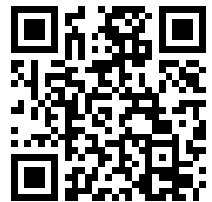


---

This is a reproduction of a library book that was digitized by Google as part of an ongoing effort to preserve the information in books and make it universally accessible.

Google™ books

<https://books.google.com>





## Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

## Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

- + *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.
- + *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.
- + *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.
- + *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

## Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter <http://books.google.com> durchsuchen.



The University of Chicago  
Libraries





R. C. Bennett

1947

Contains the classical demonstration  
of the essential nature of sexual reproduction,  
viz the material union of the sperm with  
the nucleus of the ovum.

From Morph. Lab. ed. I. W.

↓







1

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

---

Dissertation  
der  
medizinischen Fakultät der Universität Jena

zur  
Erlangung der Venia docendi

eingereicht von

**Dr. Oscar Hertwig.**  
"

---

Mit vier lithographirten Tafeln.

---

**Leipzig.**

Verlag von Wilhelm Engelmann.

1875.

QL 955

. H54



Med.

1540680

## Inhalt.

	Seite.
Einleitung . . . . .	1
I. Abschnitt.	
Das Eierstocksei und die Umwandlung desselben in das reife befruchtungsfähige Ei.	
1. Eigene Beobachtungen . . . . .	3
2. Literaturangaben . . . . .	12
a. Angaben über Schwund des Keimbläschens und Neuentstehung des Eikerns . . . . .	13
b. Angaben über Fortbestand des Keimbläschens und Theilung desselben . . . . .	18
c. Angaben über Schwund des Keimbläschens und Fortbestand des Keimflecks . . . . .	20
3. Beurtheilung der Literaturangaben . . . . .	23
II. Abschnitt.	
Die Eibefruchtung.	
1. Eigene Beobachtungen . . . . .	32
2. Literaturangaben . . . . .	44
III. Abschnitt.	
Die Eifurchung.	
1. Eigene Beobachtungen . . . . .	52
a. Beobachtungen am lebenden Objecte . . . . .	52
b. Beobachtungen an mit Reagentien behandelten Objecten . . . . .	61
2. Beurtheilung der beobachteten Erscheinungen . . . . .	65
3. Literaturangaben . . . . .	72
Tafelerklärung . . . . .	87





## 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 Gesichtspuncte 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 Seeigeln die künstliche Befruchtung ohne jede Schwierigkeit ausführen; die Entwicklung geht leicht und rasch von Stat-ten, 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 Stat-ten 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 Characteristik 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 Ausgangspunkt, 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 Dotterkügelchen 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

Differenzirungsproduct des angrenzenden Protoplasma, »als ein acidentelles 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 kugelfunde 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 übrigem 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 Seeigeleier 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)

1) AUERBACH. Organologische Studien. Heft I. pag. 165.

2) AUERBACH. l. c. Heft I. pag. 167—168.

3) 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 gabelig theilen und untereinander verbinden. Sie bestehen wie dort aus einer homogenen Substanz mit eingelagerten glänzenden Körnchen<sup>1)</sup>.

Bei Berücksichtigung aller hier angeführten Structureigentümlichkeiten 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 dieser 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 getroffen 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, BALBIANI'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 zusammenhangloser 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 lymph 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.

Aehnliche 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 beendet 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 Cou-

<sup>1)</sup> KOWALEWSKY. Entwicklungsgeschichte der Rippenqualen. 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 *ascaris 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 Materiales, und dieses ist der Dotter, der durch die Auflösung des Keimbläschens in eine gleichförmige Masse verwandelt wird und sich erst

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

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

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

4) LEYDIG. Ueber Argulus foliaceus. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. II. pag. 340.

5) WITTICH. Die Entstehung des Arachnideneies im Eierstocke etc. MÜLLER's Archiv 1849. pag. 122—124.

6) 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 gewissermassen 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 Primärs substanz 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 Protoplasmatheiligen, 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-

1) AUERBACH. Organologische Studien Heft 1. pag. 79—91. 164. Heft 2. pag. 238—241.

2) STRASBURGER. Ueber Zellbildung und Zelltheilung. pag. 189—192. pag. 209. pag. 233.

schicht 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 seltneren 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 Säugethierei 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 Flimmerhärchen. 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 *Entoconcha* 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 Körper theile 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 BENEDEEN.

LEYDIG<sup>2)</sup> und GEGENBAUR<sup>3)</sup> haben, der erstere bei Räderthierchen, 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

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

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

3) 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.

4) 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 cignoides*, 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 cignoides* 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 Seeigellei angestellt 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'oeuf.* 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,

1) 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.

2) 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.

3) C. E. v. BAER. Neue Untersuchungen über die Entwicklung der Thiere. FRORIEP'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 Betheiligung bei der Zelltheilung und die an den Nucleoli beobachteten Lebenserscheinungen ein beredtes Zeugniß ablegen, dann lässt sich gewiss erwarten, dass in so wichtigen Entwicklungsvorgängen, wie die Entstehung des befruchtungsfähigen Eies, gesetzmässigerer Verhältnisse vorliegen, dann muss es nicht recht glaubwürdig erscheinen, dass bei Hydra und Beroe 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 Nematodenci 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. FRORIEF'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 Seeigelei 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 Resultate 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 Kernneubildung 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 Kernneubildung 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 Uhrschälchen 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 versieht, 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 gruppirt 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, verharret 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 Strukturverhältniss 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 her-rühren.

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 zusammengefügteten 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 Dotterkörnchen 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 Dotterkörnchen gleichfalls 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 Samenthierchens 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 Dotterkörnechen 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 Protoplasamasse 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 BENEDEEN: 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 her stammt. 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 allmählig 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 lividus*, 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 Urtheilchen 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 entgegensetzt, 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 blossen 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—1015.

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

Die erste derartige Angabe rührt von BARRY her, der an Kaincheneiern 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 Samenfadenkopf 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 verharrte 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-

1) **FUNKE**. **SCHMIDT's** Jahrbücher der gesammten Medicin. B. 80. pag. 118.

2) **HESSLING**. Einige Bemerkungen zu des Dr. **KEBER's** Abhandlung: »Ueber den Eintritt der Samenzellen in das Ei.« Zeitschr. f. wiss. Zool. B. V. 1854.

3) 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.

4) **BISCHOFF**. Widerlegung des v. Dr. **KEBER** etc. behaupteten Eindringens der Spermatozoiden in das Ei. 1854.

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

6) **FLEMMING**. Ueber die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. X.

7) **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

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

2) **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.

3) **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 Seeegelleies. 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 das der Oberfläche des Dotters eingesenkte Spermatozoon 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 zweiprocentiger 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 Eiinhalt, 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 Eifurchung.

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 Eifurchung 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 Hülfe 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 Nematodeneiern 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 Achttheilung 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 Einzighungen 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 Radian 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 Mittelpunkt jeder Sonne sich hineinerstrecke. 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 Radian 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 bügelförmig 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. 16 a). 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 Protoplastheile 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 Anzeigen 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 Räden 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  $13,3 \mu$  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 Radien 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. Währenddem 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 Umrisse 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 Umrisse 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. 21). 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. 28 d).

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 Einschnürungsfurche 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 Mittelpunkt 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 unregelmässigere, 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 Nucleolarsubstanz 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 characteristischer 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 Zuhülfenahme 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 Kernen, 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 Wachstum 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 Eisenspähe. 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 Anknüpfungspunkte 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 Furche, 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 Puncten 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 einschütren, 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. FRORIEP'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'oeuf. 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.

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

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

3) KOWALEWSKY. *Mém. de l'Acad. imp. de St. Pétersbourg. T. X.*

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

5) H. FOL. *Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw. Bd. VII.*

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

7) AUERBACH. *Organologische Studien. Heft II. Breslau 1874.*

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

9) 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 Protoplasmanhäufung 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 Vacuolen 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 Radien 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 Mittelpunkt 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 Punct für Punct 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 gerad 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 Dotterkugelchen entweder bei Seite schiebend oder vor sich her jagend. Gleichwie aber aus einem zugespitzten electricischen 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 Dotterkugelchen, 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 Hülfe 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 Cucullanusei 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 Structurverhältniss 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 Eifurchung 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 er härten 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 Radialfiguren. 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 auseinandergertückt 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 Plasmatheilchen 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 Anziehungserscheinungen 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.

## Erklärung der Abbildungen.

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

### Tafel X.

- 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. 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 abgetötet und in BEALE'schem Carmin gefärbt. Einwandern des Spermakerns.  
Figur 14. Ei, zehn Minuten nach der Befruchtung durch Osmiumsäure abgetötet 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.

## Vita.

Oscar Hertwig wurde in Friedberg bei Frankfurt a/M. am 21. April 1849 geboren. Den ersten Schulunterricht genoss er in Mühlhausen i/Th., wohin seine Eltern im Jahre 1851 ihren Wohnsitz verlegten, und besuchte er daselbst von Ostern 1859 bis Ostern 1868 das Gymnasium. Mit dem Zeugniß der Reife entlassen, studirte er auf den Universitäten Jena, Zürich und Bonn, erlangte an letzterer Universität am 20. August 1872 die medicinische Doctorwürde und bestand im Februar 1873 das medicinische Staatsexamen. Nachdem er im folgenden Jahre als einjährig freiwilliger Arzt in Jena sein Militärljahr zurückgelegt hatte, bekleidete er von Ostern 1874 bis Ostern 1875 die Stelle eines Assistenten am anatomischen Institute zu Bonn und siedelte darauf wieder nach Jena über.

---

Folgende wissenschaftliche Arbeiten sind von ihm veröffentlicht worden :

1. **Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Cellulose-Mantels der Tunikaten.** Eine akademische Preisschrift. Jenaische Zeitschrift. Bd. VII.
2. **Ueber den Bau und die Entwicklung des elastischen Gewebes im Netzknorpel.** Inauguraldissertation. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. IX.
3. **Ueber den Bau und die Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier.** Jenaische Zeitschrift. Bd. VIII.
4. **Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle.** Archiv für mikrosk. Anatomie Bd XI. Supplementheft.



# Thesen.

1. Die Befruchtung beruht auf der Verschmelzung von geschlechtlich differenzirten Zellkernen.
2. Die mit Nucleus und Nucleolus versehenen Infusorien besitzen den Formwerth hermaphroditer Zellen.
3. Die Eizelle durchläuft in ihrer Entwicklung kein Monerenstadium.
4. Die Belegknochen des Schädels sind von Zahn- und Schuppenbildungen abzuleiten.
5. Die Bildung von Binde-Substanzen ist keine ausschliessliche Eigenschaft des mittleren Keimblattes.
6. Die Entwicklungsgeschichte eines Thieres kann keine Grundlage einer vergleichenden Morphologie abgeben.
7. Ein Verständniss der Ontogenese lässt sich ohne Kenntniss der Phylogenese nicht gewinnen.







Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.





Fig. 7.

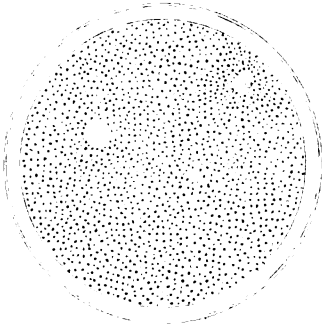


Fig. 8.

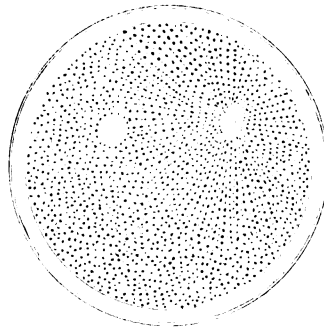


Fig. 9.



Fig. 10.

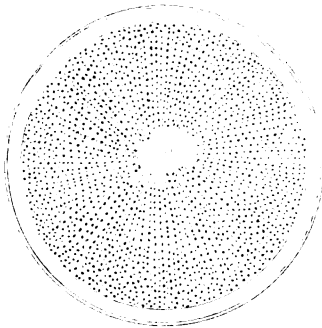


Fig. 11.

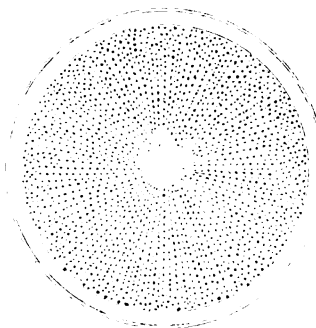


Fig. 12.

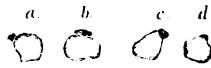


Fig. 13.

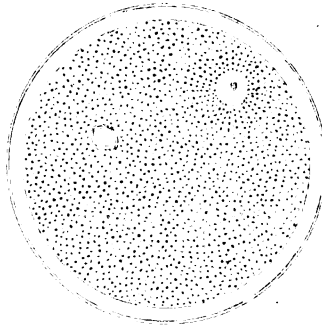


Fig. 14.

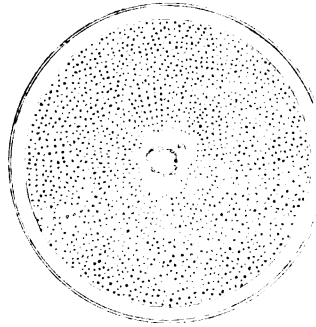




Fig. 15.

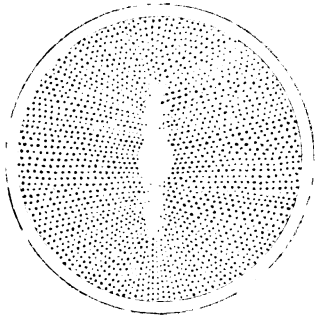


Fig. 16.

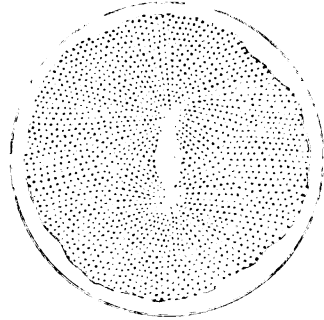


Fig. 17.

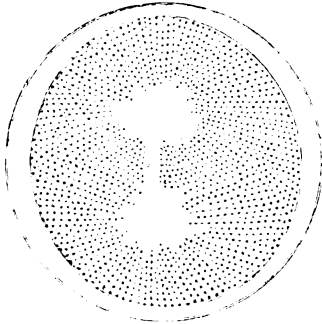


Fig. 18.

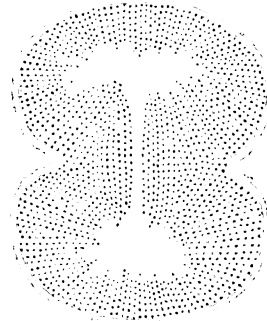


Fig. 19.

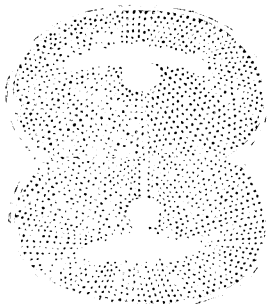


Fig. 20.

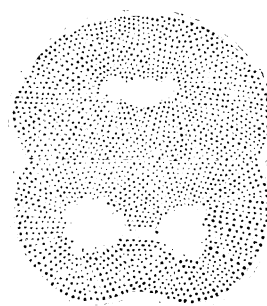




Fig. 21.

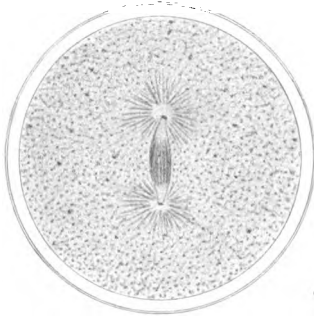


Fig. 22.



Fig. 27.

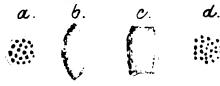


Fig. 23.

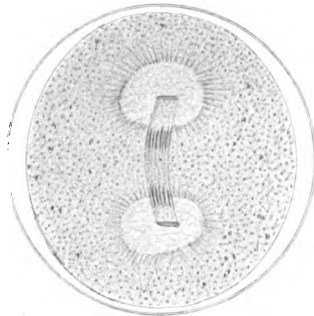


Fig. 24.

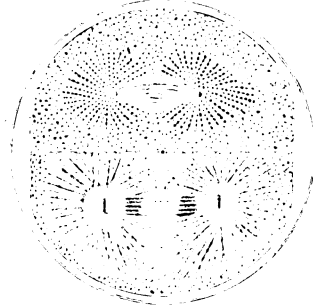


Fig. 25.

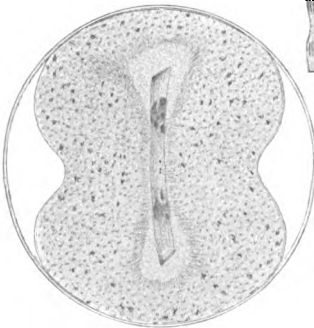
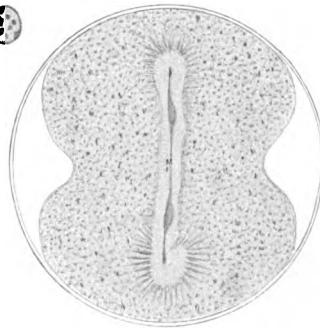


Fig. 28.



Fig. 26.







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

Von

**Dr. Oscar Hertwig.**

---

Zweiter Theil.

---

Mit Tafel I—V.

Durch Untersuchungen am Ei des *Toxopneustes lividus*<sup>1)</sup> war es mir in hohem Grade wahrscheinlich geworden, dass bei der Reife des Eies nicht alle Theile des Keimbläschens zu Grunde gehen, sondern der Keimfleck erhalten bleibt und zum Kern des befruchtungsfähigen Eies wird. Indem ich darauf hin die Literaturangaben prüfte und Beobachtungen kennen lernte, die sich in gleichem Sinne verwerthen liessen, sprach ich weiter die Vermuthung aus, dass im ganzen Thierreich ein ähnlicher Process bei der Reife des Eies stattfinden möchte. Bei Aufstellung dieser Hypothese war ich mir, wie ich am Schluss des betreffenden Abschnittes noch besonders hervorhob, »wohl bewusst, wie viel meiner Annahme noch die thatsächliche Begründung fehlt, doch hoffte ich für sie bald weitere Thatsachen beibringen zu können«.

Seit der Zeit habe ich mich mit diesem Gegenstand anhaltend weiter beschäftigt. Ueber die angeregte Frage mehr Sicherheit zu erlangen, wurde mir persönlich um so mehr ein Bedürfniss, als die neuesten Beobachtungen von v. BENEDEN und BÜTSCHLI zu anderen Ergebnissen geführt hatten, so dass durch sie gegen meine

---

<sup>1)</sup> OSCAR HERTWIG. Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Erster Theil. Dieses Jahrbuch. Bd. I. p. 347.

Morpholog. Jahrbuch. 3.

Mittheilungen wohl vielfach Zweifel werden wachgerufen worden sein.

Zur Untersuchung dienten mir die Eier von *Rana temporaria* und *esculenta* und die Eier zweier Hirudineen, *Haemopsis* und *Nephelis*. Ein Studium der erstgenannten Objecte erschien mir wegen des multinucleolären Zustandes ihres Keimbläschens besonders wünschenswerth. Hatte ich doch früher selbst hervorgehoben, dass namentlich die Eier der Fische, Amphibien, Reptilien und Vögel auf den Schwund des Keimbläschens und die Neubildung des Eikerns vor Allem jetzt genauer geprüft werden müssten. Auf die Hirudineen dagegen wurde ich durch die wichtigen Beobachtungen geführt, welche BÜTSCHLI an denselben in jüngster Zeit gemacht hat. Da mir die letztgenannten Objecte die vollständigsten Ergebnisse geliefert haben, so beginne ich mit ihnen meine Mittheilungen und werde erst an zweiter Stelle die weniger vollständigen, weil schwierigeren Untersuchungen über die Amphibieneier anreihen.

---

## I. Abschnitt.

**Die ersten Entwicklungsvorgänge im Ei der Hirudineen (*Haemopsis* und *Nephelis*).**

Im Jahre 1845<sup>1)</sup> veröffentlichte zuerst FREY in seiner Abhandlung »Zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Blutegels«<sup>2)</sup> einige genauere Beobachtungen über die ersten Entwicklungsvorgänge im Ei von *Nephelis*. Er erkannte, dass vor der Furchung sowohl Keimbläschen als Keimfleck verschwunden sind, dass dagegen in der Flüssigkeit zwischen Dotter und Dotterhaut ein Kügelchen sich vorfindet, wie solches schon früher mehrfach bei Mollusken beschrieben worden war. Er nannte es eine Zelle und war nicht abgeneigt es für den aus dem Ei ausgetretenen Keimfleck zu deuten. In der weitem Entwicklung des Eies schien es ihm keine Rolle zu spielen.

---

<sup>1)</sup> Eine ausführliche Zusammenstellung der älteren Literatur über die Cocons der Hirudineen gibt:

a) Dr. RUDOLPH WAGNER: Bruchstücke aus der Entwicklungsgeschichte des gemeinen Blutegels. Isis. Jahrgang 1832. Heft 4. pag. 398.

b) ROBIN: Mémoire sur les phénomènes qui se passent dans l'ovule etc. Journal de la physiologie de l'homme et des animaux. T. V. 1862. pag. 90.

<sup>2)</sup> FREY. Göttingische gelehrte Anzeigen. Jahrg. 1845. Bd. I. pag. 273.

Zwei weitere Arbeiten über die Hirudineenentwicklung erschienen gleichzeitig im Jahre 1862, die eine von RATHKE, die andere von ROBIN.

RATHKE<sup>1)</sup> legte den von FREY beschriebenen Kugelchen, deren er häufig zwei nacheinander aus dem Dotter vor der Furchung austreten sah, keine Bedeutung bei und erblickte in ihnen nichts weiter als einen sehr kleinen vom Ei ausgestossenen Theil des Liquor vitelli, des gallertartigen Bindemittels der Dotterkörnchen.

Von grösserer Wichtigkeit als die genannten früheren Arbeiten ist für die Geschichte unseres Gegenstandes die umfangreiche Abhandlung ROBIN's<sup>2)</sup>. Dieselbe zerfällt in drei Abschnitte, von welchen der erste über die Entstehung und die Veränderungen des Eies bis zur Ablage, der zweite über die Bildung und Beschaffenheit der sogenannten Richtungskörper, der dritte über die Neubildung des Eikerns handelt.

Ueber die Entstehung der Eier hat ROBIN merkwürdige Angaben gemacht. Es sollen sich nämlich die Eier im Ovarium erst dann bilden, wenn dieses nach einer stattgehabten Begattung mit Samen angefüllt ist, und zwar sollen sie hier in der Mitte je eines eingeführten Spermatophoren sich entwickeln. Den von Spermatozoen, von kleinen und grösseren Eiern gebildeten Körper nennt ROBIN einen Ovo-Spermatophor<sup>3)</sup>.

Noch innerhalb dieses Gebildes soll die Reife der Eier erfolgen und sich dadurch zu erkennen geben, dass das Keimbläschen mit seinem Keimfleck spurlos verschwindet. Ebenso soll auch die Befruchtung noch im Ovo-spermatophor vor sich gehen, indem der Dotter sich von der Membrana vitellina zurückzieht, und in den so gebildeten, mit gallertiger Flüssigkeit gefüllten Zwischenraum zahlreiche Spermatozoen eindringen.

---

1) RATHKE. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen, herausgegeben und theilweise bearbeitet von R. LEUCKART. Leipzig 1862.

2) CH. ROBIN. Journal de la physiologie de l'homme et des animaux. 1862. T. V.

1) Mémoire sur les phénomènes qui se passent dans l'ovule avant la segmentation du vitellus, l. c. pag. 67—109.

2) Mémoire sur les globules polaires de l'ovule. l. c. pag. 149—186.

3) Note sur la production du noyau vitellin. l. c. pag. 309—323.

3) Die ausführliche Beschreibung der Geschlechtsorgane von Nephelis und der Ovospematophore findet sich: CHARLES ROBIN. Mémoire sur les spermatophores de quelques hirudinéés. Annales des sciences naturelles. Quatrième série. Zoologie 1862. T. XVII. pag. 5.

Die Veränderungen, welche an den Eiern nach der Ablage eintreten, hat ROBIN im zweiten Abschnitt seiner Untersuchungen beschrieben und mit zahlreichen naturgetreuen Abbildungen veranschaulicht. Er lässt die Bildung der Richtungskörper bei Nephelis sehr regelmässig 5—6 Stunden nach Ablage der Cocons beginnen und zwar  $2\frac{1}{2}$ —3 Stunden in Anspruch nehmen. Sie verläuft in der Weise, dass an der Peripherie des kernlosen Eies sich an einer kleinen Stelle die Dotterkörnchen aus der homogenen Grundsubstanz zurückziehen. Der so entstandene helle Ausschnitt wölbt sich bald hügelartig über die Eioberfläche hervor, der Hügel wird dann cylindrisch und schnürt sich an seiner Basis ein. So bildet sich im Verlauf von 25—30 Minuten eine kleine Kugel, die mit dem Dotter durch einen Stiel zusammenhängt. 5—7 Minuten später ziehen sich an der Anheftungsstelle dieses ersten Richtungskörperchens die Dotterkörnchen von der Oberfläche abermals zurück, und es erscheint nun in genau derselben Weise ein zweites Kügelchen, welches mit dem Ei gleichfalls noch zunächst in Zusammenhang bleibt. Zuweilen sah ROBIN noch ein drittes Kügelchen nachfolgen, wenn die zwei zuerst gebildeten von geringerer Grösse als gewöhnlich waren. Auch beobachtete er in der Bildung der Richtungskörper einige Variationen, die im Wesentlichen darauf hinauslaufen, dass ein mehr oder weniger langer cylindrischer Körper hervorknospt, der dann erst durch Einschnürung in zwei oder drei Kugeln zerfällt. Nach diesen Beobachtungen bestreitet ROBIN die Abstammung der Richtungskörper vom Keimbläschen oder Keimfleck, lässt sie einzig und allein aus der homogenen Grundsubstanz des Dotters bestehen und von der Oberfläche des Eies in ähnlicher Weise sich abschnüren, wie an den Insecteneiern<sup>1)</sup> nach seinen Beobachtungen das Blastoderm sich anlegt. Er gibt diesen Gebilden wegen ihrer constanten Lagebeziehung zu der Stelle der Eioberfläche, wo später die erste Furchungslinie sich bildet, den Namen globules polaires. Ueber ihre weiteren Schicksale wird uns noch berichtet, dass die drei Kügelchen später zu einem verschmelzen, und dass zwei bis drei kleine sphärische Kerne in ihnen erscheinen.

Im dritten Abschnitt seiner Arbeit behandelt ROBIN die Neuentstehung des Furchungskerns, welche bald nach der Abschnürung des letzten Richtungskörpers 10 Stunden nach der Eiablage in der

<sup>1)</sup> CHARLES ROBIN. Mémoire sur la production du blastoderme chez les -articulés. Journal de la physiologie de l'homme et des animaux 1862. T. V. pag. 348.

Weise erfolgen soll, dass aus dem Centrum des Eies die Dotterkörnchen sich entfernen und die zurückbleibende homogene Grundsubstanz sich mehr und mehr von der Umgebung scharf abgrenzt. ROBIN glaubt hierdurch den schlagenden Beweis für die vollkommene Neubildung eines Kerns geführt zu haben. »Il prouve en effet d'une manière péremptoire la génération spontanée, molécule à molécule, d'un noyau homogène, d'une partie nettement définie et isolable au sein d'une masse granuleuse sans qu'il dérive d'aucun élément ni d'aucune portion d'élément anatomique figuré quelconque.«

Die hier referirten Angaben sind von ROBIN<sup>1)</sup> in seiner 1876 erschienenen Entwicklungsgeschichte der Hirudineen fast wörtlich wieder reproducirt worden, so dass ein näheres Eingehen nicht erforderlich ist.

Ein sehr bedeutender Fortschritt in der Erkenntniss der ersten Entwicklungsvorgänge im Ei der Hirudineen ist in jüngster Zeit durch BÜTSCHLI<sup>2)</sup> herbeigeführt worden. Indem er die abgelegten Eier in geeigneter Weise mit Reagentien (2% Essigsäure) behandelte, ist es ihm gelungen bei der Entstehung der Richtungskörper und der Bildung des Furchungskernes im Innern der Eizelle eine Reihe von Erscheinungen zu beobachten, die den früheren Forschern vollkommen entgangen waren.

Im frisch gelegten Ei erkannte BÜTSCHLI einen spindelförmig beschaffenen Kern, welchen er für das metamorphosirte Keimbläschen deutet. Nach seinen Beobachtungen soll derselbe bei der Entwicklung des Eies in die Richtungskörper in folgender Weise umgewandelt werden. Die Kernspindel rückt bis zur Eiperipherie vor und wird von einer hier befindlichen Dotterstrahlung aus der Oberfläche des Dotters hervorgeschoben. Der herausgetretene Theil vergrößert sich augenscheinlich durch Quellung und rundet sich ab. In seinem Innern liegen eine Anzahl dunkler Körnchen, die durch feine Fasern mit einer Zone ähnlicher dunkler Körnchen am entgegengesetzten, noch im Dotter befindlichen Kernende in Verbindung stehen. Auch dieser Theil wird später vollständig aus dem Ei hervorgeschoben. Während dieser Ausstossung hat die zum Richtungskörper gewor-

1) CHARLES ROBIN. Mémoire sur le développement embryogénique des hirudinées. Mémoires de l'académie des sciences de l'institut de France T. XL. Nr. 9. Paris 1876.

2) O. BÜTSCHLI, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. Abhandlungen der SENKENB. naturf. Gesellsch. Bd. X. pag. 3—10.

dene Kernspindel, wahrscheinlich durch einen activen Theilungsprocess sich in drei kuglige Abschnitte eingeschnürt. In der zuletzt hervorgeschobenen Portion erscheint später ein rundes, helles Bläschen.

Diesen Angaben über die Bildung der Richtungskörper lässt BÜTSCHLI werthvolle Beobachtungen über die Entstehung des Furchungskerns nachfolgen. Zur Zeit, da der erste Theil der Spindel bereits ausgestossen ist, lässt sich im Dotter ein isolirtes Strahlensystem erkennen, welches Anfangs nahe der Peripherie gelegen allmählig in das Centrum des Eies rückt. Hier entsteht nun nach vollendeter Ausstossung des Keimbläschens, während die Strahlung verschwindet, ein kleiner Kern und gleichzeitig macht sich ein zweiter gleichbeschaffener Kern in einiger Entfernung von der Austrittsstelle des Richtungskörpers bemerklich. Beide Kerne rücken aufeinander zu, vergrössern sich hierbei ganz bedeutend, legen sich an einander und verschmelzen. Es treten jetzt rasch die Veränderungen ein, welche zur Theilung des Dotters führen und durch die spindelförmige Metamorphose des Kerns etc. eingeleitet werden.

Durch die mitgetheilten Beobachtungen hält es BÜTSCHLI für sicher erwiesen, dass die sogenannten Richtungsbläschen des Hirudineen-Eies das ausgestossene Keimbläschen sind und zwar, wie er besonders betont, höchst wahrscheinlich das gesammte Keimbläschen, da Nichts darauf hindeutet, dass irgend ein Rest desselben zurückbleibt, ausgenommen allein flüssige Bestandtheile, die während der Umwandlung zur Spindel ausgetreten sind. Ob dieser Vorgang eine Folge der Befruchtung ist oder unabhängig von derselben erfolgen kann, lässt BÜTSCHLI dahingestellt, neigt sich aber mehr der ersten Auffassung zu. Ebenso ist er in Betreff der Herkunft der neuentstehenden Kerne zu keinem sichern Ergebniss gelangt.

Auf die Frage, ob ein Theil des Keimbläschens erhalten bleibt und in den Furchungskern mit eingeht, kommt BÜTSCHLI noch einmal in einem Anhang zu sprechen, welchen er durch meine und v. BENEDEN's inzwischen erschienene Arbeit veranlasst seinen Untersuchungen beigegeben hat<sup>1)</sup>. Er hebt hier zunächst hervor, dass er zur Annahme, dass die Ausstossung des Keimbläschens bei Nephelis keine vollständige sei, keinen Anhaltspunct in seinen Beobachtungen fände, will es aber auch nicht mit absoluter Gewissheit in Abrede stellen, dass nicht vielleicht ein Theil einer der Kernplatten des

<sup>1)</sup> BÜTSCHLI, l. c. pag. 220—240.

spindelförmig metamorphosirten Eikerns, während des Austritts desselben sich ablöse und zur Grundlage eines oder mehrerer der späterhin in den Dotter hervortretenden Kernchen werde. Auch macht hier BÜTSCHLI selbst auf zwei Punkte in seinen Beobachtungen aufmerksam, die sich allenfalls zu Gunsten einer derartigen Auffassung verwerthen liessen, »einmal die Entstehung des einen der neuen Kernchen bei Nephelis ausserhalb des sogenannten Centralhofes und in gewisser Beziehung zur Austrittsstelle des Eikerns, und dann die gleichen Beziehungen der neuentstehenden Kernchen zu dieser Austrittsstelle bei Limnaeus und Succinea, sowie den Umstand, dass bei erstgenanntem Object der ausgetretene Eikern durch feine Fädchen mit einigen der neugebildeten Kernchen in Verbindung zu stehen scheint«<sup>1)</sup>.

