÜTSCHLI's

<sup>1)</sup> BÜTSCHLI. Vorläufige Mittheilungen über Untersuchungen, betreffend die ersten Entwicklungsvorgänge im befruchteten Ei von Nematoden u. Schnecken. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. XXV.

ebenfalls als Befruchtungsvorgänge in der mehrfach angegebenen Weise deuten, mit dem Unterschied, dass bei einigen Arten mehr als ein Spermatozoon in den Dotter eindringt und mit dem Eikern verschmilzt. In der Beziehung erinnere ich noch einmal an die Befunde, die ich ausnahmsweise bei der Befruchtung der Seeigeleier erhalten habe.

Endlich finde ich in STRASBURGER's<sup>1)</sup> Buch: über Zellbildung und Zelltheilung Vorgänge beschrieben und auf Tafel VII, Fig. 2—7 dargestellt, deren Aehnlichkeit mit den von mir gegebenen Bildern (Fig. 8, 10, 11) wohl nicht zu verkennen ist. Bei *Phallusia mammillaris*, dem Untersuchungsobject STRASBURGER's, entsteht, wie bei *Toxopneustes lividas*, kurze Zeit nach der Befruchtung in der Eiperipherie eine körnchenfreie Stelle, um welche das angrenzende körnige Protoplasma eine radiale Anordnung zeigt. Die so entstandene Figur wandert nun in einigen Minuten von der Peripherie nach dem Centrum und bildet hier eine körnchenfreie Stelle, von welcher Reihen von Dotterkörnchen ausstrahlen, um allseitig die Peripherie des Eies zu erreichen. Die homogene Masse im Centrum der Strahlenfigur deutet STRASBURGER als Zellkern und gründet hierauf seine Ansicht, nach welcher der Kern ein von der Hautschicht abgeschnürtes Stück sein soll. Wie ich schon früher hervorgehoben habe, kann ich dieser Auffassung nicht beistimmen, vielmehr scheint mir, wenn ich STRASBURGER's Beschreibung und Zeichnungen mit meinen Beobachtungen vergleiche, hier eine andre Erklärung zulässig zu sein.

STRASBURGER bildet nämlich in der homogenen Hautschichtmasse, seinem Kerne, in Fig. 6 zwei kleinere, dagegen in den Figuren 4 und 7 eine ziemlich grosse Vacuole ab. Die Bildung der Vacuolen soll schon zu der Zeit erfolgen, wo die Hautschicht von der Peripherie nach der Mitte des Eies wandert. »Diese Kernvacuolen,« sagt STRASBURGER, »sind auch an lebenden Objecten leicht sichtbar und sind jedenfalls sehr oft mit dem wirklichen Kern verwechselt worden, der wegen seiner, gegen die umgebende Masse nur geringen Brechungsverschiedenheit im lebenden Zustande sehr schwer zu erblicken ist.«

Da nun in den Seeigeleiern die Kerne auch wie Vacuolen im Dotter aussehen und zu gewissen Zeiten von homogenen Protoplasmahöfen umgeben sind, so bin ich fest überzeugt, dass bei *Phallusia*

<sup>1)</sup> STRASBURGER. Ueber Zellbildung und Zelltheilung. Jena 1875.



ebenfalls die Hautschichtmasse, welche STRASBURGER als Kern gedeutet hat, nur dem Protoplasmahofe, die Vacuole in demselben aber dem Kerne selbst entspricht. Ich deute dann die 2 Vacuolen in Fig. 6 als Ei- und Spermakern, die einfache Vacuole in Figur 7 dagegen als Furchungskern <sup>1)</sup>.

In dieser Auffassung werde ich um so mehr bestärkt, als STRASBURGER der Ansicht ist: AUERBACH habe bei den Nematoden die in den Kernen sich bildenden Vacuolen jedenfalls für die Kerne selbst gehalten. Ich habe nun nach dem Erscheinen der organologischen Studien die Eier von *Ascaris nigrovenosa* mehrfach untersucht und muss mich, gestützt auf die hierbei erhaltenen Resultate, der Ansicht AUERBACH's anschliessen, nach welcher die hellen Kugeln im Protoplasma die Kerne selbst und nicht, wie STRASBURGER meint, Vacuolen im Kerne sind.

An den zuletzt angeführten Arbeiten glaube ich gezeigt zu haben, dass schon in einer beträchtlichen Anzahl verschiedener thierischer Eier Theile des Befruchtungsvorganges zur Beobachtung gekommen sind. Wie sich bei dem erhöhten Interesse, welches somit in letzter Zeit den ersten Entwicklungsvorgängen im Ei zu Theil geworden ist, wohl mit Sicherheit erwarten lässt, werden ausgedehntere Untersuchungen uns hoffentlich bald über die Verbreitung der geschilderten Erscheinungen nicht nur im Thier- sondern auch im Pflanzenreich und bei den niedersten einzelligen Organismen weitere Aufklärung verschaffen.

Literaturangaben. Die Vorgänge, durch welche bei der Befruchtung die Entstehung eines neuen Wesens herbeigeführt wird, waren lange Zeit für die wissenschaftliche Forschung ein Gegenstand tiefsten Dunkels, ein Gebiet, auf welchem man ohne Anhalt herumtappend in Hypothesen sich erschöpfte. Es würde uns zu weit führen, auf die unzähligen und oft wunderbar phantastischen Vorstellungen und Theorien einzugehen, welche in den letzten Jahrhunderten aufgestellt worden sind und deren Anzahl sich auf einige Hunderte belaufen soll; vielmehr werde ich mich beschränken einen kurzen Abriss von der Entwicklung zu geben, welchen unsre Kenntnisse über die Befruchtung in den letzten vierzig Jahren genommen haben.

Da der Samen der Wirbelthiere, mit dessen Untersuchung man

<sup>1)</sup> Wie STRASBURGER's Figur 3, in welcher viele Vacuolen in der Hautschichtmasse dargestellt sind, und seine Figur 4, in welcher eine Vacuole fehlt, zu erklären sind, muss ich dahingestellt sein lassen.

sich zuerst ausschliesslich beschäftigt hatte, aus zwei Bestandtheilen besteht: aus einer Flüssigkeit und darin befindlichen organisirten, meist beweglichen Elementen, so war man lange Zeit in Zweifel, welcher Bestandtheil der befruchtende sei. In den ersten vier Jahrzehnten dieses Jahrhunderts nahm man fast allgemein an, dass die Samenflüssigkeit befruchte, indem sie bei der Berührung mit den Eiern durch die Hüllen durchdringe und mit dem Dotter sich mische. Die Spermatozoen dagegen hielt man für parasitische Thiere. Noch in JOH. MÜLLER'S Physiologie heisst es <sup>1)</sup>: »Ob die Samenthierchen parasitische Thiere oder belebte Urtheilehen des Thieres, in welchem sie vorkommen, sind, lässt sich für jetzt noch nicht mit Sicherheit beantworten.« Selbst als man die wahre Natur der Spermatozoen erkannt hatte, theilten ihnen trotzdem noch viele Forscher eine untergeordnete Rolle beim Acte der Befruchtung zu. Durch ihre Bewegungen sollten die Spermatozoen die leicht veränderliche und leicht in Zersetzung übergehende Mischung des Samens erhalten. Ferner sollten sie eine wesentliche Bestimmung als Träger der befruchtenden Flüssigkeit erfüllen <sup>2)</sup>.

Diese Auffassung wurde allmählig durch eine vergleichende Untersuchung des Samens im Thierreich und durch das physiologische Experiment widerlegt.

In seinen Beiträgen zur Kenntniss der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Thiere zeigte KÖLLIKER <sup>3)</sup>, dass der Samen mancher Thiere, wie z. B. der Polypen, nur aus Spermatozoen besteht und dass die sogenannte Samenflüssigkeit fehlt. Gleiches fand REICHERT <sup>4)</sup> für die Nematoden. Durch das physiologische Experiment erkannte man, dass Samenflüssigkeit mit unreifen Spermatozoen und ebenso filtrirter reifer Samen nicht befruchte. Dies wurde für die Anschauung bestimmend, dass die Spermatozoen die bei der Befruchtung wirksamen Theile sind und dass die bei den höheren Thieren unter complicirteren Geschlechtsverhältnissen hinzutretenden Flüssigkeiten nur als »Menstruum der

<sup>1)</sup> JOH. MÜLLER. Handbuch der Physiologie des Menschen. B. II. pag. 637.

<sup>2)</sup> BISCHOFF. Entwicklungsgeschichte des Hundeeies 1845. pag. 17.

<sup>3)</sup> KÖLLIKER. Beiträge zur Kenntniss der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Thiere 1841. Nach LEUCKART (Artikel Zeugung) citirt.

<sup>4)</sup> REICHERT. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörperchen bei den Nematoden. Archiv f. Anat. u. Phys. 1847. pag. 135.



Samenkörperchen von untergeordneter physiologischer Bedeutung angesehen werden dürfen<sup>1)</sup>.«

Seit der Zeit wurde die Art, in welcher die Spermatozoen befruchtend wirken, zum Gegenstand wissenschaftlicher Erörterung. Bei mikroskopischer Untersuchung hatte man früher dieselben stets nur äusserlich den Eihüllen anhaften gesehen. Dieser Umstand, sowie die epochemachenden Arbeiten LIEBIG's veranlassten BISCHOFF 1847 eine Theorie der Befruchtung durch Contact aufzustellen<sup>2)</sup>. Nach derselben wirkt »der Same beim Contact, bei Berührung, durch katalytische Kraft, d. h. er constituirt eine in einer bestimmten Form der Umsetzung und inneren Bewegung begriffene Materie, welche Bewegung sich einer anderen Materie, dem Ei, die ihr nur einen höchst geringen Widerstand entgegengesetzt, oder wie wir auch sagen können, in dem Zustande der grössten Spannung oder der grössten Neigung zu einer gleichen und ähnlichen Bewegung und Umsetzung sich befindet, mittheilt und in ihr eine gleiche und ähnliche Lagerungsweise der Atome hervorruft.« Die Eihüllen sollten dieser Wirkung kein Hinderniss in den Weg setzen.

Dieser Theorie hat sich LEUCKART in dem Artikel Zeugung angeschlossen. Auch ihm erscheinen »die Vorgänge im befruchteten Ei als das Product von zweierlei Factoren, von der primitiven Disposition des Bildungsmateriales und von der molecularen Bewegung, die demselben von den Samenkörperchen bei der Berührung mitgetheilt wird<sup>3)</sup>.«

Auf die Unhaltbarkeit dieser Auffassung machte schon frühzeitig R. WAGNER aufmerksam, weil durch die blosse Contacttheorie die Uebertragung der Eigenschaften des Vaters auf die Nachkommenschaft nicht erklärt werde, vielmehr eine Betheiligung des männlichen Zeugungsstoffes als solchen bei der Befruchtung durchaus erforderlich erscheine<sup>4)</sup>.

In der Geschichte unseres Gegenstandes tritt jetzt eine Periode ein, welche sich dadurch auszeichnet, dass von verschiedenen Seiten Beobachtungen mitgetheilt werden, nach welchen Spermatozoen inner-

<sup>1)</sup> LEUCKART. WAGNER's Handwörterbuch der Physiologie B. IV, pag. 906.

<sup>2)</sup> BISCHOFF. Theorie der Befruchtung. Archiv f. Anat. u. Phys. 1847. Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens 1852.

<sup>3)</sup> LEUCKART. WAGNER's Handwörterbuch B. IV, pag. 960.

<sup>4)</sup> WAGNER's Handwörterbuch f. Physiol. B. IV, pag. 1001—1018.

halb der Eihaut und im Dotter bei verschiedenen Thieren wahrgenommen worden sind.

Die erste derartige Angabe rührt von BARRY her, der an Kanincheneiern im Zweitheilungsstadium innerhalb der Dotterhaut zwischen und in den Zellen Spermatozoen beschrieben hat<sup>1)</sup>. Einige Jahre später will derselbe noch genauer den Befruchtungsvorgang selbst beobachtet haben. An dem auf der Dotteroberfläche gelegenen Keimbläschen des Säugethiereies und ebenso in der zona pellucida über ihm soll eine kleine Oeffnung entstehen; hier soll das Spermatozoid eindringen; sein befruchtender Stoff soll von dem ihm entgegenwandernden Keimfleck aufgenommen werden. In dem Keimfleck (der Hyaline BARRY'S), welcher so mütterlichen und väterlichen Befruchtungsstoff vereinigt, soll jetzt der schon früher erwähnte Keimflecktheilungsprocess beginnen<sup>2)</sup>.

An BARRY'S Angaben schliessen sich Untersuchungen von NELSON an, welche an den Eiern von *Ascaris mystax* angestellt wurden<sup>3)</sup>. Hier sollen die Spermatozoen vor dem Verschwinden des Keimbläschens in die Oberfläche des Dotters in grösserer Anzahl eindringen, anschwellen, durchsichtig werden und sich auflösen. Dann soll das Keimbläschen untergehen, der Keimfleck aber bestehen bleiben und sich vergrössern und das Embryonalbläschen bilden (the embryonic vesicle and spot).

Vieles Aufsehen erregte in wissenschaftlichen Kreisen das 1853 erschienene Werk KEBER'S<sup>4)</sup> »Ueber den Eintritt der Samenzellen in das Ei.« Gleichzeitig in lateinischer und deutscher Sprache abgefasst war dasselbe den bedeutendsten Männern seiner Zeit, BAER, BARRY, BISCHOFF, MÜLLER, RATHKE, WAGNER gewidmet und zur Beurtheilung empfohlen. KEBER hat an den Eiern der Flussmuschel eine Oeffnung entdeckt, durch welche die Samenzellen in den Dotter eindringen sollen, und hat er dieselbe die Mikropyle des Eies benannt. An ihrem Eingang hat er im Dotter einen länglichen Körper liegen sehen und denselben für ein eingedrungenes Spermatozoon gedeutet. Nach seinen Beobachtungen soll es schon in den unreifen

<sup>1)</sup> BARRY. Philosophical Transactions 1843 Pars I. Wörtlich mitgetheilt in KEBER'S Abhandlung: De spermatozoorum introitu in ovula. pag. 63.

<sup>2)</sup> BARRY. Archiv für Anatomie u. Physiologie 1850 pag. 554.

<sup>3)</sup> NELSON. On the reproduction of *Ascaris mystax*. Proceedings of the royal Society. Vol. VI. pag. 86. Philosophical Transactions 1852.

<sup>4)</sup> KEBER. De spermatozoorum introitu in ovula. Königsberg 1853.



Eierstockseiern vorhanden sein, ein viertel Jahr lang in denselben verweilen und sich dann auflösen.

Die Arbeit KEBER's fand gleich bei ihrem Erscheinen eine herbe, aber gerechte Kritik durch FUNKE<sup>1)</sup> in SCHMIDT's Jahrbüchern der gesammten Medicin. Desgleichen griff HESSLING<sup>2)</sup> auf eigene Untersuchungen gestützt die durch schlechte Methode erhaltenen Resultate an und hob namentlich hervor, dass der vermeintliche Samenfadencopf nichts Anderes sei, als der bisweilen scharf contourirte Rand der inneren Oeffnung der Mikropyle<sup>3)</sup>. Auch andere Forscher, die sich seitdem mit dem Gegenstand beschäftigt haben, konnten KEBER's Deutung nicht bestätigen (BISCHOFF<sup>4)</sup>, BRUCH<sup>5)</sup>, FLEMMING<sup>6)</sup>. Trotzdem verharrete derselbe bei seiner ersten Behauptung und suchte dieselbe durch eine zweite Arbeit zu stützen<sup>7)</sup>. Obwohl die Untersuchungen KEBER's in ihren Hauptsachen nicht bestätigt wurden, so haben dieselben doch eine nicht unbedeutende Rolle in der Geschichte des vorliegenden Gegenstandes gespielt, indem sie sowohl eine lebhaft wissenschaftliche Erörterung hervorriefen als auch für eine Anzahl weiterer Untersuchungen die Veranlassung wurden. Die Frage nach dem Eindringen der Spermatozoen in den Dotter war damals gleichsam eine brennende Tagesfrage in der Wissenschaft geworden. Welchen Werth man auf die Beobachtung eines Spermatozoen innerhalb der Dotterhaut legte, geht recht augenscheinlich daraus hervor, dass BARRY sowohl als NELSON, KEBER und später MEISSNER jedesmal ein Collegium von Professoren und Doctoren zu-

<sup>1)</sup> FUNKE. SCHMIDT's Jahrbücher der gesammten Medicin. B. 80. pag. 118.