Aus den hier referirten Angaben BÜTSCHLI's geht hervor, dass von ihm drei Fragen noch nicht genügend beantwortet werden konnten, erstens, in welcher Weise das Keimbläschen sich in die Kernspindel umbildet, zweitens ob die Befruchtung auf die Entstehung der Kernspindel und der Richtungkörper von Einfluss ist, drittens, ob der Kern vollständig ausgestossen wird oder theilweise erhalten bleibt und in den Furchungskern mit übergeht.

Zur Beantwortung dieser Fragen unternahm ich im Laufe dieses Sommers erneute Untersuchungen an einheimischen Hirudineen, theils an Haemopsis theils an Nephelis. Beide Objecte bieten verschiedene Vortheile bei der Beobachtung und ergänzen sich in vieler Hinsicht gegenseitig. So fand ich Haemopsis vorzüglich geeignet, um an ihr die Umwandlung der Eier im Ovarium zu verfolgen, während hierzu Nephelis wegen des abweichenden Baues ihres Ovarium sich gar nicht empfiehlt. Auf der andern Seite habe ich die reifen, abgelegten Eier ausschliesslich nur von Nephelis untersucht, da diese sich in Gläsern sehr gut hält und fast täglich während der Sommermonate einen Cocon producirt.

Auf einen Uebelstand möchte ich hier diejenigen, welche sich mit diesen Studien weiter beschäftigen sollten, aufmerksam machen. Zu wiederholten Malen konnte ich beobachten, dass in Gläsern, in denen eine Anzahl Blutegel sich befand, die frisch gelegten Cocons des einen von dem andern aufgezehrt wurden. Zuweilen geschah es sogar, dass noch während der Coconbildung einem eierlegenden Thiere die am Sattel sich ausscheidende Gallerte vom Leibe durch eine

<sup>1)</sup> BÜTSCHLI, l. c. pag. 224, 225.

andere Nephelis abgesaugt wurde. So kann es kommen, dass man von einer grösseren Menge zusammengehaltener Blutegel doch nur selten einen Cocon erhält. Diesem Uebelstande habe ich leicht dadurch abgeholfen, dass ich die einzelnen Individuen in weite Reagenzgläser isolirte, ein Verfahren, welches schon FREY anwandte, um den unverletzten Cocon mit schwacher Vergrösserung zu verschiedenen Zeiten untersuchen zu können.

Diese Isolirung bot mir noch den weiteren Vortheil, dass ich den Act der Eiablage, der etwa 15 bis 20 Minuten dauert, leichter beobachten konnte. Dies war aber für meine Untersuchungen insofern von Werth, als es mir daran lag, das Alter der abgelegten Cocons und die richtige Aufeinanderfolge der einzelnen Entwicklungsstadien in möglichst zahlreichen Fällen genau zu bestimmen. Es ist mir dann auch ohne viele Mühe gelungen, indem ich eine grosse Anzahl Individuen isolirte, die Coconbildung wohl mehr als 50mal unter meinen Augen ablaufen zu sehen. Hierdurch war es mir möglich von der Entstehung der Richtungskörper mir zahlreichere verschiedenartige Stadien und zwar in ihrer Aufeinanderfolge zu verschaffen, als BÜTSCHLI beobachtet zu haben scheint, der nur nach der Farbe das Alter der Cocons bestimmte.

Da die Untersuchung der Hirudineeneier im lebenden Zustande nur einen geringen Einblick in die inneren Vorgänge gewährt, um deren Feststellungen es sich wesentlich handelt, so wurde die Anwendung von Reagentien erforderlich. Ueber den Gebrauch derselben mögen einige Bemerkungen hier eine Stelle finden. Die besten Präparate von den Eierstockseiern der Haemopis erhielt ich durch Behandlung mit Osmiumsäure und BEALE'schem Carmin in der schon früher von mir angegebenen Weise. Auch bei den in Cocons abgelegten Eiern habe ich diese Methode anzuwenden versucht, indessen mit geringerem Erfolge. Zwar bietet sie hier den Vortheil, dass sie Form und Lage der austretenden Richtungskörper vortrefflich erhält, dagegen hat sie sich mir zum Feststellen der Veränderungen im Innern des Dotters weniger brauchbar erwiesen. Denn die Erlangung guter Färbungspräparate ist mit viel Schwierigkeiten verbunden, da Gallerte und Eihaut das Eindringen der Reagentien erschweren, so dass der richtige Grad ihrer Einwirkung schwer abzumessen ist. Die von BÜTSCHLI empfohlene 2 % Essigsäure ist daher hier vorzuziehen. Auch diese Methode hat indessen zwei Uebelstände, einmal dass die untersuchten Objecte sich nicht längere Zeit conserviren lassen, und zweitens dass die Dotterkörnchen un-



durchsichtig bleiben und bei der Beobachtung stören. Beide Uebelstände können aber leicht beseitigt werden, wenn man sich folgenden Verfahrens bedient: die Cocons werden in 1% Essigsäure durch einen Scheerenschnitt geöffnet und die Gallerte mit den Eiern aus der einhüllenden Schale mit Vorsicht hervorgezogen. Nach  $\frac{1}{4}$ stündigem Verweilen in der Flüssigkeit werden die Eier durch Zupfen mit der Nadel vollends aus der Gallerte befreit und nachdem Gallerte und Essigsäure möglichst entfernt sind, werden sie nach dem von STRASBURGER empfohlenen Verfahren mit absolutem Alkohol übergossen. Nach einigen Stunden wird der Alkohol mit Glycerin und essigsauerm Kali zu gleichen Theilen langsam versetzt und die Mischung stehen gelassen, bis der Alkohol verdunstet ist. Bei diesem Verfahren bleiben die Eier vortrefflich erhalten, der Dotter wird etwas aufgehell, die radiäre Anordnung des Plasma, die Kerntheile, namentlich die verdichteten Stellen treten mit grosser Schärfe hervor. Nur möchte ich darauf aufmerksam machen, dass bei der Untersuchung jeder Druck des Deckglases zu vermeiden ist, was durch untergelegte Haare von passender Stärke leicht erreicht wird. Wenn dies geschehen ist, kann man durch Verschiebung des Deckglases dem Ei, indem man es rollen lässt, jede beliebige Lage verleihen, ohne es irgendwie zu schädigen. — Ein weiterer Vortheil des angewandten Verfahrens besteht darin, dass die Präparate sich lange Zeit in einem zur Untersuchung geeigneten Zustande aufheben lassen. Schon wochenlang eingeschlossene Objecte sind noch jetzt zur Demonstration der von mir beobachteten Erscheinungen tauglich.

Nach diesen Vorbemerkungen gehe ich zur Darstellung meiner Beobachtungen über; die ich in zwei Theilen besprechen werde. Von diesen handelt der erste über das Eierstocksei und seine Umwandlung in das reife, befruchtungsfähige Ei, der zweite über die ersten Entwicklungsvorgänge in den aus den Cocons entnommenen Eiern.

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

Bei *Haemopsis* liegen die Ovarien als zwei kleine Bläschen im 9. Körperringe an der Bauchseite nahe der Mittellinie. Von jedem entspringt ein schmaler Oviduct. Die Oviducte beider Seiten verschmelzen zu einem unpaaren Gange, welcher sich bald umbiegt, nach vorn verläuft und sich zu einer Scheide erweitert, die dicht hinter den Ovarien ausmündet und gewöhnlich bei den untersuchten Exemplaren

von einem Spermatophor aufgetrieben war. Das Ovarium besitzt eine ziemlich derbe Membran, welche mit einer eiweissreichen Flüssigkeit prall gefüllt ist. In dieser liegt ein langer zusammengerollter zelliger Faden, die Keimstätte der Eier. Der Hauptmasse nach wird derselbe von sehr kleinen dicht gedrängten Zellen gebildet, welche nach Aussen durch eine zarte Membran zusammengehalten werden. An einem Ende schwillt der Faden zu einer Kugel an, die einzig und allein aus dem geschilderten Gewebe besteht. In einiger Entfernung von dieser Kugel wird seine Oberfläche von grösseren Zellen mit deutlich bläschenförmigem Kern dicht besetzt. Nach der Mitte des Fadens zu nehmen diese Zellen an Grösse ganz bedeutend zu, wölben sich über seine Oberfläche stärker hervor und hängen endlich mit ihm nur noch durch einen kurzen bindegewebigen Strang zusammen. Sie geben sich jetzt deutlich als Eier zu erkennen. In der Mitte des Fadens hat stets eine grössere Anzahl ihre völlige Grösse erreicht, in dem darauf folgenden Abschnitt findet ihre Reifung und Ablösung statt. Wir treffen mithin an diesem günstigen Objecte die Eier auf den verschiedensten Entwicklungsstufen von den ersten Anfängen bis zur völligen Reife in regelmässiger Folge nebeneinander gereiht. Sie lassen sich leicht einzeln in situ untersuchen, da sie locker und in einiger Entfernung von einander dem zelligen Faden aufsitzen.

Bei der Präparation dieses Objectes bin ich in folgender Weise verfahren. Die freigelegten Ovarien wurden in einige Tropfen Osmiumsäure gebracht und sofort vorsichtig mit zwei Nadeln angeritzt, so dass die in ihnen angesammelte Flüssigkeit mit den Eifäden ausfloss. Nach 10—15 Minuten wurden letztere dann in einige Tropfen BEALE'Sches Carmin übertragen, ein bis mehrere Stunden in demselben gelassen, bis die Kerne deutlich und dunkel gefärbt waren, und dann in verdünntem Glycerin untersucht.

Ein derartig behandeltes Ei, das seine völlige Grösse erreicht hat, ist in Figur 1 (Taf. I) dargestellt. Es sitzt an einem dünnen und kurzen bindegewebigen Stielchen (*a*) fest, welches in die Eihülle übergeht. Mit grosser Regelmässigkeit sieht man in dem fasrigen Bindegewebsstrang nahe der Insertion des Eies dicht bei einander zwei ziemlich grosse Kerne, deren jeder mit einem grossen Nucleolus versehen ist. Die Eihülle ist deutlich doppelt contourirt, liegt im frischen Zustand dem Dotter eng an, ist dagegen an den mit Reagentien behandelten Objecten meist von seiner Oberfläche etwas abgehoben. Der Dotter ist vollkommen durchsichtig und besteht aus

einer homogenen Grundsubstanz mit kleinen hellen Körnchen. Das Keimbläschen in seiner Mitte ist von geringerer Grösse, als man es in gleich grossen Eizellen sonst anzutreffen pflegt. Während es z. B. im kleinen Ei des *Toxopneustes* einen Durchmesser von  $53\mu$  besitzt, misst es hier nur  $28\mu$ . Es ist von einer sehr zarten Membran begrenzt und wird von einem Kernsaft erfüllt, der sich in Carmin viel stärker als der Dotter imbibirt. Weiter enthält es einen einzigen  $9\mu$  grossen Keimfleck, welcher meist eine mehr oder weniger grosse Vacuole in seinem Innern birgt. In der Umgebung des Keimflecks, meist auf einer Seite, trifft man stets noch auf eine geringe Anzahl kleiner Körnchen und Kügelchen, die sich gleichfalls in Carmin intensiv gefärbt haben und daher trotz ihrer Kleinheit deutlich wahrzunehmen sind. Einige dieser Kügelchen bergen sogar in ihrer Mitte, wie sich oft deutlich erkennen lässt, eine kleine Vacuole. Nach dem hier angeführten Verhalten scheinen sie daher gleich dem Keimfleck aus Kernsubstanz zu bestehen.

Während in der Regel das Keimbläschen in der Mitte des Eies liegt, habe ich es zuweilen auch mehr der Peripherie genähert und in einigen Fällen selbst ganz an der Oberfläche angetroffen und zwar dann an dem Pol, welcher der Insertion des Bindegewebsstranges gegenüberliegt.

Einer abnormen Bildung will ich hier kurz gedenken, welche zwar nur einmal an den durchmusterten Objecten angetroffen wurde, mir aber einigen Werth zu besitzen scheint, insofern sie sich an vereinzelte Angaben früherer Forscher anreicht. Die Beobachtung betrifft das Vorkommen zweier Keimbläschen in einem reifen Ei. Dieselben lagen im Centrum dicht bei einander und enthielten ein jedes einen  $9\mu$  grossen Keimfleck und neben diesem einige Nebenkügelchen. Hiervon abgesehen war das Object den übrigen gleich beschaffen.

Bei den in Reifung begriffenen Eiern, von denen meist drei bis sechs an einem Ende des Fadens beisammen liegen, findet man das Keimbläschen in einem veränderten Zustande. In einigen Fällen war in seinem Innern der Keimfleck in zwei oder drei Stücke zerfallen. An andern Objecten war die Membran des Keimbläschens aufgelöst, so dass an der Stelle desselben im Dotter nur noch eine verschwommene, körnchenfreiende und daher hellere Stelle bemerkbar war. In dieser liessen sich jetzt noch bei Osmium-Carminbehandlung Theile des Nucleolus sichtbar machen. In den verschiedenen Objecten verhielten sich dieselben in ihrer Beschaffenheit nie völlig

gleich. In zwei Eiern lag im Centrum von einem körnchenfreien Hof umgeben ein einziger rubinroth gefärbter Körper, der in Grösse dem Keimfleck vollkommen entsprach. In anderen Präparaten befanden sich an gleicher Stelle zwei oder drei aus Kernsubstanz bestehende, ungemein deutlich durch ihre Färbung aus dem Dotter hervortretende kleinere Stücke, die unregelmässige Ränder und Fortsätze besaßen, wie Nucleoli, die amöboide Bewegungen ausführen (Taf. I, Fig. 2). Auch hier liess sich meist in ihrer Umgebung ein hellerer Hof unterscheiden. An anderen Eiern endlich waren auch diese Kernreste verschwunden, und an schlecht gelungenen Präparaten, an solchen, wo die Osmiumsäure nicht genügend erhärtet hatte oder die Carminfärbung zu hell oder zu dunkel ausgefallen war, schien es, als ob jetzt das Keimbläschen in allen seinen Theilen aufgelöst, mithin eine kernlose Dottermasse vorhanden sei. Indessen kann man sich an wohl gelungenen Carminosmiumpräparaten, sowie bei Behandlung mit Essigsäure in der schon früher angegebenen Weise leicht vom Gegentheil überzeugen. Man sieht dann, dass in der Eizelle ein spindelförmiges Gebilde sich vorfindet (Taf. I, Fig. 3—4), das vermöge seiner zarten und eigenthümlichen Beschaffenheit sich leicht dem Auge des Beobachters entzieht. Dies ist das Stadium, welches von FREY, RATHKE, ROBIN und anderen mit grosser Bestimmtheit als kernlos bezeichnet worden ist.

Die Lage der Spindel in dem Ei ist eine verschiedene. Entweder nimmt sie die Mitte desselben ein (Taf. I, Fig. 3) oder sie ist mehr nach der Peripherie zugertückt, meist aber liegt sie ganz an der Oberfläche an dem Pole des Eies, welcher der Insertion des Bindegewebsstranges abgewendet ist, mithin genau an der Stelle, welche das Keimbläschen, wenn es sich der Peripherie genähert hat, auch einnimmt (Taf. I, Fig. 4). In letzterem Falle ist die Spindel in regelmässiger Weise mit ihrer einen Spitze der Oberfläche, mit ihrer andern ungefähr der Mitte des Eies zu gerichtet. Bei centraler Lage wird sie meist von einem körnchenfreien Hofe umgeben in derselben Weise, wie die durch den Zerfall des Keimflecks entstandenen Kerntheile.

In seinem Bau zeigt uns das spindelförmige Gebilde jene charakteristische Beschaffenheit, welche in der Neuzeit von Kernen, die zur Theilung sich anschicken, von mehreren Seiten in übereinstimmender Weise beschrieben worden ist. Wir können es daher schon jetzt mit Sicherheit als Kern des Eies deuten. Die Spindel ist durchschnittlich  $6\mu$  breit und  $25\mu$  lang. Sie besteht aus einer kleinen

Anzahl sehr feiner paralleler Fasern, die nach den beiden Enden zu convergiren und in zwei Spitzen zusammenlaufen. In ihrer Mitte sind die Fasern zu einem kleinen Knötchen verdickt, welches das Licht stärker bricht und daher von einer dichteren Substanz gebildet wird. In Chromsäure, Essigsäure und Osmiumsäure nimmt das Korn bei der Gerinnung einen intensiven Glanz an, in Carmin färbt es sich dunkelroth, so dass es vermöge dieser Eigenschaften von den übrigen Dottertheilen deutlich unterschieden ist. Es fällt daher auch dieser Theil des Kerns, welcher von STRASBURGER als Kernplatte, von mir als mittlere Verdichtungszone benannt worden ist, dem Beobachter jederzeit am meisten in die Augen, und lenkt auch schon bei schwächerer Vergrößerung seine Aufmerksamkeit auf den Ort, wo die sonst schwer wahrnehmbare Spindel liegt. Wenn man dieselbe von der Fläche betrachtet, so bilden die Anschwellungen der Fasern eine Querreihe, welche die Spindel in eine vordere und hintere Hälfte gleichmässig sondert. Von oben betrachtet treten sie uns zu einem Kreis angeordnet als eine kleine Körnchenscheibe entgegen. Auch die Spitzen der Spindel sind durch einige besondere Eigenschaften ausgezeichnet und kenntlicher gemacht. Einmal werden sie gleichfalls von verdichteter Kernsubstanz gebildet, welche entweder zu einem einzigen dunklen Kern angesammelt, oder auf eine kleinere Anzahl solcher vertheilt ist. Zweitens sind sie von einem kleinen hellen Protoplasmahof umgeben, um welchen die Dotterkörnchen eine radiäre Anordnung besitzen. Namentlich deutlich tritt dieser Strahlenkranz um die Spindelenden bei Essigsäure- und Chromsäurebehandlung hervor.

Zur Vervollständigung dieser Schilderung muss ich auch einige Befunde erwähnen, in denen die Kernspindel noch nicht die eben beschriebene regelmässige Beschaffenheit angenommen hat. Es scheinen mir daher hier frühere Bildungsstadien vorzuliegen. Ein derartiges, mit Essigsäure behandeltes Präparat ist auf Tafel II, Figur 5 dargestellt. In der Mitte des Eies erblickt man nahe bei einander zwei kleine homogene Höfe, um welche die Dotterkörnchen zu Radien aneinander gereiht sind. Zwischen diesen beiden Strahlensystemen erkennt man ausserdem eine Anzahl dunkel geronnenen, unregelmässig geformter Körperchen, welche ihrer Consistenz und ihrem Glanz nach zu urtheilen aus Kernsubstanz bestehen. In andern Fällen, die augenscheinlich einem weiteren Entwicklungsstadium angehören, trifft man an Stelle der unregelmässigen Körperchen, ein fasriges, noch undeutlich begrenztes Gebilde von annähernd spindel-

förmiger Gestalt. In seiner Mitte traten auch kleine, verdichtete Körnchen auf, die aber noch nicht zu einer regelmässigen Körnchenscheibe angeordnet sind. Auffällig war, dass häufig an solchen Präparaten neben einem der beiden Spindelenden noch ein kleines rundes Kügelchen zu bemerken war, das sich in Carmin besonders intensiv färbte und daher wohl auch als Kerntheil in Anspruch genommen werden muss.

Wenn das Keimbläschen geschwunden und die Kernspindel an seine Stelle getreten ist, so lösen sich die jetzt reif gewordenen Eier von den Stielen ab, durch welche sie mit dem zelligen Faden verbunden sind und gerathen zunächst in die eiweissreiche Flüssigkeit, welche das Ovarium erfüllt. Wie lange sie hier verharren, ehe sie abgelegt werden, liess sich nicht weiter feststellen.

Die in der Flüssigkeit des Ovarium schwimmenden Eier gewähren einen sehr verschiedenartigen Anblick. Einige gleichen vollkommen den Eiern mit peripherer Spindel, wie wir sie oben kennen gelernt haben und wie wir sie auch in den frisch abgelegten Cocons wieder antreffen werden; andere dagegen zeigen eigenthümliche Veränderungen in ihrem Dotter (Taf. I, Fig. 5). Derselbe hat sich in eine körnchenfreie, glasig durchscheinende und in eine körnige, dunklere und festere Substanz gesondert. Erstere erfüllt die Mitte des Eies, letztere bildet hauptsächlich eine zusammenhängende, unregelmässig dicke Rindenschicht, die zum Theil in kleine Klümpchen zusammengeballt im Innern der glasigen Masse liegt. Weiterhin stösst man auf Eier, in denen die Dotterkugel zerfallen ist und nur noch Reste derselben in der mit Flüssigkeit erfüllten Hülle schwimmen. Endlich findet man auch ganz leere zusammengefallene Membranen in dem Saft des Ovarium vor.

Wenn wir bei der Beurtheilung der so eben dargestellten Befunde mit in Rechnung bringen, dass in die Cocons Eier, wie die zuletzt beschriebenen, nie abgelegt werden, so wird sich die Deutung rechtfertigen, dass wir es in allen diesen Fällen mit einer verschiedenen weit vorgeschrittenen regressiven Metamorphose der Eier zu thun haben. Mit diesen Angaben stimmen auch die Beobachtungen von LEYDIG<sup>1)</sup> überein, der bei *Piscicola* gleichfalls viele Eier antraf, »die eine wohl rückgängige Metamorphose anfangen. Ihre Gestalt

---

<sup>1)</sup> LEYDIG. Zur Anatomie von *Piscicola geometrica* mit theilweiser Vergleichung anderer einheimischer Hirudineen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. I. pag. 125.

nämlich war unregelmässig geworden; die die Dotterkugel becherförmig umgebende Zellenschicht war auseinander gewichen: der Dotter selbst war zu einem unregelmässigen, weit von der Dotterhaut abstehenden Klumpen zusammengeschrunpft«. Auch bei *Haemopsis* fand LEYDIG im Vorfrühling in dem Saft des Ovarium immer aufgerissene leere Eihüllen.

Von Interesse war mir an den in Rückbildung begriffenen Eiern die Wahrnehmung, dass der spindelförmige Kern lange Zeit vollkommen gut erhalten bleibt (Taf. I, Fig. 5). Er lässt sich hier sogar, da er stets in der glasigen Partie des Dotters lagert, mit grösserer Deutlichkeit von seiner Umgebung unterscheiden, als in den normalen Eiern, wo er von dichtem Dotter umschlossen ist. Man kann hier unzweifelhaft feststellen, dass die Spindel ein wohlbegrenzter Körper ist, von dessen beiden Spitzen protoplasmatische Fäden radienartig in die gallertige Grundsubstanz auf grössere Entfernung hineinstrahlen. In weiter rückgebildeten Eiern erleidet auch die Spindel in Gestalt und Zusammensetzung Veränderungen, die mir kein Interesse zu bieten scheinen und daher übergangen werden können.

An den Schluss dieser Beobachtungsreihe knüpfe ich noch die Bemerkung an, dass ich bei *Haemopsis* in dem Ovarium selbst nie Spermatozoen angetroffen habe, sondern nur in der Scheide, in welche bei der Begattung die Spermatophoren eingeführt werden.

Im Vergleich zu *Haemopsis* ist *Nephele vulgaris*, die zweite von mir untersuchte Hirudineenart, ein ungeeignetes Object, um die Umwandlung der Eier im Ovarium zu verfolgen. Die weiblichen Geschlechtsorgane bilden hier zwei lange, unregelmässig weite Schläuche, die eine Sonderung in Scheide, Eileiter und Ovarium nicht aufweisen, sondern sich nahezu gleichartig von der Ausführungsöffnung bis zum Ende verhalten. Wie bei *Haemopsis* sind sie von Flüssigkeit erfüllt. In dieser liegt aber nicht ein einzelner zelliger Faden, sondern mehrere verschieden grosse Zellgruppen von spindelförmiger Gestalt, die im Eischlauch hintereinandergereiht sind. Diese Körper sind ähnlich wie der verschlungene Faden bei *Haemopsis* von einer kleinzelligen Masse gebildet, in welcher kleinere und grössere Eier eingebettet sind. Dagegen unterscheiden sie sich von ihm dadurch, dass die reifen Eier nie an Stielchen über die Oberfläche hervorragen und sich daher der Untersuchung mehr entziehen. In der Flüssigkeit, welche den Zwischenraum zwischen diesen zelligen Körpern und der Membran des Ovarium ausfüllt, finden sich theils einzelne abgelöste

reife Eier, theils auch in Rückbildung begriffene; ausserdem sehr zahlreiche Spermatozoen, welche von den bei *Nepheleis direct* in das Ovarium eingeführten Spermatozoen herrühren. An den reifen Eiern, deren Bau wir bei der Untersuchung der frisch gelegten *Coccons* kennen lernen werden, hat sich der Dotter von der Eihaut weit zurückgezogen. In dem so entstandenen Zwischenraum schwimmen viele Samenfäden, die mithin schon innerhalb des Ovarium, wie bereits *ROBIN* und *LEYDIG* mitgetheilt haben, durch die Eihaut eindringen.

Ueber die Umwandlung der reifenden Eier habe ich an diesem Object wegen der Ungunst der Verhältnisse keine Beobachtungen angestellt. Doch hielt ich diese kurzen Mittheilungen für nothwendig, um die im historischen Theil referirten Angaben *ROBIN*'s zu berichtigen. Wie aus meiner Schilderung hervorgeht, entstehen die Eier nicht, wie *ROBIN* angibt, im Innern eines Spermatozoon, vielmehr sind die von ihm als *Ovospermatozoon* beschriebenen Zellgruppen, Gebilde, welche dem einfachen Eifaden bei *Haemopsis* entsprechen und jedenfalls auch schon im unbefruchteten, geschlechtsreifen Thier vorhanden sind. Ein Unterschied von *Haemopsis* wird dadurch mit herteigeführt, dass die Samenfäden bei *Nepheleis* bis in das Ende des Eischlauches vordringen können, wo sie auch die noch unreifen Eizellen umlagern. Ich stimme daher mit *LEUCKART* überein, der in seinem Werke über menschliche Parasiten in einer Anmerkung hervorhebt, dass *ROBIN* wohl offenbar von dem Eierstocksfaden, der jederzeit und schon lange vor der Begattung vorhanden ist, sich habe täuschen lassen.

Beurtheilung der Beobachtungen. Von den Beobachtungen, die ich über die Reifung der Eier im Ovarium mitgetheilt habe, bedürfen einige wie namentlich die am Keimbläschen eintretenden Veränderungen und die Entstehung der Spindel eine nähere Erklärung und Deutung. Es gilt hier die Frage zu entscheiden, ob und welcher Zusammenhang zwischen den Kernen des unreifen und des reifen Eies besteht.

*BÜTSCHLI* hält die Spindel, deren Entstehung er bei den *Hirudineen* selbst nicht untersucht hat, für das umgewandelte Keimbläschen. Diese Deutung lässt sich mit den geschilderten That-sachen nicht vereinbaren. Namentlich spricht gegen sie die ganz erhebliche Grössendifferenz zwischen den beiden Kernformen. Diese Schwierigkeit lässt sich nicht durch die Annahme heben, dass eine Schrumpfung des Keimbläschens vor seiner Umwandlung eingetreten



sei. Denn wäre in der That das geringe Volum der Spindel durch Schrumpfung bedingt, dann müssten sich auch auf den Uebergangstadien Schrumpfungerscheinungen nachweisen lassen; da das Keimbläschen von einer deutlich contourirten Membran umgeben ist, so müssten an dieser durch den Austritt von Flüssigkeit Einfaltungen hervorgerufen werden, wie sie in andern Fällen an schrumpfenden Kernen wahrgenommen werden können<sup>1)</sup>. Weiter sollte man erwarten, dass die Spindel selbst mit einer deutlichen Membran versehen ist. Eine solche scheint mir aber entweder ganz zu fehlen, oder sie besitzt, wenn sie vorhanden ist, jedenfalls eine viel zartere Beschaffenheit als die Keimbläschenmembran. Ganz unvereinbar mit der Deutung BÜTSCHLI's sind endlich die häufig erhaltenen Befunde von reifenden Eiern, in denen vom Keimbläschen nur noch der Keimfleck oder Theilstücke desselben erhalten waren.

Wenn wir somit von der Ansicht, dass die Spindel aus dem Keimbläschen direct durch Umwandlung entsteht, Abstand nehmen müssen, so ist damit noch keineswegs gesagt, dass jeder genetische Zusammenhang zwischen den beiden Kernformen fehlt. Für das Bestehen eines solchen lassen sich im Gegentheil eine Anzahl triftiger Gründe geltend machen. Von diesen scheinen mir namentlich folgende die grösste Tragweite zu besitzen:

1) Die Lage der beiden Kerne stimmt überein. Keimbläschen sowohl als Spindel liegen entweder in dem Centrum des Eies oder an einer bestimmten Stelle seiner Peripherie der Anheftungsstelle des Bindegewebsstranges gegenüber oder auf der Verbindungslinie beider Punkte.

2) Die im Centrum des Eies gelegene Kernspindel ist häufig von einem hellen körnchenfreien Hof umgeben, der etwa dem Umfang des Keimbläschens entspricht und von seiner Auflösung herzurühren scheint.

3) Bei der grossen Anzahl Eier, die auf den verschiedensten Stufen ihrer Entwicklung untersucht wurden, konnte ein kernloses Zwischenstadium nie beobachtet werden, vorausgesetzt, dass die Objecte in geeigneter Weise mit Reagentien behandelt worden waren.

4) Die Befunde bei der Auflösung des Keimbläschens und der Spindelbildung lassen sich in einer zusammenhängenden Reihe an-

---

<sup>1)</sup> Vergleiche hierüber die am Keimbläschen des Froscheies gemachten Beobachtungen.

ordnen. Namentlich führen die Bilder, wo die Membran des Keimbläschens aufgelöst und der Keimfleck in einzelne Stücke getheilt ist (Taf. I, Fig. 2), zu den Bildern über, wo inmitten zweier Strahlensysteme eine Anzahl kleiner Körperchen liegt, die aus Kernsubstanz bestehen (Taf. II, Fig. 5).

Die angeführten Gründe bestimmen mich einen Zusammenhang zwischen beiden Kernformen anzunehmen und glaube ich dann meine Beobachtungen in folgender Weise deuten zu müssen:

Bei der Reife des Eies erleidet das Keimbläschen eine Reihe von Veränderungen, indem sein Keimfleck in verschiedene Stücke zerfällt, seine Membran sich auflöst und der Kernsaft sich zum Theil mit dem Dotter vermischt. Diese Veränderungen verlaufen in gewisser Hinsicht unabhängig von einander, indem der Keimfleck noch bestehen kann, wenn schon die Membran des Keimbläschens aufgelöst ist und umgekehrt. Aus den Theilstücken des Nucleolus und einem Rest des Kernsaftes entsteht ein faseriger, spindelförmiger Kern. Die Art und Weise seiner Bildung aus den genannten Theilen hat sich genauer nicht beobachten lassen, und es muss dahingestellt bleiben, ob der ganze Nucleolus oder nur ein Theil desselben und ob die Nebenkügelchen in die Zusammensetzung der Spindel mit eingehen. Wahrscheinlich liegen hier Vorgänge von complicirter Natur vor, die der Beobachtung kaum oder nur sehr schwer zugänglich sind.

Der die Spindelbildung einleitende Zerfall der Kernsubstanz erinnert an Befunde, die BÜTSCHLI<sup>1)</sup> bei *Euplotes Charan*, mein Bruder<sup>2)</sup> bei *Spirochona* erhalten hat. Bei *Euplotes* schwellen die Nebenkerne an und ihre Kernsubstanz sondert sich in eine Anzahl isolirter dunkler Körner, ehe die Umwandlung in die spindelförmigen Kapseln erfolgt. Aehnliches geht der faserigen Differenzirung des Kerns bei *Spirochona* voraus.

Wenn die Auflösung des Keimbläschens in der Mitte des Eies stattgefunden hat, rückt die Spindel an die Peripherie vor und kömmt hier in die Richtung eines Eiradius zu liegen. In andern Fällen, wo schon das Keimbläschen selbst vor seiner Umbildung die beschriebene Lageveränderung erlitten hat, nimmt die sich bildende Spindel gleich die periphere Stellung ein.

<sup>1)</sup> BÜTSCHLI. Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle etc. Abhandl. d. SENKENB. naturf. Gesellsch. Bd. X pag. 122.

<sup>2)</sup> RICHARD HERTWIG. Ueber den Bau und die Entwicklung von *Spirochona gemmipara*. Jenaische Zeitschrift.

Das reife Ei löst sich von seiner Keimstätte ab und gelangt in die das Ovarium erfüllende Flüssigkeit. Hier bildet ein Theil der Eier sich zurück, zerfällt und dient wahrscheinlich zur Ernährung der übrigen. Nur ein Bruchtheil bleibt entwicklungsfähig, ihr Dotter zieht sich von der Eihaut weiter zurück. Spermatozoen dringen, bei *Nephelis* schon im Ovarialschlauch, bei *Haemopsis* erst in der Scheide, in den entstandenen Zwischenraum, in grosser Anzahl ein. Eine Weiterentwicklung erfahren diese Eier aber erst nach ihrer Ablage in die Cocons.

## 2. Die ersten Entwicklungsvorgänge des Eies im Cocon.

Im frisch gelegten Ei von *Nephelis* ist der Dotter von der Eihaut durch einen weiten Zwischenraum getrennt, in welchem zahlreiche bereits im Ovarium eingedrungene Spermatozoen liegen. Der Dotter zeigt die charakteristische Beschaffenheit, auf welche BÜTSCHLI aufmerksam gemacht hat und welche darin besteht, dass an seiner Oberfläche eine sehr dünne, homogene körnchenfreie Rindenschicht sich vorfindet und dass die Dotterkörnchen in netzförmig sich verbindenden Reihen angeordnet sind. Bei Behandlung mit Alkohol hebt sich von der Rindenschicht des Eies ein sehr feines Häutchen ab. Ob dasselbe durch Gerinnung aus der umgebenden etwas gallertigen Flüssigkeit oder durch Abscheidung aus dem Protoplasma entsteht, lasse ich dahingestellt. An einer Stelle der Eiperipherie findet sich in der schon früher beschriebenen radiären Lage noch unverändert der spindelförmige Kern mit je einem kleinen Strahlenkranz an seinen beiden Enden.

Während der ersten halben Stunde nach der Ablage des Cocons treten im Ei nur geringfügige Veränderungen am Kern und an dem ihn zunächst umgebenden Dotter ein (Taf. II, Fig. 1). Im Kern verlängern sich die Stäbchen der mittleren Verdichtungszone (der Kernplatte STRASBURGER's), im Dotter vergrössern sich die homogenen Höfe an den beiden Enden der Spindel und die radienartige Strahlung wird schärfer und dehnt sich auf eine immer grösser werdende Partie des Eies aus. Am auffälligsten ist diese Veränderung an dem peripheren Pole des Kerns, wo an der Oberfläche des Dotters durch das Zurückweichen der Körnchen ein heller homogener Ausschnitt entstanden ist, der auch am lebenden Objecte leicht gesehen werden kann.

Etwa nach drei viertel Stunden beginnt die Bildung des ersten Richtungskörpers an der Stelle, an welcher die Spitze der Spindel die Oberfläche berührt (Taf. II, Fig. 2). Hier wölbt sich die im hellen Ausschnitt angesammelte homogene Substanz über die Oberfläche der Dotterkugel hervor und bildet einen kleinen Hügel, dessen Basis von der peripheren Strahlung der Spindel umgeben ist. Nach einiger Zeit verlängert sich der Hügel und nimmt eine conische Form an, seine Basis verschmälert sich und wird endlich durch eine ringförmige Furche eingeschnürt (Taf. II, Fig. 3). Aus dem Hügel entsteht so ein kleines Kügelchen, das homogenes Protoplasma enthält und einzelne wenige Dotterkörnchen einschliesst. Durch einen kurzen dicken Stiel hängt es mit der Oberfläche des Dotters, der wieder Kugelgestalt angenommen hat, zusammen. Der erste Richtungskörper ist hiermit gebildet.

Während diese schon am lebenden Objecte wahrnehmbaren Vorgänge an der Eioberfläche sich abspielen, treten gleichzeitig auch an der Kernspindel wichtige Umbildungen ein. In gleichem Maasse als der Plasmahügel sich emporwölbt, rückt sie von dem Centrum des Eies noch weiter ab, indem ihr peripheres Ende an der höchsten Spitze des Hügels gleichsam angeheftet bleibt (Taf. II, Fig. 2). Ihre mittlere Verdichtungszone spaltet sich in zwei Hälften, die seitlichen Verdichtungszone; diese rücken, wie man bei Durchmusterung einer grösseren Anzahl von Präparaten durch Combination feststellen kann, allmählig weiter auseinander (Taf. II, Fig. 3). Durch feine Fäden bleiben die Körnchen der beiden Verdichtungszone untereinander in Verbindung. Infolge dieser Veränderungen hat die Spindel an Länge erheblich gewonnen. Sie kommt daher, wenn die Abschnürung der conischen Hervorwölbung und die Bildung des ersten Richtungskörpers eintritt, zur Hälfte in diesen, zur Hälfte in die oberflächliche Schicht des Dotters zu liegen. Zu dieser Zeit hat auch die Strahlung an den beiden Enden der Spindel etwas abgenommen. Namentlich gilt dies für den im Richtungskörper liegenden Theil. Hier erkennt man nur eine sehr undeutliche und wenig ausgeprägte radiäre Anordnung der Plasmatheilchen, um ein dunkles Korn, die peripher gelegene Spitze der Spindel.

Die weiteren Veränderungen, die unmittelbar an die Abschnürung des ersten Richtungskörpers sich anreihen, sind unbedeutend und bestehen hauptsächlich darin, dass der anfangs kurze und dicke Stiel desselben sich verdünnt und verlängert (Taf. II, Fig. 4). Hierdurch wird die Plasmakugel, was sich namentlich gut an Osmium-

präparaten erkennen lässt, in den Raum zwischen Dotter und Eihülle weit hineingeschoben. Die beiden Spindelenden werden noch beträchtlich weiter von einander entfernt und ebenso vergrössert sich auch der Abstand zwischen den beiden Körnchenzonen, zwischen der im Richtungskörper und der in der Dotterrinde gelegenen. Feine Fasern nehmen von beiden ihren Ursprung, ob diese aber noch den verlängerten Stiel durchsetzen und untereinander zusammenhängen, liess sich bei der Kleinheit und schwierigen Natur des Gegenstandes nicht mehr erkennen. BÜTSCHLI, dessen Angaben über Lage und Beschaffenheit der Körnchen und Kernfäden mit meinen Beobachtungen übereinstimmen, beschreibt eine solche Verbindung.

In der hier gegebenen Schilderung habe ich eine solche Lagerung des Untersuchungsobjectes vorausgesetzt, in welcher Ei und Richtungskörper neben einander in der Ebene des Objectträgers sich befinden. In der Kernspindel sieht man bei dieser Lage die mittlere Verdichtungszone und später die aus ihr durch Spaltung entstehenden seitlichen Zonen als eine oder als zwei Reihen dunkel glänzender Körnchen. Vervollständigt wird diese Anschauung durch Präparate, an denen man von oben auf den Richtungskörper sieht. Von der Spindel lassen sich jetzt nur die beiden Verdichtungszone erkennen, wobei man den Tubus des Mikroskops bald höher bald tiefer einstellen muss. Dieselben erscheinen als zwei Kreise glänzender Körnchen, von welchen der eine die Mitte des Richtungskörpers einnimmt, der andere dicht unter der Dotteroberfläche liegt.

Zur Zeit wo die zuletzt beschriebenen Umbildungen an der Spindel beobachtet wurden, ist an der Oberfläche des Eies in der dem Richtungskörper abgewandten Hälfte eine ganz neue Erscheinung aufgetreten (Taf. II, Fig. 4). Ein kleiner, homogener Hof ist hier wahrzunehmen, um welchen die Dotterkörnchen eine deutlich strahlige Anordnung besitzen. Es bestehen mithin jetzt in der Eizelle zwei Strahlensysteme, welche durch einen ziemlich beträchtlichen Zwischenraum getrennt sind und keinerlei Zusammenhang untereinander haben. Die eine Sonne gehört dem im Dotter gebliebenen Ende der Kernspindel an, die zweite Sonne ist neu entstanden; in welcher Weise, konnte von mir nicht festgestellt werden.

Die im Ei jetzt weiterhin zu beobachtenden Veränderungen führen zur Bildung des zweiten Richtungskörpers über. Etwa zwei Stunden nach Ablage der Cocons erkennt man im Dotter wieder eine völlig ausgebildete Spindel, welche die Stelle einnimmt, wo früher die auf dem letzten Stadium beschriebene Spindelhälfte

lag (Taf. II, Fig. 6). In welcher Weise sie aus dieser entstanden ist, kann ich nicht entscheiden, da es mir nicht gelingen wollte, die vermittelnden Uebergangsstufen aufzufinden. Die Spindel besitzt etwa dieselbe Grösse wie die im frisch gelegten Ei beobachtete und besteht wie diese aus feinen Fäden, deren Mitte zu je einem dunkel glänzenden Kern angeschwollen ist. Mit ihrem peripheren Ende stösst sie an den Stiel des Richtungskörpers, der sich in seiner Beschaffenheit unverändert erhalten hat und daher auch noch die Scheibe der glänzenden Körnchen aufweist. An beiden Enden der Spindel hat sich ein homogener Hof mit radiärer Strahlung gebildet. Man bemerkt daher jetzt, da auch die isolirte strahlige Figur am entgegengesetzten Eipole noch fortbesteht, im Ganzen drei Strahlensysteme in der Eizelle. Dieselben nehmen bald an Ausdehnung mehr zu, indem die Radien sich verlängern und zugleich deutlicher werden.

Es wiederholen sich nun von hier ab dieselben Erscheinungen, welche wir schon bei der Bildung des ersten Richtungskörpers kennen gelernt haben. Am peripheren Ende nimmt die Ansammlung der homogenen Substanz zu. Dann wölbt sie sich, etwa eine halbe Stunde nach dem Entstehen der zweiten Spindel, hügelartig über die Eioberfläche hervor und drängt den erst geformten Richtungskörper, der auf der Spitze des Hügels befestigt ist, gegen die Dotterhaut an (Taf. III, Fig. 1). Gleichzeitig hat die Spindel, welche der sich hervorwölbenden Substanz gefolgt ist, an Länge zugenommen, ihre mittlere Verdichtungszone ist wieder in zwei Hälften zerfallen, so dass jetzt in der Flächenansicht zwei Körnchenreihen wahrzunehmen sind. Dieselben liegen zunächst nahe bei einander und sind durch feine Fäden verbunden. An später abgetödteten Eiern dagegen trifft man sie weiter auseinandergertückt. Hierdurch kömmt die eine Körnchenreihe nahe an die Oberfläche des Hügels, die andere unterhalb der Eiperipherie zu liegen. Zwischen beiden nimmt man noch eine streifige Bildung wahr, als ob Fäden von einer Zone zur andern verliefen.

An einer weiteren Reihe von noch älteren Präparaten (Taf. III, Fig. 2) kann man dann verfolgen, wie der Hügel an seiner Basis sich mehr und mehr verdünnt und einschnürt, bis eine zweite Plasmakugel entstanden ist, die durch einen anfänglich dickeren, dann dünner und länger werdenden Stiel zunächst noch an dem Ei angeheftet bleibt. In ihrem Innern schliesst die Kugel die eine Hälfte der noch mehr verlängerten Spindel ein, während die andere

Hälfte im Ei zurückbleibt. An Grösse übertrifft dieser zweite Richtungskörper etwas den zuerst gebildeten.

Die auf diesem Stadium erhaltenen Präparate zeigen uns bei genauerer Untersuchung folgende Beschaffenheit. An dem einen Pol des Eies liegen die zwei nach einander abgeschnürten Richtungskörper, ein zuerst geformter kleinerer und ein nach ihm entstandener etwas grösserer. Sowohl unter sich als mit dem Dotter hängen sie durch dünne Verbindungsstränge zusammen. Die beiden Körper bestehen zum grossen Theil aus ziemlich körnchenfreier Dottersubstanz und enthalten, ein jeder in seiner Mitte, eine Körnchenscheibe. Im Dotter selbst treffen wir unterhalb der Anheftungsstelle der Richtungskörper eine halbe Kernspindel mit einer dritten Körnchenscheibe, die an allen Präparaten stets mit Deutlichkeit zu sehen war. Um das zugespitzte Ende der Spindelhälfte erkennt man noch einen homogenen Hof und um diesen eine schwache radiäre Strahlung. Zu erwähnen ist auch, dass das isolirte Strahlensystem jetzt von der Oberfläche mehr nach der Mitte des Eies gerückt ist.

In raschem Anschluss an die zuletzt beschriebenen Vorgänge spielt sich im Dotter eine dritte Reihe von Erscheinungen ab, die zur Bildung des Furchungskernes führen, und in ihrer Aufeinanderfolge in den Figuren 3 bis 6 dargestellt sind. Die beiden Strahlensysteme, welche nach der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers allein noch im Dotter vorhanden waren, beginnen undeutlicher zu werden (Taf. III, Fig. 3). An der Stelle, wo früher die Körnchenscheibe der im Ei zurückgebliebenen Spindelhälfte lag, ist ein Häufchen kleiner Vacuolen aufgetreten, die dicht zusammengedrängt sind. Gleichzeitig hat sich im Centrum des Eies dort, wo das zweite Strahlensystem zuletzt seinen Platz eingenommen hatte, eine kleine Vacuole gebildet, um welche noch eine schwach radiäre Anordnung des Dotters sich erkennen lässt. Die vacuolenartigen Gebilde besitzen eine dunkelglänzende Rinde von dem Aussehen der Kernsubstanz, wodurch sie sich vom Dotter scharf abgrenzen. In dem von der Rinde umschlossenen flüssigen Inhalt sind kleine, dunkle Körnchen suspendirt.

Bald nehmen die in der Eiperipherie aufgetretenen Vacuolen an Grösse zu und fliessen zu einem einfachen, gelappten Körper zusammen, der sich schon jetzt mit Sicherheit als ein Kern erkennen lässt (Taf. III, Fig. 4). Ebenso wächst auch die centrale Vacuole, die gleichfalls unzweifelhaft als Kern zu deuten ist. Jetzt wandert der periphere Kern auf den centralen zu, beide legen sich in der

Mitte des Eies aneinander und platten sich an ihren Berührungsflächen gegenseitig ab (Taf. III, Fig. 5). Sie sind durch allmähliches Aufnehmen von Kernsaft zu zwei Blasen von ziemlich beträchtlicher Grösse angeschwollen. An Essigsäurepräparaten unterscheidet man an ihnen eine dichte Rindenschicht und einen flüssigen Inhalt, der von Körnchenhaufen und netzartigen Strängen mit knotigen Anschwellungen durchsetzt ist. Diese Beschaffenheit ist indessen augenscheinlich ein durch die angewandte Essigsäure hervorgerufenes Kunstproduct, denn an Eiern, die mit 1 procentiger Osmiumsäure zehn Minuten lang behandelt worden sind, bleibt der Kerninhalt durchaus homogen und wird nur nach Aussen von einer etwas dichteren Rindenschicht abgegrenzt. Nach zahlreichen Messungen erreichen die Kerne im Durchschnitt den beträchtlichen Durchmesser von 20  $\mu$ .

Die Conjugation der beiden Kerne ist gewöhnlich drei und eine halbe Stunde nach Ablage der Eier eingetreten. Eine Verschmelzung derselben zu einem einfachen Kern ist mir trotz Durchmusterung vieler Präparate nicht vor die Augen gekommen, auch nicht in den Cocons, in denen ich conjugirte Kerne und Eier in Vorbereitung zur Zweitheilung gleichzeitig antraf. Wahrscheinlich ist dieses Stadium daher von nur kurzer Dauer. Vielleicht findet auch die Verschmelzung in der Mehrzahl der Fälle erst dann statt, wenn die abgeplatteten zwei Kerne sich zu strecken und zur Spindel umzuformen beginnen.

Es bleiben mir jetzt noch einige Veränderungen nachzutragen, welche die Richtungskörper während der Vorgänge, die sich in der Eizelle abspielten, erlitten haben. Zur Zeit wo an der Eioberfläche die Kernvacuolen erschienen, sieht man in dem zuletzt ausgetretenen Richtungskörper eine Anzahl kleiner Vacuolen an der Stelle der Körnchenscheibe entstehen (Taf. III, Fig. 3). Auch sie vergrössern sich ein wenig (Taf. III, Fig. 4) und bilden auf dem Stadium, wo im Eicentrum die zwei Kerne zusammengetreten sind, eine einzige grössere Vacuole, die eine dunklere Rindenschicht besitzt. Sie färbt sich in Carmin besonders nach vorausgegangener Osmiumbehandlung stärker als die Umgebung (Taf. III, Fig. 5).

Auch der zuerst entstandene Richtungskörper erhält sich nicht unverändert, sondern schnürt sich durch eine seichte Furche noch einmal ein, so dass jetzt im Ganzen drei Kugeln, zwei kleine und eine grössere zu unterscheiden sind (Taf. III, Fig. 4). Wie sich hierbei die Körnchenscheibe verhält, ist mir nicht klar geworden.



Einige Male wollte es mir scheinen, als ob sie in zwei zerfallen wäre.

Die Verbindung der Richtungskörper mit dem Dotter erhält sich noch längere Zeit und löst sich erst, wenn das Ei sich zur Zweitheilung anschickt. Nach ihrer Abtrennung bleiben sie an ihrer alten Stelle zwischen Ei und Dotterhaut liegen. Zu dieser Zeit ändert sich auch die Form der Richtungskörper. Die drei Portionen vereinigen sich wieder zu einem Körper, der eine ovale, flache Scheibe darstellt. In dieser bemerkt man nach Osmium-Carminbehandlung drei kleine Körperchen, die sich lebhafter gefärbt haben.

Beurtheilung der Beobachtungen. Die mitgetheilten Beobachtungen<sup>1)</sup> stimmen in vieler Hinsicht mit den Angaben ROBIN's und BÜTSCHLI's überein. Die genaue Darstellung, welche der französische Forscher von den äusserlich wahrnehmbaren Erscheinungen liefert, entspricht fast durchweg den von mir beobachteten Vorgängen. Dagegen herrscht eine erhebliche Differenz zwischen unseren beiderseitigen Mittheilungen, wo es sich um die Bestimmung der Dauer der einzelnen Entwicklungsprocesse handelt.

ROBIN lässt bei einer Temperatur von 12—14 Grad die Bildung der Richtungskörper in sehr constanter Weise erst 5—6 Stunden nach der Ablage der Cocons beginnen und etwa 2 $\frac{1}{2}$ —3 Stunden dauern. Erst nach 10 Stunden soll die erste Spur von einem Furchungskern zu bemerken sein. Dagegen sah ich den ersten Richtungskörper stets schon  $\frac{3}{4}$  Stunden nach der Ablage der Eier entstehen und fand schon die ersten zweigetheilten Eier nach etwa fünf Stunden vor. Die von mir gegebenen Bestimmungen sind aus einer grossen Anzahl von Fällen gewonnen, in denen bei isolirten Thieren die Eiablage beobachtet und die Zeit genau aufgezeichnet wurde. Hierbei muss ich jedoch hervorheben, dass ich nicht in allen Fällen die gleichen Zeitmaasse erhielt. So fand ich z. B. in einem Cocon den zweiten Richtungskörper, der in der Regel nach 2 $\frac{3}{4}$  Stun-

---

<sup>1)</sup> Die Veränderungen, welche zur Eitheilung führen, habe ich nicht eingehender untersucht. Einige gelegentlich gemachte Beobachtungen mögen hier eine kurze Erwähnung finden: Auf Taf. II Fig. 6 habe ich den Beginn der Spindelbildung dargestellt. In der grossen Spindel, welche einen gleichmässig fasrigen Bau zeigt, ist eine mittlere Verdichtungszone noch nicht entwickelt. Die Höfe und die radiäre Strahlung an den beiden Spindelenden sind schon sehr deutlich und ausgedehnt — die ersten zweigetheilten Eier wurden 5 Stunden nach der Ablage beobachtet. — Auf den späteren Theilungsstadien erscheinen in den vacuolenartigen Kernen regelmässig beschaffene runde Kügelchen aus Kernsubstanz, echte Nucleoli.

den gebildet wird, erst nach 5 Stunden in der Abschnürung vom Dotter begriffen, also zu einer Zeit, wo sonst gewöhnlich das Ei sich zu furchen anfängt oder bereits getheilt ist. Solche Fälle glaube ich aber als anomale bezeichnen zu müssen, und hier schien mir die Verlangsamung in der Entwicklung dadurch veranlasst worden zu sein, dass in dem Reagensglas, in welchem die Nephelis isolirt gehalten wurde, das Wasser schon älter als einen Tag und daher wahrscheinlich an Sauerstoff arm war. Wenn ich von solchen Ausnahmen absehe, so glaube ich, dass die von mir gemachten Zeitbestimmungen unter normalen Bedingungen sich als zutreffend herausstellen werden. Es ist mir daher unverständlich, wie die bedeutenden Differenzen in den ROBIN'schen Zeitbestimmungen sich erklären lassen. Denn erst dann, wenn wir von denselben die ersten 5—6 Stunden, nach deren Ablauf die Bildung der Richtungskörper beginnen soll, wegstreichen, würden die übrigen Zeitangaben mit den meinigen übereinstimmen.

Hinsichtlich der wichtigen Veränderungen, die im Innern der Eizelle sich vollziehen, finde ich in der Darstellung ROBIN's keine Anknüpfungspuncte, da die fasrig differenzirten Kernformen bei der vom französischen Forscher angewandten Methode auch nicht bemerkt werden konnten. Hier habe ich zum Theil durch meine Beobachtungen die ganz neuen Angaben BÜTSCHLI's bestätigen können: das Vorhandensein einer Spindel im frisch gelegten Ei, die Beteiligung derselben an der Bildung der Richtungskörper, das Auftreten eines isolirten Strahlensystems, die Entstehung des Furchungskerns aus zwei kleinen Kernehen, die allmähig anschwellen und verschmelzen. BÜTSCHLI's Figuren 1—7 (Tafel I) und ein Theil der von mir entworfenen gleichen sich ziemlich vollständig. Dagegen hat BÜTSCHLI wichtige Uebergangsstadien nicht beobachtet, wie die Hervorwölbung eines Protoplasmahügels vor der Bildung des ersten und des zweiten Richtungskörpers und das wichtige Stadium, wo vor dem Auftreten der peripheren Kernvacuolen eine Spindelhälfte in der Dotteroberfläche liegt. Hierdurch und wohl auch durch allgemeine Anschauungen veranlasst, die BÜTSCHLI sich beim Studium der Infusorien gebildet hat, ist er zu einer Deutung der Vorgänge gelangt, von welcher die meinige sowohl hinsichtlich der Entstehung der Richtungskörper als auch des Furchungskerns in jeder Beziehung abweicht.

In den Richtungskörpern haben wir nach BÜTSCHLI's Ansicht das spindelförmig metamorphosirte Keimbläschen vor uns, das aus

dem Ei herausgestossen worden ist und sich hierbei durch einen activen Theilungsprocess in zwei bis drei Abschnitte eingeschnürt hat. Um das auffällige Missverhältniss in der Grösse der beiden verglichenen Objecte zu erklären, nimmt BÜTSCHLI eine Quellung an, welche gleichzeitig bei der Ausstossung eintritt. Aus meinen Beobachtungen geht indessen hervor, dass der Richtungskörper nur zum kleinsten Theil vom Kern, in seiner Hauptmasse dagegen von ziemlich körnchenfreiem Protoplasma gebildet wird. Wir müssen daher auch den beobachteten Erscheinungen eine andere Deutung geben und werden hierbei aus den Veränderungen, welche während der Entstehung der Richtungskörper an der Kernspindel und am Protoplasma beobachtet werden konnten, unser Urtheil zu bilden haben.

Die fasrige Differenzirung des Kerns, die in der Spindel später eintretende Spaltung der mittleren Verdichtungszone in zwei Hälften, das Auseinanderrücken der so entstandenen seitlichen Verdichtungs-zonen entsprechen Punct für Punct den jetzt mehrfach constatirten Vorgängen bei der Kerntheilung. Es kann mithin keinem Zweifel unterliegen, dass eine Kerntheilung bei der Entstehung sowohl des ersten als des zweiten Richtungskörpers in regelmässiger Weise stattfindet. Nur ein Punct ist mir hier unklar geblieben. Derselbe betrifft die Bildung der zweiten Spindel. Nach dem gewöhnlichen Theilungsverlauf müsste die Spindelhälfte, welche nach der Abschnürung des ersten Richtungskörpers in der Dotterrinde zurückbleibt, sich zunächst zu einem homogenen Zellkern umbilden, und dieser erst müsste wieder sich strecken und zur zweiten Spindel werden, welche bei der Entstehung des anderen Richtungskörpers sich betheiliget. Ich habe auch Präparate erhalten, welche mir für einen solchen Vorgang zu sprechen schienen; Präparate, an denen die Körnchen der im Ei gebliebenen Spindelhälfte sich mit Kernsaft etwas imbibirt hatten und kleine Vacuolen bildeten. Da ich indessen die übrigen Zwischenstadien nicht aufgefunden habe, so kann ich die andere Möglichkeit, dass vielleicht die Spindelhälfte auf directem Wege zur zweiten Spindel sich ergänzt, nicht ganz von der Hand weisen. An Objecten, die neue continuirliche Beobachtung gestatten, wird sich dieser zweifelhafte Punct leicht entscheiden lassen.

Wenn wir jetzt zweitens die Veränderungen am Dotter in das Auge fassen, so treten uns hier dieselben characteristischen Erscheinungen entgegen, welche bei der Zelltheilung in der Neuzeit beobachtet worden sind. An den beiden Enden der Spindel sammelt

sich homogenes Protoplasma an und bildet daselbst einen hellen Hof und eine Strahlenfigur. Diese Plasmastructuren sind einige Zeit vor der Entstehung eines jeden Richtungskörpers wenig ausgebildet, nehmen dann aber an Umfang und Deutlichkeit zusehends zu und erreichen den Höhepunct ihrer Entwicklung, wenn in der Spindel die mittlere Verdichtungszone sich gespalten hat. Wie bei der Zelltheilung, so führen auch hier die hervorgehobenen Veränderungen zu einer Sonderung des Dotters in zwei Theile. Indem das am peripheren Ende der Spindel angesammelte Protoplasma sich zu einem Hügel emporgewölbt und durch eine Furche allmählig abschnürt, entstehen zwei Theilproducte, von denen ein jedes eine Hälfte des langgestreckten spindelförmigen Kerns einschliesst, auf der einen Seite ein kleines Plasmakügelchen — der Richtungskörper —, auf der andern Seite eine grosse Dotterkugel — das Ei —.

Aus den hier angestellten Betrachtungen geht klar hervor, dass die Bildung eines jeden Richtungskörpers nach Art der Zelltheilung erfolgt. Wenn wir hierzu noch weiter in Betracht ziehen, dass die Theilproducte von so ungleicher Grösse sind, dann werden wir den Process genauer als Zellknospung bezeichnen müssen.

Die an den Richtungskörpern nach der Knospung beobachteten Veränderungen verlangen jetzt noch eine nähere Beurtheilung. Im Allgemeinen vollziehen sich dieselben wenig in der Weise, welche man nach analogen Vorgängen zu erwarten berechtigt wäre. Eine Ausnahme macht nur der zweite Richtungskörper, welcher gleich nach seiner Abschnürung dieselben Umbildungen, wie eine durch Theilung entstandene Tochterzelle erleidet. Indem die Verdichtungszone der ihm angehörenden Spindelhälfte mit Kernsaft sich imbibirt, indem die so gebildeten kleinen Vacuolen zu einer einzigen, runden Vacuole verschmelzen, welche in Carmin sich merklich stärker färbt, entspricht der zweite Richtungskörper vollständig einer kleinen Zelle mit ihrem Kern. Dagegen muss es als auffällig bezeichnet werden, dass im ersten Richtungskörper die Körnchenscheibe der Spindelhälfte so lange unverändert bleibt und nicht zu einem einfachen Zellkern sich umwandelt. Auch bin ich darüber unklar geblieben, was die späterhin stattfindende Einschnürung zu zwei kleineren Kügelchen zu bedeuten hat. Ob hier eine Zelltheilung vorliegt, woran man wohl zunächst denken muss, kann ich nicht entscheiden, da das Verhalten der Kerntheile nicht so leicht festzustellen ist. Unverständlich bleibt ferner das Verschmelzen der drei Proto-

plasmakügelchen mit ihren Kerntheilen zu einer einzigen flachen Scheibe.

So sehen wir, wie das weitere Verhalten der durch Knospung entstandenen Gebilde manche Besonderheiten zeigt, die sich unserm Verständniss noch entziehen, und von denen sich vorläufig nicht sagen lässt, wodurch sie bedingt sind.

Die von mir gewonnenen Ergebnisse stimmen vollständig mit den kürzlich veröffentlichten Untersuchungen STRASBURGER'S<sup>1</sup> über die Canalzelle der Coniferen überein. Derselbe hat am jungen Ei der Kiefer beobachten können, dass der Zellkern geraume Zeit vor der Befruchtung an die Oberfläche rückt, an das Ende des Eies, welches an den Hals des Archegonium anstösst. Kurz vor der Empfängniszeit sah er den Kern sich in zwei Hälften theilen, von welchen die eine im Ei erhalten bleibt und vom Pollenschlauch befruchtet wird, die andere zum Kern der Canalzelle wird, welche nur eine geringe Menge Protoplasma enthält. In der Canalzelle erblickt STRASBURGER — worin ich ihm vollkommen zustimme — ein Analogon desjenigen Gebildes, das bei den thierischen Eiern den Namen Richtungskörper führt. Auch spricht er hier die Vermuthung aus, dass in den von BÜTSCHLI beschriebenen Fällen der Spindelausstossung wohl nur die eine Hälfte der Spindel ausgestossen wird, die andere im Ei verbleibt, eine Vermuthung, die ich durch meine Untersuchungen habe bestätigen können.

Bei der Beurtheilung der zweiten Gruppe von Erscheinungen handelt es sich um die Frage nach der Herkunft der zum Furchungskern zusammentretenden Elemente<sup>2</sup>.

Hier haben meine Untersuchungen den sicheren Nachweis geliefert, dass der an der Eiperipherie entstehende Kern von der Kernspindel abstammt und zwar von der Hälfte derselben, welche nach der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers im Dotter zurückbleibt. In der Art und Weise wie der periphere Kern sich bildet, wiederholen sich vollkommen die Erscheinungen, wie sie

---

<sup>1</sup>) STRASBURGER. Ueber Zellbildung und Zelltheilung. 2. Aufl. Jena 1876. pag. 293—297.

<sup>2</sup>) In seinen speciellen Untersuchungen hat BÜTSCHLI die Frage nach der Herkunft der Kerne nicht aufgeworfen und eine Deutung nicht versucht. Auf die im allgemeinen Theil von ihm ausgesprochenen Vermuthungen komme ich am Schluss dieser Arbeit noch zu sprechen.

nach jeder Kerntheilung zu beobachten sind, wo aus den Körnchen jeder Verdichtungszone zunächst durch Aufnahme von Zellsaft eine Anzahl von kleinen Vacuolen entsteht, welche anwachsen und endlich zu einer einzigen verschmelzen. Der Haufen kleiner Vacuolen entspricht daher nicht einer Vielheit, sondern einem einzigen Zellkern. Da nun die Spindel selbst wiederum von der Kernsubstanz des Keimbläschens sich hat ableiten lassen, so erhalten wir das wichtige Resultat, dass vom Keimbläschen bis zum Furchungskern ein ununterbrochener Zusammenhang zwischen den verschiedenen Kerngenerationen herrscht.

Ueber die Herkunft des zweiten Kerns geben uns die Beobachtungen am Hirudineenei keinen Aufschluss. Dagegen lässt sich hierüber eine Vermuthung aufstellen, wenn wir die Beobachtungen am Ei des *Toxopneustes lividus* zum Vergleich heranziehen. Wir finden dann, dass das isolirte Strahlensystem, welches bei *Nephele* nach der Abschnürung des ersten Richtungskörpers am entgegengesetzten Eipol nahe der Oberfläche erscheint, der Strahlenfigur gleichwerthig ist, welche beim *Toxopneustes* 5—10 Minuten nach Vornahme der künstlichen Befruchtung auftaucht. Bei *Toxopneustes* habe ich als Ursache des homogenen Protoplasmahofes und der radiären Anordnung der Dotterkörnchen einen kleinen Kern nachgewiesen und diesen vom Körper eines eingedrungenen Spermatozoon abgeleitet. Da nun bei *Nephele* gleiche Verhältnisse vorliegen und später auch eine an Grösse allmählig zunehmende Kernvacuole beobachtet werden kann, so habe ich Grund anzunehmen, dass auch hier das Strahlensystem durch den Kern eines eingedrungenen Spermatozoon hervorgerufen wird. Einen Kern habe ich beim ersten Auftreten des Strahlensystems wohl deswegen nicht nachweisen können, weil die angewandte Untersuchungsmethode mit Essigsäure für den Nachweis eines so kleinen Körperchens eine ungeeignete war, Osmium-Carminpräparate mir aber hier nicht gelingen wollten. So führt uns auch bei *Nephele* die Beurtheilung der beobachteten Erscheinungen zu dem gleichen Endergebniss, wie bei *Toxopneustes*, dass der Furchungskern aus der Conjugation zweier geschlechtlich unterschiedener Kerne entsteht, eines weiblichen Kernes, der vom Keimbläschen sich ableitet und eines männlichen Kernes, der vom Körper eines eingedrungenen Spermatozoon abstammt.