<sup>2)</sup> HESSLING. Einige Bemerkungen zu des Dr. KEBER's Abhandlung: „Ueber den Eintritt der Samenzellen in das Ei.“ Zeitschr. f. wiss. Zool. B. V. 1854.

<sup>3)</sup> Nach den neueren Untersuchungen FLEMMING's soll der KEBER'sche Körper in der Mikropyle des Eierstockseies als Körper existiren, aber nicht zu den Befruchtungsvorgängen sondern zu den Ernährungsvorgängen des Dotters in Beziehung stehen.

<sup>4)</sup> BISCHOFF. Widerlegung des v. Dr. KEBER etc. behaupteten Eindringens der Spermatozoiden in das Ei. 1854.

<sup>5)</sup> BRUCH. In einem an KEBER gerichteten Brief mitgetheilt in KEBER's mikroskop. Untersuchungen über die Porosität der Körper 1854.

<sup>6)</sup> FLEMMING. Ueber die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. X.

<sup>7)</sup> KEBER. Mikroskopische Untersuchungen über die Porosität der Körper nebst einer Abhandlung über den Eintritt der Samenzellen in das Ei. Königsberg 1854.

sammenberiefen, um ihnen den Befund zu zeigen und Zeugniß von ihnen ablegen zu lassen.

Schon ein Jahr nach KEBER's letzter Abhandlung erschienen weitere Untersuchungen von NEWPORT, BISCHOFF und MEISSNER.

NEWPORT<sup>1)</sup> theilt in den Philosophical Transactions Beobachtungen mit, nach denen er das Eindringen der Spermatozoen in das Innere des Froscheies in der ersten Stunde nach der Befruchtung unmittelbar verfolgt hat, und nimmt er an, dass die Vermischung der Bestandtheile der eingedrungenen und zerfallenden Samenelemente mit der Substanz des Dotters den wahren Befruchtungsact bedingt.

Auch BISCHOFF<sup>2)</sup>, der Begründer der Contacttheorie, bestätigt jetzt selbst, wogegen er früher vielfach angekämpft hatte, den Eintritt der Spermatozoen in das Ei der Frösche und des Kaninchens. MEISSNER<sup>3)</sup> endlich beschreibt die Befruchtungsvorgänge von den Eiern verschiedener Thiere und namentlich von *Ascaris mystax*, welche nach NELSON's Vorgang ein Hauptuntersuchungsobject in dieser Frage geworden war. Die Eier von *Ascaris mystax* sollen eine Mikropyle besitzen, durch welche die Samenkörperchen in grösserer Anzahl eindringen. Im Dotter sollen dieselben sich allmählig immer mehr abrunden und schliesslich zu grösseren oder kleineren sphärischen Fetttropfen werden, die sich in Aether lösen und die nicht eine Spur ihrer Vergangenheit mehr verrathen. Mehrere Fetttropfen sollen zu einem zusammenfliessen und endlich mit dem Dotter sich mischen. Der Theil des Samenkörperchens, welcher die Fettmetamorphose eingeht, soll der wichtigste Theil, das eigentlich befruchtende sein. Ferner schildert MEISSNER die Mikropyle an verschiedenen Insecteneiern und theilt einen Befund mit, dem zu Folge er an Kanincheneiern, die schon im Stadium der Keimblase sich befanden, Spermatozoen zwischen den Zellen gesehen hat.

Die Untersuchungen MEISSNER's über *Ascaris mystax* erfuhren ein ähnliches Schicksal wie KEBER's Arbeiten, indem sie einen lebhaften

<sup>1)</sup> NEWPORT. On the Impregnation of the Ovum in the Amphibia. Philosophical Transactions 1853. T. II. Referirt nach CANSTATT's Jahresbericht. Würzburg 1855. Band I.

<sup>2)</sup> BISCHOFF. Bestätigung des von Dr. NEWPORT bei den Batrachiern und von Dr. BARRY bei dem Kaninchen behaupteten Eindringens der Spermatozoiden in das Ei. Giessen 1854.

<sup>3)</sup> MEISSNER. Beobachtungen über das Eindringen der Samenelemente in den Dotter. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. VI 1855.



Widerspruch hervorriefen, so von Seiten BISCHOFF'S<sup>1)</sup>, CLAPARÈDE'S<sup>2)</sup> und MUNK'S<sup>3)</sup>. CLAPARÈDE, welcher uns am vorurtheilsfreisten untersucht zu haben scheint, zeigt, dass MEISSNER'S Mikropyle bei den Eiern von *Ascaris mystax* nicht besteht, dass die von NELSON und MEISSNER über die Befruchtung mitgetheilten Beobachtungen unzureichend sind, um das Eindringen der Spermatozoen festzustellen; dass endlich die Theorie der Umwandlung der Samenkörperchen in Fett jeden festen Grundes ermangelt und dieselbe durchaus nicht aufrecht erhalten werden kann.

Eine weitere Arbeit MEISSNER'S<sup>4)</sup> über die Befruchtung von *Echinus esculentus* stand mir leider nicht im Original zur Verfügung. Wie ich aber aus einem Referat in CANSTATT'S Jahresberichten<sup>5)</sup> ersehe, beschreibt MEISSNER eine Mikropyle in den Hüllen des Seeigeleies. Von den zahlreichen Spermatozoen, die sich in reichlicher Menge an der Mikropyle ansammeln, sollen nur wenige in den Dotter eindringen.

Wenn ich die mitgetheilten Untersuchungen einer Beurtheilung unterwerfe, so vermisst man in dem grössten Theil derselben in hohem Grade eine sachgemässe Darstellung und Deutung der beobachteten Thatsachen. Denn wie hätte sonst KEBER den Körper, den er ein viertel Jahr lang an derselben Stelle liegend fand, und wie hätte MEISSNER Fetttropfen für umgewandelte Spermatozoen erklären dürfen. Da ferner nie die angewandte Untersuchungsmethode mitgetheilt und objectiver Befund und Beurtheilung nicht genügend auseinandergehalten worden ist, so ist es wirklich schwierig, ein richtiges Urtheil darüber sich zu bilden, wie vieles von den älteren Forschern richtig beobachtet worden ist. Jedenfalls aber beschränken sich die wissenschaftlichen Errungenschaften aus den angeführten Arbeiten, soweit sie über den Befruchtungsact handeln, auf den Nachweis einer Oeffnung in den Hüllen vieler Eier, der sogenannten Mikropyle (KEBER) und auf den Nachweis der Spermatozoen innerhalb der Dotterhaut

1) BISCHOFF. Ueber Ei- und Samenbildung und Befruchtung bei *Ascaris mystax*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VI.

2) CLAPARÈDE. Ueber Eibildung und Befruchtung bei den Nematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IX.

3) MUNK. Ueber Ei- und Samenbildung und Befruchtung bei den Nematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IX.

4) MEISSNER. Ueber die Befruchtung der Eier von *Echinus esculentus*. Verhandl. der naturf. Gesellschaft in Basel. Basel 1856.

5) CANSTATT'S Jahresbericht über die Fortschritte der gesammten Medicin im Jahre 1856. Würzburg 1857. pag. 147.

und im Dotter. Dagegen hat keiner der angeführten Forscher die weiteren Schicksale eines in den Dotter eingedrungenen Samenkörperchens richtig beobachtet.

In den nun folgenden Jahren scheint das Interesse für die Vorgänge bei der Befruchtung mehr und mehr abgenommen zu haben. Zwar finden sich noch hie und da kleinere Mittheilungen über ein Verschmelzen der Spermatozoen mit dem Dotter, dagegen ist mir eine umfassendere und speciell auf diesen Gegenstand gerichtete Untersuchung aus diesem Zeitabschnitt nicht bekannt. Die neuesten Beobachtungen über den Vorgang der Befruchtung hat BÜTSCHLI<sup>1)</sup> mitgetheilt. »Bei *Cephalobus rigidus*, einem sehr günstigen Objecte, soll das vom Eierstock sich lösende unterste Ei, sobald es das erste Spermatozoon der Samenblase erreicht, sich augenblicklich mit demselben vereinigen, indem es dasselbe mit sich reissend, es lang auszieht. Das Spermatozoon soll sich der Oberfläche des Dotters anschmiegen und wie es scheint, schon nach dem Eintritt des Eies in den Uterus vollständig mit dem Dotter verschmolzen sein.« Zu einer etwas anderen Auffassung ist BÜTSCHLI bei *Cucullanus elegans* gelangt. Hier sollen die befruchteten Eier deutlich an der Oberfläche des Dotters eingesenkte Spermatozoen als ein Häufchen dunkler Körner, die von einem hellen Hofe umgeben sind, erkennen lassen; es soll also das Spermatozoon vorerst nicht mit dem Dotter verschmelzen und sich auch noch eine gewisse Zeit, während welcher wichtige Entwicklungsvorgänge verlaufen, auf der Oberfläche des Dotters deutlichst erhalten.« Den Moment der Befruchtung selbst hat BÜTSCHLI nicht gesehen, da die Untersuchung der sehr empfindlichen Eier in zwei-procentiger Essigsäure vorgenommen wurde.

Wenn ich jetzt auf das zusammengestellte literarische Material einen Rückblick werfe um ein allgemeines Resultat aus demselben zu erhalten, so kann ich den Stand der Befruchtungslehre, wie er nach den vorliegenden Beobachtungen sich ergibt, nicht besser kennzeichnen als mit den Worten, in welchen WUNDT<sup>2)</sup> in seinem Lehrbuch der Physiologie die Befruchtung schildert. »Die wesentliche Bedingung der Befruchtung,« heisst es daselbst, »ist höchst wahrscheinlich das Eindringen der Samenkörperchen in den Eihalt, das in den ver-

<sup>1)</sup> BÜTSCHLI. Vorläufige Mittheilung über Untersuchungen betreffend die ersten Entwicklungsvorgänge im befruchteten Ei von Nematoden und Schnecken. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXV.

<sup>2)</sup> WUNDT. Lehrbuch der Physiol. der Menschen 1873. pag. 250.



schiedensten Wirbelthierclassen nachgewiesen werden konnte. Nachdem die Samenkörperchen in das Ei eingedrungen sind, verlieren sie sehr schnell ihre Beweglichkeit und lösen sich im Dotter auf. Eine Theorie oder auch nur irgend begründete Hypothese über die Natur der Vorgänge, durch welche die Samenelemente nach ihrem Eindringen in den Dotter in diesem den Entwicklungsprocess anregen, besitzen wir nicht<sup>1)</sup>.«

### III. Abschnitt.

#### Die Eiführung.

Zur Untersuchung der Theilungsvorgänge an thierischen Zellen sind wohl die geeignetesten und daher auch die am meisten angewandten Objecte die kleineren und durchsichtigen Eier niedriger wasserbewohnender Thiere, welche ihre Geschlechtsproducte zur Zeit der Reife aus ihrem Körper entleeren. Einmal erhält hier der Beobachter die seltene Gelegenheit, an dem in seinem natürlichen Medium gelassenen lebenden Objecte die Theilungsvorgänge unmittelbar unter dem Mikroskop zu verfolgen, ausserdem aber kommt es ihm auch noch bei der Untersuchung sehr zu Statten, dass am Ei wie bei keiner andern Zelle die Theilungen in rascher Aufeinanderfolge in einem kurzen Zeitraum sich vollziehen, und dass der Beobachter es ganz in seiner Hand hat, zu einer bestimmten Zeit durch Vornahme der künstlichen Befruchtung die Entwicklung einzuleiten und dieselbe von Anfang bis zu Ende Schritt für Schritt zu verfolgen.

Um bei der Eiführung in die Veränderungen, welche im Dotter

<sup>1)</sup> Zu demselben Resultat sind bis jetzt die Botaniker in der Erkenntniss des Befruchtungsvorganges gelangt. »Nach dem gegenwärtigen Stande der Beobachtungen« — sagt SACHS in seinem Lehrbuch der Botanik (1874. pag. 871 bis 872), — »darf man annehmen, dass die Befruchtung immer in einer Vermischung der befruchtenden Substanz der männlichen Zelle mit dem Protoplasma der weiblichen besteht; bei der Conjugation ist die Vermischung durch die Verschmelzung beider Zellen gegeben; bei der Befruchtung der Oedogonien und Vaucherien wurde von PRINGSHEIM das Eindringen des Spermatozoids in das Protoplasma der Eizelle und seine Auflösung in diesem beobachtet; die Spermatozoiden der Muscineen und Farne wurden von HOFMEISTER, die der Marsilien von HANSTEIN bis in die Archegonien, die der Farne von STRASBURGER bis in die Eizelle hinein verfolgt.«

und namentlich am Kern sich abspielen, einen Einblick zu gewinnen, haben sich meist die älteren Forscher und in der neueren Zeit auch AUERBACH auf die Beobachtung eines geeigneten Objectes im frischen Zustande beschränkt. Wie wir indessen aus dem Folgenden sehen werden, ist diese Untersuchungsweise, für sich allein ausgeübt, durchaus nicht im Stande uns mit den Veränderungen bei der Theilung bekannt zu machen. Denn viele Vorgänge entziehen sich bei der Beobachtung des lebenden Objectes der Wahrnehmung deswegen, weil auf gewissen Entwicklungsstadien der Kern und die ihn zunächst umgebenden Dottertheile von so gleichartiger Lichtbrechung werden, dass sie selbst mit guten Mikroskopen nicht mehr unterschieden werden können. Hier ist es denn geboten, die in der mikroskopischen Technik gebräuchlichen Reagentien bei der Untersuchung mit zu Hilfe zu ziehen. Durch sie allein können wir die im frischen Zustande nicht mehr wahrnehmbaren Verschiedenheiten zwischen dem Kern und der ihn umgebenden Substanz künstlich steigern und für unser Auge wieder erkennbar machen, indem wir entweder durch Säuren die Eiweisskörper in verschiedener Weise zur Gerinnung bringen oder ihre verschiedene Imbibitionsfähigkeit in Färbungsflüssigkeit zu ihrer Unterscheidung benutzen.

Wenn somit nicht in Abrede gestellt werden kann, dass an zweckmässig behandelten Präparaten vieles besser als am lebenden Objecte erkannt werden kann, so darf deswegen dennoch die Untersuchung im frischen Zustand nicht unterschätzt oder gar bei Seite geschoben werden. Um die einzelnen durch Reagentien conservirten Entwicklungsstadien recht zu deuten, müssen wir zuvor an einem lebenden Objecte den ganzen Furchungsprocess verfolgt und gesehen haben, wie die besonders charakteristischen Stadien entstehen und in andere sich umwandeln. Die Untersuchung der Eifurchung im frischen Zustande muss die Grundlage bilden, an welche sich dann weiterhin die durch Reagentien erhaltenen Bilder bestätigend und ergänzend anschliessen.

Wie diese Gesichtspuncte den Gang der Untersuchung geregelt haben, so mögen sie auch für den Gang der Darstellung massgebend sein. Im Folgenden werde ich daher zunächst die Erscheinungen, soweit sie an dem sich furchenden Ei erkannt werden können, im Zusammenhang schildern, alsdann die Bilder beschreiben, welche Reagentien von den einzelnen Stadien liefern. Durch Combination der beiden Beobachtungsreihen werden wir erst das Gesamtergebniss von den Vorgängen bei der Eifurchung erhalten.