Es lässt sich jetzt noch die Frage aufwerfen, ob die Bildung der Richtungskörper vor oder nach der Befruchtung stattfindet und in

welchem Verhältniss sie zu dieser steht. Die Beantwortung dieser Frage wird bei vorliegendem Object sehr verschieden ausfallen, je nach der Auffassung, welche man sich vom Wesen der Befruchtung gebildet hat. Wenn meine Ansicht richtig ist, dass man von einem befruchteten Ei erst von dem Momente sprechen kann, wo Ei- und Spermakern zum Furchungskern verschmolzen sind, dann liegt es auf der Hand, dass die Bildung der Richtungskörper vor der Befruchtung abläuft. Man kann daher in gewissem Sinne diese Entwicklungserscheinung als eine parthenogenetische bezeichnen. Hierfür sprechen auch die von STRASBURGER gewonnenen Ergebnisse, nach welchen die Bildung der Canalzelle bei den Coniferen unzweifelhaft längere Zeit vor der Bestäubung geschieht.

Indem ich somit die Entstehung der Richtungskörper vor den Abschluss der Befruchtung verlege, muss ich es gleichwohl unentschieden lassen, ob nicht bei *Nephelis* durch den Eintritt eines befruchtenden Spermatozoon ein Einfluss auf den Verlauf des ganzen Processes ausgeübt wird. Es können hier ganz ähnliche Erscheinungen wie bei der Reifung des Eies vorliegen. Bekanntlich erfolgt bei vielen Thieren die Auflösung des Keimbläschens vor und unabhängig von der Befruchtung, bei anderen wiederum scheint sie durch dieselbe veranlasst und befördert zu werden, wie es VAN BENEDEN<sup>1)</sup> für *Asteracanthion*, BÜTSCHLI<sup>2)</sup> für Nematoden angibt. Ob nun in der That durch den Befruchtungsact in ähnlicher Weise die Abschnürung der Richtungskörper beeinflusst wird, lässt sich bei *Nephelis* nicht sicher stellen. Zur Aufklärung dieses Punctes wird man nach Objecten suchen müssen, die eine künstliche Befruchtung vorzunehmen gestatten. Eine Parallelbeobachtung von unbefruchteten und befruchteten Eiern würde gewiss hier interessante Ergebnisse liefern.

Im Anschluss an die Hirudineen will ich noch kurz die ähnlichen Entwicklungserscheinungen im Ei der Gastropoden<sup>3)</sup> besprechen. Auch hier hat uns BÜTSCHLI zuerst mit den wichtigen Veränderungen im Innern des Eies bekannt gemacht. Er lässt das Keimbläschen sich spindelförmig differenzieren und bald nach der Eiablage ausgestossen werden und in die Richtungskörper überge-

1) VAN BENEDEN. Contributions à l'histoire de la vésicule germinative et du noyau embryonnaire. Bulletins de l'Académie royale de Belgique 2<sup>m</sup>e série, t. LXI. No. 1. 1876.

2) BÜTSCHLI. l. c. pag. 229—230.

3) BÜTSCHLI. l. c. pag. 26—34.

hen. An der Peripherie lässt er dann eine grössere Anzahl von Kernen sich bilden und diese zum Furchungskern verschmelzen. Da nun, wie BÜTSCHLI selbst angibt, die Bildungsweise der Richtungskörper bei Gastropoden ganz dieselbe wie bei Nephelis ist, und seine Angaben und Abbildungen uns manche Vergleichspunkte bieten, so bin ich keinen Moment zweifelhaft, dass auch hier die Richtungskörper nicht durch Ausstossung des Keimbläschens sondern durch Zellknospung gebildet werden. Ferner deute ich die an der Austrittsstelle des zweiten Richtungskörpers in der Anzahl von 9 und mehr erscheinenden kleinen Vacuolen nicht für ebenso viele isolirte Kernchen, sondern sehe in ihnen wie bei Nephelis die zusammengehörigen Elemente eines einzigen Kerns und leite dieselben von der Spindelhälfte ab; welche nach der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers im Ei zurückgeblieben ist. Das von BÜTSCHLI bei Lymnaeus beobachtete einzelne Strahlungssystem, welches im Centrum des Eies öfters nach Hervorknospung des ersten Richtungskörpers bemerkbar wurde, führe ich, wie bei Nephelis, auf den Kern eines eingedrungenen Spermatozoon zurück. Mithin ist auch der Furchungskern der Gastropoden nicht, wie BÜTSCHLI zuerst angegeben und seitdem mehrfach citirt worden ist, ein Product von vielen, sondern nur von zwei Kernen, eines Ei- und eines Spermakerns.

---

## II. Abschnitt.

**Die ersten Entwicklungsvorgänge im Ei der Amphibien. (*Rana temporaria* und *Rana esculenta*.)**

Ueber das Ei der Amphibien liegt eine sehr ausgedehnte Literatur vor. Auf eine ausführliche geschichtliche Darstellung derselben kann ich verzichten, da in den neuerdings erschienenen Untersuchungen von GÖTTE und BAMBEKE die älteren Arbeiten schon in eingehender Weise zusammengestellt worden sind. Ich beschränke mich daher allein darauf einen Ueberblick über die Resultate zu geben, zu welchen die letztgenannten Forscher gelangt sind.

GÖTTE<sup>1)</sup> hat in seiner 1875 erschienenen Entwicklungsgeschichte

---

<sup>1)</sup> GÖTTE. Die Entwicklungsgeschichte der Unke als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbelthiere. Leipzig 1875.



der Unke einen umfangreichen Abschnitt der Bildung und Theilung des Eies gewidmet und aus seinen Beobachtungen Folgerungen gezogen, welche die schwierigsten Fragen der Biologie berühren und als Hypothesen von grösster Tragweite von ihm aufgestellt werden.

Die Beobachtungen GÖTTE's sind im Wesentlichen folgende:

Im ganz jungen Ovarium verschmelzen in den eben angelegten Follikeln mehrere Zellen und ebenso ihre Kerne untereinander und aus der Verschmelzung der entsprechenden Theile entsteht das Ei mit seinem Keimbläschen. In letzterem mehren sich beim Wachs- thum die Keimflecke und legen sich dicht seiner Wand an. Im nahezu ausgewachsenen Ei erleidet das Keimbläschen eine Schrum- pfung. Die hierbei austretende Flüssigkeit sammelt sich an einer Stelle der Oberfläche des Keimbläschens an, so dass letzteres in einen Hohlraum im Dotter zu liegen kommt. Später verschwindet diese Höhle, indem die in ihr enthaltene Flüssigkeit nach der pig- mentirten Oberfläche des Eies durchbricht, und hier einen gelben Fleck hervorruft. Bald nach diesem Stadium tritt ein Zerfall des geschrumpften Keimbläschens ein, so dass von seiner Hülle und den Keimflecken nur noch Reste übrig bleiben. Auf einer noch älteren Entwicklungsstufe endlich ist der Zerfall noch weiter gediehen. An Stelle des Keimbläschens findet sich im Bereich der oberen Halb- kugel nur noch eine feinkörnige Masse von sternförmiger Zeichnung vor. In diesem Zustand geräth das Ei, an dessen schwarzem Pol meist noch der gelbe Fleck sichtbar ist, in den Oviduct und wird bald darauf abgelegt.

Einige Zeit nach der Befruchtung erscheint im Ei ein rundes Gebilde von der Grösse des Keimbläschens, der sogenannte Dotter- kern, der »histologisch nicht von der Umgebung zu unterscheiden« ist und nur dadurch »sichtbar wird, dass an seiner Grenze alle grö- sseren Dotterplättchen fehlen«, und durch feinkörnige Substanz er- setzt sind. Im Dotterkern, welcher als der Ausgangspunct der gan- zen Entwicklung betrachtet wird, macht sich dann weiterhin der Lebenskeim bemerkbar, eine durchscheinende, nicht begrenzte Masse von 30  $\mu$  Querdurchmesser, welche in einen Hof feinkörniger Dotter- substanz übergeht. Während der Dotterkern jetzt rasch verschwin- det und zu Grunde geht, streckt sich der allein zurtückbleibende Lebenskeim und theilt sich in zwei Hälften, die nach der Theilung bis zum Umfang des früheren Lebenskeims sich vergrössern. Zu- gleich beginnt die Halbiring des Dotters, welche durch eine zarte dunkle Linie angedeutet wird und durch die Verbindungslinie der

Lebenskeime senkrecht hindurchgeht. Bei den weiteren Dottertheilungen verändert sich der Inhalt der Lebenskeime, indem in ihrer scheinbar homogenen Keimsubstanz eine wechselnde Anzahl runder heller Körperchen von 3  $\mu$  Grösse — die Kernkeime — auftreten. Die feinkörnige Substanz in der Umgebung der Kernkeimmasse ist radiär gestreift. Auf noch späteren Theilungsstadien verschmelzen die Kernkeime und es gehen aus den Kernkeimhaufen wirkliche contourirte Zellkerne hervor.

Die Deutungen, die GÖTTE seinen Beobachtungen gegeben hat, und die daran geknüpften Folgerungen kann ich hier übergehen, da sie zumeist unbewiesenen Annahmen entsprungen sind, welchen die Beobachtungen gewissermassen nur als Folie dienen.

Ein wesentlicher Fortschritt in der Erkenntniss der Entwicklungsvorgänge im Amphibienei ist durch BAMBEKE<sup>1)</sup> herbeigeführt worden, welcher seine Untersuchungen in drei Schriften veröffentlicht hat, von denen die zwei zuletzt erschienenen die wichtigsten sind.

Am reifen, unbefruchteten Ei der Batrachier findet BAMBEKE vom Keimbläschen keine Spur mehr und nimmt an, dass es sich aufgelöst und zum Theil mit dem Dotter vermischt hat. Dagegen beschreibt er eine eigenthümliche Figur, welche er mit dem Schwund des Keimbläschens in Zusammenhang bringt und »figure claviforme« benennt. Dieselbe besteht aus feinkörnigem Dotter und schwarzem Pigment und bildet einen dunklen Streifen, der von der Mitte des pigmentirten Eipoles nach dem Centrum des Eies zieht und hier kugelförmig anschwillt. Am peripheren Ende der »figure claviforme« wird inmitten des Pigmentes ein heller, gelblicher Fleck wahrgenommen, der BAER'sche Keimpunct oder die fovea germinativa M. SCHULTZE's.

BAMBEKE deutet die centrale Anschwellung als den Ort, an welchem das Keimbläschen gelegen hat und den Pigmentstreifen als den Weg, auf welchem gewisse Theile des Keimbläschens an die Oberfläche gelangt sind. Auch glückte es ihm bei Axolotleiern

<sup>1)</sup> BAMBEKE: 1) Recherches sur le développement du Pélobate brun 1867. Mémoires in-4<sup>o</sup> de l'Académie royale de Belgique t. XXX. 1868.

2) Sur les trous vitellins que présentent les oeufs fécondés des Amphibiens. Bulletins de l'Académie royale des sciences etc. de Belgique. 2<sup>me</sup> série T. XXX. 1870.

3) Recherches sur l'embryologie des batraciens. Bulletin de l'Académie royale des sciences etc. de Belgique. 2<sup>me</sup> série T. LXI. 1876.

auf der Oberfläche des dunkeln Poles eine dünne ausgebreitete gelbliche Substanz zu beobachten, welche er als Rest des Keimbläschens deutet und den an andern Objecten beobachteten Richtungskörpern, namentlich aber dem sogenannten Schleierchen am Forellenkeim (OELLACHER) vergleicht.

Ganz neu sind die wichtigen Beobachtungen BAMBEKE's am befruchteten Ei der Amphibien. Wie derselbe bereits im Jahre 1870 entdeckt hat, ist nach der Befruchtung im Ei eine zweite Pigmentstrasse entstanden, welche von der Oberfläche nach dem Centrum vordringt und je nach der verflossenen Zeit bald kürzer bald länger ist. An ihrer Ursprungsstelle liegt an der Dotteroberfläche eine kleine Vertiefung, ein sogenanntes »trou vitellin«. An ihrer Spitze endet die Pigmentstrasse mit einem hellen 10—15  $\mu$  grossen Raum, von kernartiger Beschaffenheit, der von einem Pigmentring und einer radiären Anordnung der Dottertheilchen umgeben ist. Zuweilen ist noch ein kleines nucleolusartiges Gebilde im hellen Raum zu unterscheiden.

Schon in seinem 1870 erschienenen Aufsatz hat BAMBEKE diese Erscheinungen auf die Befruchtung und zwar auf das Eindringen eines Spermatozoon in den Dotter zurückgeführt. In der Neuzeit hat er diese Ansicht weiter ausgeführt und zugleich die bei den Amphibien und bei *Toxopneustes* beobachteten Vorgänge unter einander verglichen. Die terminale Erweiterung der Pigmentstrasse vergleicht er der von der Oberfläche einwandernden Radienfigur des Seeigeleics, das kleine in ersterer gelegene nucleolusartige Gebilde vergleicht er dem Spermakern. Er vermuthet von ihm, ohne sich mit Sicherheit über diesen Punct auszusprechen, dass er bei den Amphibien sich späterhin mit dem umgebenden Protoplasma der terminalen Erweiterung vermischt. Aus letzterem lässt er den Kern der ersten Furchungskugel, den Lebenskeim GÖTTE's entstehen, welcher mithin von der Peripherie nach dem Centrum des Eies eingewandert ist. Ein Gebilde, welches dem Eikern am Seeigelei entspricht, konnte BAMBEKE nicht beobachten und glaubt, dass ein solches bei den Amphibien nicht vorhanden ist.

Bei der Darstellung meiner Beobachtungen werde ich die bei den Hirudineen befolgte Eintheilung einhalten und bespreche daher zunächst:

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

Junge Entwicklungsstadien von Eiern kann man aus dem Ovarium des erwachsenen Frosches leicht zur Ansicht erhalten, wenn man ein Stückchen Eierstock in 1% Osmiumsäure 10 Minuten erhärtet, in Glycerin auswäscht und die undurchsichtigen Eier durch Zerzupfen entfernt. Es bleibt dann eine dünne, das Stroma des Ovarium bildende Bindegewebslamelle zurück, in welcher hie und da Gruppen junger, noch vollkommen durchsichtiger Eier anzutreffen sind. In Figur 4 (Tafel IV) ist ein solches Präparat dargestellt, in welchem fünf verschieden grosse Eier dicht gedrängt beisammen liegen. Wie man deutlich sehen kann, bilden dieselben das Ende eines schmalen Zellenstrangs, der aus zarten etwas körnigen Epithelzellen besteht. Es liegt hier offenbar dieselbe Bildung vor, welche WALDEYER<sup>1)</sup> in seiner bekannten Schrift (Eierstock und Ei) beschrieben und mit Recht einem PFLÜGER'schen Schlauch verglichen hat. Ob der Strang Epithelzellen noch von einer Endothel-lage überzogen wird, wie dies WALDEYER bei Silberbehandlung feststellen konnte, liess sich an den Osmiumpräparaten nicht erkennen.

Die kleinen durchsichtigen Eier sind von einer Lage dünner, platter Follikelzellen eingehüllt, deren langgestreckte Kerne auf dem optischen Durchschnitt allein deutlich hervortreten. Die Keimbläschen besitzen schon einen ansehnlichen Durchmesser und enthalten einige grössere und mehrere kleinere Keimflecke. Von diesen erreicht zuweilen ein einzelner eine ganz besondere Grösse (Taf. IV, Fig. 10). Seine Oberfläche ist dann tief gelappt und mit grösseren und kleineren Höckern besetzt, so dass er ganz das Bild einer in Bewegung begriffenen Amöbe darbietet. Die Kernmembran ist deutlich doppelt contourirt und scheint von feinen Poren durchbohrt zu sein. Der Kernsaft ist von einem körnigen Fadennetz durchsetzt, in welchem die Nucleoli liegen.

An Eiern aus diesem Stadium sieht man in der Nähe des Keimbläschens einen runden, gelblichen, körnigen Körper (*g*), der sich vom umgebenden Dotter nicht scharf abgrenzen lässt. Es ist dies der sogenannte Dotterkern, der seit CARUS oft beschrieben worden ist und nicht mit GÖTTE's Dotterkern, welcher dem befruchteten Ei

<sup>1)</sup> WALDEYER. Eierstock und Ei. 1870. pag. 74.

angehört, verwechselt werden darf. Der runde, gelbliche Körper findet sich nicht bei allen Amphibien vor. In jungen Eiern von Bufo und Bombinator igneus konnte ihn GÖTTE<sup>1)</sup> nicht nachweisen. Diese Unbeständigkeit seines Vorkommens weist darauf hin, dass ihm keine grössere morphologische Bedeutung zuertheilt werden kann. Mir scheint er einzig und allein mit der Bildung der Dottersubstanz in Beziehung zu stehen und eine eigenthümliche locale Ansammlung von Nährstoffen darzustellen. Dasselbe gilt von den abweichend gestalteten und mit deutlicher Schichtung versehenen Dotterkernen, welche bekanntlich bei Spinnen, aber auch hier nur auf einzelne Arten beschränkt vorkommen. Ich finde daher auch die Bezeichnung Dotterkern, da sie leicht zu irrigen Vergleichen mit nucleusartigen Bildungen veranlassen kann, schlecht gewählt und schlage an Statt dessen den Namen *Dotterconcrement* vor.

Mit dem Wachsthum des Eies nimmt der Umfang des Keimbläschens rasch zu. Es lässt sich leicht isoliren, wenn man die Eihülle zerreisst und den Dotter in Jodserum ausfliessen lässt. Die Zahl der Keimflecke hat sich jetzt, wahrscheinlich durch Theilung der ursprünglich vorhandenen um ein Beträchtliches vermehrt und mag gegen Hundert betragen (Taf. IV, Fig. 1). Sie enthalten stets ein oder mehrere mit Flüssigkeit erfüllte Vacuolen. In den centralen Partien des Keimbläschens finden sie sich nur sehr vereinzelt vor, fast alle sind in sehr regelmässiger Weise an die Innenseite der Kernmembran angedrückt. Letztere besitzt eine ziemliche Resistenz, lässt sich aber durch Druck mit dem Deckgläschen zum Zerplatzen bringen, wobei der Kerninhalt ausfliesst. Eine Verschmelzung zwischen Kernmembran und Nucleolis findet nie Statt; beide sind stets durch eine deutliche Linie getrennt, und geht hieraus wie auch aus ihrem verschiedenen Aussehen und Verhalten gegen Reagentien klar hervor, dass beide von verschiedenen Stoffen gebildet werden. Ich kann daher die Ansicht VAN BENEDEN'S<sup>2)</sup> nicht theilen, der sowohl in der Membran des fertigen Kerns als auch in den Nucleoli unveränderte Reste des jungen primitiven Kerns erblickt und beide ausschliesslich aus Kernsubstanz (*essence nucléaire*) be-

<sup>1)</sup> GÖTTE, loco cit. pag. 18.

<sup>2)</sup> VAN BENEDEN. Contributions à l'histoire de la vésicule germinative etc. Bulletins de l'Académie royale de Belgique 2<sup>me</sup> série, t. LXI. No. 1. 1876. (pag. 27 des Separatabdrucks).

stehen lässt. Wie früher<sup>1)</sup>, so halte ich auch jetzt noch die Kernmembran für ein Differenzierungsproduct und vergleiche sie den Membranbildungen, welche auf der Oberfläche des Protoplasma ab-  
geschieden werden.

In den grossen Keimbläschen dieser Entwicklungsstufe ist das Fadennetz in sehr reichem Maasse ausgebildet (Taf. IV, Fig. 1). Von der Kernmembran aus dringen ziemlich breite Strassen von kleinen, in eine homogene durchscheinende Substanz eingebetteten Körnchen in den Binnenraum des Keimbläschens vor und hängen mit einander durch Verbindungsfäden zusammen, so dass ein dichtes und regelmässiges Netzwerk entsteht. Einzelne Körnchenstrassen zeichnen sich vor andern durch eine grössere Breite aus. Eine Körnchenströmung konnte ich in diesem Netzwerk nicht wahrnehmen, indessen ist wohl zu erwarten, dass im ganz frischen Zustand eine solche stattfindet.

Wie aus dieser Schilderung hervorgeht, bildet das herangewachsene Keimbläschen eine sehr weit differenzierte Kernform, indem es sich aus mehreren chemisch verschiedenen und in charakteristischer Weise angeordneten Theilen zusammensetzt. Was die Entstehung dieser Kernform und die Deutung seiner einzelnen Bestandtheile anbetrifft, so stimme ich vollkommen mit den Ansichten überein, zu welchen mein Bruder<sup>2)</sup> auf Grund vergleichender Betrachtungen in seinen Beiträgen zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen gelangt ist. Die Bedeutung des Fadennetzes, das ich für ein protoplasmatisches halte, erblicke ich gleichfalls darin, dass von ihm die Ernährung der Nucleoli, der wichtigsten und allein wesentlichen Bestandtheile des Kerns, vermittelt wird. Hiermit mag es auch wohl zusammenhängen, dass zur Zeit, in welche das Hauptwachsthum des Keimbläschens und die Vermehrung der Nucleoli fällt, diese letzteren an die Peripherie rücken und der Membran sich anlagern.

Beim Weiterwachsthum der Eizelle gelingt es nicht mehr das Keimbläschen in der früher angegebenen Weise zu isoliren, daher ist man, um seine Lage und Beschaffenheit zu untersuchen, auf Schnittpräparate angewiesen. Hierbei stellt es sich denn heraus, dass das Keimbläschen

<sup>1)</sup> OSCAR HERTWIG. Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Dieses Jahrb. Bd. I.

<sup>2)</sup> RICHARD HERTWIG. Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen. Dieses Jahrb. Bd. II.

seine Lage verändert hat und vom Centrum weiter nach der Oberfläche emporgerückt ist (Taf. IV, Fig. 6). Wie bekannt, unterscheidet man an allen Amphibieneiern einen pigmentirten oberen und einen pigmentlosen unteren Pol. Dem ersteren findet man schon zu Anfang des Winters, mehrere Monate vor der Reife, das Keimbläschen mehr oder weniger genähert. Hier liegt es, von einem Pigmentring umgeben, der mit der Pigmentansammlung am oberen Pol zusammenhängt. Die früher glatte Kernmembran zeigt jetzt eine wellenförmige Contour. In die Einbuchtungen ihrer Oberfläche dringen Vorsprünge der Dottersubstanz ein. Man kann hieraus schliessen, dass das Keimbläschen gegen früher an Umfang durch Austritt von Kernsaft verloren hat. Wahrscheinlich ist dies auch der Grund, dass sich dasselbe nicht mehr glatt aus dem Dotter herauspräpariren lässt.

An den in Alkohol erhärteten Präparaten ist ferner stets die obere Wand des Keimbläschens eingebuchtet und vom umgebenden Dotter zurückgezogen. Es entsteht hiedurch zwischen Dotter und Keimbläschen ein verschieden grosser Hohlraum (Taf. IV, Fig. 6 b) Derselbe ist schon vielfach beobachtet, von den einzelnen Forschern jedoch verschieden gedeutet worden. Während BAMBEKE in dem Hohlraum ein durch die Einwirkung des Alkohols hervorgerufenes Kunstproduct erblickt, lässt GÖRTE ihn durch eine normale Schrumpfung des Keimbläschens gebildet werden. Für seine Ansicht führt er die Befunde von frischen, in Jodserum präparirten Objecten an. An isolirten Keimbläschen von Eiern aller Grössen konnte GÖRTE eine fortschreitende Schrumpfung des Keimbläschens auf's unzweideutigste beobachten. Während dasselbe anfangs einen wellenförmigen Umriss zeigte, erschien es später mit stark vorspringenden Buckeln besetzt. Obwohl ich nun die gleiche Beobachtung, wie GÖRTE, gemacht habe und aus ihr ebenfalls auf eine eingetretene Schrumpfung schliesse, so kann ich doch den Flüssigkeitsraum nicht für eine im frischen Ei vorhandene Structur halten, sondern muss in diesem Punct die Ansicht BAMBEKE's theilen. Wenn man nämlich die Erhärtung der Eier in einem Gemisch von Wasser und Alkohol zu gleichen Theilen vornimmt und dasselbe allmählig verstärkt, so bildet sich der Hohlraum nicht aus, vielmehr schliesst die auch jetzt eingebuchtete Membran des Keimbläschens an den Dotter überall an.

Wie die äussere Form und Lage, so hat sich auch der Inhalt des Keimbläschens auf diesem Stadium verändert. Die ursprünglich der Kernmembran dicht angelagerten Keimflecke, deren Anzahl

noch zugenommen hat und sich auf einige Hundert belaufen mag, haben sich fast in ihrer Gesamtheit nach dem Centrum des Keimbläschens zurückgezogen. Auf dem Durchschnitt sieht man sie hier ziemlich dicht beisammen in einem Ring gelagert, der die körnige Grundsubstanz in einen centralen und einen peripheren Theil scheidet. Nach Aussen vom Ring trifft man nur einige wenige Keimflecke an.

Ein Fadennetz konnte ich an diesen Präparaten nicht mehr erkennen, und möchte dies auf Rechnung des Alkohols setzen, durch welchen eine mehr gleichmässige Gerinnung des gesammten Inhalts vom Keimbläschen herbeigeführt wird.

In diesem Zustand verharrt das Ei während der Wintermonate. Weitere bemerkenswerthe Veränderungen treten uns erst im Anfang des Frühjahrs, im März entgegen.

Um diese Zeit ist das Keimbläschen nach dem schwarzen Pol höher hinaufgerückt. Die Einfaltungen seiner Membran haben zugenommen, so dass seine Oberfläche mit lauter buckelförmigen Aussackungen bedeckt ist (Taf. IV, Fig. 13). Die Keimflecke sind im Centrum vollständig zu einem kugelförmigen Haufen dicht zusammengerrückt, und nur einzelne finden sich sporadisch näher der Peripherie vor.

Auf einem letzten Stadium endlich, welches dem Uebertritt der Eier in die Bauchhöhle unmittelbar vorausgeht, liegt das Keimbläschen vollständig an der Oberfläche des schwarzen Pols (Taf. IV, Fig. 7). Bei *Rana temporaria* wird es hier noch von einer dünnen Pigmentlage überzogen und von der Dotterhaut getrennt, so dass es bei äusserlicher Betrachtung des Eies nicht sichtbar ist. Es hat seine kugelförmige Gestalt verloren und bildet eine flache gewölbte Scheibe. Auch der früher kugelförmige Haufen der Keimflecke hat sich zu einer flachen Lage ausgebreitet. Die Grundsubstanz des Keimbläschens enthält zahlreiche kleine starkglänzende dunkle Körnchen. Seine Membran ist stellenweise noch ganz deutlich zu erkennen.

Das Keimbläschen ist von einer breiten Pigmentzone umgeben, welche nach abwärts in einen kurzen schwarzen Pigmentstreifen verlängert ist. An seinem Ende schwillt derselbe kuglig an und birgt hier in seinem Innern eine helle pigmentfreie Stelle (*c*) von feinkörniger Dottersubstanz. Eine ähnliche Stelle findet sich da, wo der Pigmentstreifen unterhalb der Mitte des Keimbläschens mit einer trichterförmigen Erweiterung entspringt. An zahlreichen Präparaten kehrte die eben beschriebene Bildung, welche schon mit unbewaff-



netem Auge auf Durchschnitten durch das Ei leicht erkannt wird, mit grosser Constanz wieder. Anfangs glaubte ich daher ihr eine grössere Bedeutung beimessen zu müssen und vermuthete, dass Theile aus dem Inhalt des Keimbläschens in dem hellen Fleck enthalten wären. Bei zahlreichen Untersuchungen, unter Anwendung verschiedener färbender Reagentien hat sich indessen diese Ansicht nicht bestätigt. Es liessen sich keine kernartigen Gebilde nachweisen. Die helle von Pigment umschlossene Stelle scheint daher einzig und allein von feinkörniger Dottersubstanz herzuführen.

Die Bildung der soeben beschriebenen charakteristischen Figur scheint mir durch das vor der Reife rasch erfolgende Emporrücken des Keimbläschens veranlasst zu werden und ich denke sie mir in der Weise zu Stande gekommen, dass die Pigmentrinde, welche schon auf einem früheren Stadium das Keimbläschen einhüllt, bei seinem Aufwärtssteigen sich hinter ihm zusammenschliesst. Nach dieser Erklärung deutet der Pigmentstreifen den zuletzt vom Keimbläschen zurückgelegten Weg an.

Etwas anders gestalten sich die Verhältnisse bei *Rana esculenta*, von welcher mir Eier auf demselben Stadium zur Untersuchung vorlagen. Schon äusserlich sind dieselben unter den minder reifen Eiern des Ovarium dadurch zu erkennen, dass sie am schwarzen Pol einen gelben Fleck mit verwaschenen unregelmässigen Rändern besitzen. Wie Durchschnitte zeigen (Taf. V, Fig. 1), rührt dieser gelbe Fleck vom Keimbläschen her, welches wie bei *Rana temporaria* an die Oberfläche emporgestiegen ist und hier fast in seinem ganzen Bereich die im Ei des grünen Frosches sehr dünne Pigmentschicht durchbrochen hat. Der gelbe Inhalt des Keimbläschens tritt daher hier vollkommen zu Tage, während er in den stark pigmentirten Eiern von *Rana temporaria* stets noch von einer dünnen Pigmentschicht bedeckt bleibt.

Wenn das Ei im Ovarium seine Reife erreicht hat, löst es sich vom Stroma ab, geräth zunächst in die Bauchhöhle und wird von hier alsbald in die Eileiter übergeführt, in welchen es mehrere Tage verweilt und die Gallerthüllen erhält. Bei *Rana temporaria* konnte ich schon an Eiern, die ich aus der Bauchhöhle entnahm, vom Keimbläschen keine Spur mehr nachweisen. Es gelang mir trotz vielfältiger Bemühungen nicht, Zwischenstadien aufzufinden, welche diesen Befund mit den zuletzt beschriebenen Bildern hätten verknüpfen und Aufschluss geben können über die Art und Weise, in welcher der vollständige Untergang des Keimbläschens herbeigeführt wird. Wahrscheinlich

sind diese Stadien von sehr kurzer Dauer und gehen entweder un mittelbar vor der Ablösung der Eier oder gleich beim Eintritt in die Bauchhöhle vorüber. Es bleibt somit eine Lücke in meinen Beobach tungen, die mir um so unangenehmer ist, als es sich gerade hier um die wichtigsten Umbildungen handelt, über welche auch die frü- heren Forscher uns keine Mittheilungen gemacht haben.

Die der Bauchhöhle und dem Eileiter entnommenen Eier sind im Ganzen übereinstimmend beschaffen. Bei *Rana temporaria* ist am schwarzen Pol bei äusserlicher Betrachtung keine Veränderung ein- getreten und die Continuität der Pigmentschicht ist an keiner Stelle gestört. An Durchschnitten, welche durch die Mitte des schwarzen und hellen Poles geführt sind, bemerkt man eine charakteristische Pigmentvertheilung, welche von BAMBEKE am genauesten von einer Anzahl Amphibieneier beschrieben und »figure claviforme« benannt worden ist (Taf. V, Fig. 2). Von dem oberen dunkeln Pol dringt bis in die Mitte des Eies und noch über dieselbe hinaus eine breite Pigment- strasse, welche an ihrem Ende etwas verbreitert ist. Sie ist von der früher beschriebenen Pigmentfigur des Eierstockseies wahrschein- lich abzuleiten, unterscheidet sich aber von ihr durch ihre grössere Ausdehnung und das Fehlen der kleinen kugelförmigen unpigmen- tirten Stelle. In ihrem Bereich zeigt bei starker Vergrösserung das Pigment eine netzartige Anordnung. In demselben liegen hie und da einige kleine Flecke, die durch ihre Helligkeit vor der Umgebung sich auszeichnen, aber sonst nichts Erwähnenswerthes besitzen. Am obern Ende der Pigmentstrasse an ihrem Uebergang in die Rindenschicht fällt eine hellere halbmondförmige Stelle, BAMBEKE's fovea germina- tive auf, in welcher das Pigment fast vollständig fehlt. Sie nimmt die Lage ein, in welcher zuletzt das Keimbläschen angetroffen wurde, enthält aber von diesem keine sichtbaren Reste mehr und besteht allein aus einer Ansammlung kleiner Dotterplättchen. Durch eine dünne Pigmentschicht wird sie von der Dotterhaut getrennt, so dass sie von Aussen nicht sichtbar ist. Weder hier noch im Bereich des schwarzen Poles, noch auch zwischen Dotter und Dotterhaut wollte es mir gelingen, ein Gebilde zu entdecken, welches ich als irgend einen Rest des Keimbläschens hätte deuten können.