Wenn man ein sich furchendes Ei während mehrerer Stunden beobachten will, müssen einige Vorsichtsmaassregeln getroffen werden. Die Seeigeleier sind nämlich gegen äussere Einflüsse sehr empfindlich und vertragen weder einen leichten Druck des Deckgläschens noch Veränderungen im Concentrationsgrad des Meerwassers, sofern dieselben nicht ganz allmählig und in geringem Maasse erfolgen. Wenn man zum Beispiel zu einem Tropfen Meerwasser, welches einige Zeit unter dem Deckgläschen gestanden hat, einen frischen Tropfen vom Rande her zufließen lässt, so kann man sicher sein, dass plötzlich alle Eier absterben. — Bei der Empfindlichkeit des Untersuchungsobjects gegen Druck konnte die Compressionsmethode, durch welche AUERBACH bei den Nematodenciern so viel erreicht hat, nicht mit Vortheil benutzt werden. Die von mir getroffenen Vorkehrungen bei der Beobachtung bestanden nun einmal darin, dass ich die Ecken des Deckgläschens mit Wachsfüsschen versah, so dass es auf die darunterliegenden Eier keinen Druck mehr ausüben konnte. Ferner habe ich das Verdunsten des Meerwassers bei länger dauernder Beobachtung dadurch zu beschränken versucht, dass ich um den Rand des Deckgläschens einen Wachsrahmen herumlegte. Bei Befolgung dieser Vorsichtsmaassregeln gelang es mir einzelne Eier von der Befruchtung bis zur Vier- und Aechttheilung zu beobachten.

Nach diesen Bemerkungen nehme ich den Faden der Darstellung wieder bei jenem Entwicklungsstadium auf, wo ich ihn im zweiten Theile dieser Arbeit fallen gelassen habe.

Wie bereits gezeigt, entsteht etwa eine viertel Stunde nach eingeleiteter Befruchtung durch die Verschmelzung des Ei- und Spermakerns ein einfacher, central gelegener, kugelig Kern, der Furchungskern, um welchen das Protoplasma bis zum Rand der Dotterkugel eine strahlenartige Anordnung besitzt (Fig. 11). Allmählig sammelt sich jetzt in seiner nächsten Umgebung eine homogene körnchenfreie Substanz an. Wenn man jetzt ein genaues Augenmerk auf den Kern richtet, so wird man erkennen, dass derselbe nicht immer kugelig beschaffen ist, sondern bald hier bald da kleine Ausbuchtungen und Einziehungen zeigt, mit einem Worte, dass der Kern seine Gestalt amöboid verändert. Hierdurch und durch die Umlagerung mit einer Rinde körnchenfreien Protoplasmas erklärt es sich, dass im Allgemeinen die Kerncontouren jetzt minder deutlich als im unbefruchteten Zustande hervortreten. Nach einiger Zeit führen die Formveränderungen am Kern zu einer bleibenden Verlängerung des-

selben. Die Endpunkte seines längsten Durchmessers wollen wir als die Pole des Kerns bezeichnen. An den beiden Kernpolen treten in dem Dotter eine Reihe eigenthümlicher und wichtiger Erscheinungen auf. Allmählig sammelt sich an ihnen eine völlig homogene Substanz an und bildet um dieselben einen zunächst kleinen Hof. In der Umgebung des Hofes ordnen sich die Dotterkörnchen in Radien an, die auf die Kernpole als gemeinsames Centrum gerichtet sind. Indem sich nun einerseits der körnchenfreie Hof immer mehr allseitig vergrößert, andererseits die ihn umgebenden Körnchenradien durch Anlagerung neuer Körnchen an ihre Enden sich verlängern, entstehen in der Eizelle zwei kleine helle Sonnen, zwischen welchen der Kern als Verbindungsstück mitten innen liegt (Fig. 16 a). Die beiden Sonnen fahren fort langsam zu wachsen (Fig. 16 b) und übertreffen schliesslich den Kern an Ausdehnung<sup>1)</sup>. Während dieser Veränderungen sind an den beiden Polen die Contouren des Kerns undeutlich geworden, doch gewann ich bei aufmerksamer Beobachtung den Eindruck, als ob jederseits ein Fortsatz bis zum Mittelpunct jeder Sonne sich hineinerstreckte. Ein völlig klares Bild konnte ich indessen nie erhalten, auch dann nicht, wenn ich mit dem Deckglas eine leichte Compression auf das Ei ausübte. Wenn die beiden Sonnen den Kern an Grösse bedeutend übertreffen, dann tritt endlich ein Stadium ein, wo der letztere sich vollständig der Beobachtung am lebenden Objecte entzieht. Trotzdem ich oftmals in dem fraglichen Augenblicke den Kern scharf und unausgesetzt im Auge behielt, so sah ich ihn plötzlich undeutlich werden und rasch spurlos verschwinden, ohne dass ich jemals im Stande gewesen wäre mir ein Urtheil darüber zu bilden, wodurch das Schwinden des Kerns veranlasst worden wäre.

Mit dem scheinbaren Untergange des Kerns ist im Eidotter ein Bild entstanden, welches von einigem Bestande ist, der Theilung

<sup>1)</sup> In einigen Fällen habe ich eine Modification dieses Entwicklungsganges beobachtet. Die an den beiden Polen des ovalen Kerns sich ansammelnde homogene Substanz verlängerte sich ziemlich bedeutend nach den zwei entgegengesetzten Richtungen und es entstand so etwa eine halbe Stunde nach der Befruchtung das in Figur 15 dargestellte Bild. Mitten durch das Ei verläuft hier ein heller körnchenfreier Streifen oder Stab, in dessen Mitte der ovale Kern liegt. Um den Stab, besonders aber um die Enden desselben sind die Dotterkörnchen in Radien angeordnet, in einer Weise, welche durch die gegebene Abbildung besser als durch Worte veranschaulicht wird.



unmittelbar vorausgeht und zu den am meisten charakteristischen gehört. Wie Figur 17 zeigt, befinden sich in dem Eicentrum nahe bei einander zwei runde körnchenfreie Stellen, die, wenn wir sie uns körperlich vorstellen, eine Kugelform und einen Durchmesser von 28,5  $\mu$  besitzen. Unter einander hängen sie durch einen schmalen körnchenfreien Streifen zusammen, welcher die Stelle einnimmt, wo früher der vacuolenartige Kern gelegen hatte. Der Streifen ist bögelförmig gekrümmt. Wir müssen daher, wenn der Bogen des Verbindungsstückes nach unten am Beobachtungsobject gerichtet ist, den Tubus des Mikroskops etwas senken, um die Verbindung zwischen beiden Sonnen wahrzunehmen. Um jede Sonne, welche durch ihre helle homogene Beschaffenheit aus der körnigen Umgebung recht deutlich hervortritt, sind die Dotterkörnchen in Radien angeordnet, welche einerseits fast bis zur Eioberfläche reichen, andererseits in einer Ebene endigen, welche man durch die Mitte der Figur senkrecht zum Verbindungsstück hindurchlegt. Durch diese Ebene wird das Ei in zwei Hälften zerlegt, deren jede eine Sonne mit ihrem Strahlenbereich enthält. Ich werde dieselbe von hier ab als Theilungsebene bezeichnen. In ihr treffen sich die medianen Strahlen beider Eihälften unter einem stumpfen oder spitzen Winkel. Die Abgrenzung der Körnchenstrahlen gegen die homogene Substanz geschieht nicht in einer Fläche, vielmehr springen einzelne Radien weiter, andere weniger weit gegen den Mittelpunkt der Sonne vor, so dass dieselbe auf dem Durchschnitt eine gezackte Umrandung erhält. Noch anschaulicher lässt sich die Vertheilung und das Lageverhältniss von Körnchen und homogener Substanz zu einander darstellen, wenn wir bei der Beschreibung von letzterer ausgehen. Wir finden dann, dass in der Mitte jeder Eihälfte die homogene Substanz eine kugelförmige Anhäufung bildet und von diesem Centrum nach der Peripherie sich in radienartig angeordnete breite Keile fortsetzt, dass diese Keile sich sehr rasch theilen und in feine Strahlen zerfallen, welche dicht beisammen liegen und bis zur Eiperipherie dringen. In den freigelassenen Bahnen lagern sich die Dotterkörnchen, welche daher gleichfalls Radien bilden müssen. Da sie jetzt nicht mehr gleichmässig im Dotter vertheilt sind, so liegen sie natürlich in den Radien gedrängter als zuvor hintereinander.

Die hier geschilderte, etwa eine viertel Stunde vor der Theilung entstehende Figur ist von AUERBACH recht passend als die hantelförmige bezeichnet worden. Im Folgenden werde ich auch diese Benennung beibehalten und werde ich, um mich kürzer aus-

drücken zu können, von einer Hantelfigur und einem Hantelstadium der Eitheilung sprechen.

Da die Seeigeleier kugelförmig beschaffen sind und in Folge dessen keine feste Lage auf dem Objectträger einnehmen, so erhält man von der Hantelfigur, wie auch von den übrigen Entwicklungsstadien die mannigfaltigsten Bilder. Es kann zum Beispiel das Ei derartig liegen, dass die eine Kugel der Hantel nach unten, die andere nach oben gerichtet ist. Man erblickt dann nur eine Sonne im Gesichtsfeld und erst bei tieferer oder höherer Einstellung wird man die zweite gewahr.

Mit der Darstellung der Veränderungen des Kerns und der ihn umgebenden Dottertheile beschäftigt, habe ich bisher eine Erscheinung unerwähnt gelassen, welche auf der Dotteroberfläche verläuft. Zur Zeit ungefähr, wo der Kern sich zu strecken und an seinen Polen sich je eine körnchenfreie Stelle zu bilden beginnt, verliert das Ei seine ursprüngliche glatte Begrenzung (Fig. 16a). Es entstehen Ein- und Ausbuchtungen, welche seiner Oberfläche ein höckeriges Aussehen verleihen. Durch häufig erneute Untersuchung konnte ich feststellen, dass diese Erscheinung mit Regelmässigkeit in dem genannten Stadium eintritt und daher ein gesetzmässiger Vorgang ist, der mit den inneren Umlagerungen der Protoplasmatheile zusammenhängt. Wenn die Hantelfigur sich auszubilden beginnt, nimmt das Ei auch nach und nach wieder seine ursprüngliche runde Form mit glatter Oberfläche an.

Das Endresultat der von mir auf den vorhergehenden Seiten geschilderten Vorgänge besteht in einer Umlagerung des gesammten Ei-Inhalts und in einer Vertheilung desselben auf zwei gleiche Hälften, deren jede ein homogenes Centrum und eine körnige strahlig differenzirte Rindenschicht besitzt. Dieses Resultat ist etwa eine Stunde nach eingeleiteter Befruchtung vollständig erreicht. Es beginnt nun eine zweite Reihe von Erscheinungen, welche in der Bildung zweier Tochterzellen mit je einem central gelegenen kugligen Kern ihren Abschluss finden. Zunächst verliert das Ei seine kugelförmige Beschaffenheit, indem es sich der Länge der Hantel entsprechend etwas streckt und hierdurch eine mehr ovale Form annimmt (Fig. 17). Bald darauf sieht man in der Theilungsebene eine ringförmige Einschnürung entstehen, welche das erste Anzeichen der beginnenden Theilung ist. Da der Vorgang sich von hier ab in wenigen Minuten vollzieht, so ist er von Anfang bis zu Ende leicht unter dem Mikroskop zu verfolgen. Man sieht nun, wie die



ringförmige Furche immer tiefer einschneidet (Fig. 18) und wie in Folge dessen beide Eihälften sich weiter von einander entfernen, so dass das gesammte Ei eine bedeutende Streckung in einer Richtung erfährt. Zu dieser Zeit kann man die Gestalt des Eies ungefähr mit derjenigen einer Sanduhr vergleichen. Zwei sich kugelförmig abrundende Eihälften hängen durch einen dünner und dünner werdenden Hals zusammen. Indem derselbe schliesslich ganz von der ringförmigen Furche durchschnitten wird, ist die Zweitheilung vollzogen. Die beiden Segmente, welche im Verlauf der Theilung sich von einander entfernt und abgerundet haben, legen sich jetzt wieder dicht aneinander und platten sich an der Berührungsfäche so vollkommen ab, dass jedes Theilstück nahezu einer Halbkugel gleicht (Fig. 19). Das zweigetheilte Ei wird hierdurch äusserlich wieder dem ungetheilten ähnlich, indem auf der Oberfläche nur eine leichte Furche und auf dem Durchschnittsbild eine zarte Trennungslinie den stattgehabten Vorgang andeutet (Fig. 20). Während der Theilung hat sich die Membran des Eies in die entstehende Furche eine Strecke weit mit eingesenkt, indem sie sich in einzelne Falten zusammengelegt hat (Fig. 18). Nach vollendeter Furchung nimmt sie dann ihre frühere Lage und Beschaffenheit wieder an. Unmittelbar während und nach der Theilung vollziehen sich auch im Innern des Eies eine Reihe wichtiger Veränderungen. Die beiden Theile der Hantelfigur rücken, je mehr die Furche einschneidet, um so weiter auseinander und verändern hierbei ihre Form, indem jede Kugel sich parallel zur Theilungsebene ausbreitet und in entgegengesetzter Richtung abflacht. Hierdurch verwandelt sie sich in eine nach der Theilungsebene zu concav gekrümmte dicke Scheibe, deren Mittelpunkt mit dem Mittelpunkt der entgegengesetzten Scheibe nach wie vor durch einen dünnen, jetzt bedeutend in die Länge gezogenen Stiel zusammenhängt. Die Dotterkörnchen sind noch deutlich strahlenförmig um die helle Figur angeordnet. Während aber im Hantelstadium die nach der Theilungsebene ausstrahlenden Radien unter einem Winkel sich trafen, so hat sich jetzt bei der stattgehabten Verlängerung des Eies der Winkel ausgeglichen. Es verlaufen daher gerade gestreckte oder leicht gebogene Reihen von Dotterkörnchen von einer Scheibe zur anderen, dem Verbindungsstiel derselben parallel, durch den Hals des sanduhrförmig gestalteten Eies. Kurz vor oder unmittelbar nach der Durchschneidung sieht man in einiger Entfernung von der Theilungsebene in dem Verbindungs-

stiel plötzlich je eine helle kleine Stelle auftauchen. Anfänglich unregelmässig begrenzt wird sie nach und nach deutlicher und rundet sich zu einer kleinen Kugel ab, die langsam an Grösse zunimmt. Die neugebildete Kugel, welche durch ihren helleren Inhalt kenntlich aus dem homogenen Protoplasma deutlich hervorleuchtet, ist der Kern der Tochterzelle. So ist das in Figur 19 (untere Eihälfte) dargestellte Bild entstanden. In jeder Eihälfte erblickt man eine flache pilzhutförmig ausgebreitete Scheibe von körnchenfreier Substanz, von welcher ein dünner Stiel nach der Berührungsfläche der beiden Segmente verläuft. In dem Stiel erkennt man excentrisch in der Tochterzelle liegend den wieder wahrnehmbar gewordenen Kern. Dieses Stadium ist indessen nur von ganz vorübergehender Dauer, indem sich einestheils die Verschiedenheiten in der Vertheilung der Körnchen und der homogenen Substanz allmählig ausgleichen, andererseits der Kern seine Lage verändert. Zunächst verliert sich die strahlenartige Anordnung der Dotterkörnchen, dann verschwindet der Stiel der hellen Figur; der Kern entfernt sich mehr von der Durchschnittsebene und wandert zum Theil in die helle Scheibe hinein (Fig. 19 obere Eihälfte). Dieselbe bleibt am längsten bestehen, verkleinert sich aber weiterhin auch mehr und mehr, indem Dotterkörnchen in sie hineindringen, und schwindet endlich ganz bis auf einen kleinen Hof an zwei Seiten des Kerns.

So sind aus der ersten Furchungskugel zwei Tochterzellen entstanden, in deren Inhalt die Dotterkörnchen wieder gleichmässig vertheilt sind und deren jede einen nahezu central gelegenen grossen Kern besitzt. Der erste Theilungsact ist hiermit vollkommen abgeschlossen.