Einen ähnlichen Befund lieferten mir die Eier aus dem Eileiter von *Rana esculenta*. Der heller gefärbte, unregelmässig contourirte Fleck am braunen Pol, welcher schon im Ovarium durch das Em- porrücken des Keimbläschens hervorgerufen war, bestand bei Be- trachtung des Eies von der Oberfläche noch unverändert fort, dagegen

lehrten Durchschnitte, dass auch hier wie bei *Rana temporaria* das Keimbläschen spurlos verschwunden war. An seiner Stelle bemerkte man kleine Dotterplättchen und in der weiteren Umgebung in Streifen vertheiltes Pigment. Eine ähnliche Schilderung vom Eileiterteil der *Rana esculenta* hat uns schon RUSCONI<sup>1)</sup> in seiner *Histoire naturelle de la Salamandre terrestre* 1854 gegeben

**Beurtheilung der Beobachtungen.** In welchem Zusammenhang stehen die verschiedenen Befunde, welche wir von Eiern aus dem Ovarium, aus der Bauchhöhle und aus den Eileitern erhalten haben? Welche Schlüsse können wir aus ihnen, namentlich in Hinsicht auf das Verschwinden des Keimbläschens ziehen?

Mit den älteren Forschern sowohl als auch mit GÖTTE und BAMBEKE stimme ich hier in meinen Ergebnissen insoweit überein, als sie insgesamt das Keimbläschen vor der Befruchtung sich auflösen und seinen Inhalt mit dem Dotter sich vermischen lassen. Eine Ausstossung des Keimbläschens, welche OELLACHER für das Forellenei beschrieben hat, findet bei den Amphibien nicht Statt. Wie alle früheren Beobachter, so habe auch ich am unbefruchteten Ei ausserhalb des Dotters keine Reste vom aufgelösten Keimbläschen nachweisen können.

Während ich hierin die früheren Angaben vollkommen bestätigen kann, so bin ich dagegen in Betreff des Ortes, wo das Keimbläschen sich auflöst, sowie in einigen anderen daran sich anschliessenden Punkten zu anderen Resultaten als GÖTTE und BAMBEKE gelangt.

Nach GÖTTE soll bei *Bombinator igneus* das Keimbläschen nicht bis zur Oberfläche emporrücken. Nur Flüssigkeit, welche aus seinem Innern austritt und zwischen ihm und dem Dotter sich ansammelt, soll nach dem dunkeln Pol zur Zeit der Reife durchbrechen, die Pigmentschicht daselbst zerreißen und die Bildung eines gelblichen unregelmässigen Flecks veranlassen. Das Keimbläschen aber soll an seiner alten Stelle zurückbleiben und zerfallen. BAMBEKE wiederum lässt die untere Erweiterung seiner *figure claviforme* dem Ort entsprechen, den das Keimbläschen vor seinem Verschwinden eingenommen hat. Diesen Deutungen gegenüber muss ich meine abweichenden Befunde entgegenstellen, nach welchen das Keimbläschen ganz bis zur Peripherie des schwarzen Poles emporsteigt (Taf. IV,

---

<sup>1)</sup> RUSCONI. *Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre*. 1854. pag. 27—30.

in seiner Abhandlung über den Furchungsprocess der Froscheier zuerst deutlich abgebildet und *fovea germinativa* benannt. Seine Beschreibung lautet: *Fovea in formam infundibuli excavata saepe albidum praebet colorem et circulo albido circumdata est, et in ovis recentibus statim post partum fere omnibus et foecundatis et non foecundatis facile cognoscitur.*

Ueber die Beschaffenheit des gelben Flecks geben Schnittpräparate weiteren Aufschluss (Taf. V, Fig. 3—6a). Sie zeigen, dass dem schwarzen Pol eine feinkörnige Masse aufgelagert ist, welche in der Mitte desselben ihren grössten Durchmesser besitzt, und von da nach der Peripherie zu sich verdünnt. Ihre Oberfläche ist mit kleinen Höckern und Vorsprüngen besetzt. Eine membranöse Umhüllung fehlt und man kann leicht durch einen Wasserstrom lose anhaftende Körnchen wegsputzen. Die schleierförmig ausgebreitete Substanzlage gleicht nach ihrer Zusammensetzung in auffälliger Weise der körnigen Masse, in welche vor der Auflösung des Keimbläschens die Nucleoli eingebettet sind. Nur findet man hier zwischen den kleinen glänzenden Körnchen auch noch einige Dotterplättchen und feine Pigmentkügelchen vor. Unter dem so beschaffenen gelblichen Ueberzug des dunkeln Pols ist die Pigmentschicht des Dotters vollkommen unversehrt.

Diese Beobachtungen entsprechen vollständig dem schon erwähnten Befund, welchen BAMBEKE auf Schnittpräparaten von Axotleiern erhalten und in seiner letzten Schrift abgebildet hat<sup>1)</sup>. An Batrachiereiern dagegen war dem belgischen Forscher der Nachweis dieser gelben Schicht nicht geglückt.

Der schleierförmige Ueberzug bleibt nach der Befruchtung längere Zeit erhalten, er findet sich auch an zweigetheilten Eiern noch vor, wo er auf beide Eihälften vertheilt ist (Taf. V, Fig. 6).

Von dieser äusserlich wahrnehmbaren Erscheinung wende ich mich zur Darstellung der Vorgänge, welche im Innern des Dotters sich abspielen und zur Bildung des ersten Furchungskernes führen.

An Eiern, die eine Stunde nach Vornahme der künstlichen Befruchtung abgetödtet wurden, fiel mir auf Durchschnitten durch die Mitte des schwarzen Pols ein früher nicht vorhandener kleiner pigmentirter Fortsatz auf, der von der Pigmentrinde ausgehend eine Strecke weit in die Dottermasse hinabreichte (Taf. V, Fig. 3). Seine

<sup>1)</sup> BAMBEKE. *Recherches sur l'embryologie des Batraciens* 1876. I. c. Taf. II, Fig. 4—6.

Ursprungsstelle befindet sich regelmässig seitlich von dem Centrum des dunkeln Feldes nahe dem Rande des gelben Ueberzugs. Sein Verlauf ist stets etwas schräg nach der Mitte des Eies zu gerichtet. Der Fortsatz ist an seinem centralen Ende kolbig verdickt und umschliesst hier einen hellen Fleck, um welchen die Pigmentkörnchen eine Anordnung in radiären Streifen wahrnehmen lassen (Taf. IV, Fig. 2). Der helle Fleck besteht aus einer feinkörnigen vom übrigen Dotter verschiedenen Substanz und birgt in seinem Innern noch ein kleines kernartiges Gebilde von  $9\ \mu$  Durchmesser. An dem Kernchen kann man eine Rindenschicht und einen flüssigen Inhalt und in diesem einige kleine glänzende Kügelchen unterscheiden. Rindenschicht und Kügelchen färben sich in Carmin.

Wie man an Eiern, die eine viertel und eine halbe Stunde später in Alkohol eingelegt wurden, beobachten kann (Taf. IV, Fig. 3), verlängert sich der eben beschriebene Pigmentfortsatz mehr und mehr und dringt tiefer in den Dotter ein. Hierbei vergrössert sich in seinem kolbigen Ende der Kern in ganz auffälliger Weise und erreicht eine Länge von  $32\ \mu$  und eine Breite von  $22\ \mu$ .

Auf diesem Entwicklungsstadium habe ich noch einen zweiten kleinen Kern einige Male im Ei auffinden können (Taf. V, Fig. 4). Derselbe liegt entweder auf dem gleichen Schnitt, wie der Kern am Ende der Pigmentstrasse, oder wenigstens auf einem der nächstfolgenden Schnitte. Stets gehört er einer andern Hälfte der Dotterkugel als der Pigmentfortsatz an und wird von der Spitze des letzteren durch einen schmalen Zwischenraum getrennt. Schon bei schwächerer Vergrösserung leuchtet er als ein kleiner, rundlicher, heller Fleck aus den umgebenden Dotterplättchen hervor. Bei Anwendung stärkerer Linsen (Taf. IV, Fig. 9) erkennt man einen bläschenförmigen Körper von  $22\ \mu$  Durchmesser und von derselben Beschaffenheit, welche wir an dem zuerst beobachteten Kern schon beschrieben haben. Auf dem vorliegenden Stadium, etwa  $1\frac{1}{2}$  Stunde nach der künstlichen Befruchtung, sind mithin zwei nahezu gleich grosse Kerne in der Dotterkugel vorhanden. Sie liegen nahe beisammen und lassen sich leicht von einander unterscheiden, indem der eine von einem strahligen Pigmentring umgeben ist und durch einen dunkelpigmentirten Streifen mit der Rindenschicht des Eies am oberen Pol zusammenhängt; der andere dagegen unmittelbar von Dotterplättchen eingeschlossen wird. Der letztere ist daher weit schwieriger zu beobachten und kann leicht übersehen werden.

In den nächsten 30 Minuten nach diesem Stadium tritt uns

wieder dieselbe Erscheinung entgegen, die in jüngster Zeit an den verschiedensten Objecten in ähnlicher Weise beobachtet worden ist. Der Zwischenraum zwischen den beiden Kernen verkleinert sich, bis beide dicht aneinander gerückt sind (Taf. V, Fig. 5 u. Taf. IV, Fig. 5). Der Pigmentstreifen hat sich dann noch tiefer in den Dotter eingesenkt. Die kolbenförmige Anschwellung an seinem Ende und der in ihr eingeschlossene pigmentfreie Raum hat sich vergrössert. Der letztere liegt jetzt in der Axe des Eies etwa im unteren Drittel der pigmentirten Halbkugel. Zwei grosse ovale Kerne füllen den hellen Raum fast vollständig aus. In ihrer Nachbarschaft bemerkt man oft kleinere und grössere Oeltropfen. An etwas älteren Präparaten haben die beiden Kerne an Volum noch zugenommen und schliesslich erreicht ein jeder die beträchtliche Grösse von  $35 \mu$  (Taf. IV, Fig. 11). Sie legen sich jetzt dicht aneinander und platten sich an ihren Berührungsf lächen gegenseitig ab, dann verschmelzen sie und bilden den Kern der ersten Furchungskugel (Taf. IV, Fig. 12). Derselbe ist eine rundliche,  $44 \mu$  grosse Blase, welche zunächst von einer Schicht feinkörnigen Protoplasma und dann von einem dunkeln Pigmenthof begrenzt wird. Von diesem führt ein pigmentirter Streifen zu der Rindenschicht des dunkeln Pols. Nach  $2\frac{1}{2}$  Stunde fand ich fast an allen Präparaten, die ich untersuchte, die Vereinigung der beiden Kerne vollzogen.

Die erste Reihe der Entwicklungsvorgänge, welche zur Bildung des Furchungskernes führt, ist hiermit abgeschlossen; die jetzt weiterhin eintretenden Erscheinungen leiten zur Theilung<sup>1)</sup> über, die von mir in ihren einzelnen Phasen nicht näher untersucht worden ist.

<sup>1)</sup> Vereinzelt Beobachtungen über den Theilungsvorgang mögen hier einen Platz finden, da sie zur Erklärung einiger Literaturangaben dienen können. — Während der spindelförmigen Metamorphose des Kerns bildet sich an seinem beiden Enden die strahlenartige Anordnung der Pigmentkörnchen mit voller Deutlichkeit aus. — Gleich nach der Theilung des Furchungskerns besitzt der Pigmenthof eine hantelförmige Gestalt (Taf. V, Fig. 6), die beiden Köpfe der Hantel werden durch einen langen Pigmentstreifen unter einander verbunden. In ihrem Innern befindet sich je eine helle aus feinkörniger Substanz bestehende Stelle. Dieselbe hängt mit der andern durch einen im Innern des Hantelstiels verlaufenden dünnen pigmentfreien Strang zusammen. In der feinkörnigen Substanz eines jeden Hantelkopfes ist ein Haufen von zahlreichen grösseren und kleineren Bläschen eingebettet (Taf. IV, Fig. 8 v), die dicht gedrängt beisammen liegen und sich gegenseitig abplatten. Die Bläschen, welche sich in Carmin stärker färben, besitzen vollkommen die Eigenschaften kleiner vacuolenartiger Kerne. Diese Bildungen sind in den Furchungskugeln der Batrachier- und Fischeier schon mehrfach beschrieben worden. GÖTTE hat sie als Kernkeime

**Beurtheilung der Beobachtungen.** Wir kommen nunmehr zu einer Deutung der dargestellten Befunde. Zwei Punkte verlangen hier eine besondere Beantwortung: erstens die Frage nach der Bedeutung der auf dem schwarzen Pol schleierförmig ausgebreiteten Substanz, und zweitens die Frage nach der Entstehung und Bedeutung der zwei kleinen im Dotter nach der Befruchtung aufgefundenen Kerne.

In der Beurtheilung der gelben Substanzlage stimme ich mit BAMBEKE überein und erblicke in ihr Reste des Keimbläschens, die nach ihrer Auflösung und Vertheilung im Dotter durch Contractionen des Protoplasma ausgepresst worden sind. Es sind Stoffe, die im Haushalt der Zelle keine weitere Verwendung finden. Bei dieser Deutung stütze ich mich namentlich auf die Uebereinstimmung zwischen der ausgepressten Masse und der eigenthümlich feinkörnigen Grundsubstanz, welche das in Umwandlung begriffene Keimbläschen zeigt. Die einzelnen Dotterplättchen und Pigmentkörnchen, welche ausserdem noch im Ueberzug bemerkt wurden, sind gleichzeitig bei der Ausstossung aus dem Ei mit entleert worden.

Die ausgetretene Masse des Keimbläschens hat man öfters schon

bezeichnet und ist der Ansicht, dass sich erst auf späteren Entwicklungsstadien aus ihnen wirkliche Kerne hervorbilden. Andere Forscher — so OELLACHER — betrachten jede Vacuole als ein besonderes Kernchen und sprechen daher von Kernhaufen. Wie schon BÜTSCHLI hervorgehoben hat (l. c. pag. 199) ist diese Deutung nicht haltbar. Das Bild zahlreicher Kerne entsteht vorübergehend bei jeder Kerntheilung zur Zeit, wo die Spindelhälften in die Tochterkerne übergehen. Es wird dadurch hervorgerufen, dass die Aufnahme von Kernsaft — die vacuolige Differenzirung des Kerns — gleichzeitig an verschiedenen Stellen in den einzelnen Körnchen der Verdichtungszone beginnt. Jeder scheinbare Kernhaufen entspricht daher einem einzigen Tochterkern — die Vorgänge, welche während der Theilung im Dotter wahrzunehmen sind, sprechen sehr dafür, dass die Theilung durch Contractionen des Protoplasma herbeigeführt wird und dass hierbei hauptsächlich die oberflächlichen Schichten betheiligt sind. An Durchschnitten durch Froscheier, an deren schwarzem Pol der Faltenkranz gebildet ist, sieht man eine feine Pigmentlinie, welche von der Einschnürungsfurche beginnt und je nach dem Stand der Theilung verschieden weit in die helle Dotterkugel hinabreicht (Taf. V, Fig. 6). Sie dringt durch die Mitte des Hantelstiels in leicht geschlängeltem Verlauf, so dass an dieser Stelle im Dotter ein Pigmentkreuz entsteht. Aus diesem Befund geht hervor, dass am oberen Pol vom Faltenkranz aus eine dünne Lamelle in das Innere des Eies sich hinabsenkt und den Dotter in eine rechte und linke Hälfte theilt. Mit den Anschauungen, welche STRASBURGER\*) in seinem Buch »über Zellbildung« entwickelt hat, scheint mir dieser Befund sich nicht vereinbaren zu lassen, da das Pigment nur von der Peripherie des Eies eingedrungen sein kann.

\*) STRASBURGER. Ueber Zellbildung und Zelltheilung pag. 249—251.

mit den Richtungskörpern verglichen, wie sie namentlich bei Molusken und Hirudineen in weiter Verbreitung beobachtet werden. Wie sehr hier jedweder Vergleichungspunct fehlt, das ergibt sich leicht, wenn man die Entstehung der eigentlichen Richtungskörper, wie wir sie bei den Hirudineen kennen gelernt haben, und die Entstehung der fälschlich sogenannten Richtungskörper der Amphibien vergleicht. Die ersteren bilden sich durch Zelltheilung, es findet hierbei eine spindelförmige Differenzirung des Kerns und eine Abschnürung von Protoplasma statt; von Alledem ist bei letzteren nichts wahrzunehmen.

Mit den Amphibien werden wahrscheinlich die Knochenfische übereinstimmen, wie ich aus der ähnlichen Beschaffenheit ihrer Keimbläschen glaube schliessen zu dürfen. Da man nun auch hier<sup>1)</sup> den Schwund des Keimbläschens mit der Ausstossung der Richtungskörper in Beziehung gebracht hat, so werden neue Untersuchungen sehr erwünscht.

Eine sich hier anreihende Frage, ob die Ausstossung der gelblichen Substanzlage eine Folgeerscheinung der Befruchtung ist, oder auch unabhängig von derselben erfolgen kann, muss ich unbeantwortet lassen. Die Angabe MAX SCHULTZE'S »fovea in ovis recentibus statim post partum fere omnibus et foecundatis et non foecundatis facile cognoscitur« spricht für letzteres und hiernach scheinen schon durch die Einwirkung des in die Eihüllen eindringenden Wassers im Dotter Contractionen hervorgerufen zu werden, welche die Ausstossung veranlassen. Jedenfalls ist das Schleierchen, wie BAMBEKE beim Axolotl in übereinstimmender Weise beobachtet hat, in den Eiern des Eileiters noch nicht vorhanden.

In der Deutung der Erscheinungen, welche nach der Befruchtung im Innern des Dotters sich abspielen, ist die Frage nach der Herkunft der zwei sich copulirenden Kerne von ganz besonderem Interesse.

Hinsichtlich des am Ende der Pigmentstrasse beobachteten Kernes kann ich mich zum Theil der Ansicht BAMBEKE'S anschliessen. Derselbe hält es für sehr wahrscheinlich, dass der neue Kern von dem Eindringen eines Spermatozoon herrührt, welches als Spur seines Weges das trou vitellin und die Pigmentstrasse zurücklässt. Für diese Deutung spricht namentlich ein Vergleich,

<sup>1)</sup> OELLACHER Beiträge zur Geschichte des Keimbläschens im Wirbelthierei. Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. VIII.



welcher sich zwischen den Erscheinungen am Ei des *Toxopneustes* und der *Batrachier* ziehen lässt. Die terminale Erweiterung am Ende des Pigmentstreifens entspricht dann der Radienfigur, welche 5—10 Minuten nach der Befruchtung im Seegelei an der Oberfläche auftaucht. Die kleine Kernvacuole in ihrem Centrum ist der kleine Körper, welchen ich als Spermakern bezeichnet habe. Wie dort, erscheint diese Bildung regelmässig eine bestimmte Zeit nach Vor- nahme der künstlichen Befruchtung.

Da aus diesen übereinstimmenden Merkmalen unzweifelhaft die Homologie der verglichenen Theile sich ergibt, so bringe ich auch für die bei den *Batrachiern* beobachteten Erscheinungen dieselbe Erklärung wie bei *Toxopneustes* in Anwendung. Wie dort, nehme ich hier an, dass nach der Befruchtung am schwarzen Pol ein Spermatozoon in den Dotter eindringt und dass aus dem Körper desselben ein kleiner Kern sich bildet (Taf. IV, Fig. 2). Aus einer Anziehung, welche derselbe auf das homogene Protoplasma ausübt, erklärt sich die Radienfigur. Es sammelt sich nämlich das Protoplasma in der unmittelbaren Nähe des Kernes am dichtesten an und strahlt von hier in die weitere Umgebung in Radien aus. Die Dotterplättchen aber und die Pigmentkörnchen als die passiv bewegten Theile werden aus der Nachbarschaft des Kernes verdrängt. Sie bilden daher um den homogenen Protoplasmahof eine schmale Zone und nehmen, da sie die Interstitien zwischen den ausstrahlenden Protoplasmafäden ausfüllen, gleichfalls eine radiäre Anordnung an.

Characteristisch für das Froschei ist der Pigmentstreifen, welchen der Spermakern bei seinem Vorrücken in den Dotter hinter sich zurücklässt. Seine Entstehung erklärt sich leicht in der Weise, dass von der pigmentirten Rindenschicht ein vom Kern angezogener Theil sich abschnürt und mit nach dem Centrum wandert. Hierbei lösen sich Pigmentkörnchen von Stelle zu Stelle ab und lassen so noch später die Strasse erkennen, auf welcher die Einwanderung des Spermakerns erfolgt ist.

In einem Punkte muss ich den Ausführungen *BAMBEKE's* entgegen treten. Derselbe gibt an, dass der Spermakern später verschwinde und glaubt daher, dass er sich mit dem umgebenden Protoplasma vermische<sup>1)</sup>. Von diesem lässt er dann weiterhin den Furchungskern gebildet werden. Im Gegensatz zu dieser Angabe habe

<sup>1)</sup> *BAMBEKE*. Recherches sur l'embryologie des batraciens. Extrait des bulletins etc. pag. 40.

ich ein stetig zunehmendes Wachstum des Spermakerns von viertel Stunde zu viertel Stunde beobachten können. Anstatt sich aufzulösen, erscheint derselbe immer deutlicher als scharf contourirte Vacuole.

An den untersuchten Eiern habe ich stets nur eine Pigmentstrasse angetroffen und schliesse hieraus, dass unter normalen Verhältnissen auch überhaupt nur ein Spermatozoon in den Dotter hineingelangt. Zu dem gleichen Resultate ist BAMBEKE in seiner Untersuchung bei den Batrachiern gelangt, bei den Urodelen dagegen beobachtete er zahlreiche Vertiefungen auf der Oberfläche des Eies und mehrere Pigmentstreifen, welche er auf ein Eindringen einer grösseren Anzahl von Spermatozoen zurückführt. Sollten hier nicht vielleicht Pigmentstreifen vorliegen, die nicht zu den Befruchtungserscheinungen gehören? Jedenfalls bedarf dieser Punkt bei der Wichtigkeit der Frage noch einer weiteren Untersuchung.

Der zweite Kern, welchen ich im Ei von *Rana temporaria* mit Regelmässigkeit, wenn auch erst auf einem etwas späteren Stadium entdeckt habe (Taf. V, Fig. 4), ist den neuesten Beobachtern wie GÖTTE und BAMBEKE entgangen. Dass derselbe einen andern Ursprung als der Spermakern besitzt, kann man, glaube ich, daraus schliessen, dass er weder von einem Pigmenthof umgeben, noch durch eine Pigmentstrasse mit der Eiperipherie verbunden ist. Da er nun gleichfalls zur Bildung des Furchungskerns beiträgt, so kann er nur dem Bestandtheil entsprechen, welchen ich bei *Toxopneustes* und den Hirudineen als Eikern bezeichnet habe.

Es lässt sich hier die Frage aufwerfen, ob dieser Kern im Froschei nicht schon früher vorhanden gewesen oder ob er erst  $1\frac{1}{2}$  Stunde nach der künstlichen Befruchtung, wo ich ihn zuerst wahrgenommen habe, entstanden ist. Für die erste Annahme lässt sich namentlich geltend machen, dass der entsprechende Eikern bei *Toxopneustes* und den Hirudineen schon im unbefruchteten Ei sich vorfindet. Gegen dieses Argument kann das negative Ergebniss meiner Untersuchung nicht in die Wagschale fallen. Denn ein Körper von so kleinen Dimensionen wie der Eikern kann zwischen der Masse der Dotterplättchen auf Schnitten leicht übersehen werden; auch lässt sich hier, da wir ein Wachstum des Kerns bis zu seiner Verschmelzung mit dem Spermakern beobachtet haben, die Möglichkeit nicht abweisen, dass der Kern auf früheren Stadien eine noch geringere Grösse, dagegen eine bedeutendere Dichtigkeit besessen habe. Diese Momente sind für meine Deutung massgebend.

Da in zwei leicht zu beobachtenden Fällen, bei *Toxopneustes* und den Hirudineen, ein kernloser Zustand nicht eintritt, so nehme ich ein Gleiches auch für die schwer zu untersuchenden Amphibieneier an, und halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass der auf einem späteren Stadium nachgewiesene kleine Kern vielleicht von noch geringerem Umfang schon gleich nach der Auflösung des Keimbläschens im Ei vorhanden ist.

Bei *Toxopneustes* sowohl als auch den Hirudineen konnte ich ferner den Eikern von der Kernsubstanz (Keimfleck) des Keimbläschens ableiten. Wenn wir eine ähnliche Genese für die Batrachier voraussetzen und von diesem Gesichtspunct aus die Beschaffenheit ihres Keimbläschens und ihres Eikerns vergleichen, dann muss vor allen Dingen zugegeben werden, dass eigenthümliche und eigenartige Verhältnisse bei den Amphibien vorliegen. Bei der geringen Grösse des Eikerns kann dieser nicht der gesammten im Keimbläschen enthaltenen, sehr ansehnlichen Masse von Kernsubstanz, sondern nur einem sehr geringen Theil derselben, etwa einem einzelnen Nucleolus entsprechen. In diesem Umstand kann ich jedoch kein Hinderniss für die von mir vorausgesetzte Genese des Eikerns erblicken. Die Schwierigkeit der Erklärung liegt hier nicht darin, warum ein so geringer Bruchtheil der Kernsubstanz in den Eikern übergeht, sondern darin, dass wir nicht anzugeben wissen, welche Bedeutung den multinucleolären Keimbläschen im Vergleich zu den uninucleolären zukommt. Gegen die Hypothese BÜTSCHLI'S<sup>1)</sup>, dass in den Fiern der Fische und Amphibien der Zerfall der Keimflecke sehr gut als ein Vorläufer ihres schliesslichen Untergangs zu betrachten sei, lässt sich wohl mit Recht der Umstand geltend machen, dass der multinucleoläre Zustand schon in ganz jungen Eiern ein oder mehrere Jahre vor ihrer Reife sich entwickelt.

---

## Allgemeiner Theil.

Die im speciellen Theil dargestellten Untersuchungen über die Entwicklungsvorgänge im Ei der Hirudineen und Amphibien vor und nach der Befruchtung behandeln ein Thema, über welches in dem

---

<sup>1)</sup> BÜTSCHLI, l. c. pag. 223.

letzverflossenen Jahre zahlreiche Schriften erschienen sind. FOL<sup>1)</sup>, VAN BENEDEN<sup>2)</sup>, BAMBEKE<sup>3)</sup>, GREEFF<sup>4)</sup>, STRASBURGER<sup>5)</sup> und BÜTSHLI<sup>6)</sup>, sind auf diesem Felde thätig gewesen und namentlich die beiden letztgenannten Forscher haben uns ein sehr umfassendes Beobachtungsmaterial mitgetheilt. Nur wenig Thierklassen gibt es, welche hierbei nicht Objecte zur Untersuchung geliefert haben. Dank diesen ausgedehnten Forschungen sind wir denn auch in einer verhältnissmässig kurzen Zeit mit einer Fülle neuer Erscheinungen bekannt geworden und haben sich nach den verschiedensten Richtungen unsere Erfahrungen und Kenntnisse erweitert. Wenn wir indessen nach den allgemeinen Resultaten fragen, dann werden wir finden, dass trotz der zahlreichen und mit Sorgfalt ausgeführten Arbeiten eine Uebereinstimmung über die wichtigsten Vorgänge in der Entwicklung des Eies noch keineswegs erzielt worden ist. Im Gegentheil, gerade jetzt, wo die einzelnen Forscher die oft schwer zu beobachtenden Veränderungen Schritt für Schritt zu verfolgen und zu deuten versucht haben, sind gleichzeitig mehr verschiedenartige Ansichten als zuvor aufgestellt worden, Ansichten, die sich zum Theil schroff gegenüberstehen und eine Vereinbarung nicht zuzulassen scheinen. Es wird daher augenblicklich dieses Forschungsgebiet auf alle, die sich nicht specieller mit diesen Untersuchungen beschäftigt haben, einen verwirrenden Eindruck machen. Denn viele Fragen sind hier angeregt, keine einzige aber so vollständig und allseitig beantwortet worden, dass kein Zweifel gegen sie erhoben werden könnte.

1) FOL. *Études sur le développement des Mollusques.* Paris. 1875.

2) VAN BENEDEN. 1) *La maturation de l'oeuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des mammifères etc.* Bulletins de l'Académie royale de Belgique 2<sup>me</sup> sér. t. XL. 1875. Im Folgenden citirt als Mammifères nach dem Separatabdruck.

2) *Contributions à l'histoire de la vésicule germinative et du premier noyau embryonnaire;* Bulletins de l'Académie royale de Belgique. 2<sup>me</sup> série t. LXI. 1876. Im Folgenden citirt als Astéracanthion nach dem Separatabdruck.

3) BAMBEKE. *Recherches sur l'embryologie des Batraciens.* Bulletin de l'Académie royale de Belgique 2<sup>me</sup> série t. LXI. 1876.

4) GREEFF. *Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissenschaften zu Marburg.* 1876 Nr. 1 u. 5.

5) STRASBURGER. *Ueber Zellbildung und Zelltheilung.* 2. Aufl. Jena 1876.

6) BÜTSHLI. 1) *Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien.* Abhandl. der SENKENB. naturf. Gesellschaft. Bd. X. 1876.

2) *Zwei vorläufige Mittheilungen in Zeitschr. f. wissensch. Zoologie* Bd. XXV. pag. 201—213 u. pag. 426—441.

Die Ursachen für diese so auffällige Erscheinung sind nicht so schwierig aufzufinden. Zum Theil nämlich hängen offenbar die abweichenden Beobachtungsergebnisse der einzelnen Forscher von der Verschiedenheit der angewandten Untersuchungsmethode, der grösseren oder geringeren Vollständigkeit ihrer Beobachtungsreihen, der günstigeren oder ungünstigeren Beschaffenheit ihres Untersuchungsobjectes ab; zum Theil aber sind sie auch dadurch bedingt, dass neben den fundamentalen Vorgängen gleichzeitig Veränderungen einherlaufen, die nur auf einzelne Thierabtheilungen beschränkt und daher secundärer Natur sind. Indem man solchen Veränderungen aber eine grössere Bedeutung und eine allgemeine Verbreitung zugeschrieben hat, ist man vielfach zu unhaltbaren Vergleichen und Deutungen geführt worden.

Unter diesen Umständen halte ich es für besonders geboten, dass das Verhältniss, in welchem die Untersuchung eines jeden Einzelnen zu den Ergebnissen anderer Forscher steht, genau festgestellt wird. Denn nur so ist es möglich einen Ueberblick über die Punkte zu gewinnen, in welchen übereinstimmende Ergebnisse erzielt worden sind, und auf der anderen Seite die strittigen Fragen genau zu formuliren, welche zu ihrer Lösung noch weitere Beobachtungen verlangen. Dies bestimmt mich, jetzt noch in einem besonderen Abschnitt auf die neuesten Arbeiten, welche über die ersten Entwicklungsvorgänge im Ei erschienen sind, näher einzugehen. Namentlich verlangen hier eine nähere Berücksichtigung die Untersuchungen von VAN BENEDEN, BÜTSCHLI und STRASBURGER, welche auf ein umfangreicheres Beobachtungsmaterial gestützt ihren Ergebnissen eine grössere Tragweite gegeben und vielfach Ansichten ausgesprochen haben, mit welchen meine früheren und meine jetzigen Beobachtungen sich nicht vereinigen lassen. Bei Besprechung dieser Arbeiten werde ich zugleich Gelegenheit nehmen, Einwürfe zu beantworten, welche VAN BENEDEN, BÜTSCHLI und STRASBURGER gegen meine Darstellung und Deutung der Vorgänge im Ei des *Toxopneustes* in verschiedener Weise erhoben haben.

Zur grösseren Uebersicht werde ich, wie im speciellen Theil, auch hier die Untersuchungen über die Entwicklungsvorgänge im unbefruchteten und befruchteten Ei getrennt behandeln.

## I. Abschnitt.

Ueber die Veränderungen des Keimbläschens bei der Reife des Eies hat VAN BENEDEN in den belgischen Academieberichten zwei Schriften veröffentlicht. Die erste derselben, eine vorläufige Mittheilung über die ersten Entwicklungsvorgänge im Säugethiere, erschien im Decemberheft. Schon einen Monat darauf folgte ihr die zweite Schrift, deren Publication offenbar durch meine Arbeit über *Toxopneustes* veranlasst worden war. Unter dem Titel: Beitrag zur Geschichte des Keimbläschens und des ersten Embryonalkerns enthält dieselbe theils Beobachtungen, welche VAN BENEDEN bereits vor einigen Jahren gleichfalls an den Eiern eines Echinodermen, des *Asteracanthion rubens* angestellt hatte, theils enthält sie Einwürfe gegen meine Deutung, nach welcher zwischen dem Keimbläschen und dem Eikern ein genetischer Zusammenhang besteht.