Die jetzt eingetretene Ruhe ist nur von kurzer Dauer, denn schon nach etwa fünf Minuten machen sich die ersten Vorgänge, welche die Viertheilung des Eies einleiten, dem Beobachter bemerkbar. Wieder erleidet der Kern amöboide Veränderungen seiner Form, welche zu einer Streckung desselben führen, wieder sammelt sich an seinen zwei Polen eine homogene Substanz an, in deren nächster Umgebung die Dotterkörnchen sich in Rädien hintereinander anordnen. Dann vergrössern sich die hellen Stellen und rücken etwas auseinander, während der Kern spindelförmig wird und seine Enden in die Mitte der körnchenfreien Stellen hineinragen (Fig. 20). Bei diesen Umwandlungen werden die Contouren des Kerns Schritt für Schritt undeutlicher, bis er endlich sich der genauen Wahrnehmung entzieht. So erhalten wir wieder das jeder Theilung vorausgehende



besonders charakteristische Hantelstadium: zwei helle Sonnen, von denen Körnchenradien bis zur Peripherie ausstrahlen, verbunden durch einen schwach gekrümmten körnchenfreien Stiel (Fig. 20). In letzterem glaubte ich öfters noch den Kern als einen helleren stabförmigen Körper, dessen beide Enden bis in die Mitte jeder Sonne reichten, liegen zu sehen; doch konnte ich seine Contouren nicht so deutlich unterscheiden, dass ich eine bestimmte Vorstellung von ihm erhalten hätte.

Nach etwa einer halben Stunde tritt an der gewölbten Fläche jeder Halbkugel eine Furche senkrecht zum Stiel der Hantel auf und führt in der schon früher geschilderten Weise zur Viertheilung. Wieder breitet sich der Kopf der Hantel in jedem Theilstück scheibenförmig aus, dann taucht in dem Stiel nahe an der Theilungsebene eine kleine helle Stelle auf, die sich vergrössert, ihre Umrisse amöboid verändert, endlich Kugelgestalt annimmt und eine Grösse von  $13 \mu$  erreicht. Währendem wird die radienartige Anordnung der Körnchen immer unkenntlicher, die körnchenfreie Figur verkleinert sich und verschwindet dann ganz, der Kern rückt in die Mitte des Segmentes, dessen Dotterkörnchen sich gleichmässig vertheilt haben. Hiermit ist der zweite Act der Furchung wieder abgeschlossen.

In derselben Weise vollziehen sich nun auch die übrigen Theilungen, soweit ich dieselben verfolgt habe. Von denselben will ich nur das hervorheben, dass die Veränderungen in allen Theilstücken fast genau gleichzeitig eintreten und dass jede ihren Abschluss findet in der Bildung eines central gelegenen kugeligen Tochterkerns. Alle neu entstehenden Kerne der ersten Furchungsstadien sind von gleicher Beschaffenheit wie der Kern der ersten Furchungskugel; sie sind membranlos und aus einer gleichartigen homogenen Substanz gebildet. Auch in ihrer Grösse stimmen sie nahezu überein. Wenn wir zum Beispiel den Durchmesser des Kerns eines Segmentes der Zwei- und Viertheilung mit dem Durchmesser des ersten Furchungskerns vergleichen, so finden wir nur geringe Differenzen, indem wir in den genannten Fällen ungefähr den Werth  $13 \mu$  erhalten. Nach jeder neuen Eitheilung hat mithin eine beträchtliche Vermehrung der Kernmasse stattgefunden.

Zum Schlusse dieser Schilderung, welche die Beobachtungen am lebenden Objecte umfasst, will ich noch eines öfters aufgefundenen Bildes gedenken, das eine Abweichung vom normalen Verlauf der

Furchung darstellt und insofern von Interesse ist, als es uns einen Anhaltspunct zur Beurtheilung der Vorgänge bei der Zelltheilung später liefern wird. Die Abweichung besteht darin, dass ich in zwei- oder vier-getheilten Zellen nach dem Hantelstadium zwei kugelige Kerne in einem Segmente auftreten sah. Da in keinem dieser Fälle bei fortgesetzter Beobachtung eine Theilung der Dottermasse nachfolgte, so ist der abweichende Befund offenbar dadurch hervorgerufen worden, dass die Eier in der Vorbereitung zur Zweitheilung langsam abgestorben sind.

Bei der Untersuchung der Eifurchung am lebenden Objecte haben wir eine Reihe von Bildern kennen gelernt, in welchen die Umriss des Kerns nicht mehr vollkommen scharf wahrzunehmen waren, und endlich andere Bilder, in welchen der Kern vollständig verschwunden zu sein schien. Um mir hauptsächlich über diese Stadien weitere Aufklärung zu verschaffen, habe ich die befruchteten Eier auf den einzelnen hier besonders in Frage kommenden Entwicklungsstufen mit Reagentien in verschiedener Weise behandelt. Die lehrreichsten und besten Präparate habe ich hierbei durch die schon oben beschriebene Abtödtung der Eier in Osmiumsäure und Färbung in BEALE'schem Carmin gewonnen. Durch diese Behandlung bleibt zwar die radienartige Anordnung der Dotterkörnchen nur in Spuren erhalten, dagegen erkennt man noch deutlich die körnchenfreien Stellen im Dotter und die auf sie zurückführbaren Figuren. Namentlich aber erhält man in die Veränderungen des Kerns einen besseren Einblick, als ich ihn mir durch andere Reagentien verschaffen konnte.

In zweiter Reihe verdienen dünne Essigsäure- und Chromsäurelösungen angewandt zu werden. Durch diese Reagentien tritt namentlich die strahlige Differenzirung des Protoplasma selbst noch deutlicher als im frischen Zustande hervor. Doch ist diese Art der Einwirkung zugleich auch die Ursache, dass man vom Kern weniger gute Bilder erhält, indem seine Umriss von den Körnchenstrahlen etwas verdeckt werden. Beim Gebrauch der Chromsäure müssen die Eier, nachdem sie etwa eine viertel Stunde in der Lösung gelegen haben, sehr sorgfältig ausgewaschen werden. Zur weiteren Aufhellung kann dann Glycerin mit Vortheil in Anwendung kommen.



Ebenso liefert längeres Einlegen in BEALE'sches Carmin brauchbare Färbungsbilder.

An Carmin-Osmiumpräparaten, an welche ich mich zunächst halten werde, sehen wir, dass in Eiern, die eine halbe Stunde nach vollzogener Befruchtung abgetötet worden sind, der Kern in einer Richtung sich verlängert und eine eiförmige Beschaffenheit angenommen hat (Fig. 27 *b*). Zuweilen sind die beiden Pole des Kerns abgestutzt, so dass eine Fass- oder Tonnenform entstanden ist (Fig. 27 *c*). Der Kerninhalt ist gleichmässig homogen geronnen und gleichmässig in Carmin gefärbt. Eine viertel Stunde später abgetötete Eier zeigen eine noch bedeutendere Streckung des Kerns, dessen Länge die Breite um das doppelte bis dreifache übertrifft (Fig. 24). An seinen beiden Enden findet sich, wie ich dies vom lebenden Objecte schon beschrieben habe und wie es auch an Färbungspräparaten zu erkennen ist, ein Hof von körnchenfreier Substanz. Die Form des Kerns ist jetzt etwa eine spindelförmige. Die Spitze der Spindel, welche leicht umgekrümmt ist, nimmt gerade die Mitte der körnchenfreien Stelle ein und tritt als ein besonders deutlich erkennbares dunkler geronnenes Korn hervor. Auf einem noch etwas weiter vorgerecktem Stadium lässt der verdickte mittlere Theil der Spindel eine Anzahl dunkler geronnener in Carmin stärker gefärbter Fäden oder Stäbchen erkennen, welche parallel zu seiner Längsaxe angeordnet sind (Fig. 22 und 28 *e*). Wenn man nun das Präparat so wendet, dass die Spitze der Spindel nach oben sieht, so erblickt man bei Einstellung des Mikroskops auf die Mitte derselben einen kreisförmigen Haufen dunkelroth gefärbter Körner (Fig. 27 *a* u. *d*). Dieselben sind die optischen Durchschnitte der Stäbchen. Wie die stärkere Färbung in Carmin lehrt, bestehen die Stäbchen aus verdichteter Kernsubstanz. Daher werde ich auch den so eigenartig differenzirten Theil des Kerns als *mittlere Verdichtungszone* benennen.

Eine sehr weitgehende Veränderung hat der Kern zur Zeit, wo die hantelförmige Figur entstanden ist, also etwa eine Stunde nach der Befruchtung erlitten (Fig. 23). Während im frischen Zustand keine Spur von einem Kern mehr aufzufinden war, kann man nach der Osmium-Carminbehandlung in der Mitte des Eies einen langen bandförmig aussehenden Körper erkennen, der ein wenig stärker als seine Umgebung roth gefärbt ist. Die Farbendifferenzen treten bei schwacher Vergrößerung deutlicher, als bei starken Systemen hervor. Wie man sich durch verschiedene Einstellung des Tubus und durch

Umlagerung des Präparates überzeugen kann, ist das Band nach Art eines Bügels leicht gekrümmt. Sein mittlerer Theil nimmt die Stelle des Verbindungsstiels der beiden Hantelköpfe ein, seine Enden reichen bis in die Mitte der beiden Sonnen und erscheinen hier, da sie sich in Osmiumsäure stärker schwärzen und in Carmin sich tiefer imbibiren, als dunkle scharf begrenzte Streifen.

Das Kernband ist nicht in allen seinen Theilen von einer gleichförmigen Beschaffenheit, sondern zeigt in einiger Entfernung von seinen Enden, da wo das Band in den Kopf der Hantel eindringt, je einen verdickten und dunkler gefärbten Abschnitt. Wie die oben beschriebene mittlere Verdichtungszone der Kernspindel, ist jeder Abschnitt aus einzelnen parallel neben einander liegenden, der Länge des Bandes gleich gerichteten Stäbchen zusammengesetzt, dieselben sind in ihrer Mitte verdickt und verjüngen sich nach ihren Enden. Wenn sich bei einer Verlagerung des Präparates das Band senkrecht zum Objectträger stellt, so blickt man auf zwei in einiger Entfernung übereinanderliegende Körnchenkreise. In Uebereinstimmung mit der oben gewählten Bezeichnung nenne ich diese Abschnitte die seitlichen Verdichtungszone des Kernbandes. Den zwischen beiden liegenden verdünnten Theil des Bandes bezeichne ich als Mittelstück, den in den Kopf der Hantel hineinragenden gleichfalls verdünnten Abschnitt als Endstück. An Osmium-Carminpräparaten erscheinen sie homogen und schwach geröthet; — nur hier und da glaubte ich an ihnen eine zarte Streifung wahrzunehmen. — Ferner beobachtete ich am Mittelstück zuweilen eine Einschnürung (Fig. 28d).

An weniger gelungenen Präparaten treten die Kernenden und die seitlichen Verdichtungszone allein hervor, indem die zwischen ihnen liegenden Abschnitte durch ihre Färbung sich nicht genug von der Umgebung abheben. In solchen Fällen habe ich dann oftmals die Compressionsmethode oder auch die Zerquetschung des Eies zu Hilfe genommen, um von dem Kern ein klareres Bild zu bekommen. Es lässt sich dieses Verfahren bei den homogen geronnenen Osmiumpräparaten mit Vortheil ausführen.

Bei Durchmusterung einer grösseren Anzahl von Präparaten findet man auch solche, welche zwischen dem eben und dem vor ihm beschriebenen Stadium einen Uebergang vermitteln, indem die seitlichen Verdichtungszone des Kernbandes näher beisammen liegen.

Wenn wir jetzt Eier, welche durch das Auftreten der Einschnürungsfarbe die Sanduhrform angenommen haben, genauer



durch Zuhülfenahme von Reagentien untersuchen, so zeigt sich, dass das Kernband sich verlängert hat, und dass die beiden seitlichen Verdichtungszone weiter auseinander gerückt sind und ihre streifige Differenzirung eingebüsst haben (Fig. 25). An Stelle der Stäbchen erblickt man grössere oder kleinere Körner und aus Verschmelzung derselben entstandene Tropfen. An andern Präparaten findet man nur noch eine zusammenhängende dunkel geröthete Masse mit höckeriger Oberfläche (Fig. 28 b). Das Ende des Bandes ist etwas verbreitert und seine Ecken sind in zwei Spitzen ausgezogen, welche wieder als dunklere Körner aus der hellen Figur hervorleuchten. Besonders lehrreich ist eine seitliche Ansicht des Kernbandes kurz vor der vollendeten Zweitheilung, wie solche in Figur 26 dargestellt ist. Die zu einer homogenen Masse verschmolzenen Stäbchen der Verdichtungszone bilden am Uebergang des Stiels in den Hantelkopf eine spindelförmige Anschwellung, dieselbe verlängert sich peripher in einen feinen Fortsatz, der oft nach einer Seite gekrümmt ist und in der Mitte der körnchenfreien Figur mit einer kleinen Anschwellung endet. Median hängen die beiden Spindeln durch eine feine dunkle Linie zusammen. Der periphere Fortsatz ist das Endstück, die feine dunkle Linie das Mittelstück des Kernbandes in seitlicher Ansicht.

Nach der vollendeten Theilung sieht man die spindelförmige Anschwellung sich mehr und mehr verdicken und endlich Kugelgestalt annehmen, die Fortsätze dagegen kürzer werden und verschwinden, indem sie mit der übrigen Kernmasse verschmelzen (Fig. 28 a u. c). So entsteht der runde Kern der Tochterzelle in dem als seitliche Verdichtungszone bezeichneten Abschnitt des Kernbandes.

Mit Chromsäure behandelte und in BEALE'schem Carmin gefärbte Eier liefern ähnliche Bilder, wie die hier beschriebenen Osmium-Carminpräparate, und will ich von zwei der wichtigsten Stadien eine kurze Beschreibung geben. Der obere Theil der Figur 24 zeigt uns ein Kernbild, wie es etwa drei viertel Stunden nach der Vermischung der Geschlechtsproducte entsteht. Der stark verlängerte Kern besitzt Spindelform. Seine Mitte ist dunkler gefärbt und zeigt die früher geschilderte streifige Differenzirung. An den beiden Polen des Kerns hat sich körnchenfreie Substanz zu je einer Kugel angesammelt. In dem Mittelpunct derselben erscheint das Ende der Spindel als dunkler geronnenes Korn. Am charakteristischsten für das Chromsäurepräparat sind die überraschend deutlich hervortretenden Körnchenstrahlen. Dieselben sind auf dem vorliegenden Stadium

noch auf die nächste Umgebung der hellen Stelle beschränkt und erscheinen in Folge der eingetretenen Gerinnung und Verklebung der aneinandergereihten Körnchen als kurze zum Ende der Spindel radiär gestellte dunkle Fäden. Peripher von den Fäden sind die Dotterkörnchen unregelmässig durcheinander gelagert. Bei Durchsicht einer Anzahl später abgetödteter Eier kann man an den Chromsäurepräparaten recht deutlich verfolgen, wie die Fäden sich durch Anlagerung der benachbarten Dotterkörnchen stetig verlängern, bis sie fast die Oberfläche des Eies erreichen.

Der untere Theil der Figur 24 liefert ein Chromsäurebild der Hantelfigur. Im bandförmigen Kern sind auch hier die dunkler gefärbten aus Stäbchen zusammengesetzten Verdichtungszone, ebenso die Kernenden in der Mitte jedes Kopfes der Hantel deutlich zu unterscheiden. Dagegen zeigt das Mittelstück des Bandes von der früher gegebenen Schilderung eine geringe Verschiedenheit. Während es bei Osmiumsäurebehandlung homogen erschien, erkennt man jetzt in demselben feine Streifen, welche die Stäbchen der seitlichen Verdichtungszone verbinden. An den beiden Kernenden hat sich die helle Substanz vermehrt, die Körnchenstrahlen erreichen fast die Eiperipherie.

Im Allgemeinen ist man bei Chromsäurepräparaten leichter Täuschungen ausgesetzt. So behalten zum Beispiel nach Einwirkung des Reagens der Furchungskern und die Tochterkerne, so lange sie die runde Gestalt besitzen, ihre normale Beschaffenheit nicht bei. Denn während sie im frischen Zustand ganz homogen aussehen und auch in Osmiumsäure gleichmässig gerinnen, werden dagegen durch die Chromsäure körnige Niederschläge in ihnen hervorgerufen, welche man nicht etwa für Nucleoli halten darf (Fig. 28f).

Auf die durch Essigsäure erhaltenen Bilder brauche ich nicht näher einzugehen. Wie bei Chromsäurepräparaten wird auch bei ihnen die strahlige Zeichnung im Dotter deutlicher als am lebenden Objecte erkannt, vom Kern dagegen habe ich die am wenigsten gelungenen Bilder bekommen.

Wie die auf den vorhergehenden Blättern mitgetheilte, an lebenden und an mikro-chemisch behandelten Objecten angestellte mikroskopische Untersuchung uns gezeigt hat, ist die Eitheilung ein Vorgang sehr verwickelter Art, bei welchem eine Summe sehr verschiedenartiger Bilder sich dem bewaffneten Auge darbietet.



Die bei der Eitheilung beobachteten Erscheinungen, zu deren Deutung ich jetzt übergehen will, lassen sich in zwei Gruppen sondern, von welchen die eine die Veränderungen am Kern vor, während und nach der Theilung, die andere die Veränderungen umfasst, welche im Dotter beobachtet werden können. Die Veränderungen des Kerns führen zur bandförmigen Verlängerung und Halbierung desselben und zur Bildung zweier Tochterkerne. Die Veränderungen im Protoplasma der Eizelle führen zur Sonderung des Dotters in zwei Hälften und zur vollständigen Trennung derselben durch Abschnürung. Beide Reihen von Erscheinungen begleiten sich im Verlaufe der Eitheilung der Art, dass jeder Kernform auch eine bestimmte Anordnungsweise des Protoplasma entspricht. Es muss hieraus auf einen inneren Zusammenhang zwischen beiden geschlossen werden. Bei der Beantwortung der sich uns hier aufdrängenden Frage, in welcher Weise wir uns diesen Zusammenhang vorstellen sollen, haben wir uns für eine der beiden Möglichkeiten zu entscheiden, ob der Anstoss zu den Vorgängen bei der Theilung vom Kern oder vom Protoplasma ausgeht. Wenn man sich vergegenwärtigt, wie bei der Befruchtung um den Spermakern sich homogenes Protoplasma ansammelt und eine Radienfigur entsteht, wie nach erfolgter Copulation der Kerne dieselbe Figur um den Furchungskern sich bildet und wie bei der Streckung desselben seine beiden Pole zu Mittelpuncten ähnlicher Figuren werden, dann kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die Ursache zu den beobachteten Veränderungen in den Lebenserscheinungen des Kerns zu suchen ist. Von diesem geht offenbar der Anstoss zur Theilung aus, indem in Folge der Befruchtung Kräfte, die im gebundenen Zustand im Kern vorhanden sind, sogenannte Spannkkräfte, in lebendige Kräfte umgesetzt werden. Das Protoplasma aber steht in einem abhängigen Verhältniss zum Kern, indem es auf alle Veränderungen desselben reagirt, so dass mit jeder Kerntheilung auch eine Protoplasmatheilung sich verbindet. Ich betrachte daher den Kern als ein mit activen Kräften ausgerüstetes automatisches Centrum in der Zelle.

Welcher Art die im Kern wirkenden Kräfte sind, das ist eine schwer zu beantwortende Frage, zu deren befriedigender Lösung die mikroskopische Beobachtung uns nur geringe Anhaltspuncte liefert. Doch will ich dieselben, soweit es zulässig erscheint, benutzen und durch eine Deutung der einzelnen Erscheinungen einen ungefähren Einblick in den Theilungsvorgang zu gewinnen versuchen.

Die Kräfte, die im Kern nach der Befruchtung in Wirksamkeit treten, äussern sich theils in äusseren und inneren Veränderungen des Kernes selbst, theils in den durch sie hervorgerufenen Erscheinungen im Dotter.

Die Veränderungen des Kernes, welche wir zunächst betrachten, treten unmittelbar nach der Befruchtung ein. Seine Kugelgestalt verwandelt sich hierbei eine Zeit lang in unregelmässige, wechselnde Formen, indem sich bald hier, bald da geringe Ein- und Ausbuchtungen der Oberfläche bilden und die Umrisse in Folge dessen weniger deutlich wahrnehmbar werden. Eine ganz ähnliche Erscheinung wird unmittelbar während oder nach der Theilung beobachtet, wenn die Kernmasse in der seitlichen Verdichtungszone sich ansammelt. Auch hier entstehen dann eigenthümlich höckerartige Kerngebilde, die ihre Umrisse, wie sich bei der Untersuchung lebender Objecte beobachten lässt, mannigfach verändern und erst allmählig die vollkommene Kugelgestalt annehmen. Alle diese Formveränderungen stehe ich nicht an als amöboide Bewegungserscheinungen zu bezeichnen und sie auf der Kernsubstanz inwohnende Kräfte zurückzuführen. Gegen diese Auffassung wird um so weniger Bedenken erhoben werden können, als ein genaueres Studium der Nucleoli uns schon vielfach mit der wichtigen Thatsache bekannt gemacht hat, dass die Kern- oder Nucleolarkernsubstanz die Fähigkeit, amöboide Bewegungen auszuführen, besitzt. Die Furchungskerne bestehen aber, wie ich früher glaube nachgewiesen zu haben, der Hauptsache nach aus Kernsubstanz.

An die amöboiden Bewegungen des Kernes schliessen sich weiterhin eine Reihe sehr charakteristischer regelmässiger Formveränderungen an. Seine Kugelgestalt geht allmählig in eine ovale, dann in eine spindel- und aus dieser in eine bandförmige über. Hierbei haben sich die bei der Streckung entstehenden beiden Enden des Kernes um ein mehrfaches von einander entfernt und ebenso hat seine Oberfläche eine ganz beträchtliche Vergrösserung erfahren. Wie die amöboiden, so können wir auch die eben geschilderten Formveränderungen als das Resultat activer Bewegungserscheinungen der Kernsubstanz betrachten, mit dem Unterschied aber, dass die im ersteren Falle nach den verschiedensten Richtungen erfolgenden Verschiebungen der kleinsten Theilchen hier in zwei Richtungen sich vollziehen, so dass die Theilchen eine bestimmtere Lagerung zu einander einnehmen. Es entstehen an dem Kern gewissermassen zwei Pole, die abstossend auf



einander wirken und von denen die Vertheilung der übrigen Kernmasse bestimmt wird. Eine genauere physikalische Erklärung scheint mir für diese Bewegungserscheinungen zur Zeit ebensowenig wie für die amöboide Bewegung gegeben werden zu können.

Mit den Veränderungen der Form gehen zugleich bestimmte Umwandlungen in dem Inhalt des Kerns vor sich und können dieselben durch Zuhilfenahme von Reagentien bei der mikroskopischen Untersuchung erkannt werden. In dem spindelförmigen Kern entsteht in der Mitte ein besonders differenzirter Abschnitt, welchen ich als mittlere Verdichtungszone bezeichnet habe. Auf späteren Stadien treten in dem noch weiter verlängerten Kernband zwei derartig veränderte Abschnitte, die seitlichen Verdichtungszone auf und zwar findet man sie anfangs näher, später weiter von einander entfernt. Aus der Aufeinanderfolge der verschiedenen Bilder glaube ich den Schluss ziehen zu dürfen, dass die beiden seitlichen Verdichtungszone aus der mittleren entstanden sind. Jede seitliche Verdichtungszone wandert im Kernband von der Mitte nach den Kernenden zu, ohne indessen dieselben vollkommen zu erreichen. So entstehen die fünf mit besonderen Namen belegten Abschnitte des Kernbandes, je ein Endstück, je eine seitliche Verdichtungszone und das einfache Mittelstück, in welchem später die Kerntheilung sich vollzieht. — In den Verdichtungszone haben wir eine eigenthümliche Veränderung des Kerninhalts kennen gelernt. Man beobachtet in demselben in Osmiumsäure sich dunkel schwärzende und in Carmin sich stärker imbibirende Stäbchen, die parallel neben einander angeordnet sind. Es lässt sich diese Bildung auf einen Sonderungsvorgang in der Kernmasse zurückführen, wie er in ähnlicher Weise bei der Entstehung der Nucleoli stattfindet. Ich nehme an, dass der Furchungskern aus festeren und flüssigeren Bestandtheilen, aus Kernsubstanz und aus Kernsaft besteht, welche für gewöhnlich innig mit einander vermischt sind<sup>1)</sup>. Im Stadium der spindligen Streckung des Kerns lagern sich nun kleinste Theilchen Kernsubstanz in der mittleren Verdichtungszone enger an einander und führen so zur Entstehung der Stäbchen. Dieselben besitzen ja auch, wie die Schwärzung in Osmiumsäure und

<sup>1)</sup> Die nach der Befruchtung beobachtete ziemlich beträchtliche Vergrößerung des Furchungskerns lässt sich wohl hauptsächlich auf eine Aufnahme von Kernsaft aus dem Dotter zurückführen.

die tiefere Tinction in Carmin lehrt, die für Kernsubstanz besonders charakteristischen Reactionen in einem erhöhten Maasse. Durch einen entgegengesetzten Vorgang erklärt sich das nach der Eitheilung eintretende Verschwinden der Stäbchen. Hier findet eine Aufhebung der Sonderung statt. Indem die Stäbchen sich wieder mit Kernsaft imbibiren, schwellen sie an und bilden Körner; dieselben verschmelzen untereinander und es entsteht so wieder eine gleichmässig gemischte Kernmasse, die sich zu einer Kugel langsam zusammenzieht.

Wie an den eben genannten Abschnitten, hat auch an den Kernenden, jedoch in geringer Ausdehnung, eine Verdichtung der Kernsubstanz stattgefunden. Es erklärt sich hieraus die Deutlichkeit, mit welcher man das Ende der Spindel als dunkles Korn oder das Ende des Bandes als dunkleren Streifen in der Mitte der hellen Protoplasmaansammlung wahrnimmt.

Ein weiterer Vorgang im Verlauf der Kerntheilung ist die nach der Theilung beobachtete beträchtliche Vermehrung der Kernmasse. Wie wir aus derselben schliessen können, besitzt der Kern die Fähigkeit aus dem Dotter verwandte flüssige und feste Stoffe aufzunehmen. Ob das Wachsthum während der Streckung oder unmittelbar nach der Theilung oder in beiden Zeiträumen erfolgt, will ich vor der Hand dahingestellt sein lassen. Vielleicht ist aber die im bandförmigen Stadium vorhandene bedeutende Oberflächenvergrösserung des Kerns nicht ohne Bedeutung bei der Aufnahme verwandter Stoffe.

Es bleiben uns jetzt noch diejenigen Erscheinungen zu betrachten übrig, in welchen sich die Einwirkung des Kerns auf den Dotter dem Beobachter zu erkennen gibt. Man kann hier zweierlei Erscheinungen unterscheiden, solche, die sich in der Umgebung des Kerns und solche, die sich in den oberflächlichen Schichten der Eizelle abspielen.

Was zunächst die ersteren betrifft, so bestehen dieselben in einer radiären Gruppierung des Protoplasma um den Kern oder bestimmte Punkte desselben. Die hierdurch auf den einzelnen Stadien der Eitheilung hervorgerufenen mannigfachen Bilder will ich mit einem gemeinsamen Namen als Radienfiguren bezeichnen. Der Entstehung derselben liegt offenbar eine gemeinsame Ursache zu Grunde, eine Kraftwirkung, welche vom Kern ausgeübt wird und die sich in einer Anziehung des homogenen Protoplasma äussert. Dasselbe nimmt um den Anziehungsmittelpunct eine radiäre Anordnung der Art an, dass es sich am dichtesten in seiner näch-



sten Umgebung ansammelt. Durch die Umlagerung des Protoplasma erhalten die in ihm zuvor gleichmässig vertheilt gewesenen Dotterkörnchen eine veränderte Lage. Aus der Nähe des Kerns werden sie, da dieser keine Anziehung auf sie ausübt, verdrängt und sammeln sie sich daher weiter peripher in den Lücken des von dem Kern radiär ausstrahlenden Protoplasma dichter und gleichfalls in Radien an. In ihrer radienartigen Lage erblicke ich, wie aus dem Gesagten erhellt, nur einen Ausdruck der Anordnung der protoplasmatischen Grundsubstanz, in welche die Dotterkörnchen eingebettet sind.

Von diesem Gesichtspunct aus würden die verschiedenen Radienfiguren in folgender Weise aufzufassen sein. Unmittelbar nach der Befruchtung wird der kuglige Furchungskern zum Mittelpunkt einer strahligen Anordnung des Protoplasma, wie sie in Figur 11 dargestellt ist. Hier üben alle Theilchen der Kernkugel eine gleichmässige Anziehung auf ihre Umgebung aus. Dies Verhältniss ändert sich, sowie der Kern sich streckt und sich zwei bestimmte Pole an demselben ausbilden. Dann löst sich die alte Radienfigur allmählig auf und es entstehen zwei neue an den beiden Polen des Kerns. Dieselben sind anfangs klein, die Ansammlung des homogenen Protoplasma ist gering, die Körnchenradien sind kurz. Je weiter aber die beiden Pole bei der zunehmenden Streckung des Kerns sich entfernen, um so grösser und deutlicher werden die beiden Radienfiguren, um so mehr nimmt die Protoplasmaansammlung zu, um so mehr verlängern sich die Radien, bis sie endlich fast die Eiperipherie erreicht haben. Auch diese Erscheinungen erklären sich aus einer Anziehung, welche der Kern auf das Protoplasma ausübt, wenn wir annehmen, dass die zu Anfang in der Kernkugel nach allen Richtungen gleichmässig wirkenden Anziehungskräfte bei der Streckung des Kerns auf die zwei Pole desselben sich vertheilen. Aus der zunehmenden Vergrösserung der Radienfiguren können wir dann den Schluss ziehen, dass je mehr die Kernpole sich von einander entfernen, um so mehr die von ihnen ausgeübte Anziehung wächst. Dieselbe hat ihren Höhepunct im Hantelstadium erreicht, in welchem das gesammte Eiprotoplasma um zwei Anziehungscentren sich angeordnet hat. Mit der Theilung des Kernbandes wird die von seinen Polen ausgeübte Anziehung aufgehoben. Es verschwindet daher die Radienfigur und findet wieder eine gleichmässige Vertheilung von Dotterkörnchen und Protoplasma statt.

Wenn wir die Erscheinungen der Kernstreckung und der Radienfiguren zusammenfassen, dann lässt sich der Kern, um ein

schon öfters angewandtes Bild zu gebrauchen, einem Magnetstab vergleichen. Dem positiven und negativen Pol desselben entsprechen die beiden sich gewissermassen abstossenden Kernenden. Von diesen wird auf das Protoplasma eine ähnliche Wirkung ausgeübt, wie von den Magnetpolen auf Eisenspäbne. Bei Anwendung dieses Bildes hebe ich indessen ausdrücklich hervor, dass es nur zur Veranschaulichung der Vorgänge dienen soll. Denn für eine nähere physikalische Erklärung der im Kern in Wirksamkeit tretenden polaren Kräfte scheinen mir, wie ich schon mehrfach hervorgehoben habe, zur Zeit alle weiteren Anknüpfungspuncte zu fehlen.

Die zweite Reihe von Erscheinungen, welche die Eifurchung begleiten, umfasst Gestaltveränderungen der Eizelle. Zur Zeit, wo der Kern sich zu strecken beginnt, sehen wir auf ihrer Oberfläche Höcker und Einziehungen entstehen, die nach kurzem Bestand wieder verschwinden. Später verlängert sich das Ei im Hantelstadium und nimmt eine ovale Gestalt an. Dann entsteht in der Theilungsebene eine ringförmige Furché, die sich langsam von Aussen nach Innen tiefer einsenkt und nachdem das Ei eine Sanduhrform angenommen hat, die Trennung herbeiführt. Bei vielen Eiern ist die Abschnürung der beiden Hälften von unregelmässigen Veränderungen der Oberfläche begleitet, indem bald hier bald da gelappte pseudopodienartige Fortsätze entstehen und verschwinden. Ich erinnere an die Theilung von Hydra- und von Beroëeiern, wie sie von KLEINENBERG<sup>1)</sup> und KOWALEWSKY<sup>2)</sup> beobachtet worden ist. Nach dem Einblick, den wir in die Vorgänge bei der Eitheilung gewonnen haben, lässt sich wohl die Vermuthung aussprechen, dass auch diese mannigfachen Bewegungserscheinungen des Protoplasma mit den Kernveränderungen in einem ursächlichen Zusammenhang stehen, welcher Art jedoch derselbe ist, scheint sich mir noch nicht näher bestimmen zu lassen.