Nach VAN BENEDEN geht sowohl bei Säugethieren als bei *Asteracanthion* das Keimbläschen in allen seinen Theilen als morphologisches Gebilde im Ei zu Grunde. Bei den Säugethieren liegt es zur Zeit der Reife als biconvexe Linse an der Oberfläche des Eies und erleidet in seinem Inhalt eine Reihe von Veränderungen, welche zur Bildung zweier Körper, des *corps nucléoplasmique* und des *corps nucléolaire* führen. Von diesen entsteht der *corps nucléoplasmique*, indem das Nucleoplasma, das Fadennetz des Keimbläschens und die Pseudonucleoli zu einem mehr oder weniger umschriebenen Haufen granularer Substanz verschmelzen. Der *corps nucléolaire* dagegen ist der etwas modificirte Keimfleck, der oft ellipsen-, manchmal linsen- oder calottenförmig gestaltet ist. Bei den Säugethieren fällt nun, wie VAN BENEDEN weiter mittheilt, das Verschwinden des Keimbläschens und die Ausstossung der Richtungskörper zeitlich zusammen und verläuft in der Weise, dass der flüssige Inhalt des Keimbläschens mit dem Protoplasma sich mischt, der *corps nucléolaire* und der *corps nucléoplasmique* dagegen die zwei Richtungskörper bilden. Die beiden letzteren besitzen daher auch weder dieselbe Zusammensetzung noch dieselbe Bedeutung. Der eine färbt sich in Picrocarmin roth, der andere nimmt keine Färbung an.

Bei *Asteracanthion* konnte VAN BENEDEN die Veränderungen des Keimbläschens am abgelegten Ei im Zusammenhang verfolgen. Er sah, wie zuerst der Keimfleck an seiner Oberfläche eine höckerige Beschaffenheit annimmt und dann in einzelne verschieden grosse Fragmente zerfällt, die sich endlich vollkommen im Kernsaft auf-

lösen. Er konnte dann weiter beobachten, wie das homogen gewordene Keimbläschen sich zunächst in einen klaren unregelmässig begrenzten Fleck umwandelt, und wie dieser dann mehr und mehr an Grösse abnimmt und schliesslich vollkommen verschwindet. Erst einige Zeit nach der Vermischung des Keimbläscheninhaltes mit dem Dotter sah VAN BENEDEN Richtungskörper bei Asteracanthion entstehen, ohne dass er genauer hätte erkennen können, wie sie sich bilden.

Aus den beiden Beobachtungsreihen geht hervor, dass in der Art und Weise, wie das Keimbläschen sich rückbildet, erhebliche Verschiedenheiten zwischen den Säugethieren und Asteracanthion vorhanden sind. Während bei ersteren der corps nucléolaire und der corps nucléoplasmique ausgestossen werden und die Richtungskörper bilden, findet bei Asteracanthion eine vollständige Auflösung des Keimbläschens in allen seinen Theilen statt und erst dann treten die Richtungskörper in nicht näher bekannter Weise auf. Zur Erklärung dieser Verschiedenheiten hat VAN BENEDEN die Hypothese aufgestellt, dass bei einigen Thieren zur Reifezeit des Eies gewisse Bestandtheile des Keimbläschens auf directem Wege ausgestossen würden, bei anderen aber erst nach einer vorausgegangenen Auflösung im Dotter.

Auf diese Ergebnisse gestützt und von dem zweifellos richtigen Standpunct ausgehend, dass in fundamentalen Vorgängen eine Uebereinstimmung zwischen den verschiedenen Thierklassen herrschen muss, sucht VAN BENEDEN meine ganz entgegengesetzte Auffassung zu bekämpfen, indem er einmal meine Deutungen in Frage stellt, weiterhin aber auch den Werth meiner Beobachtungen mit dem Maassstab der von ihm an anderen Objecten gemachten Wahrnehmungen bemisst.

Meine Deutungen sucht VAN BENEDEN in Frage zu stellen, indem er sich gegen die Argumente wendet, welche ich zu Gunsten der Ableitung des Eikerns vom persistirenden Keimfleck vorgebracht habe. Zum Theil laufen hier seine Einwürfe darauf hinaus, dass ich den Uebergang des einen Gebildes in das andere nicht direct beobachtet sondern nur erschlossen habe, dies ist ein Punct, der von mir selbst schon in meiner Abhandlung scharf betont worden ist. Weiterhin glaubt aber auch VAN BENEDEN einigen Veränderungen, die ich vom Keimbläschen beschrieben und abgebildet habe, eine wesentlich andere Deutung geben zu müssen. Im Hinblick auf meine Figuren 3—6

(Taf. X) ist er überzeugt<sup>1)</sup>, dass der Keimfleck auch beim Seeigel einen Zerfall in Theilstücke erleidet und glaubt, dass die von mir im Keimbläschen abgebildeten granulirten Körper nichts anderes als vergrösserte Fragmente der Nucleolarsubstanz sind, wobei er bemerkt, dass ich in Betreff jener Granula gar keine Angaben gemacht habe.

Diese Umdeutung meiner Abbildungen steht mit meinen Beobachtungen in Widerspruch und würde von VAN BENEDEN nicht versucht worden sein, wenn er nicht die von mir gemachten Angaben<sup>2)</sup> übersehen hätte. Hier heisst es von dem an der Oberfläche des Dotters gelegenen und in regressiver Metamorphose begriffenen Keimbläschen: »Sein Inhalt besteht aus einem dünnflüssigen Saft, in welchen 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 ihnen 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 (dem Keimbläschen) ein rundes Gebilde von der Beschaffenheit und Grösse des Keimflecks. Dasselbe lag unmittelbar der Dotteroberfläche an und färbte sich in Carmin dunkelroth. In andern Objecten, wo dieser Keimfleck fehlte, 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 vernichtete man den Eikern und umgekehrt. Dagegen fehlten beide nie gleichzeitig in irgend einem Ei«.

Aus diesen bestimmt gefassten Angaben widerlegt sich von selbst die von VAN BENEDEN versuchte Umdeutung, nach welcher der Keimfleck in Granula zerfallen soll. Denn erstens findet sich in mehreren Fällen neben den granulirten Körpern im Keimbläschen auch noch der Keimfleck vor, und zwar wohl erhalten und in gewöhnlicher Grösse, zweitens aber besitzen die fraglichen Körperchen gar nicht die Eigenschaften von Theilstücken des Nucleolus, da sie in Carmin keine Spur von Färbung annehmen. Ich habe dieselben daher auch an

<sup>1)</sup> VAN BENEDEN. (Asteracanthion.) pag. 36.

<sup>2)</sup> OSCAR HERTWIG. (Toxopneustes.) pag. 9.



einer späteren Stelle für ein Zerfallsproduct der Grundsubstanz des Keimbläschens erklärt<sup>1)</sup>.

In seiner Polemik beschränkt sich aber VAN BENEDEN nicht blos darauf, eine andere Deutung meiner Beobachtungen zu versuchen, sondern er hat auch gegen die Genauigkeit und Vollständigkeit derselben Zweifel erhoben<sup>2)</sup>. »J'ai été fort étonné,« bemerkt derselbe auf pag. 11 unter Nr. 3 seiner Einwürfe, »après avoir lu le travail de HERTWIG, de n'y avoir trouvé aucune mention des corps directeurs, qui ont été constatés chez beaucoup d'Echinodermes, et qui ne peuvent manquer de se trouver également chez le toxopneustes. Il eût été fort intéressant de savoir comment se forment ces éléments chez cet Echinoderme. D'après mes observations l'un des corps n'est autre chose, chez le lapin, que la tache germinative rejetée dans le liquide périvitellin après sa fusion préalable avec la membrane de la vésicule germinative«.

VAN BENEDEN wirft mir also vor, die Richtungskörper bei Toxopneustes übersehen zu haben, von dem Gesichtspunct geleitet, dass Theile, welche bei Asteracanthion vorhanden sind, bei anderen Echinodermen nicht fehlen könnten. Zu dieser Folgerung würde er ein Recht gehabt haben, wenn aus der Literatur hervorginge, dass die Verbreitung der Richtungskörper eine allgemeine ist, oder wenn er den Beweis führen könnte, dass ihre Bildung einen fundamentalen Vorgang in der Entwicklung des Eies darstellt. Beides trifft aber für die Richtungskörper nicht zu; einerseits fehlen dieselben in grösseren Thierklassen sowohl als auch in einzelnen kleinern Abtheilungen, andererseits ist ihre Beschaffenheit und ihre Bedeutung zur Zeit nichts weniger als aufgeklärt. Da nun auch alle übrigen Forscher, welche sich mit dem Ei des Toxopneustes beschäftigt haben, keine Richtungskörper haben wahrnehmen können, so muss ich den von VAN BENEDEN erhobenen Zweifel als vollkommen grundlos bezeichnen und ihm gegenüber mit Bestimmtheit erklären, dass so deutlich und so leicht zu beobachtende Gebilde, wie sie bei den Hirudineen und Mollusken als Richtungskörper beschrieben werden, bei Toxopneustes lividus zu keiner Zeit vorhanden sind.

Ausserdem aber muss ich mich gegen die Art und Weise, wie VAN BENEDEN gegen meine Angaben Zweifel erhoben hat, mit aller Entschiedenheit hier aussprechen, da durch ein derartiges Verfahren

---

1) OSCAR HERTWIG. (Toxopneustes.) pag. 10.

2) VAN BENEDEN. (Asteracanthion.) pag. 11.

die Zuverlässigkeit meiner Beobachtungen in Frage gestellt wird. Ich finde hierzu um so mehr Veranlassung als die obenangeführte Stelle nicht die einzige der Art in VAN BENEDEN'S Schrift ist. So schildert derselbe auf pag. 23, wie am Ei des Seesterns zwei Zonen, eine Rinden- und eine Markschrift sich unterscheiden lassen und wie erstere eine leicht radiäre Streifung aufweist. »Cette distinction entre les deux substances constitutives du vitellus des Asterides,« bemerkt VAN BENEDEN hierzu, »a échappé à tous ceux, qui ont étudié les produits sexuels de ces Echinodermes. Elle n'a été signalée jusqu'à présent chez aucun animal de cet embranchement, et je m'étonne que HERTWIG qui a étudié avec tant de soin les oeufs du Toxopneustes, ne l'ait pas observée<sup>1)</sup>.

Auch dieser Zweifel ist grundlos, da aus der Literatur genugsam hervorgeht; wie in so geringfügigen Strukturverhältnissen zwischen ganz nahe verwandten Thierarten Verschiedenheiten vorkommen können.

Indem ich somit meine Beobachtungen am Ei des Toxopneustes und die Deutungen derselben in ihrem ganzen Umfang aufrecht erhalte, bezweifle ich keineswegs die genauen und glaubwürdigen Angaben VAN BENEDEN'S über den Zerfall des Keimflecks und über das Vorkommen von Richtungskörpern bei Asteracanthion, nur bin ich durch sie nicht überzeugt worden, dass hier wirklich das Keimbläschen in allen seinen Theilen zu Grunde gegangen ist und dass der später auftauchende Furchungskern sich vollkommen neu gebildet hat.

Wie ich bei dem Mangel entgegengesetzter Angaben glaube annehmen zu dürfen, sind die Untersuchungen VAN BENEDEN'S nur am lebenden Objecte und ohne Anwendung von Reagentien angestellt worden. Durch die Beobachtungen der jüngsten Zeit ist nun aber vielfach gezeigt worden, dass der Kern Modificationen eingehen kann, welche ihn im frischen Zustande unsichtbar, weil nicht vom Dotter unterscheidbar machen. In diesem Sinne hat sich denn auch GREEFF<sup>2)</sup> ausgesprochen, welcher ganz neuerdings das Ei des Asteracanthion untersucht hat. GREEFF bestätigt im Allgemeinen die Mittheilungen von VAN BENEDEN, weicht aber in Einzelheiten, die mir nicht unwichtig erscheinen, von ihnen ab. Er konnte beobachten, wie nach Ab-

<sup>1)</sup> VAN BENEDEN. (Asteracanthion.) pag. 24.

<sup>2)</sup> GREEFF. Sitzungsber. der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturw. zu Marburg. 1876. pag. 83—87.

lauf der ersten halben Stunde der anfangs homogene und von einzelnen Vacuolen durchsetzte Keimfleck ein vollkommen granulöses Aussehen erhält, wie dann aber das Keimbläschen zu schrumpfen beginnt, indem seine Contouren unregelmässig gezackt und eingebuchtet werden und sein Umfang mehr und mehr abnimmt, bis nur noch ein kleiner heller Hof den Keimfleck umschliesst. Während der Hof sich noch mehr zusammenzieht, sollen die Granula des Keimflecks sich zuweilen von einander ablösen, meist aber in Zusammenhang bleiben und bald blass und undeutlich werden und endlich sollen die Contouren des Keimflecks vollständig schwinden. Man soll jetzt nur noch eine gezackte, wie amöbenartig ausgezogene helle Stelle sehen. »Dieses vielleicht aus den miteinander verschmolzenen Keimbläschen und Keimfleck übriggebliebene Gebilde,« fährt GREEFF fort<sup>1)</sup>, »habe ich früher für den persistirenden Keimfleck gehalten. Aber auch dieses entschwindet beim normalen Fortschritt der Entwicklung dem Auge und wir haben dann anscheinend nur noch ein kernloses Ei vor uns, dessen Dotter etwas dunkler geworden ist, als er vor der Entwicklung war. Ich sage »anscheinend«, denn auf der andern Seite ist die Annahme nicht auszuschliessen, dass der Keimfleck dennoch persistirt, aber so undeutlich wird, dass er in der ihm rücksichtlich der Lichtbrechung fast gleichartigen homogenen Grundsubstanz des Dotters, die er amöbenartig durchwandert, nicht mehr zu bemerken ist.«

Indem ich die Vermuthung GREEFF's theile, glaube ich auch schon jetzt den Weg bezeichnen zu können, auf welchem wohl die Verschiedenheiten zwischen den Vorgängen beim Ei des *Toxopneustes* und *Asteracanthion* eine Erklärung finden werden.

Der von VAN BENEDEN und GREEFF geschilderte Zerfall des Keimflecks scheint mir derselbe Vorgang zu sein, welchen ich bei *Nephelis* habe eintreten und zur Bildung einer Kernspindel führen sehen. Ich vermuthe daher, dass eine solche auch bei *Asteracanthion* nicht fehlen wird. Einen weiteren Anhaltspunct für meine Vermuthung erblicke ich in den Angaben VAN BENEDEN's, denen zu Folge bei diesem Echinodermen Richtungskörper vorkommen. Wir wissen aber, dass letztere mit der spindelförmigen Differenzirung des Kerns, wie die neuesten Untersuchungen dargethan haben, in einem nahen Zusammenhang stehen. Sollte meine Vermuthung eintreffen, dann

<sup>1)</sup> GREEFF, l. c. pag. 57.

würden auch die Unterschiede, welche zwischen den beiden untersuchten Echinodermen in der Umwandlung des Keimbläschens beobachtet worden sind, sich erklären und auf das Fehlen oder Vorhandensein von Richtungskörpern sich zurückführen lassen. Bei *Toxopneustes*, wo Richtungskörper fehlen, geht der Keimfleck unverändert in den Dotter über und erscheint hier als ein kleiner, runder und homogener Kern, bei *Asteracanthion* dagegen, dessen Ei Richtungskörper bildet, erleidet der Keimfleck, nachdem er zuvor in eine Anzahl von Granula zerfallen ist, eine spindelförmige Metamorphose, um bei der bald erfolgenden Zelltheilung in Wirksamkeit zu treten.

Aus dem hier mitgetheilten Versuch ersieht man, wie unbeschadet der Beobachtungen von VAN BENEDEN zwischen unseren scheinbar ganz entgegengesetzten Angaben sich eine befriedigende Uebereinstimmung gewinnen lässt.

Ein Gleiches ist bei den Mittheilungen VAN BENEDEN's über die ersten Entwicklungsvorgänge im Säugethiere nicht möglich. In ihrer jetzigen Fassung stehen sie in directem Gegensatz zu den allgemeinen Ergebnissen, zu denen ich durch eigene Untersuchung und durch Verwerthung der Literatur gelangt bin. Ein Urtheil über diese Angaben oder den Versuch einer Umdeutung kann ich mir nicht erlauben, da VAN BENEDEN in seiner vorläufigen Mittheilung objectiven Befund und Deutung nicht getrennt dargestellt hat. Wenn er daher bloß erklärt, dass der eine Richtungskörper der *corps nucléolaire* (der umgewandelte Keimfleck) der andere der *corps nucléoplasmique* des Keimbläschens ist, so weiss ich vor der Hand nicht, ob er direct den Uebergang dieser Elemente in einander beobachtet oder nur aus übereinstimmenden Merkmalen erschlossen hat. Dies ist aber für die Beurtheilung und Verwerthung der referirten Angaben von der grössten Bedeutung. Denn im letzteren Falle bleibt die Möglichkeit einer andern Erklärung offen und dann liesse sich daran denken, dass bei den Säugethieren ähnliche Verhältnisse wie bei Mollusken und Hirudineen vorliegen. Hier birgt ja gleichfalls der zuletzt gebildete Richtungskörper eine in Carmin sich stärker imbibirende Kernvacuole, ohne deswegen durch Ausstossung des Keimflecks entstanden zu sein.

Wie VAN BENEDEN, so ist auch BÜTSCHLI durch seine ausgedehnten Untersuchungen an Würmern und Gastropoden zu einem dem meinigen entgegengesetzten Resultate geführt worden. In einem

Anhang<sup>1)</sup> zu seiner Abhandlung kommt er daher noch auf meine Untersuchung zu sprechen und bestreitet die allgemeine Tragweite meiner Schlüsse, weil ich die Angaben, nach denen das Keimbläschen in toto ausgestossen werden soll, nicht berücksichtigt hätte. Auch wirft er die Frage auf, ob denn in den Eiern der Echinodermen der durch die Thierreihe so verbreitete Vorgang der gänzlichen oder theilweisen Ausstossung des Keimbläschens wirklich ganz fehlen solle, da man doch aus dem Vorkommen bei Würmern und Rotiferen sicherlich auf ein sehr allgemeines Phaenomen schliessen dürfe?

Wenn wir die Beobachtungen BÜTSCHLI's näher in das Auge fassen, so lassen sich dieselben in drei Gruppen sondern: der einen Gruppe gehören die Eier der Gastropoden, der Hirudineen und des *Cucullanus elegans* an. Hier lässt BÜTSCHLI, wie wir schon gesehen haben, das Keimbläschen zu einer Spindel sich umwandeln. Diese soll dann an die Oberfläche des Eies rücken, ausgestossen werden und indem sie quillt, in die Richtungskörper übergehen. In der zweiten Gruppe, zu denen die meisten Nematoden gerechnet werden müssen, beschreibt BÜTSCHLI gleichfalls eine Ausstossung des Keimbläschens, aber in etwas modificirter Weise. Eine Spindelbildung konnte er hier (*Cucullanus* ausgenommen) nicht nachweisen, anstatt dessen sah er den Keimfleck verschwinden, die Umrisse des Keimbläschens undeutlich werden und eine kleine helle und verschwommene Stelle entstehen, welche er den Keimbläschenfleck nennt. Den letzteren lässt er an die Oberfläche rücken und aus seinem Innern ein ganz kleines Kugelchen, das metamorphosirte Keimbläschen, hervortreten. Wie an den Eiern der ersten Gruppe die beträchtliche Volumsdifferenz zwischen Spindel und Richtungskörper durch Quellung, so wird hier dieselbe durch eine stattgehabte Schrumpfung erklärt. In der dritten Gruppe endlich, welche von Räderthieren und Aphiden gebildet wird, konnte trotz vieler Bemühungen ein Richtungskörperchen nicht aufgefunden werden.

Gleichwohl ist BÜTSCHLI sehr geneigt, in der Ausstossung des Keimbläschens einen weit verbreiteten, fundamentalen Vorgang zu erblicken, und so erklärt er an einer Stelle<sup>2)</sup>, dass »wenn das Keimbläschen, wie jetzt bei Mollusken, Würmern und Wirbelthieren nachgewiesen ist, ausgestossen wird, ähnliches wohl allerwärts geschieht,

<sup>1)</sup> BÜTSCHLI, l. c. pag. 220—232.

<sup>2)</sup> BÜTSCHLI, l. c. pag. 17.

wenn sich auch im Einzelnen bedeutsame Modificationen dieses Vorganges zeigen mögen«.

Wie aus dem Referate hervorgeht, stimmt BÜTSCHLI mit VAN BENEDEN darin überein, dass die Richtungskörper ausgestossene Kerntheile sind, dagegen weichen sie von einander in ihren Angaben ab, wenn wir die Vorgänge im Einzelnen betrachten. VAN BENEDEN lässt das Keimbläschen sich auflösen und dann nur Theile desselben (*corps nucléolaire, corps nucléoplasmique*) eliminirt werden, BÜTSCHLI dagegen beschreibt keine Auflösung, sondern lässt das Keimbläschen ganz austreten, sei es als Spindel, sei es in anderer Form.

Der Annahme von einer derartigen Beziehung zwischen dem Keimbläschen und der Bildung der Richtungskörper kann ich nicht beistimmen und halte eine solche auch durch die Beobachtungen BÜTSCHLI's nicht für erwiesen. Schon im speciellen Theil habe ich gezeigt, dass bei den Hirudineen und Gastropoden die Erscheinungen in einer ganz anderen Richtung zu deuten sind, dass die Kernspindel nicht dem Keimbläschen, sondern nur einem Theil desselben entspricht, dass die Richtungskörper nicht durch Ausstossung der Spindel, sondern durch Zelltheilung entstehen, dass daher auch ein Theil der Spindel den Furchungskern mit bilden hilft.

Ebenso kann ich, hinsichtlich der Nematoden, den Angaben BÜTSCHLI's nichts entnehmen, was zu der Ansicht nöthigte, dass hier das sogenannte Richtungskügelchen das ausgestossene Keimbläschen ist. Denn erstens ist zur Zeit, wo das Kügelchen aus dem Ei hervorgeschoben wird, das Keimbläschen als solches bereits in der Zelle nicht mehr vorhanden, sondern an seiner Statt nur eine kleine körnchenfreie Stelle, der sogenannte Keimbläschenfleck, über dessen Beschaffenheit keine näheren Mittheilungen gemacht werden. Zweitens ist das später aus dem Ei austretende Körperchen von einer so geringen Grösse, dass BÜTSCHLI es ursprünglich <sup>1)</sup> für den bei Nematoden sehr kleinen Keimfleck gehalten hat. Weder in Grösse noch Bau gleicht es im Entferntesten dem Keimbläschen. Mit demselben Rechte wie BÜTSCHLI in dem Kügelchen das geschrumpfte Keimbläschen, kann man in ihm auch nur einzelne Reste desselben erblicken, welche nach der Auflösung unbrauchbar geworden sind und daher aus der Zelle entfernt werden. Offenbar ist BÜTSCHLI hier

<sup>1)</sup> BÜTSCHLI. Vorläufige Mittheilung über Untersuchungen betreffend die ersten Entwicklungsvorgänge im befruchteten Ei von Nematoden und Schnecken. Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie. Bd XXV. pag 201.

in seiner Deutung durch seine Befunde bei Infusorien, Hirudineen, Mollusken und Cucullanus bestimmt worden, wie er denn auch selbst sagt: »Nach den Erfahrungen, die wir bei Nephelis und Cucullanus machten, dürfte es keinem Zweifel unterliegen, dass wir in dem von mir oben als Keimbläschenfleck bezeichneten Umwandlungsproduct des Keimbläschens dasselbe Gebilde vor uns haben, welches wir in dem spindelförmig modificirten Eikern des Nephelis-Eies fanden, zusammen mit den beiden Centralhöfen der sich um dessen Enden findenden Strahlungen, welche sich auch hier bei genaueren Beobachtungen wohl noch auffinden lassen werden«<sup>1)</sup>. Bezeichnend ist in der Hinsicht auch folgende Stelle<sup>2)</sup>: »Bei dieser Deutung, die ich für die einzig mögliche halte, wodurch meine sämtlichen Beobachtungen über die Ausstossung des Keimbläschens bei Würmern und Schnecken in Einklang gebracht werden, darf uns die beträchtliche Reduction, welche das Volumen des Keimbläschens bei der Metamorphose zum Richtungskörper erfährt, nicht stören. Wir finden das Gleiche bei allen bisher untersuchten Eiern und werden uns späterhin, namentlich bei den Infusorien überzeugen, dass Volumsänderungen der Kerne in dem grössten Maassstab und der verschiedensten Richtung stattfinden können«.

In diesen Sätzen, scheint mir, hat BÜTSCHLI selbst die schwache Seite seiner Deutungen hervorgehoben, indem er fast überall, um seine Beobachtungen mit seiner Hypothese in Einklang zu bringen, zur Annahme sei es einer Schrumpfung, sei es einer Quellung greifen muss. Ausserdem muss ich betonen, dass alle Motivirungen BÜTSCHLI's hauptsächlich auf seinen bei Gastropoden und Hirudineen gemachten Erfahrungen fussen, welche, wie wir gesehen haben, am wenigsten geeignet sind, seine theoretischen Auffassungen zu stützen.

Nach den zur Zeit vorliegenden Beobachtungen wird man daher die Frage nach der Bedeutung und Abkunft der Richtungskügelchen bei Nematoden noch als eine offene behandeln müssen.

Ich komme nun zu dem Verhältniss, in welchem meine Beobachtungen zu den Auffassungen stehen, welche STRASBURGER in der zweiten Auflage seiner Schrift über Zellbildung entwickelt hat<sup>3)</sup>.

Durch eine zweite Untersuchung der reifen Eier von Phallusia fand STRASBURGER, dass das kernlose Stadium, welches er früher

1) BÜTSCHLI, Studien etc. pag. 25.

2) BÜTSCHLI, Studien etc. pag. 26.

3) STRASBURGER, l. c. pag. 293—316.

beschrieben hatte, nicht zu beobachten ist, indem sich an der Ei-peripherie noch ein kleiner Kern, wahrscheinlich ein Rest des Keimbläschens, nachweisen lässt. Ferner hat er die Bildungsweise der Canalzelle der Coniferen genauer verfolgt und hierbei festgestellt, dass dieselbe durch Zelltheilung aus dem Ei gebildet wird, indem das oberflächlich gelegene Keimbläschen in zwei Hälften zerfällt, in den Kern der Canalzelle und in den Kern des reifen befruchtungsfähigen Eies. In der Canalzelle erblickt er ein Analogon der Richtungskörper der thierischen Eier.

Von diesen Beobachtungen aus wirft STRASBURGER einen Blick auf ältere und neuere Angaben über das Verhalten des Keimbläschens und misst hier den Mittheilungen über Verschwinden des Keimflecks, über Ausstossung des Kerns oder eines Kerntheils und dem Vorhandensein von Richtungskörpern eine grosse Bedeutung bei. Er hält es für wahrscheinlich, dass die Verbreitung der letzteren eine allgemeine ist, dass daher auch bei Seeigeln und bei Phallusia entsprechende Bildungen ausgestossen werden. Da nun hier während der Befruchtung von einem solchen Vorgange nichts zu bemerken ist, so glaubt er annehmen zu können, dass die Ausstossung in die Zeit vor der Befruchtung falle. Die Bedeutung der Richtungskörper sucht er darin, dass bei ihrer Bildung der Kern der Eianlage sich gewisser Bestandtheile entledigt und sich so für die zukünftige Befruchtung vorbereitet «<sup>1)</sup>.

Auf dieser Grundlage bildet sich STRASBURGER eine Auffassung, die in folgenden Worten zusammengefasst ist: »Aus allen diesen Betrachtungen scheint mir hervorzugehen, dass ein Theil des alten Keimbläschens stets im thierischen Ei verbleibt, dass aber dieser verbleibende Theil dem Keimfleck nicht entspricht. Vielmehr wird mir jetzt schon die Uebereinstimmung der betreffenden Vorgänge in den thierischen Eiern mit denjenigen in pflanzlichen, vornämlich in den Conifereneiern, mehr denn wahrscheinlich, wonach der Zellkern der Eianlage sich theilen und eine Hälfte desselben ausgestossen werden, die anderen in dieser oder jener Weise sich modificirend, wohl auch unkenntlich werdend, im Eie verbleiben müsste«<sup>2)</sup>. — Diese letzten Worte erklärt STRASBURGER an einer andern Stelle näher dahin, dass die eine Kernhälfte sich später im Dotter theilen könne, was ihm aus Beobachtungen AUERBACH's, BÜTSCHLI's

<sup>1)</sup> STRASBURGER, l. c. pag. 294.

<sup>2)</sup> STRASBURGER, l. c. pag. 304—305.



und VAN BENEDEN's hervorzugehen scheint. Er schliesst daher auch, dass es »sich in den Fällen der Erhaltung des Eikerns nicht um diesen Kern als morphologisches Element, sondern nur um dessen Substanz handelt«. »Man könne daher auch dort, wo die Kernsubstanz sich nicht im Eiplasma vertheilt, von einem kernlosen Zustand des Eies vom morphologischen Standpunct aus sprechen«<sup>1)</sup>.

Auf meine Beobachtungen am Ei des *Toxopneustes* eingehend wendet sich STRASBURGER gegen die Deutung derselben und führt den Eikern nicht auf die Erhaltung des Keimflecks, sondern überhaupt nur auf die Erhaltung eines Theiles des Keimbläschens zurück. Ferner wirft er meiner Auffassung vor, dass sie für die Existenz der sogenannten Richtungskörper keinen Raum übrig lässt.

Wenn wir jetzt die von VAN BENEDEN, von BÜTSCHLI und von mir vertretenen Ansichten mit der Ansicht STRASBURGER's vergleichen, so sehen wir, dass dieselbe von allen drei nicht unerheblich abweicht. Mit VAN BENEDEN und BÜTSCHLI stimmt STRASBURGER in dem Punkte überein, dass er die Bildung der Richtungskörper mit der Umbildung des Keimbläschens in Zusammenhang bringt, dagegen weicht er von beiden ab, indem er nur eine Hälfte des Kerns und zwar diese durch Kerntheilung aus der Zelle austreten lässt. Auf der andern Seite wiederum nähert sich STRASBURGER meiner Auffassung, insofern er zugibt, dass bei der Eireife ein Theil des Keimbläschens erhalten bleibt und in den Furchungskern übergeht. Im Einzelnen bestehen aber auch hier erhebliche Differenzen, und erleidet die hervorgehobene Uebereinstimmung eine Einschränkung namentlich in zweifacher Hinsicht:

1) indem STRASBURGER den persistirenden Theil des Keimbläschens durch Theilung entstehen lässt, und 2) indem er in einer Zahl Fälle annimmt, dass die persistirenden Kerntheile im Dotter sich auflösen und vertheilen können; dass es daher nicht um den Kern als morphologisches Element, sondern nur um dessen Substanz sich handelt.

Ein weiterer sehr bedeutsamer Unterschied zwischen unseren beiderseitigen Auffassungen betrifft die Beurtheilung der Richtungskörper. Da wir nun auf diesen Punct schon bei Besprechung der Arbeiten von VAN BENEDEN und BÜTSCHLI wiederholt hingeführt worden sind, so halte ich es für zweckmässig auf die Frage nach der

---

<sup>1)</sup> STRASBURGER, l. c. pag. 311—312.

Verbreitung, Bildung und Bedeutung der Richtungskörper jetzt noch näher einzugehen und meine Ansicht im Zusammenhang darzulegen.

Es gibt wohl wenig Gebilde auf dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte, welche eine so vielfältige und so häufig wechselnde Beurtheilung erfahren haben, wie die Richtungskörper. Bald erblickte man in ihnen Theile von untergeordneter Bedeutung, ausgepresste Protoplastatröpfchen oder Excretkügelchen, bald legte man ihnen eine grössere morphologische Bedeutung für die weiteren Entwicklungsprocesse des Eies bei und war dann geneigt, eine weite und allgemeine Verbreitung dieser Gebilde anzunehmen; bald glaubte man in ihnen das Keimbläschen oder Theile desselben wiedererkennen zu müssen. Namentlich diese letzte Lehre hat vielfache Wandlungen erfahren. Schon FREY, LOVÉN und andere sprachen die Vermuthung aus, dass der Keimfleck aus dem Ei ausgestossen werde. Dann gerieth diese Ansicht wieder mehr in Vergessenheit, bis in der Neuzeit OELLACHER Beobachtungen am Forellenei mittheilte, welche beweisen sollten, dass das Keimbläschen an die Oberfläche rückend aus dem Dotter entfernt werde und den Richtungskörper bilde. OELLACHER'S Mittheilungen fanden vielen Anklang, zahlreiche Forscher haben sich ihm angeschlossen und haben namentlich BÜTSCHLI, VAN BENEDEN und STRASBURGER, wie wir gesehen haben, dieser Lehre in mehr oder minder modificirter Form eine grössere Tragweite zu geben versucht.