Am Schlusse dieses Abschnittes, in welchem ich eine Deutung der beobachteten Erscheinungen zu geben versucht habe, will ich auch jener Befunde kurz gedenken, welche ich als pathologische bezeichnet habe, wo in einem Segment nach Ablauf des Hantelstadium zwei runde Kerne entstanden sind, ohne dass eine Theilung des Protoplasma nachfolgte. Ich erkläre diesen abweichenden Verlauf aus einem

<sup>1)</sup> KLEINENBERG. Hydra. Leipzig 1872.

<sup>2)</sup> KOWALEWSKY. Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen. Petersburg 1866.



theilweisen Absterben des Eies. Die dem Kern innewohnenden Kräfte vermögen noch die Kernmasse in zwei Hälften zu sondern, welche in zwei von einander entfernten Punkten des Segmentes Kugelgestalt annehmen; die Theilung des Protoplasma aber unterbleibt, weil dasselbe in Folge langsam sich steigernder schädlicher Einflüsse von Aussen seine Fähigkeit, auf die Kernveränderungen zu reagiren, verloren hat. Diese pathologischen Fälle scheinen mir in sofern Beachtung zu verdienen, als sie uns lehren, dass die Kerntheilung ein von der Protoplasmatheilung vollkommen unabhängiger Vorgang ist.

Wenn ich auf die beobachteten Erscheinungen und auf die versuchten Deutungen derselben einen Rückblick werfe, so lassen sich aus denselben zwei Hauptergebnisse ziehen, welche ich in folgende Sätze zusammenfasse:

1) Bei der Eifurchung findet eine Auflösung des Kerns, wie man früher vielfach angenommen hat, nicht statt, vielmehr sind die Kerne der entstehenden Ei-Segmente Theilstücke des ursprünglich vorhandenen Mutterkerns. Das angebliche Verschwinden des Kerns vor der Theilung erklärt sich aus eigenthümlichen Formveränderungen desselben, durch welche seine Erkennbarkeit am lebenden Objecte vermindert wird.

2) Dem Kern kommt im Zellenleben eine hohe physiologische Bedeutung zu, indem er als ein in der Zelle bestehendes automatisches Kraftcentrum angesehen werden muss. Dasselbe tritt namentlich bei der Zellvermehrung in Wirksamkeit, indem es dieselbe anregt und beherrscht, dadurch dass es sich selbst in zwei Kraftcentra zerspaltet. Es lassen sich hierbei eine Reihe von Erscheinungen beobachten, die hoffen lassen, dass eine genauere und noch mehr ausgedehnte Kenntniss von den Theilungsprocessen thierischer und pflanzlicher Zellen uns später erlauben wird, auch in den physikalischen Vorgang der Zelltheilung tiefer einzudringen.

**Literaturangaben.** Wie über das Schicksal des Keimbläschens vor und nach der Befruchtung, so sind auch über die Rolle des Kerns bei der Eitheilung in der Literatur die verschiedensten Beobachtungen mitgetheilt und einander entgegengesetzte Meinungen ausgesprochen worden. Schon seit mehreren Jahrzehnten stehen sich hier zwei Ansichten gegenüber, von denen bald die eine, bald die

andere zeitweilig zu einer grösseren Allgemeingeltung gelangt ist. Nach der einen Ansicht soll der Kern vor jeder Theilung verschwinden und sich auflösen, um in jedem Tochtersegment sich wieder von Neuem zu bilden; nach der anderen dagegen soll der Kern sich nicht auflösen, vielmehr sich einschnüren, in zwei Hälften zerfallen und hierdurch die Zelltheilung veranlassen.

Die erste Ansicht ist von den Botanikern hauptsächlich aufgestellt worden. Während sie bei diesen zu einer fast allgemeinen Geltung gelangt ist, hat sie dagegen unter den Zoologen nur eine geringe Anzahl von Anhängern gefunden. Unter denselben ist namentlich REICHERT<sup>1)</sup> anzuführen, der seine Untersuchungen an parasitischen Nematoden angestellt und hier vor jeder Theilung ein Verschwinden des Kerns beobachtet hat. Für die zweite Ansicht, nach welcher die Kerntheilung der Eitheilung vorausgehen soll, sind von den Zoologen und Anatomen die namhaftesten Autoritäten eingetreten, wie C. E. v. BAER<sup>2)</sup>, JOH. MÜLLER<sup>3)</sup>, LEYDIG<sup>4)</sup>, GEGENBAUR<sup>5)</sup> HAECKEL<sup>6)</sup>, v. BENEDEN<sup>7)</sup> etc. Bei den verschiedensten Objecten, wie bei den Seeigeln, bei Entoconcha, bei Räderthierchen, Pteropoden, Siphonophoren, Würmern haben dieselben entweder eine Streckung des Kerns oder das Vorhandensein zweier Kerne in der noch ungetheilten Zelle kurz vor der Theilung beobachtet und haben hieraus auf eine der Zelltheilung vorausgehende Kerntheilung geschlossen.

Bei dieser grossen Anzahl positiver Angaben hätte man nun wohl erwarten können, dass die Kerntheilung bei der Eifurchung allgemein als eine feststehende Thatsache angenommen worden wäre. Dass dies nun nicht geschehen ist, lässt sich wohl daraus erklären, dass von keinem der angeführten Forscher die Theilungsvorgänge

<sup>1)</sup> REICHERT. Der Furchungsprocess und die sogenannte Neubildung um Inhaltsportionen. Archiv f. Anat. u. Phys. 1846.

<sup>2)</sup> C. E. v. BAER. FROEIP's Neue Notizen Bd. 39.

<sup>3)</sup> JOH. MÜLLER. Ueber die Erzeugung von Schnecken in Holothurien. Archiv f. Anat. u. Phys. 1852.

<sup>4)</sup> LEYDIG. Ueber den Bau und die systemat. Stellung der Räderthiere. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. VI.

<sup>5)</sup> GEGENBAUR. Zur Lehre vom Generationswechsel und der Fortpflanzung bei Medusen und Polypen. GEGENBAUR. Untersuchungen über Pteropoden u. Heteropoden.

<sup>6)</sup> HAECKEL. Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. 1869.

<sup>7)</sup> ED. v. BENEDEN. Recherches sur la composition et la signification de l'oëuf. Mem. cour. de l'academie belg. 1870. T. XXXIV.



in allen ihren Stadien Schritt für Schritt genau verfolgt und beschrieben worden sind, wie denn auch keiner von ihnen auf die mannigfachen Veränderungen am Kern und im Dotter bei der Theilung aufmerksam geworden ist. So war für die Gegner immer Gelegenheit zur Annahme geboten, dass in jene Angaben doch irgend ein Irrthum sich möge eingeschlichen haben, und konnten sie an ihren Beobachtungen um so eher festhalten, als ein Fehler in denselben von anderer Seite nicht nachgewiesen wurde.

Von den Radienfiguren, welche bei der Eifurchung auftreten, ist in früheren Jahren nur Weniges hier und da beobachtet worden. So hat DERBÈS<sup>1)</sup> die radiäre Anordnung des Protoplasma um den kugligen Kern bei Echinodermen, KROHN<sup>2)</sup>, KOWALEWSKY<sup>3)</sup> und KUPFFER<sup>4)</sup> bei Ascidien beschrieben.

Ganz in der Neuzeit sind die Vorgänge bei der Eifurchung wieder ein Gegenstand eifriger Forschung geworden. Bei der erhöhten Leistung der Mikroskope, besonders aber bei der Vervollkommnung der mikroskopischen Technik konnte es jetzt nicht ausbleiben, dass manche bis dahin übersehene Veränderungen bei der Eitheilung zur Beobachtung gelangten. Trotzdem aber haben auch in diesen neueren Untersuchungen die beiden alten Ansichten wieder ihre Vertreter gefunden. Ein Theil der Forscher ist zu dem Endergebniss gelangt, dass bei der Eitheilung der Kern sich auflöst, ein anderer, dass der Kern sich theilt. Wieder stehen den Beobachtungen von FOL<sup>5)</sup>, FLEMMING<sup>6)</sup> und AUERBACH<sup>7)</sup>, welche die REICHRET'sche Ansicht stützen, die Beobachtungen von BÜTSCHLI<sup>8)</sup> und STRASBURGER<sup>9)</sup> gegenüber.

<sup>1)</sup> DERBÈS. Formation de l'embryon chez l'oursin comestible. *Annal. des scienc. nat. Serie III. T. VIII.* 1847.

<sup>2)</sup> KROHN. Ueber die Entwicklung der Ascidien. *Archiv f. Anat. u. Phys.* 1852.

<sup>3)</sup> KOWALEWSKY. *Mém. de l'Acad. imp. de St. Pétersbourg.* T. X.

<sup>4)</sup> KUPFFER. Die Stammesverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren. *M. SCHULTZE's Archiv f. mikrosk. Anat.* Bd. VI.

<sup>5)</sup> H. FOL. *Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw.* Bd. VII.

<sup>6)</sup> FLEMMING. *Archiv f. mikroskop. Anat.* Bd. X. und *Sitzb. der K. Acad. d. Wissensch.* III. Abth. Jahrg. 1875. B. LXXI.

<sup>7)</sup> AUERBACH. *Organologische Studien.* Heft II. Breslau 1874.

<sup>8)</sup> BÜTSCHLI. *Nova Acta der Ksl. Leop.-Carol.-Deutschen Academie.* Bd. XXXVI. No. 5. Ferner zwei vorläufige Mittheilungen in *Zeitschrift f. wiss. Zool.* Bd. XXV.

<sup>9)</sup> STRASBURGER. Ueber Zellbildung und Zelltheilung. Jena 1875.

Auf die Einzelheiten ihrer Untersuchungen, durch welche werthvolle Beiträge zur Erkenntniss der Eifurchung geliefert worden sind, will ich jetzt näher eingehen und dabei zugleich nachzuweisen versuchen, in wie weit mit allen jenen Angaben sich die von mir erhaltenen Ergebnisse vereinbaren lassen.

FOL<sup>1)</sup> hat die Entwicklung des Geryonideneies untersucht und an diesem Objecte zum ersten Male das Auftreten zweier Radienfiguren an den zwei Kernpolen beobachtet. Das Keimbläschen soll bald nach der Befruchtung seine Gestalt in unregelmässiger Weise vielfach verändern, verschwommen werden und endlich gänzlich vor dem bewaffneten Auge verschwinden. Bei sofortigem Zusatz von Essigsäure soll aber ein Rest desselben noch zum Vorschein kommen und ausserdem auf zwei Seiten des Kernüberbleibels je eine Protoplasmaanhäufung sich zeigen, deren dicht angesammelte Körnchen eine regelmässige sternförmige Figur bilden. Während die beiden Sterne im weiteren Verlauf der Entwicklung weiter auseinanderrücken, sollen vom Keimbläschen auch bei Anwendung von Reagentien keine Ueberbleibsel mehr nachzuweisen sein. Die beiden Sterne betrachtet FOL als Anziehungscentren. Nach der Theilung, welche senkrecht zu einer durch die Radienfiguren hindurchgelegten Ebene erfolgt, sollen in denselben die Tochterkerne neu entstehen, indem zwei, dann drei bis acht und zehn kleinere Vacuolen auftreten, welche mit der Zeit anwachsen, verschmelzen und endlich eine grosse runde Vacuole bilden.

Aus diesen Beobachtungen zieht FOL den Schluss, dass bei der Theilung das Keimbläschen verschwindet und zwei Anziehungsmittelpuncte, die radienartigen Figuren, in der Eizelle sich entwickeln, dass nach der Theilung die Segmentkerne in den Anziehungsmittelpuncten neu entstehen.

Wie aus dem Referate hervorgeht, hat FOL nur einzelne Theile der bei der Eifurchung sich abspielenden Vorgänge beobachtet, während ihm andere auch bei Anwendung von Reagentien verborgen geblieben sind. So hat er zum Beispiel bei der eintretenden Streckung des Kerns nur den mittleren, verdickten Theil desselben bei Essigsäurezusatz noch unterscheiden können und als Kernrest gedeutet, seine bis in die Strahlenfiguren reichenden Fortsätze aber und endlich im Hantelstadium das ganze Kernband durch die angewandte Methode

<sup>1)</sup> FOL. Die erste Entwicklung des Geryonideneies, Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturwissenschaft. Bd. VII. 1873.



nicht mehr zur Anschauung bringen können. Die von FOL als vereinzelte Vaenolen beschriebenen Gebilde, welche durch ihr Zusammenfließen die Tochterkerne bilden, führe ich auf die unmittelbar nach der Theilung in den seitlichen Verdichtungszone des Kernbandes entstehenden höckerartigen Anschwellungen zurück, welche im lebenden Zustande bei Geryonia wahrscheinlich allein sichtbar sind. Wichtig ist die Beobachtung FOL's, dass nach der Befruchtung der Kern amöboide Formveränderungen erleidet, was ich gleichfalls bei Seeigeleiern wahrgenommen habe.

Fast gleichzeitig mit FOL hat FLEMMING<sup>1)</sup> bei Anodonta das Auftreten zweier Strahlenfiguren beobachtet und sie als zwei Anziehungscentren gedeutet. Er beschreibt sie als zwei helle Stellen von körnchenloser Substanz, von denen aus Radian eben solcher Substanz gegen den Umfang zu geordnet liegen. Sie sollen einige Zeit nach Auflösung des alten Kerns im Innern der Zelle nahe bei einander auftauchen. In einem weiteren Stadium sollen die Strahlenfiguren verschwunden und zwei Tochterkerne in der ungetheilten Dottermasse aufzufinden sein.

Neuerdings hat FLEMMING<sup>2)</sup> zu diesen Angaben einige weitere ergänzende Zusätze geliefert. Uebereinstimmend mit FOL beschreibt er zwischen den zwei Sternen einen in Carmin sich intensiv imbibirenden Körper, welchen er als Kernrest deutet. Derselbe soll später ganz verschwinden. Ausserdem findet er noch im Mittelpunct eines jeden Sternes einen roth imbibirten Fleck, über dessen Deutung er unsicher ist. Doch möchte er denselben für den jungen allerdings noch sehr kleinen Kern halten. Nach vollendeter Theilung sollen in jedem Segmente die neugebildeten Tochterkerne erst mit Deutlichkeit hervortreten. Das öfters beobachtete Vorkommen zweier Kerne in einer Zelle wird in der letzten Arbeit von FLEMMING als pathologische Erscheinung aufgefasst, eine Deutung, welche ich für dieselben Befunde bei Seeigeleiern gleichfalls gegeben habe. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die von FLEMMING zur Untersuchung benutzten Anodonteneier bei ihrer Grösse und ihrem Reichthum an dunklen Dotterkörnchen keine geeigneten Objecte sind, um die so schwer sichtbaren Kernveränderungen zu erkennen. So erklärt es

<sup>1)</sup> FLEMMING. Ueber die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. X.

<sup>2)</sup> FLEMMING. Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitzb. der K. Acad. d. Wissensch. III. Abth. Jahrg. 1875. Bd. LXXI.

sich denn auch, dass FLEMMING trotz Anwendung von Reagentien und färbender Flüssigkeiten keinen vollständigen Einblick sich hat verschaffen können. Ich glaube nicht zu irren, wenn ich den von ihm beobachteten, bei Carminbehandlung dunkel roth gewordenen Körper zwischen den beiden Radienfiguren und die schwächer gefärbten Flecke in den Mittelpuncten der letzteren für die mittlere Verdichtungszone und für die Enden des langgestreckten Kerns erkläre.

Eine mit vorzüglicher Sorgfalt durchgeführte Arbeit über die Eifurchung bei den Nematoden ist uns von AUERBACH geliefert worden. Zum ersten Male erhalten wir hier einen klaren Einblick in alle einzelnen Vorgänge, die am lebenden Objecte zu beobachten sind.