Wenn ich jetzt auf die Geschichte der Deutungen der Richtungskörper zurückblicke, so scheint mir vielfach in drei Richtungen gefehlt worden zu sein. Erstens haben viele Forscher, welche mit dem Studium dieser Gebilde sich beschäftigt haben, die Verbreitung derselben überschätzt. Zweitens hat man schon von LOVÉN an verschiedenartige Bildungen mit einander identificirt, indem man schlechtweg jeden protoplasmatischen geformten Theil zwischen Dotter und Eihaut als Richtungskörper betrachtet hat. Drittens hat man sich verleiten lassen, zwei zeitlich oft zusammenfallende Processe: dass das Keimbläschen im reifen Ei schwindet, und, dass ausserhalb des Dotters geformte Körper auftreten, in einen directen genetischen Zusammenhang zu bringen.

Was den ersten Punet betrifft, so kann es nach den vorliegenden embryologischen Untersuchungen wohl keinem Zweifel unterliegen, dass bei einer sehr grossen Anzahl von Thieren aus den verschiedensten Klassen in der Eientwicklung überhaupt keine Richtungskörper zu beobachten sind. So konnte ich z. B. bei Toxo-

pneustes lividus weder bei der Eireife noch auch später solche auffinden. Hierin gleichen ihm die Coelenteraten (Medusen, Siphonophoren), ein Theil der Würmer (Serpula etc.), die Tunicaten, Arthropoden, Amphioxus etc. Auch an vollkommen durchsichtigen Objecten haben hier selbst so genaue Beobachter wie BÜTSCHLI vergebens nach einer Bildung gesucht, die nur im Entferntesten einem Richtungskörper gleiche. Diese Thatsache allein schon kann gegen die Deutungen VAN BENEDEN's, BÜTSCHLI's und STRASBURGER's Bedenken erwecken. Denn mit ihrer Ansicht lässt es sich schwer vereinbaren, dass ein so fundamentaler Vorgang, wie die Ausstossung des Keimbläschens nach derselben sein würde, in zahlreichen Fällen nicht eintritt.

Dass unter dem Namen »Richtungskörper«, wie ich an zweiter Stelle hervorhob, ganz verschiedenartige Bildungen zusammengefasst werden, habe ich im Verlauf meiner Untersuchungen selbst erfahren können und glaube durch dieselben den Nachweis geführt zu haben, wie unberechtigt es ist in den Richtungskörpern der Hirudineen und in der schleierförmig ausgebreiteten Substanz auf den Amphibieneiern homologe Theile zu erblicken.

An die Hirudineen schliessen sich vorläufig nur die Mollusken und wie es scheint, Cucullanus elegans, vielleicht auch Asteracanthion an. Von pflanzlichen Objecten gehören die Coniferen hierher. In wie weit noch anderwärts diese Art Richtungskörper verbreitet sind, muss erst durch erneute Untersuchungen festgestellt werden. Aehnliche Verhältnisse wie die Amphibien zeigen uns nach den von mir anders gedeuteten Angaben OELLACHER's die Knochenfische. Auch möchte ich alle jene Fälle hierher rechnen, wo nach dem Schwund des Keimbläschens ein Tropfen eiweissreicher Substanz aus dem Dotter ausgepresst wird, ohne dass eine Spindel- und Zelltheilung hierbei stattfindet. Ich habe hier die sogenannten Richtungskörper von Hydra, Cucumaria und den Nematoden im Auge.

Auf jeden Fall geht aus diesen Betrachtungen hervor, wie wenig sicher noch unsere Kenntnisse über die Beschaffenheit und die Entstehung der Bildungen sind, welche man unter dem gemeinsamen Namen Richtungskörper zusammengefasst hat, und daher halte ich es für durchaus erforderlich, dass man diesen Namen schärfer fasst und nur für jene Fälle anwendet, wo wie bei Mollusken, Hirudineen, Coniferen etc. Spindelbildung und Zellknospung hat beobachtet werden können. Für andere ausserhalb des Dotters liegende Substanztheile, welche unbrauchbar gewordene und entleerte Reste des Keimbläschens

darstellen, werde ich den Namen Excretkörper oder Excretkügelchen (*corpuscule excreté* FOL<sup>1)</sup>) gebrauchen. Im Uebrigen wird durch ein genaueres Studium noch aufgeklärt werden müssen, ob nicht vielleicht auch andere Bildungen mit vorliegen und weitere Unterscheidungen erforderlich sind.

Es bleibt mir nun drittens noch der Beweis zu führen, dass der Schwund des Keimbläschens und das ziemlich gleichzeitige Auftreten von Substanztheilen ausserhalb des Dotters, zwei nicht zusammengehörige Processe sind, welche man mit Unrecht in genetischen Zusammenhang gebracht hat. Dies gilt in gleicher Weise für die eigentlichen Richtungskügelchen wie für die Excretkörper der Amphibien etc. Hinsichtlich der ersteren habe ich durch die Untersuchung der Hirudineen den Nachweis geliefert, dass die Rückbildung des Keimbläschens und die Umbildung des Keimflecks zum spindelförmig differenzirten Eikern bereits in den Ovarien längere Zeit vor der Eiablage erfolgt. Es stehen daher die erst nach der Eiablage vom Dotter sich abschnürenden Richtungskörper mit den Veränderungen des Keimbläschens in keiner Beziehung. Es sind zwei Processe, die für sich getrennt beurtheilt werden müssen. Während wir in der Kernumbildung der Eizelle einen im ganzen Thierreich verbreiteten, verschieden modificirten Vorgang erkennen, haben wir in der Entstehung der Richtungskörper eine auf einzelne Abtheilungen beschränkte Entwicklungserscheinung vor uns. Ob dieselbe eine accessorische ist oder ursprünglich eine allgemeine Verbreitung besessen und nur bei Hirudineen, Mollusken u. s. w. sich erhalten hat, lasse ich dahin gestellt, und glaube, dass diese und andere Fragen, die sich hier noch aufwerfen lassen, noch sehr ausgedehnter Untersuchungen und Experimente zu ihrer Lösung bedürfen werden. Für die Annahme STRASBURGER's, dass der Kern der Eianlage sich gewisser Bestandtheile entledige und sich so für die zukünftige Befruchtung vorbereite, gibt der ganze Verlauf des Processes als einer Kern- und Zelltheilung wohl vor der Hand keinen Anhaltspunct.

Dagegen stehen der Schwund des Keimbläschens und das Auftreten der Excretkörper, wenn die von mir angenommene Deutung die richtige ist, in näherer Beziehung zu einander. Aber auch diese

---

<sup>1)</sup> H. FOL. Etudes sur le développement des Mollusques. 1875. pag. 24 bis 27.

ist keine directe und vor allen Dingen keine morphologische, da ja die Excretkörper, wie sich bei den Amphibien beobachten lässt, erst einige Zeit nach der Auflösung des Keimbläschens aus unbrauchbar gewordenen Substanzen desselben sich bilden.

Aus der hier im Zusammenhang gegebenen Beurtheilung der Richtungskörper erhellt, warum ich die hierauf bezüglichen theoretischen Ansichten von VAN BENEDEN, BÜTSCHLI und STRASBURGER weder in der einen noch in der anderen Form theile, und warum ich die gegen meine Ansicht erhobenen Einwürfe für nicht stichhaltig erachte. Ich halte daher die allgemeinen Ergebnisse, zu welchen mich meine Beobachtungen am Ei des *Toxopneustes* geführt haben, in ihrem ganzen Umfang aufrecht und stütze dieselben durch die neuen Beobachtungen, welche ich am Ei der Hirudineen und Amphibien angestellt habe. Während ich bei *Toxopneustes* den Uebergang des Keimflecks in den Eikern nur sehr wahrscheinlich machen konnte, glaube ich bei *Nephele* einen sichereren Nachweis geliefert zu haben, dass ein kernloses Stadium im Ei nach dem Schwund des Keimbläschens nicht eintritt, und dass der Eikern sich aus der Substanz des Keimflecks hervorildet.

## II. Abschnitt.

Bedeutsamer noch als die Eireife für die Erkenntniss der ersten Entwicklungsvorgänge ist die Frage nach dem Verhalten von Ei und Spermatozoon bei der Befruchtung. Um so erfreulicher ist es, dass gerade auf diesem Gebiete in dem letzten Jahre eine Summe übereinstimmender Beobachtungen gewonnen worden ist, und dass auch die theoretischen Auffassungen derer, welche sich jüngst mit diesem Gegenstand beschäftigt haben, hier weniger auseinander gehen, als es in der vorher behandelten Frage der Fall war.

Die übereinstimmenden Beobachtungen, welche ich hier im Auge habe, betreffen die Ableitung des Furchungskerns aus zwei getrennten und später verschmelzenden Kernen. Die ersten genaueren Angaben hierüber verdanken wir AUERBACH<sup>1)</sup>, welcher bei *Ascaris nigrovenosa* und *Strongylus auricularis* an den Polen des ovalen Eies zwei Kernvacuolen erscheinen, sich vergrössern und im Centrum des Eies verschmelzen sah. Die weite Verbreitung dieses Processes wies BÜTSCHLI nach, welcher zahlreiche Nematoden, einzelne Gastropoden

<sup>1)</sup> AUERBACH. Organologische Studien. 2tes Heft. 1874.

und Hirndineen untersucht hat. Fast gleichzeitig nahm ich dieselbe Erscheinung im Ei des *Toxopneustes lividus* wahr, und ebenso entdeckte VAN BENEDEN bei Säugethieren und STRASBURGER im Anschluss an meine Beobachtungen bei *Phallusia mammillaris* die stattfindende Verschmelzung zweier Kerne. Durch Untersuchung der Coniferen stellte letzterer die Verbreitung dieses Processes auch im Pflanzenreich sicher.

Die genannten Forscher haben mit Ausnahme STRASBURGER'S ihre Entdeckungen an Objecten gewonnen, an welchen sich eine künstliche Befruchtung nicht vornehmen liess, so dass ihnen die Entstehungsweise der zwei Kerne mehr oder minder unklar bleiben musste. Sie unterliessen es daher zum Theil für die von ihnen beobachteten Erscheinungen eine Erklärung zu geben und konnten wo es geschah, nur eine Hypothese aufstellen. Weit günstigere Bedingungen bot mir das Ei des *Toxopneustes lividus*. An diesem konnte ich nachweisen, dass der eine der sich copulirenden Kerne schon dem unbefruchteten Ei angehört, der andere dagegen erst in Folge der Befruchtung an der Peripherie erscheint. Ich bezeichnete daher den einen als Eikern, den andern als Spermakern und stellte den Satz auf, dass der wichtigste Vorgang bei der Befruchtung die Verschmelzung zweier Kerne, eines weiblichen und eines männlichen Kernes ist. Auf einige Beobachtungen gestützt konnte ich es zugleich in hohem Grade wahrscheinlich machen, dass der Spermakern der Körper oder der Kerntheil eines direct in den Dotter eingedrungenen Spermatozoon ist, dass mithin bei der Befruchtung überhaupt nur ein Spermatozoon in Wirksamkeit tritt.

Im Grossen und Ganzen hat diese Auffassung Zustimmung erfahren, doch herrschen auch hier, wenn wir auf die einzelnen Theile der Theorie näher eingehen, nicht unwichtige Differenzen zwischen BÜTSCHLI, VAN BENEDEN, STRASBURGER und mir.

Am weitesten entfernt sich BÜTSCHLI von meinem Standpunct, insofern er im Anhang zu seinem Hauptwerk die geschlechtliche Verschiedenheit der sich copulirenden Kerne bezweifelt. Auf der andern Seite aber hält er es durch meine Beobachtungen »für nahezu sicher erwiesen, dass nach dem Verschmelzen des oder der Spermatozoen mit der Eizelle der Spermakern eine Weiterbildung erfährt und zu der Bildung des ersten Furchungskerns beiträgt<sup>1)</sup>. In seiner Arbeit ist BÜTSCHLI nicht dazu gekommen, eine fest formulierte Theorie der Be-

<sup>1)</sup> BÜTSCHLI. Studien etc. pag. 225.

fruchtung zu entwickeln, indessen lässt er an verschiedenen Stellen seine Grundauffassung durchblicken. So spricht er sich wiederholt dahin aus, dass das Wesentliche der Befruchtung wohl in der Entfernung des alten und in der Bildung eines neuen Kerns, in welchen Bestandtheile des Spermatozoon eingingen, liege. Er ist geneigt in der Mehrzahl der neuentstehenden Kerne der ersten Furchungskugel ein durch den vorhergehenden Zerfall des eingedrungenen Spermatozoidenkerns hervorgerufenes Phänomen zu erkennen. Eine Sicherheit konnte BÜTSCHLI hauptsächlich deswegen nicht gewinnen, weil ihm die Entscheidung der Frage nicht glückte, ob die Ausstossung der Richtungskörper nur eine dem befruchteten Ei zukommende Erscheinung ist.

Auf eine Widerlegung dieser Auffassungsweise brauche ich hier nicht näher einzugehen, da es sich wesentlich um die schon früher erörterte Frage handelt, ob das Keimbläschen vollkommen zu Grunde geht, oder in seinen wichtigen Bestandtheilen erhalten bleibt.

In dem von BÜTSCHLI zweifelhaft gelassenen Punkte theilen VAN BENEDEN und STRASBURGER meine Ansicht, indem sie eine geschlechtliche Differenz der verschmelzenden Kerne annehmen. Dagegen bestreiten sie, dass der Kern des Spermatozoon als solcher in die Dotterrinde eindringe.

VAN BENEDEN geht hierbei von seinen Beobachtungen an Säugethiereiern aus, welche er im Decemberheft der belgischen Academieberichte 1875 veröffentlicht hat. An Säugethieren konnte VAN BENEDEN nie ein Spermatozoon in den Dotter eindringen sehen, dagegen häufig beobachten, dass deren mehrere mit ihrem Kopfe fest der Dotteroberfläche aufsassen. »Die Befruchtung« schliesst er »bestehe daher wesentlich in der Vermischung der Spermasubstanz mit der oberflächlichen Schicht der Dotterkugel«<sup>1)</sup>. Hiermit verknüpfte VAN BENEDEN bei Besprechung der zwei in dem zuvor kernlosen Ei erscheinenden Pronuclei eine weitere Hypothese, die ich wörtlich wiedergebe<sup>2)</sup>: Il résulte de ce qui précède que le premier noyau de l'embryon se développe aux dépens de deux pronuclei, l'un périphérique qui dérive de la couche superficielle de l'oeuf, l'autre formé au milieu de la masse centrale du vitellus. Comme j'ai établi que les spermatozoïdes s'accroient à la surface du vitellus pour se confondre avec la couche superficielle du globe, il me paraît probable que le pronucleus superficiel se forme au moins partiellement aux dépens

<sup>1)</sup> v. BENEDEN. Mammifères. pag. 11.

<sup>2)</sup> v. BENEDEN. Mammifères. pag. 17.

de la substance spermatique. Si, comme je le pense, le pronucleus central se constitue exclusivement d'éléments fournis par l'oeuf, le premier noyau de l'embryon serait le résultat de l'union d'éléments mâles et femelles. J'énonce cette dernière idée comme une simple hypothèse, comme une interprétation que l'on peut ou non accepter.»

STRASBURGER hat seine Auffassung über die Befruchtung durch das Studium von Coniferen und von Phallusia sich gebildet. Für Coniferen nimmt er es für sicher an, dass der Inhalt des Pollenschlauchs jedenfalls in gelöster Form in das Ei eindringe, denn er passire hierbei bei der Fichte die feinen, mit zarten Membranen verschlossenen Poren, respective bei der Kiefer einen grösseren, ebenfalls verschlossenen Porus an der Spitze des Pollenschlauches<sup>1)</sup>. Im Ei soll sich dann wieder am Pollenschlauchende der Inhalt desselben zu einem zellkernartigen Gebilde ansammeln, welches sich zum Eikern hinbewegt. Auch für Phallusia ist STRASBURGER der Meinung, dass die Substanz der Spermatozoiden durch die Eihülle diffundire und in den Dotter eindringend sich zum Spermakern ansammle. Er stellt daher den Satz auf, dass es sich »bei der Befruchtung nicht um die Kerne der Spermatozoiden als morphologische Elemente, sondern um die Substanz dieser Kerne als physiologisches Element handle«.

Der Auffassung VAN BENEDEN's und STRASBURGER's gegenüber lenke ich die Aufmerksamkeit auf folgende fünf Punkte, welche mir für die Entscheidung der Frage von Belang zu sein scheinen:

1) Bei Coniferen kann wohl die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, dass die feine Membran an der Spitze des Pollenschlauchs vor dem Uebertritt seines Inhalts in das Ei zum Theil aufgelöst wird.

2) Bei Hirudineen, Säugethieren etc. ist die Dotterhaut kein Hinderniss für das Eindringen der Spermatozoen, da sie in grosser Anzahl innerhalb derselben beobachtet worden sind. Hier können sie also direct in das membranlose Eiplasma sich einsenken.

3) Eine Grössenzunahme des Spermakerns innerhalb des Dotters vor der Copulation mit dem Eikern hat häufig durch directe Beobachtung nachgewiesen werden können. Es sprechen daher Grössendifferenzen zwischen dem Spermakern und dem Körper des Spermatozoon nicht gegen ihre Identität.

4) Bei *Toxopneustes lividus* verstreichen zwischen der Vornahme der künstlichen Befruchtung und dem Auftreten des Spermakerns nur

<sup>1)</sup> STRASBURGER, l. c. pag. 295, 307, 308.



wenige Minuten. Es muss als sehr unwahrscheinlich bezeichnet werden, dass in diesem kurzen Zeitraum die Spermasubstanz sich auflösen, mit dem Eiplasma sich vermischen und gleich darauf wieder zu einem kleinen Kern sich ansammeln soll. Jedenfalls lässt sich die Bedeutung dieses Vorgangs nicht verstehen, da das Endziel desselben in einfacherer Weise auf directem Wege erreicht werden kann.

5) Bei *Toxopneustes* sah ich vom oberflächlich liegenden Spermakern einen feinen Faden über die Eiperipherie hervorragen. Ich glaube denselben noch jetzt als Faden des Spermatozoon deuten zu müssen und erinnere hier an eine ähnliche Beobachtung, welche HENSEN<sup>1)</sup> vom Kaninchenei beschrieben hat.

Alles dieses bestimmt mich an der einfacheren Erklärung festzuhalten, dass das Spermatozoon als solches in den Dotter eindringt und dass sein Kern hier eine oft beträchtliche Vergrößerung durch Imbibition mit Kernsaft bis zur Copulation mit dem Eikern erfahren kann.

Mit der hier discutirten Frage hängt eine zweite innig zusammen, die Frage, ob die Befruchtung von nur einem oder einer größeren Anzahl von Spermatozoen bewirkt wird. In meiner früheren Arbeit habe ich mich für das Ei des *Toxopneustes* in ersterem Sinne ausgesprochen und scheint mir zu Gunsten dieser Ansicht jetzt schon ein ziemlich reiches Beobachtungsmaterial vorzuliegen. Namentlich möchte ich für dieselbe die Angaben vom Erscheinen einer einzigen isolirten Radienfigur verwerthen. Stets nur eine Radienfigur, welche nach meiner Deutung vom Eintritt eines Spermatozoon bedingt ist, habe ich unter normalen Verhältnissen bei *Toxopneustes*, *Nephelis* und *Rana temporaria* beobachtet. Aehnliche Angaben hat STRASBURGER für *Phallusia*, BÜTSCHLI für *Nephelis* und Gastropoden und BAMBEKE<sup>2)</sup> für die Batrachier gemacht. Wichtig ist mir hier auch die Beobachtung BÜTSCHLI's, dass bei *Cucullanus elegans* stets nur ein Spermatozoon der Oberfläche des Dotters anhaftet<sup>3)</sup>.

Von grosser Bedeutung für die Entscheidung der vorliegenden Frage sind ferner noch die Angaben über die Bildungsweise des

---

<sup>1)</sup> HENSEN. Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens u. Meerschweinchens. Zeitschr. f. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte. Bd. I.

<sup>2)</sup> Nur bei den Urodelen war BAMBEKE vor Jahren schon zu einem andern Resultate gelangt, indem er hier mehrere Pigmentstreifen und trous vitellins wahrnahm.

<sup>3)</sup> BÜTSCHLI. Studien etc. pag. 228.

Furchungskerns, wenn man, wie ich es thue, im Spermakern nur den Kerntheil eines Samenfadens erblickt. Nach den sich immer mehr häufenden Beobachtungen, dass zwei Kerne zum Furchungskern verschmelzen, kann man wohl schliessen, dass dieser Vorgang im Thier- und Pflanzenreich ein allgemeiner und daher fundamentaler ist. Den Angaben, nach welchen an einzelnen Objecten eine noch grössere Anzahl von Kernen zusammentreten soll, habe ich zum Theil eine andere Deutung geben können und habe durch die Untersuchung von Nephelis gezeigt, dass der bei Gastropoden an der Eiperipherie erscheinende Kernhaufen nur einem einzigen Kern entspricht. Die angeführten Gründe machen es mir wahrscheinlich, dass bei der Befruchtung nur ein Spermatozoon wirksam ist, dass mit andern Worten der Befruchtungsact überhaupt auf der Verschmelzung von nur zwei Elementen, einer männlichen und einer weiblichen Zelle, eines männlichen und eines weiblichen Kernes beruht.

Es muss irgend eine Ursache existiren, welche nach dem Eintritt eines Spermatozoon in das Ei unter normalen Verhältnissen den Zutritt weiterer Spermatozoen verhindert. Welche Ursache hier wirkt, das wird vielleicht durch besonders auf diesen Punct gerichtete Beobachtung und durch das Experiment aufgedeckt werden können.

Nachdem ich so die Meinungsverschiedenheiten erörtert habe, welche über die Theorie der Befruchtung in den neuesten Arbeiten hervorgetreten sind, habe ich jetzt noch auf Einwürfe einzugehen, welche VAN BENEDEN<sup>1)</sup> gegen meine Beobachtungen in seinen Beiträgen zur Geschichte des Keimbläschens und des Furchungskerns erhoben hat.

Indem VAN BENEDEN seine Beobachtungen am Ei des Kaninchens mit den meinigen vergleicht, gelangt er zur Ansicht, dass der helle von einem Strahlenkranz umgebene Hof, welcher beim Toxopneustes nach der Befruchtung in der Peripherie des Eies erscheint, der neuentstandene Nucleus selbst ist, trotzdem ich ausdrücklich hervorgehoben habe, dass der Hof von homogenem Protoplasma gebildet werde. Er folgert dann weiter hieraus, dass das im Centrum des Hofes gelegene Körperchen, welches ich als Spermakern bezeichnet habe, nur die Bedeutung eines Nucleolus im Nucleus besitze. Indem so VAN BENEDEN meine Beobachtungen umdeutet, vergleicht er den hellen Fleck (meinen Protoplasmahof) seinem peripheren Pronucleus

<sup>1)</sup> v. BENEDEN. Asteracanthion. pag. 41—47.

und polemisiert von diesem Standpunct aus dagegen, dass der Spermakern der Kerntheil eines in den Dotter eingedrungenen Samenfadens ist. Er hebt hervor, dass bei den Säugethieren der periphere Pronucleus bei seinem ersten Auftreten ganz homogen sei und keinen Nucleolus (Spermakern) enthalte; dies spreche gegen meine Deutung; denn nach meiner Theorie müsse der Pronucleus erst in Folge des Eindringens eines Samenfadens entstehen und müsse sich immer um den Kopf eines solchen bilden. Man müsse daher erwarten, dass jeder periphere Pronucleus wenigstens einen Nucleolus und zwar gleich bei seiner Entstehung besitze, zweitens hält VAN BENEDEN mir entgegen, dass bei den Säugethieren zahlreiche Nucleoli nach einiger Zeit im Pronucleus sich bilden, welche von sehr verschiedener Grösse und zum Theil punctförmig seien. Mit den Köpfen von Spermatozoen hätten diese Nucleoli nicht die geringste Aehnlichkeit. Drittens führt er die Beobachtungen von AUERBACH an *Ascaris nigrovenosa* an. Zwischen den 3—6 Nucleoli, welche in den sich vergrößernden Kernvacuolen erscheinen, und den Spermatozoen der Nematoden bestehe nicht die geringste Analogie. Viertens und fünftens endlich betont er, dass auch im centralen Pronucleus und in den Kernen der Theilungssegmente Körperchen wie im peripheren Pronucleus, also ganz unzweifelhafte Nucleoli vorhanden seien. Aus allen diesen Einwürfen folgert VAN BENEDEN, dass der von mir als Spermakern bezeichnete Körper nicht der Kopf eines Spermatozoon, sondern nur ein einfacher Nucleolus sein könne.

Diese ganze Polemik VAN BENEDEN's baut sich einzig und allein auf der Voraussetzung auf, dass der von mir um den Spermakern beschriebene Protoplasmahof und der periphere Pronucleus der Säugethiere einander homolog sind. Dieser Vergleich ist aber ein irriger und würde derselbe gar nicht haben aufgestellt werden können, wenn VAN BENEDEN sich an meine Angaben und Abbildungen gehalten hätte. Denn wie aus denselben hervorgeht, entspricht nicht der Protoplasmahof, sondern der in ihm liegende Spermakern dem peripheren Pronucleus des Säugethiereies und zwar aus folgenden Gründen.

Nach VAN BENEDEN ist der periphere Pronucleus ein kleiner, homogener Körper, welcher wie eine Vacuole aussieht, sich in Carmin und Haematoxylin färbt und daher aus Kernsubstanz besteht. Ganz die gleichen Angaben habe ich vom Spermakern gemacht und habe ich noch besonders hervorgehoben, dass sein Verhalten gegen Carmin für seine Kernnatur beweisend sei. VAN BENEDEN vergleicht ferner den Pronucleus den von AUERBACH bei Nematoden beschriebenen

Kernbildungen. Denselben Vergleich habe ich mit dem Spermakern angestellt.

An einer Homologie dieser beiden Bildungen kann daher wohl kein Zweifel bestehen und fallen hiermit auch die Einwände hinweg, welche VAN BENEDEN, auf einer falschen Voraussetzung fussend, gegen meine Deutung erhoben hat.

### Zusammenfassung der Ergebnisse.

Im Laufe dieser Untersuchungen sind wir mit so vielen verschiedenartigen Beobachtungen und Ansichten bekannt geworden, dass ich es für dienlich halte am Schlusse dieser Betrachtungen noch einmal im Zusammenhang die Auffassung vorzutragen, welche ich mir von den ersten Entwicklungsvorgängen, namentlich im Ei des *Toxopneustes*, der Hirudineen, der Amphibien und verwandter Thierarten gebildet habe. Wie weit diese Auffassung sicher gestellt ist oder noch des Beweises bedarf, wird Jeder leicht aus den vorausgegangenen Beobachtungen und kritischen Erörterungen entnehmen können.

Meine Betrachtung beginne ich mit dem unreifen Ei. Dasselbe wird durch den Besitz des Keimbläschens characterisirt und fällt mir daher zunächst die Aufgabe zu, den Begriff desselben scharf zu formuliren.

Wenn wir die unreifen Eier der verschiedensten Thiere untereinander vergleichen, so zeigt das Keimbläschen ein durchaus eigenartiges Gepräge. Vor allen thierischen Zellkernen ist es stets durch seine relativ ansehnliche Grösse ausgezeichnet, stets setzt es sich aus verschiedenen Theilen zusammen, indem wir an ihm eine deutlich begrenzte Membran, einen mehr oder minder flüssigen Inhalt, den Kernsaft, und in diesem einen oder mehrere aus Kernsubstanz bestehende Körper, die Nucleoli, unterscheiden können. Ich halte es nun für durchaus geboten, den Begriff »Keimbläschen« nur so lange für den Kern der Eizelle anzuwenden, als er uns in dem eben beschriebenen Zustand entgegentritt. Denn dadurch, dass man vielfach das stets kleinere und homogene Kerngebilde des reifen Eies, oder gar den durch Verschmelzung mehrerer Kerne entstehenden Kern der ersten Furchungskugel auch Keimbläschen benannt hat, ist nur Verwirrung auf diesem Forschungsgebiet herbeigeführt worden.

Bei dieser Characteristik muss indessen noch hervorgehoben

werden, dass die Keimbläschen der verschiedenen Organismen trotz aller Uebereinstimmung auch beträchtliche Abweichungen untereinander darbieten. Von diesen werden alle oben genannten Bestandtheile betroffen. Bald ist die Kernmembran derber, bald sehr zart, bald ist der Kernsaft sehr flüssig, bald mehr gallertartig und reich an protoplasmatischen Bestandtheilen. Im ersten Fall imbibirt er sich in Carmin fast gar nicht, im letzteren dagegen mehr oder minder stark. Ebenso zeigen sich in dem Massenverhältniss des Kernsaftes zur Kernsubstanz die grössten Differenzen und hierdurch wird wieder die abweichende Grösse der einzelnen Keimbläschen bedingt.

Andere Verschiedenheiten entstehen, indem zu den constanten Bildungen hie und da accessorische Bestandtheile hinzukommen, ein protoplasmatisches Fadennetz oder kleine in der Umgebung des Nucleolus liegende Kügelchen, die sogenannten Nebennucleoli. Der wichtigste Unterschied aber gibt sich uns in dem Verhalten der Nucleoli zu erkennen, deren Zahl von eins bis auf mehrere hundert sich belaufen kann. Nach diesem Merkmal kann man die Keimbläschen mit AUERBACH in uni- und multinucleoläre eintheilen.

Treffende Beispiele für diese verschiedenen Kerntypen haben wir in den vorausgegangenen Untersuchungen kennen gelernt und verweise ich zur Vergleichung auf die Beschreibung und Abbildung des Keimbläschens von *Toxopneustes*, von *Haemopsis* und *Rana*.

Das Keimbläschen in der eben festgesetzten Bedeutung wird, wie jetzt wohl allgemein anerkannt ist, nicht zum Kern der ersten Furchungskugel. Bei vielen Thieren, wie z. B. auch den oben genannten, geht es schon innerhalb der Geschlechtsorgane geraume Zeit vor der Befruchtung, bei anderen wiederum erst während derselben als morphologisches Gebilde zu Grunde. Die Veränderungen, welche sich hierbei beobachten lassen, können wir als Reifungserscheinungen des Eies zusammenfassen. Dieselben laufen im Wesentlichen darauf hinaus, dass die während des Eiwachsthums hoch differenzirte Kernform kurz vor dem Eintritt der Embryonalentwicklung wieder eine primitive Beschaffenheit annimmt, um bei der Zelltheilung in Function treten zu können. Bei dieser Verjüngung entledigt sich der Kern aller derjenigen Bestandtheile, welche erst durch nachträgliche Differenzirung entstanden sind: der Membran, des Fadennetzes, des im Ueberschuss angesammelten Kernsaftes. Alles dies sind Stoffe, welche während des Ruhezustandes des Kernes eine Rolle spielen, indem sie theils zum Schutz theils zur Ernährung der eigentlich activen Kerntheile, der Nucleoli, dienen. Dagegen bleibt bei der Auf-

lösung des Keimbläschens die active Kernsubstanz oder nur ein Theil derselben erhalten und bildet, vielleicht noch mit einem geringen Theil des Kernsaftes, einen neuen Kern, derselbe unterscheidet sich vom Keimbläschen durch seine beträchtlich geringere Grösse, durch den Mangel einer besondern vom Inhalt stofflich verschiedenen Membran, sowie dadurch, dass Kernsubstanz und Kernsaft sich gegenseitig durchdringen, echte Nucleoli daher fehlen. Mit einem Wort, wie wir im Keimbläschen den Typus einer differenzirten Kernform, so haben wir in diesem neuen Kern den Typus einer primitiven Kernform vor uns. Alle nach dem Schwund des Keimbläschens im unbefruchteten Ei auftauchenden Kernbildungen erachte ich einander gleichwerthig und lege denselben den Namen Eikern bei.

Die Reifungserscheinungen des Eies, die Auflösung des Keimbläschens und die Bildung des Eikerns, verlaufen nicht bei allen Thieren in der gleichen Weise, sondern gestalten sich verschiedenartig nach dem Differenzierungsgrad des ausgebildeten Keimbläschens, welches, wie wir oben gesehen haben, sehr mannigfach beschaffen sein kann. Auch der spätere oder frühere Eintritt der Befruchtung und die Hervorknospung der Richtungskörper üben auf den Gang und die Art der Veränderungen einen merklichen Einfluss aus.