Nach AUERBACH<sup>1)</sup> verwandelt sich der durch Verschmelzung zweier Kerne entstandene einfache Kern zunächst in einen spindelförmigen Körper und bald darauf durch weitergehende Verlängerung in einen sehr schmalen Streifen mit parallelen Rändern und zugespitzten Enden. Derselbe wird rasch noch schmaler, so dass er bald nur als eine ganz enge Spalte im Protoplasma erscheint; endlich verschwindet er vollkommen. »Gleichzeitig entwickelt sich eine andere sehr eigenthümliche Erscheinung. Während der Verlängerung des Kerns wird in seiner nächsten Umgebung und zwar in grösserer Ausdehnung um seine Spitzen herum, das Protoplasma frei von Dotterkügelchen. In Folge dessen tritt, wenn die nucleäre Höhle die Form einer langen engen Spalte angenommen hat, an beiden Seiten der letzteren ein Streifen klaren körnchenfreien Protoplasmas in die Erscheinung, und dieser Doppelstreifen erweitert sich über jedem der beiden Enden der Spalte zu einem breiteren, runden, übrigens ganz ähnlich aussehenden Felde, welches seinerseits wieder eine grosse Anzahl radiärer heller Strahlen in den dunkelkörnigen Dotter hineinsendet. Es sind also in den beiden Enddritteln des Dotterballens gleichsam zwei blasse Sonnen entstanden, welche untereinander durch ein langes stabförmiges Zwischenstück in Verbindung stehen, und dieses letztere enthält eine Zeitlang noch den erwähnten nucleären Spalt, welcher später völlig schwindet.« AUERBACH nennt diese Figur die hantelförmige. Nach diesen Veränderungen beginnt die Eifurchung. Wenn dieselbe noch wenig vorgeschritten ist, entsteht im Stiel der Hantel an zwei der Furchungsebene nahen Puncten

<sup>1)</sup> AUERBACH. Organologische Studien. Heft II. Breslau 1874.



je eine Vacuole. Anfänglich klein wächst dieselbe mehr und mehr an, rundet sich ab und schiebt sich im Stiel der Figur immer weiter gegen deren Kopf hin; einige Zeit nach der Theilung nimmt sie die Mitte des Segmentes ein. Währenddem verändert sich die körnchenfreie Figur, welche AUERBACH einem Hammer vergleicht. Erst verschwindet der Stiel, dann der Hammerkopf, so dass die Dotterkörnchen wieder gleichmässig im Segmente vertheilt sind.

Die von mir an Seeigeleiern angestellten Untersuchungen, soweit sie das lebende Object betreffen, haben fast Punet für Punet eine Bestätigung dieser Angaben AUERBACH's geliefert. Derselbe hat sogar die Streckung des Kerns ohne Anwendung von Reagentien weiter verfolgen können, als es mir möglich war. Offenbar sind hier die ovalen und platten Nematodeneier günstigere Objecte, da bei ihnen der Stiel der Hantel gerade gestreckt, während er bei den Seeigeleiern ziemlich stark gekrümmt ist. Nur darin weiche ich von AUERBACH ab, dass ich schon um den kugligen Furchungskern eine radiäre Anordnung des Protoplasma vorgefunden habe.

Für die bei der Eitheilung beobachteten Erscheinungen hat AUERBACH in der angeführten Arbeit folgende Erklärung gegeben. »Die Doppelsonne mit ihrem Verbindungsstiel lässt er dadurch entstehen, dass der Kern untergeht, dass während der Verlängerung und gleichzeitigen Volumsveränderung der Kernhöhle allmählig der dieselbe erfüllende Saft zwischen die Molecüle des benachbarten Protoplasma eindringt und dabei die Dotterkörnchen aus diesem verdrängt. Die Strahlen um die Spitzen des Kerns sind eben der Ausdruck der Bahnen, innerhalb welcher feine Strömchen des Kernsaftes in das Protoplasma eindringen, die Dotterkugeln entweder bei Seite schiebend oder vor sich her jagend. Gleichwie aber aus einem zugespitzten electrischen Leiter die Electricität vorzugsweise aus der Spitze ausströmt, so auch hier der Kernsaft aus den spitzen Enden der Spindel etc. Indem aber an den einmal gewonnenen Ausströmungspuncten immer mehr Flüssigkeit nachdrängt, verlängern sich die Strahlen nicht blos, sondern sie werden auch an ihrer Basis erweitert und fließen hier zu dem rundlichen Raume zusammen, welcher den Körper der Sonne darstellt etc. Indem so der Kern vollständig schwindet, entsteht im Innern des Dotters ein eigenthümlich gestalteter Bereich, in welchem das Protoplasma frei von Dotterkugeln, aber mit Kernsaft imbibirt ist.« Für denselben hat AUERBACH den Namen karyolytische Figur eingeführt. Das Active bei diesen Vorgängen soll nun das Protoplasma selbst sein, welches

durch seine inneren Verschiebungen die Formveränderungen der Kernhöhle bewirkt und den Kernsaft allmählig aufsaugt.

Im Zusammenhang mit dieser Auffassung denkt sich nun AUERBACH auch die Entstehung der Tochterkerne in der Weise, dass während der Zweitheilung in jeder entsprechenden Hälfte der karyolytischen Figur der in ihr diffus vertheilte Kernsaft sich wieder in einen Tropfen ansammelt und so zum Kern des Segmentes gestaltet, indem er aus den Molecularinterstitien des Protoplasma sich herauszieht. Die geschilderte Art der Kernentstehung wird als die palingenetische bezeichnet. So ist AUERBACH in der Beurtheilung der von ihm beobachteten Erscheinungen zu Deutungen gelangt, welche den von mir gegebenen ganz entgegengesetzt sind. Die Verschiedenheiten in den versuchten Erklärungen sind hauptsächlich dadurch herbeigeführt worden, dass AUERBACH aus dem zeitweisen Verschwinden des Kerns an dem lebenden Objecte auf seinen morphologischen Untergang geschlossen und die andere Möglichkeit, dass der Kern im frischen Zustande unkenntlich geworden ist, nicht berücksichtigt hat, wie er denn auch seine Objecte einer Behandlung mit Reagentien nicht unterworfen zu haben scheint. Eine zweckmässige Anwendung derselben halte ich aber bei derartigen Untersuchungen für durchaus geboten und habe ich auch nur mit Hilfe derselben nachweisen können, dass der Kern niemals schwindet und eine palingenetische Kernentstehung nicht stattfindet. Hiermit fällt natürlich die von AUERBACH gegebene Erklärung der Radienfiguren, welche er als karyolytische betrachtet. Gegen dieselbe spricht weiter noch die Thatsache, dass schon um den kugligen Furchungskern das Protoplasma eine strahlige Anordnung annimmt, eine Thatsache, welche durch die Beobachtungen von DERBÈS, KROHN, KOWALEWSKY, KUPFFER, BÜTSCHLI und STRASBURGER als sichergestellt betrachtet werden kann. Auch lassen sich, wie ich früher gezeigt habe, alle bei der Eitheilung entstehenden Radienfiguren aus einer von dem Kern auf das Plasma ausgeübten Anziehung ungezwungen erklären. Dass der Kern bei seiner Streckung eine Volumsverminderung erfahre, wie AUERBACH annimmt, ist mir bei meinen Beobachtungen nicht aufgefallen. Etwas Bestimmtes lässt sich aber hierüber kaum aussagen, da eine vergleichende Volumbestimmung der so ungemein veränderten Kernformen durch Messung wohl nicht ausführbar ist.

Zu entgegengesetzten Resultaten wie FOL, FLEMMING und AUERBACH, was die Betheiligung des Kerns bei der Zelltheilung betrifft, sind BÜTSCHLI und STRASBURGER gekommen, ersterer durch



Untersuchung der Eifurchung bei freilebenden Nematoden und der Theilung von Spermamutterzellen von *Blatta orientalis*, letzterer durch Untersuchung pflanzlicher Objecte und der Eifurchung von *Phallusia mammillaris*.

Von BÜTSCHLI haben wir drei Publicationen zu berücksichtigen, von welchen die erste: Beiträge zur Kenntniss der freilebenden Nematoden<sup>1)</sup>, in ihrer Entstehung noch vor die Arbeiten FLEMMING's und AUERBACH's fällt. In derselben theilt BÜTSCHLI mit, dass sich in den ovalen befruchteten Eiern das Protoplasma radiär um den central gelegenen kugelförmigen Kern anordnet, dass dann der Kern die Gestalt einer Citrone annimmt, wobei seine Ränder undeutlicher werden und dass an jedem Pol des citronenförmigen Gebildes eine kleine knopfartige Anschwellung bemerkbar wird, welche mehr und mehr wächst und um welche sich ein Strahlenkreis im Dotter bildet. Die zwei knopfartigen Anschwellungen rechnet BÜTSCHLI zum Kern und deutet sie als zwei Centren der Anziehung, er lässt dieselben sich weiterhin stetig vergrössern und mehr auseinanderrücken, wobei der sie verbindende Theil immer schmaler wird und schliesslich nur wie ein dünner Verbindungsfaden erscheint. Derselbe soll bei der Furchung in seiner Mitte durchschnitten werden und sich darauf zu dem eigentlichen Kern zurückziehen, hier die knopfartige Anschwellung bildend, die man kurze Zeit nach der eingetretenen Furchung häufig sieht. Während des ganzen Theilungsvorganges beschreibt BÜTSCHLI die Contour des Kernes als etwas verschwommen und schien es ihm als ob von demselben strahlenartige Fortsätze in den Dotter sich hineinerstreckten. Erst mit der Vollendung der Furchung sollen die Tochterkerne, während gleichzeitig die strahlenartige Zeichnung im Dotter undeutlicher wird, wieder bestimmtere Umrisse erhalten und endlich als scharf umschriebene Bläschen erscheinen.

BÜTSCHLI gibt in den hier mitgetheilten Beobachtungen eine im Ganzen zutreffende Schilderung der bei der Furchung im Dotter wahrnehmbaren Erscheinungen, wie denn auch seine Zeichnungen mit denjenigen AUERBACH's viel Aehnlichkeit besitzen; dagegen hat er, wie schon AUERBACH richtig hervorgehoben hat, die durch Ansammlung homogenen Protoplasmas um die Kerne entstehenden Figuren irriger Weise für die Kerne selbst gehalten. Am meisten scheint mir dies aus der Figur XI hervorzugehen, in welcher die knopf-

<sup>1)</sup> BÜTSCHLI. Beiträge zur Kenntniss der freilebenden Nematoden. Nova Acta der Ksl. Leop.-Carol.-Deutschen Academie. Bd. XXXVI. No. 5. pag. 101—104.

artige Anschwellung, welche durch Ansammlung des Verbindungsfadens entstanden sein soll, der Kern selbst, die mit ihm zusammenhängende homogene Scheibe dagegen der von AUERBACH als Hammerkopf bezeichnete Theil der Anziehungsfigur ist.

Werthvolle Beiträge zur Erkenntniss der im Kern bei der Theilung erfolgenden Differenzirungen hat weiterhin BÜTSCHLI in zwei jüngst erschienenen vorläufigen Mittheilungen gegeben<sup>1)</sup>. In diesen beschreibt er, gestützt auf Essigsäurepräparate, dass der Kern im Cucullanusci und den Spermamutterzellen von *Blatta orientalis* vor der Theilung sich streckt, Spindelgestalt annimmt und eine charakteristische Veränderung seines Inhaltes erfährt. »Die Spindel ist deutlich längsfaserig und in jeder Faser liegt im Aequator des Körpers ein dunkles glänzendes Korn, so dass die Körner zusammen in der Ansicht auf die Enden des spindelförmigen Körpers einen Körnerkreis bilden.« Bei dieser Umwandlung büsst der Kern seine scharf contourirte dunkle Hülle und einen beträchtlichen Theil seines Saftes ein, so dass sich sein Volumen bedeutend verringert.« Im weiteren Verlauf theilt sich die äquatoriale Körnerzone in zwei, die auseinander rücken, bis sie schliesslich in den Enden des spindelförmigen Körpers anlangen, durch Fasern untereinander verbunden.« Um die Enden der Kernspindel bemerkt man radiäre Strahlung im Zellenprotoplasma.« Bei beginnender Einschnürung der Zelle »streckt sich der Kern noch mehr, so dass er die spindelförmige Gestalt aufgibt und etwa bandförmig erscheint; die Enden des Bandes bilden die dunklen Körner, die sich nun nahe dem Centrum der neu entstehenden Zellen befinden.«

Was die Bildung der neuen Kerne der Tochterzellen anbetrifft, so beginnt dieselbe nach BÜTSCHLI damit, dass zuerst nur ein sehr kleiner und unscheinbarer, heller, von Flüssigkeit erfüllter Raum um die dunklen Körnermassen der Kernenden entsteht, der mehr und mehr wächst, während der Faserstrang, der die so aus den Enden hervorwachsenden Kerne verbindet, sich mehr und mehr verschmächtigt. »Die dunklen Körner gehen in das Innere der neuen Kerne über, sie sind die Kernkörper. Sind auf solche Weise durch diese Flüssigkeitsansammlung um die dunklen Körner des ehemaligen spindelförmigen Körpers die jungen Kerne der Tochterzellen schon

<sup>1)</sup> BÜTSCHLI. Vorläufige Mittheilungen über Untersuchungen, betreffend die ersten Entwicklungsvorgänge im befruchteten Ei von Nematoden und Schnecken. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. XXV. BÜTSCHLI. Vorläufige Mittheilung einiger Resultate von Studien über die Conjugation der Infusorien und die Zelltheilung. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. XXV.



nahezu oder vollständig ausgebildet, so hängen dieselben nichts desto weniger noch durch die Fasern, die man zuweilen deutlich noch von den dunkeln Körnern, jetzt Kernkörpern der jungen Kerne entspringen sieht, zusammen.« BÜTSCHLI vermuthet, dass »die Fasern schliesslich in die zu den beiden neuen Kernen gehörenden Hälften zerfallen und diese in die zugehörigen Kerne aufgenommen werden.«

Die ausführlich mitgetheilten Angaben BÜTSCHLI's finden zum grossen Theil in meiner Arbeit eine Bestätigung. Wie bei *Cucullanus* und *Blatta orientalis* entsteht auch bei den Seeigeln im langgestreckten Eikern eine äquatoriale Körnerzone (mittlere Verdichtungszone), welche sich weiterhin in zwei auseinanderrückende Körnerzonen (seitliche Verdichtungszone) theilt. Die von BÜTSCHLI beschriebene und deutlich abgebildete Verbindung der Stäbchen durch feinere Fäden habe ich bei meinem Objecte nicht deutlich beobachten können. Das Mittelstück des Kernbandes schien mir meist völlig homogen zu sein. Doch halte ich es für recht gut möglich, dass dies feinere Strukturverhältniss vielleicht in Folge der angewandten Präparationsmethode oder weil bei den Seeigeleiern der Kern von einer zwar durchsichtigen aber immerhin ziemlich beträchtlichen Dottermasse umhüllt wird, mir verborgen geblieben ist. Dagegen stimme ich BÜTSCHLI nicht bei, wenn er die Körnerzonen bis an die Enden des Kernbandes auseinander rücken lässt, was bei meinem Objecte ganz bestimmt nicht der Fall ist. Hier besteht noch über die seitliche Verdichtungszone hinaus eine dünne Verlängerung des Kernbandes, deren Ende genau den Mittelpunkt je einer Radienfigur einnimmt. Ueber das Verhältniss des Kerns zu den im Dotter entstehenden Figuren hat BÜTSCHLI leider keine genaueren Mittheilungen gegeben, von einer Bemerkung abgesehen, dass die karyolytische Figur AUERBACH's entschieden als der eigenthümlich modificirte Kern zu betrachten sei, eine Ansicht, der ich nicht beistimmen kann. Endlich kann ich die kurzen Angaben BÜTSCHLI's über die Umbildung der Tochterkerne mit meinen Beobachtungen nicht in Einklang bringen. Um das Verhältniss, in welchem beide zu einander stehen, richtig zu beurtheilen, wird es nothwendig sein, erst die ausführliche Darstellung BÜTSCHLI's abzuwarten.

Gleichzeitig und unabhängig von BÜTSCHLI hat STRASBURGER<sup>1)</sup> gründliche Untersuchungen über Kerntheilung angestellt und hat er

<sup>1)</sup> STRASBURGER. Ueber Zellbildung und Zelltheilung. Jena 1875.

sein sehr umfassendes Beobachtungsmaterial in einer besonderen Schrift: „Ueber Zellbildung und Zelltheilung“ veröffentlicht. STRASBURGER hat hauptsächlich pflanzliche Objecte im Auge gehabt, nebenher aber auch seine Untersuchung unter Anderem auf die Eiführung von *Phallusia mammillaris* ausgedehnt. Hierbei ist er zu dem wichtigen Resultate gelangt, dass im Pflanzen- und Thierreich eine fast vollständige Identität im Zelltheilungsprocess herrscht, dass der Kern nicht aufgelöst wird, sondern durch einen verwickelten Vorgang in zwei Theile zerfällt.

Unter den von STRASBURGER untersuchten zahlreichen Objecten stimmen meine Beobachtungen hinsichtlich der feineren Vorgänge am meisten mit der Beschreibung der Kerntheilung bei *Spirogyra orthospira* überein.

Das grosse Kernkörperchen löst sich vor der Theilung in der übrigen Kernmasse vollständig auf. Der so homogen gewordene Kern streckt sich und nimmt, indem er sich an zwei Polen abplattet, Tonnengestalt an. Der Inhalt beginnt sich jetzt streifig zu differenziren, derart, dass feine Fäden von einem Pole des Kerns zum andern verlaufen. Im Aequator der Fäden sammelt sich eine verdichtete Substanz an, welche STRASBURGER Kernplatte benennt. Dieselbe ist selten continuirlich, besteht vielmehr meistens aus einer Schicht getrennter Stäbchen oder Körner. Weiterhin spaltet sich die Kernplatte in zwei Hälften, die auseinander weichen, während ein medianer Theil der Platten zu feinen Fäden sich ausdehnt, welche als Kernfäden bezeichnet werden. Die Plattenhälften rücken bei ihrer entgegengesetzten Wanderung nie bis zu den Kernenden vor. Während der Kernstreckung hat sich noch an den beiden Endflächen der Tonne körnchenfreies Protoplasma angesammelt, an welchem im frischen Zustande eine radiäre Anordnung bemerkbar ist. Die Bildung des Tochterkerns beginnt damit, dass die Plattenkörner zu einer soliden Scheibe verschmelzen und gleichzeitig das Kernende eingezogen wird. Bald schwillt die Scheibe stärker an und es treten in ihr mehrere stärker lichtbrechende Kugeln auf, von welchen alle bis auf eine an Grösse stark zunehmende Kugel (das Kernkörperchen) später wieder verschwinden.

Bei einem Vergleich dieser Vorgänge mit denjenigen im Seeigeelei entspricht STRASBURGER'S Kernplatte augenscheinlich der mittleren Verdichtungszone im spindelförmigen Kern, die durch Theilung entstandenen Kernplattenhälften entsprechen den beiden seitlichen Verdichtungszone des Kernbandes, die zwischen beiden sich aus-



spannenden Kernfäden dem von mir als Mittelstück bezeichneten Theil, welchen ich als homogen beschaffen beschrieben habe. In beiden Objecten rücken die Verdichtungszone im Kern — und hierauf möchte ich besonders die Aufmerksamkeit gelenkt haben — nicht bis zum Kernende vor, in beiden Objecten entsteht der Tochterkern an der Stelle der Verdichtungszone durch Verschmelzen der Stäbchen und Körner untereinander in Folge eintretender Imbibition mit Kernsaft; in beiden Fällen ist der zunächst entstehende Kern homogen. Die Anhäufung körnchenfreien Protoplasmas um die Kernenden bei Spirogyra entspricht dem Hantelkopf im Seeigelei.

Nach vollzogener Kerntheilung lässt STRASBURGER die Kernfäden bei pflanzlichen Zellen noch eine Zeit lang zwischen beiden Tochternuclei ausgespannt erhalten bleiben und bei der Bildung der Cellulosewand eine nach den einzelnen Pflanzenarten etwas verschiedene Rolle spielen. In der Aequatorialebene sollen sie anschwellen und die angeschwollenen Stellen darauf zu einer zusammenhängenden Platte sich vereinigen; dieselbe wird als Zellplatte bezeichnet und soll aus Hautschicht bestehen. Weiterhin beschreibt STRASBURGER dass in dieser Platte eine Spaltung erfolgt, dass ihre beiden Hälften jedoch nicht auseinander rücken, vielmehr sofort Cellulose in die Spaltungsfläche ausscheiden. Die Cellulose lässt er zu einer zusammenhängenden Membran erhärten und einen Theil der Trennungswand der beiden Schwesterzellen bilden. In dem Umstand, dass die Hautschichtplatte aus den der Kernplatte entstammenden Fäden hervorgeht, erblickt STRASBURGER einen entschiedenen Beweis für die Stoffverwandtschaft von Hautschicht und Kern.

Wenn ich hinsichtlich des Vorgangs der Kerntheilung mich in völliger Uebereinstimmung mit STRASBURGER befinde, so kann ich dagegen seiner Auffassung, nach welcher der Kern bei den Pflanzen eine Rolle bei der Cellulosebildung spielt, nicht beistimmen. Aus principiellen Gründen ist mir der Zusammenhang des eben geschilderten Vorgangs mit der Kerntheilung sehr unwahrscheinlich, wie ich denn auch schon früher mich gegen die Abstammung des Kerns von der Hautschicht ausgesprochen habe. Sollten nicht STRASBURGER'S Beobachtungen eine andere Deutung zulassen? Sollten die nach vollzogener Kerntheilung in der Aequatorialebene anschwellenden und die Zellplatte bildenden Fäden nicht vielleicht aus Protoplasma bestehen, welches den Kern eingehüllt und nach seiner Trennung zwischen seinen Theilstücken sich ausgespannt hat? Hoffentlich werden weitere Untersuchungen diese Verhältnisse bald aufklären.

Mit der Darstellung, welche STRASBURGER von der Eitheilung bei *Phallusia mammillaris* gibt, stimmen meine Beobachtungen weniger als mit seiner Darstellung der Theilungsvorgänge bei *Spirogyra* überein. Nach STRASBURGER ist der Verlauf der Eitheilung bei *Phallusia* in seinen wesentlichen Zügen kurz folgender: Der im Ei central gelegene Furchungskern, um welchen der Dotter eine strahlenartige Anordnung angenommen hat, streckt sich und gewinnt eine spindelförmige Gestalt. An seinen beiden Enden entstehen zwei neue zuerst kleine, dann sich vergrößernde Radienfiguren. In der Kernspindel bilden sich weiterhin einzelne dunklere Streifen und in diesen die äquatoriale Kernplatte aus. Wenn die letztere sich halbirt hat und die beiden Plattenabschnitte auseinandergerückt sind, finden sich in dem Ei zwei durch einen Stiel verbundene Sonnen, AUERBACH's karyolytische Figur, vor. Die Mittelpunkte der beiden Sonnen werden von den neuen Zellkernen eingenommen, zwischen welchen sich nur wenige vereinzelte Kernfäden ausspannen. Bei ihrem Entstehen werden die Kerne von einer homogenen, etwas stärker als die Umgebung das Licht brechenden Substanz gebildet, mit der Vollendung der Furchung aber tritt in ihnen eine mit dünnflüssigem Inhalte erfüllte Vacuole auf. Dieselbe vergrößert sich, so dass schliesslich die eigentliche Kernmasse nur noch ihre Wandung bildet. In der Vacuole zeigen sich aber ein oder mehrere Kernkörperchen. Während dieser Aushöhlung der ursprünglich soliden Kerne, wird die radiale Anordnung der Plasmatheilehen undeutlicher.

In dieser Darstellung ist STRASBURGER in denselben Fehler wie BÜTSCHLI in seinen Beobachtungen der Eitheilung von *Rhabditis dolichura* verfallen. Auch er hat das sich an den Kernenden ansammelnde körnchenfreie Protoplasma mit zu dem Kern gerechnet und daher von den Formveränderungen des letzteren keine vollständig richtige Anschauung erhalten. Während der Tochterkern nach AUERBACH und mir im Stiel der Hantelfigur sich formirt, lässt STRASBURGER ihn die Mitte jeder Sonne einnehmen. Während bei den Seeigeln nach Vollendung der Furchung der Tochterkern sich vergrößert und in die Mitte des Segmentes rückt, lässt STRASBURGER jetzt im Kern eine sich vergrößernde Vacuole auftreten. Meinen Beobachtungen zu Folge ist diese Vacuole der sich kuglig abrundende Kern selbst und die ihn umgebende homogene Rinde, welche anfangs die eigentliche Kernmasse bilden soll, ist nur körnchenfreies Protoplasma. Dass bei *Phallusia mammillaris* die Kernbildung in keiner andern Weise als bei *Toxopneustes lividus* sich vollzieht, schliesse



ich aus STRASBURGER'S Figur 13, welche ein Ei im Moment der Zweitheilung darstellt. Hier finde ich im Mittelpunct jeder Sonne einen dunkleren Streifen abgebildet, welcher im Text nicht erwähnt wird, und welchen ich für das verdichtete Ende des Kernbandes halte.

Von den theoretischen Folgerungen, welche STRASBURGER aus seinen Beobachtungen zieht, will ich nur das hervorheben, dass er den Kern, wie ich dies gleichfalls annehme, die molecularen Vorgänge der Zellbildung beherrschen lässt; dass er bei der Zelltheilung die Kernpole als Attractionscentren und die Radienfiguren als Anziehungerscheinungen betrachtet.

In Betreff des übrigen hier unerwähnt gelassenen, reichhaltigen Beobachtungsmaterials und der an dasselbe angeknüpften weiteren theoretischen Erörterungen muss ich auf die Arbeit STRASBURGER'S selbst verweisen.

Aus der vorliegenden Besprechung ist ersichtlich, dass wenn auch die Endresultate, zu welchen die verschiedenen Untersuchungen über das Verhalten des Kerns bei der Eitheilung geführt haben, sich vielfach widersprechen, so doch die denselben zu Grunde liegenden Beobachtungen eine Vereinbarung zulassen. Wie ich glaube gezeigt zu haben, sind die Widersprüche in den Literaturangaben hauptsächlich darauf zurückzuführen, dass bald ein mehr, bald ein weniger geeignetes Beobachtungsobject benutzt und dass bald die Untersuchung allein im frischen Zustande, bald auch mit Benutzung verschiedener Reagentien vorgenommen worden ist. Am klarsten hat sich dies aus der Besprechung der sorgfältigen Beobachtungen AUERBACH'S, STRASBURGER'S und BÜTSCHLI'S ergeben, Beobachtungen, welche nach der von mir am Ei des Toxopneustes liv. angestellten Untersuchung vollkommen mit einander vereinbart werden können. Es liegt somit kein Grund zu der Annahme vor, dass im Thierreich der Kern bei der Eifurchung sich in einer verschiedenen Weise betheilige, und lässt es sich daher erwarten, dass in der Folgezeit über zahlreichere Objecte ausgedehnte Untersuchungen bei Anwendung geeigneter Methoden auch zu übereinstimmenden Resultaten führen werden.

Mühlhausen i/Th., August 1875.

Figur 18. Ei eine Stunde 10 Minuten nach der Befruchtung. Vollständige Zweiförmigkeit. Bildung des äußeren Spermakerns.  
Figur 19. Zwei Vorkeimbläschen zur Vertheilung der Hülle. Im oberen Theil des Eies das Äußere, im unteren das Innere.  
Figur 20. Die Hülle des Hantelstadiums dargestellt.

Tafel XIII

Figur 21. Ei 10 Minuten nach der Befruchtung durch Osmiumsäure abgetödtet.

Erklärung der Abbildungen.

Figur 22. Ei 15 Minuten nach der Befruchtung. Osmiumsäure abgetödtet.  
Figur 23. Ei 20 Minuten nach der Befruchtung. Osmiumsäure abgetödtet.

Alle Figuren sind bei 500facher Vergrößerung (ZEISS F. Oc. 2) gezeichnet.

Tafel X.

Figur 24. Ei 5 Minuten nach der Befruchtung.

- Figur 1. Unreifes Eierstocksei von *Toxopneustes lividus*.
- Figur 2. Reifes Eierstocksei.
- Figur 3-5. Eierstockseier, deren Keimbläschen sich rückbildet.
- Figur 6. Eierstocksei, dessen Keimbläschen sich rückbildet. Mit Osmiumsäure und BEALE'schem Carmin behandelt.

Tafel XI.

Figur 7 u. 8. Ei, fünf Minuten nach der Befruchtung.

- Figur 7 u. 8. Ei, fünf Minuten nach der Befruchtung. Einwandern des Spermakerns.
- Figur 9. Keimbläschen eines Eierstockseies der Maus.
- Figur 10. Ei, zehn Minuten nach der Befruchtung. Ei- und Spermakern berühren sich.
- Figur 11. Ei, eine viertel Stunde nach der Befruchtung, mit dem durch Verschmelzung des Ei- und Spermakerns entstandenen einfachen Furchungskern.
- Figur 12. Verschiedene Präparate vom Ei- und Spermakern nach Behandlung mit Osmiumsäure und BEALE'schem Carmin.
- Figur 13. Ei, fünf Minuten nach der Befruchtung durch Osmiumsäure abgetödtet und in BEALE'schem Carmin gefärbt. Einwandern des Spermakerns.
- Figur 14. Ei, zehn Minuten nach der Befruchtung durch Osmiumsäure abgetödtet und in BEALE'schem Carmin gefärbt. Ei- und Spermakern berühren sich.

Tafel XII.

- Figur 15-20. Furchungsstadien nach lebenden Objecten.
- Figur 15. Ei, eine halbe Stunde nach der Befruchtung.
- Figur 16a. Ei, 25 Minuten nach der Befruchtung. Entstehung der zwei Radialfiguren.
- Figur 16b. Ei, 45 Minuten nach der Befruchtung.
- Figur 17. Ei, eine Stunde nach der Befruchtung. Hantelstadium.
- Figur 18. Ei, eine Stunde 5 Minuten nach der Befruchtung. Beginnende Zweitheilung.



- Figur 19. Ei, eine Stunde 10 Minuten nach der Befruchtung. Vollendete Zweitheilung. Bildung der kugligen Segmentkerne.  
Figur 20. Zwei Vorbereitungsstadien zur Viertheilung der Eizelle. Im oberen Theilstück ist das Auftreten zweier Radienfiguren, im unteren Theilstück das Hantelstadium dargestellt.

Tafel XIII.

- Figur 21. Ei, 40 Minuten nach der Befruchtung durch Osmiumsäure abgetödtet und in BEALE'schem Carmin gefärbt.  
Figur 22. Ei, 45 Minuten nach der Befruchtung. Osmium-Carminpräparat.  
Figur 23. Ei, eine Stunde nach der Befruchtung. Hantelstadium. Osmium-Carminpräparat.  
Figur 24. Zweigetheilte Eizelle in Vorbereitung zur Viertheilung. Chromsäure-Carminpräparat.  
Figur 25. Beginnende Zweitheilung eine Stunde 5 Minuten nach der Befruchtung. Ansicht des Kernbandes von oben. Osmium-Carminpräparat.  
Figur 26. Beginnende Zweitheilung eine Stunde 5 Minuten nach der Befruchtung. Ansicht des Kernbandes von der Seite. Osmium-Carminpräparat.  
Figur 27. Verschiedene Kernformen.  
a. Ansicht der mittleren Verdichtungszone in der Kernspindel. Chromsäurepräparat.  
b. u. c. Kernformen, 30 Minuten nach der Befruchtung. Osmium-Carminpräparat.  
d. Ansicht der mittleren Verdichtungszone in der Kernspindel. Osmium-Carminpräparat.  
Figur 28. Verschiedene Kernformen.  
a—c. Bildung des Tochterkerns nach vollendeter Zweitheilung der Eizelle.  
d. Kernband mit mittlerer Einschnürung.  
e. Kernband mit einfacher mittlerer Verdichtungszone.  
f. Runder Kern nach Chromsäurebehandlung.

Tafel XIII.

- Figur 13—20. Fortschreitende Stadien nach lebendem Objecte.  
Figur 13. Ei, eine halbe Stunde nach der Befruchtung.  
Figur 14. Ei, 25 Minuten nach der Befruchtung. Entstehung der zwei Radienfiguren.  
Figur 15. Ei, 45 Minuten nach der Befruchtung.  
Figur 16. Ei, eine Stunde nach der Befruchtung. Hantelstadium.  
Figur 17. Ei, eine Stunde 5 Minuten nach der Befruchtung. Beginnende Zweitheilung.