Wenn das Keimbläschen wenig differenzirt und von geringer Grösse ist, so kann ein primitiver Zustand schon einfach dadurch hergestellt werden, dass die Kernsubstanz sich gleichmässig im Kernsaft vertheilt und dass die Kernmembran, wo sie vorhanden ist, aufgelöst wird. Ein solcher Fall scheint nach den Angaben von STRASBURGER bei den Coniferen vorzuliegen, wo die Kernspindel dem gesammten, an die Oberfläche gertückten Keimbläschen entspricht. Bei thierischen Objecten dagegen treten wohl durchgängig stärkere Umwandlungen ein.

Die Eier des Toxopneustes, der Hirudineen und der Amphibien bieten uns drei Beispiele dar, an welchen wir einen verschiedenartigen Verlauf der Reife des Eies haben beobachten können. Unter diesen haben wir die einfachsten Verhältnisse offenbar bei Toxopneustes angetroffen. Hier erleidet das Keimbläschen zur Reifezeit des Eies eine regressive Metamorphose und wird durch Contractionen des Protoplasma an die Dotteroberfläche getrieben. Seine Membran löst sich auf, sein Inhalt zerfällt und vertheilt sich gleichmässig, der Keimfleck aber bleibt, wie es scheint, unverändert erhalten, gelangt in die Dottermasse selbst hinein, wo er meist in das Centrum zu

liegen kommt und wird hier zum bleibenden Kern des reifen, befruchtungsfähigen Eies.

Von dem hier geschilderten Verlauf weichen die am Keimbläschen der Hirudineen eintretenden Veränderungen in charakteristischer Weise ab. Dieselben sind augenscheinlich dadurch modificirt worden, dass ein accessorischer Entwicklungsvorgang, die Hervorknospongung der Richtungskörper unmittelbar nach der Eiablage noch vor der Befruchtung sich abspielt. In Folge dessen entsteht bei den Hirudineen nicht wie bei *Toxopneustes* ein kleiner, homogener und rundlicher, sondern ein spindelförmig differenzirter Eikern, und zwar noch während der Auflösung des Keimbläschens, indem der Keimfleck in grössere und kleinere Granula zerfällt, aus welchen die Spindelfasern sich differenziren.

Sehr abweichend von diesen beiden Fällen verläuft die Reife des Eies bei den Amphibien. Das ausnehmend grosse Keimbläschen rückt wie bei *Toxopneustes* an die Oberfläche des Eies vor, löst sich auf und vertheilt sich. Von der gesammten ansehnlichen Masse der Kernsubstanz geht indessen nur ein sehr kleiner Theil, sei es ein einziger Nucleolus oder deren mehrere in den unansehnlichen Eikern über, der erst auf einem späteren Entwicklungsstadium wahrgenommen werden konnte. Es liegt hier ein modificirter Vorgang vor, der durch die multinucleoläre Beschaffenheit des Keimbläschens bedingt wird.

Von den Theilen des Keimbläschens, welche nach der Auflösung in den Eikern nicht übergehen, scheinen einige für die Eizelle in vielen Fällen nicht mehr brauchbar zu sein. Sie werden daher durch Contractionen des Protoplasma, sei es vor, sei es während der Befruchtung nach aussen entleert und bilden hier die zwischen Dotter und Eihülle hie und da beschriebenen Excretkörper und Excretkügelchen. Bei den Amphibien wird eine derartige entleerte Masse, Reste der Grundsubstanz des Keimbläschens, als ein gelblich gefärbter schleierförmiger Ueberzug am schwarzen Eipol angetroffen.

Jedem der drei von mir genauer untersuchten Fälle können wir aus der Literatur leicht eine Anzahl weiterer Beispiele anreihen, wo ähnliche Verhältnisse vorzuliegen scheinen. Wie bei *Toxopneustes*, verhalten sich offenbar die Eier der Medusen und Siphonophoren<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> »Schon vor einigen Jahren hat der dänische Naturforscher E. MÜLLER\*, bei Untersuchung der Eier von *Hippopodius luteus* die Ansicht ausgesprochen, dass der Kern des reifen Eies vom Keimfleck des sich auflösenden Keimbläschens herrührt. Ich mache hier auf diese Untersuchung noch besonders auf-

der Ascidien, einiger Würmer, Arthropoden etc. Im reifen aber noch unbefruchteten Zustand besitzen dieselben einen kleinen, homogenen und membranlosen Eikern, der entweder die Mitte des Dotters einnimmt oder an seiner Peripherie angedrückt liegt und dann die Form einer kleinen Halbkugel angenommen hat. Den Hirudineen dagegen gleichen die Gastropoden, ferner wohl auch die Heteropoden und Pteropoden, einige Abtheilungen der Würmer etc. Hier trifft man am reifen Ei meist an seiner Oberfläche einen kleinen, spindelförmig differenzirten Zellkern. An die Amphibien aber schliessen sich die Fische und Reptilien, deren Eier, wie beim Frosch, mit einem multinucleolären Keimbläschen versehen sind.

Nach dem Ablauf der Reifeerscheinungen, der Auflösung des Keimbläschens und der Bildung des Eikerns erleiden die Eier des Toxopneustes und der Amphibien bis zum Eintritt der Befruchtung keine weiteren Veränderungen. Dagegen spielt sich bei den Hirudineen und anderen Thierarten vorher im Ei noch ein Vorgang ab, dessen Bedeutung noch nicht aufgeklärt ist. An der Oberfläche des Eies tritt zweimal eine Zellknospung ein, indem zweimal der Eikern sich theilt und jedesmal ein Protoplasmakügelchen (der sogenannte Richtungskörper, *globule polaire*) sich abschnürt. Es bleibt daher hier nur ein Theil des Eikerns in dem jetzt befruchtungsfähigen Ei zurück.

Die Befruchtungerscheinungen verlaufen in allen drei von mir untersuchten Fällen, und, wie es scheint, im Thier- und Pflanzenreich überhaupt, in ziemlich übereinstimmender Weise.

Bei *Toxopneustes* dringt unmittelbar nach dem Zutritt von Samenflüssigkeit ein einzelnes Spermatozoon in das reife Ei ein und sein Körper wandelt sich hier in ein ganz kleines, dichtes Körperchen, den Spermakern, um, welcher in seiner Umgebung die Bildung eines homogenen Protoplasmahofes und einer Strahlenfigur veranlasst. Der Spermakern wandert in 10–15 Minuten nach dem central gelegenen Eikern zu und verschmilzt mit ihm, ohne eine erhebliche Veränderung zuvor erlitten zu haben.

Bei *Rana temporaria* erfolgt der Eintritt des befruchtenden Spermatozoon in den Dotter stets am schwarzen Pol zur Seite des schleierförmig ausgebreiteten Excretkörpers auf der vom Eikern ab-

merksam, da ich sie in meiner Arbeit über *Toxopneustes* bei Besprechung gleichlautender Literaturangaben übersehen habe.

\*) E. MÜLLER. Naturhistorisk. Tidskrift. Bd. 7. 1871.



gewandten Eihälfte. Der kleine Kern des Spermatozoon umgibt sich wie bei *Toxopneustes* mit einem homogenen Protoplasmahof und einer Strahlenfigur, die hier wegen der in ihr enthaltenen Pigmentkörnchen deutlich wahrnehmbar ist. Indem der Spermakern tiefer in den Dotter langsam eindringt, nimmt er bis zur Verschmelzung mit dem Eikern an Umfang beträchtlich zu und erhält eine blasenförmige Beschaffenheit. Eine Pigmentstrasse bezeichnet den von ihm zurückgelegten Weg.

Bei den Hirudineen endlich macht sich die Anwesenheit eines Samenfadens im Ei erst nach der Abschnürung des ersten Richtungskörpers bemerklich. Der zunächst peripher gelegene Spermakern mit seinem Protoplasmahof und seiner Strahlenfigur dringt nach dem Centrum des Eies vor und verharrt hier, bis dass die Bildung des zweiten Richtungskörpers vollendet ist. Dann vergrößert sich allmählig sein Umfang, wie bei *Rana temporaria*, ganz beträchtlich, während der gleichfalls im Wachsen begriffene Eikern ihm von der Peripherie entgegenrückt. Auf einem gewissen Entwicklungsstadium finden wir daher bei den Hirudineen gerade das entgegengesetzte Lageverhältniss der beiden Kerne als bei *Toxopneustes* vor. Bei letzterem liegt der Eikern, bei den Hirudineen der Spermakern im Centrum des Eies, bei *Toxopneustes* wandert der männliche, bei den Hirudineen der weibliche Kern von der Peripherie nach der Mitte zu. Wie leicht ersichtlich ist, hängt diese Verschiedenheit mit der Hervorknospung der Richtungskörper auf das Innigste zusammen.

In den drei von mir untersuchten Fällen findet der Befruchtungsgact in gleicher Weise dadurch seinen Abschluss, dass durch die Verschmelzung der zwei geschlechtlich differenzirten Kerne, des Ei- und Spermakerns, der Furchungskern gebildet wird.

Mühlhausen, September 1876.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel I.

Alle Präparate wurden mit Osmiumsäure und Carmin behandelt. Fig. 1—5 gehören Haemopis, Figur 6 Nephelis an. 500fache Vergrößerung.  
(ZEISS F. Oc. 2)

- Fig. 1. Unreifes Eierstocksei von Haemopis.  
a. Bindegewebsstiel.
- Fig. 2. Eierstocksei, dessen Keimbläschen in Umwandlung begriffen ist.
- Fig. 3. Eierstocksei mit central liegender Kernspindel.
- Fig. 4. Eierstocksei mit peripher liegender Kernspindel.
- Fig. 5. Abgelöstes, in der Flüssigkeit des Eierstocks schwimmendes Ei, das in Rückbildung begriffen ist.
- Fig. 6. Ei von Nephelis 50 Minuten nach Ablage des Cocons, der erste Richtungskörper schnürt sich ab.

### Tafel II.

Alle Präparate wurden mit 1% Essigsäure und dann mit absol. Alkohol behandelt, darauf mit Glycerin aufgehellt. Fig. 1, 2, 3, 4, 6 gehören Nephelis, Fig. 5 Haemopis an. 500fache Vergrößerung. (ZEISS F. Oc. 2.)

- Fig. 1. Ei von Nephelis. 25 Minuten nach der Eiablage. Peripher liegende Spindel mit mittlerer Verdichtungszone.
- Fig. 2. Ei, 35 Minuten nach der Eiablage. Hügelartige Hervorwölbung des Protoplasma zur Bildung des ersten Richtungskörpers. Spindel mit zwei seitlichen Verdichtungsstellen.
- Fig. 3. Ei,  $\frac{3}{4}$  Stunde nach der Eiablage. Abschnürung des ersten Richtungskörpers.
- Fig. 4. Ei,  $1\frac{1}{2}$  Stunde nach der Eiablage. Der erste Richtungskörper ist gebildet und enthält eine Spindelhälfte, die andere Spindelhälfte mit ihrem Strahlenkranz liegt in der Eiperipherie. Am entgegengesetzten Pol ist ein isolirtes Strahlensystem erschienen.
- Fig. 5. Eierstocksei von Haemopis. Uebergangsstadium zur Spindelbildung.
- Fig. 6. Ei von Nephelis, 2 Stunden nach der Eiablage. An Stelle der Spindelhälfte ist wieder eine völlig ausgebildete Spindel mit Strahlung an jedem Ende vorhanden. Der erste Richtungskörper und die isolirte Strahlenfigur haben sich nicht verändert.

**Tafel III.**

Alle Präparate wurden mit 10% Essigsäure und dann mit absol. Alkohol behandelt, darauf mit Glycerin aufgehellt. Fig. 1—6 gehören Nephelis an.  
500fache Vergrößerung. (ZEISS F. Oc. 2.)

- Fig. 1. Ei von Nephelis. 2 $\frac{1}{2}$  Stunde nach der Eiablage. Hügelartige Hervorwölbung des Protoplasma zur Bildung des zweiten Richtungskörpers. In der Spindel hat sich die mittlere Verdichtungszone in die zwei seitlichen gespalten. Die Strahlung der isolirten Radienfigur ist deutlicher geworden.
- Fig. 2. Ei, 2 $\frac{1}{2}$  Stunde nach Eiablage, Abschnürung des zweiten Richtungskörpers. Derselbe enthält eine Spindelhälfte, die andere Spindelhälfte mit ihrem Strahlenkranz liegt in der Eiperipherie. Das isolirte Strahlensystem ist in das Centrum des Eies gerückt.
- Fig. 3. Ei, 2 $\frac{3}{4}$  Stunde nach Eiablage. Im zweiten Richtungskörper und an der Eiperipherie ist ein Haufen kleiner Vacuolen aus der Verdichtungszone jeder Spindelhälfte entstanden. Ebenso ist eine kleine Kernvacuole im Mittelpunkt des isolirten Strahlensystems bemerkbar.
- Fig. 4. Ei, 3 Stunden nach Eiablage. Die peripheren Kernvacuolen haben sich vergrößert und sind verschmolzen zu einem gelappten Kern. Der centrale Kern hat sich vergrößert. Der erste Richtungskörper hat sich eingeschnürt.
- Fig. 5. Ei, 3 $\frac{1}{2}$  Stunde nach Eiablage. Die beiden Kerne haben sich beträchtlich vergrößert und sind im Centrum des Eies zusammengetreten. Der zweite Richtungskörper enthält eine einfache Kernvacuole.
- Fig. 6. Ei, 4 Stunden nach Eiablage. Der Furchungskern hat sich zur Spindel umgewandelt.

**Tafel IV.**

Alle Figuren stellen Eier von *Rana temporaria* dar.

- Fig. 1. Keimbläschen von einem mittelgrossen Ei in Jodserum isolirt. Bei 500facher Vergrößerung (ZEISS F. Oc. 2) gezeichnet.
- Fig. 2. Theil eines Querschnitts durch ein Ei, 1 Stunde nach Befruchtung. Pigmentstrasse mit Spermakern (*s*). Dem dunkeln Eipol ist der Excretkörper (*a*) aufgelagert. Bei 500facher Vergr.
- Fig. 3. Theil eines Querschnitts durch ein Ei 1 $\frac{3}{4}$  Stunde nach Befruchtung. Pigmentstrasse mit Spermakern (*s*). Bei 500facher Vergr.
- Fig. 4. Stückerchen vom Eierstocksstroma mit einem PFLÜGER'schen Eischlauch. Dotterkern (*g*) in den grösseren Eiern sichtbar.
- Fig. 5. Theil eines Querschnitts durch ein Ei 2 Stunden nach Befruchtung. Ei- und Spermakern (*e* u. *s*) sind einander bis zur Berührung genähert. Bei 500facher Vergr.
- Fig. 6. Durchschnitt durch ein Ei einige Monate vor der Reife. Das Keimbläschen (*k*) rückt nach dem dunkeln Pol empor. Durch Schrumpfung des Keimbläschens in Folge von Alkoholhärtung ist der Hohlraum (*b*) entstanden.
- Fig. 7. Durchschnitt durch ein Ei kurz vor seinem Uebertritt in die Bauch-

- höhle. Das Keimbläschen (*k*) liegt ganz oberflächlich. Ein heller Fleck (*c*) nimmt die alte Stelle des Keimbläschens ein.
- Fig. 8. Theil eines Durchschnitts durch ein in Theilung begriffenes Ei.  $3\frac{1}{2}$  Stunde nach Befruchtung. Aus der durch Theilung entstandenen Spindelhälfte hat sich ein Haufen von Kernvacuolen (*v*) gebildet. Bei 500facher Vergr.
- Fig. 9. Theil eines Durchschnitts durch ein Ei,  $1\frac{1}{2}$  Stunde nach Befruchtung. Der Eikern (*e*) ist von Dotterplättchen unmittelbar umgeben. Bei 500facher Vergr.
- Fig. 10. Ein grosser Keimfleck aus einem kleinen Keimbläschen eines noch durchsichtigen Eies. Bei 500facher Vergr.
- Fig. 11. Theil eines Durchschnittes durch ein Ei,  $2\frac{1}{2}$  Stunde nach Befruchtung. Ei- und Spermakern (*e* u. *s*) platten sich an ihren Berührungsfächen gegenseitig ab. Bei 500facher Vergr.
- Fig. 12. Theil eines Durchschnittes durch ein Ei,  $2\frac{1}{2}$  Stunde nach Befruchtung. Ei- und Spermakern sind zum Furchungskern (*F*) verschmolzen. In seiner Umgebung liegen einzelne Fettkügelchen (*f*). Bei 500facher Vergr.
- Fig. 13. Durchschnitt durch ein Keimbläschen einige Monate vor der Reife. (Vergrösserung: ZEISS C. Oc. 2.)
- Fig. 14. Stück eines Durchschnitts durch die Dotterhaut, in welche Spermatozoen (*Sp*) eingedrungen sind.

#### Tafel V.

- Fig. 1 stellt ein Ei von *Rana esculenta*, Fig. 2—6 von *Rana temporaria* dar.
- Fig. 1. Durchschnitt durch ein Ei von *Rana esculenta* kurz vor seinem Uebertritt in die Bauchhöhle. *K*, Keimbläschen. *N*, Keimfleck.
- Fig. 2. Durchschnitt durch ein Ei von *Rana temporaria* aus dem Eileiter.
- Fig. 3. Durchschnitt durch ein Ei, 1 Stunde nach Befruchtung. Die Pigmentstrasse mit dem Spermakern ist sichtbar. Dem dunkeln Pol liegt der Excretkörper (*a*) auf.
- Fig. 4. Durchschnitt durch ein Ei  $1\frac{1}{2}$  Stunde nach Befruchtung. Eikern und Spermakern liegen in geringer Entfernung von einander.
- Fig. 5. Durchschnitt durch ein Ei,  $2\frac{1}{2}$  Stunde nach Befruchtung. Eikern und Spermakern liegen dicht an einander.
- Fig. 6. Durchschnitt durch ein Ei, dessen Zweitheilung begonnen hat.

Fig 1.

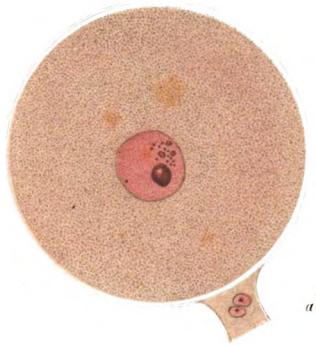


Fig 2.



Fig 3.



Fig 4.



Fig 5.

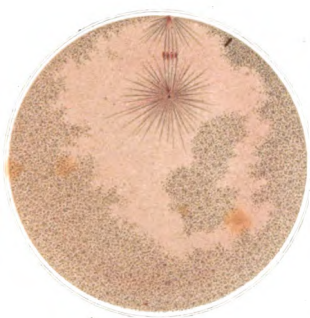
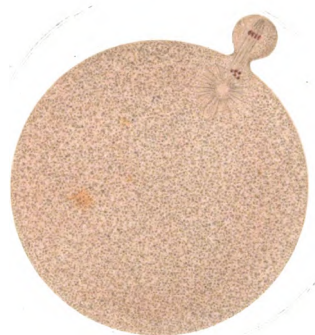


Fig 6.



1887. H. Müller's Taf.

Dr. H. Müller's Taf. I. 1887.



Fig. 1.

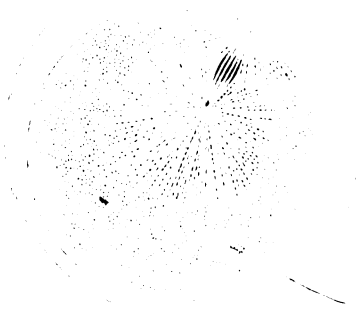


Fig. 2.

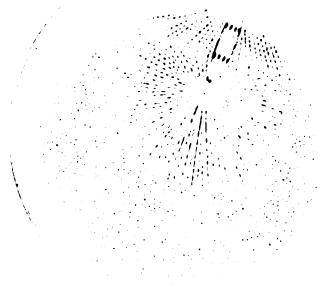


Fig. 3.

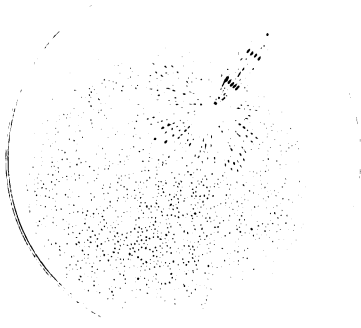


Fig. 4.

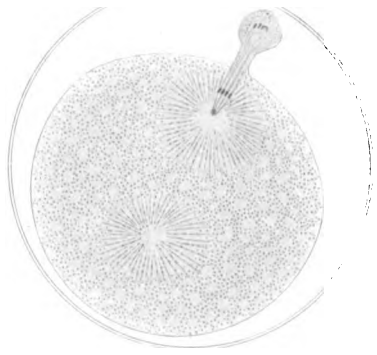
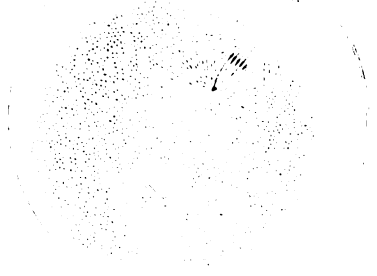


Fig. 5.



Fig. 6.



21





Fig. 1.

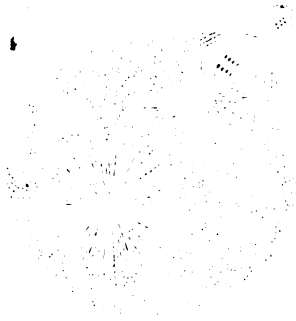


Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.

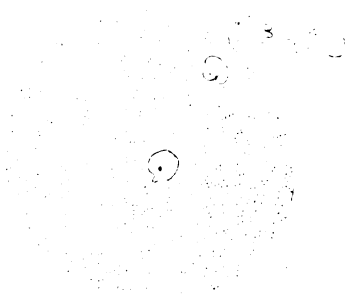


Fig. 5.

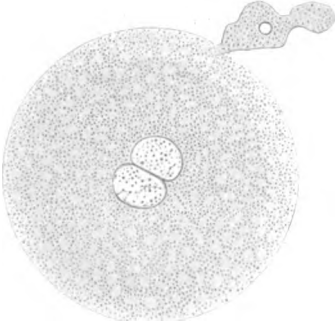


Fig. 6.

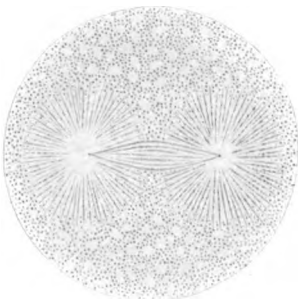






Fig. 1.

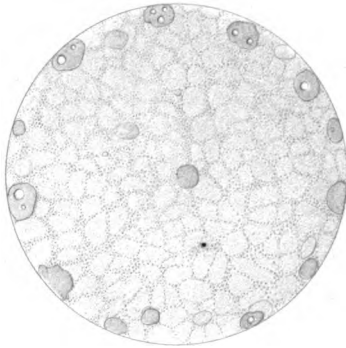


Fig. 2.

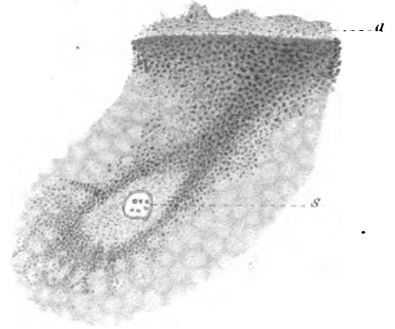


Fig. 5.

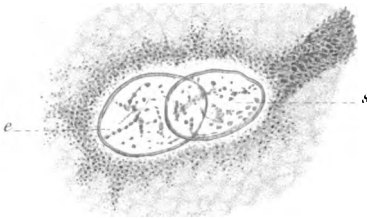


Fig. 6.

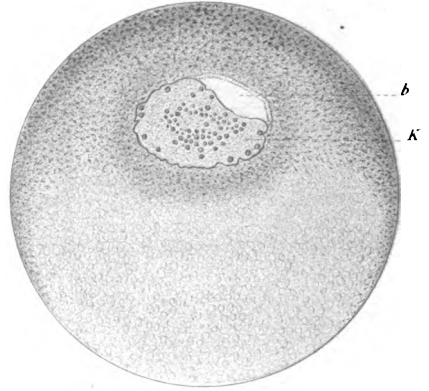


Fig. 9.

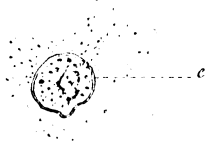


Fig. 10.



Fig. 11.

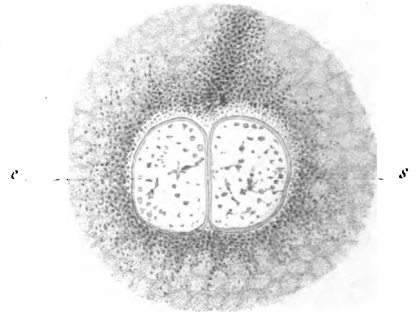


Fig. 14.



Fig. 2.

Fig. 3.

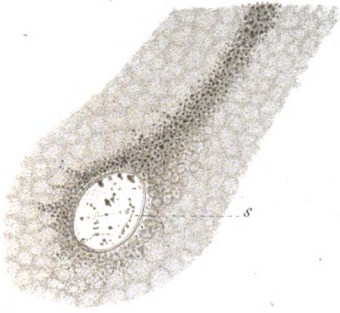


Fig. 4.



Fig. 7.

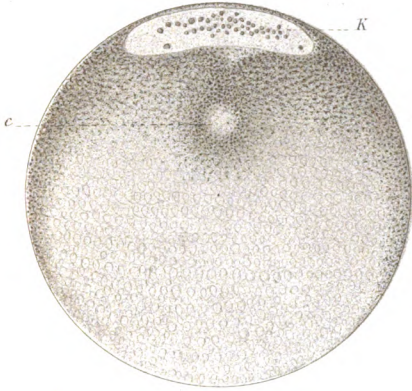


Fig. 8.

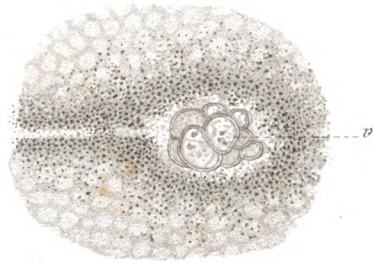
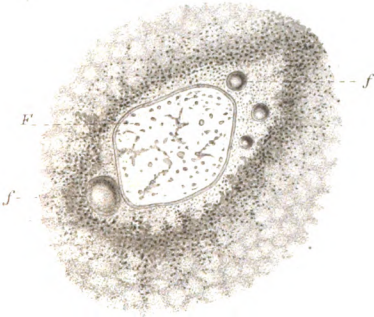


Fig. 13.



Fig. 12.



1. Ph. Anax. F. Albin. Sep. 9.





Fig. 1.

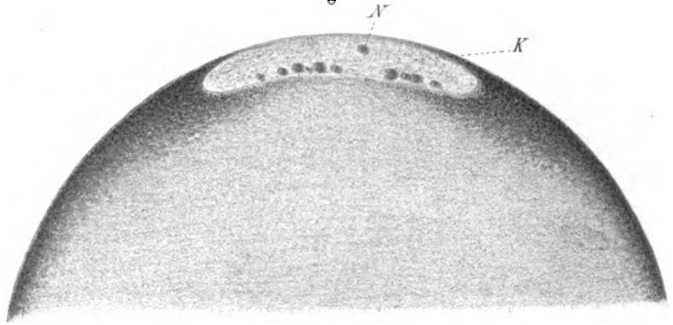


Fig. 3.



Fig. 5.

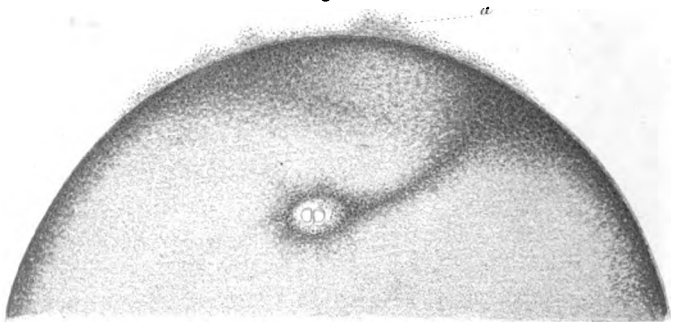




Fig. 2.

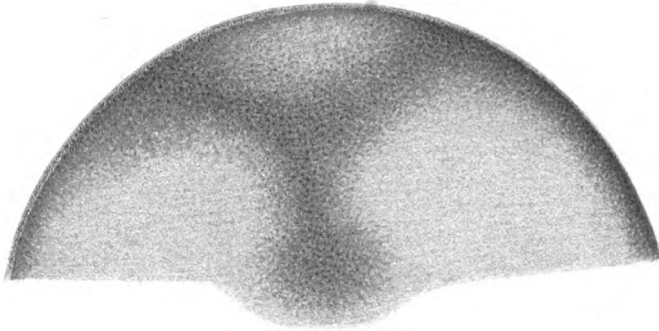


Fig. 4.

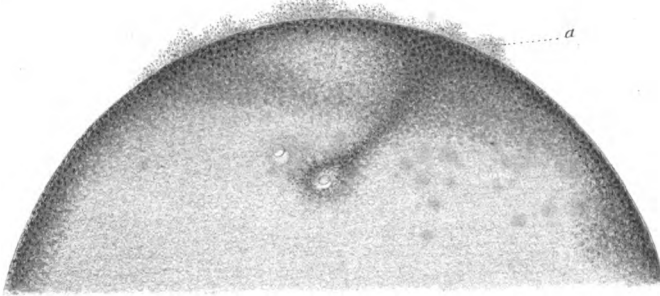
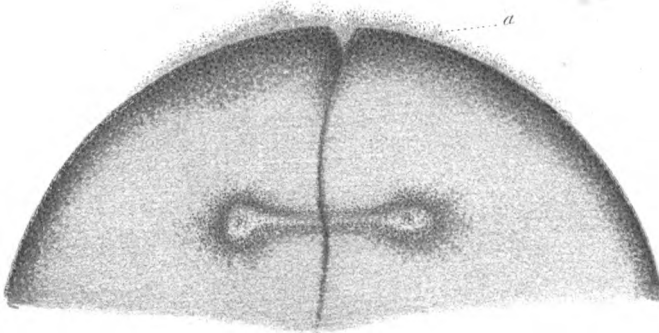


Fig. 6.



BRITISH MUSEUM



100

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

Von

**Dr. Oscar Hertwig.**

---

Dritter Theil.

---

Mit Tafel VI—VIII.

Seit zwei Jahren bin ich weiter bemüht gewesen in die Umbildung, welche das thierische Ei bei der Reife und bei der Befruchtung erfährt, neue Einblicke zu gewinnen und Erscheinungen sicher zu stellen, die zur Zeit noch der Controverse unterworfen sind. So habe ich denn auch einen halbjährigen Aufenthalt in Messina zum Theil benutzt, um eine grössere Anzahl von Thierarten, verschiedene Cölenteraten, Würmer, Echinodermen und Mollusken in der angedeuteten Richtung zu untersuchen.

Von den zahlreichen Objecten, mit denen ich bei diesen fortgesetzten Studien bekannt geworden bin, hat sich mir als eines der geeignetsten und am leichtesten zu handhabenden das Ei von *Asteracanthion* erwiesen, auf welches durch v. BENEDEN und GREEFF die Aufmerksamkeit gelenkt worden war. Ich konnte hier vom Schwund des Keimbläschens bis zur Bildung des Furchungskerns Schritt für Schritt alle Veränderungen am lebenden Ei verfolgen und durch Behandlung mit verschiedenen Reagentien die einzelnen Stadien fixiren und genauer untersuchen, wie es mir in der Weise in keinem anderen Falle möglich war. Ich habe daher hier die vollständigste Umwandlungsreihe erhalten und sehe mich deshalb veranlasst, gleich an die Spitze dieser Darstellungen meine an *Asteracanthion* gesammelten Beobachtungen zu stellen und denselben die an anderen Objecten gewonnenen Resultate in einem zweiten Abschnitte nach-

folgen zu lassen. In letzterem werde ich hauptsächlich die Frage zu beantworten haben, in wie weit die bei Asteracanthion beobachteten Vorgänge im Thierreich verbreitet sind und in wie weit dieselben Abänderungen erfahren können.

## I. Abschnitt.

### An Seesternen angestellte Beobachtungen.

Im verflossenen Jahre veröffentlichten gleichzeitig v. BENEDEN und GREEFF die interessante Thatsache, dass bei Asteracanthion rubens die Eier, welche der Reife nahe stehen, wenn sie aus den Ovarien in das Meerwasser entleert werden, ihr Keimbläschen verlieren. Nach GREEFF<sup>1)</sup> bleibt bei der Auflösung desselben der Keimfleck erhalten, er durchwandert amöbenartig den Dotter und theilt sich bald darauf in die Kerne der beiden ersten Furchungskugeln. Nach v. BENEDEN<sup>2)</sup> dagegen löst sich auch der Keimfleck auf, nachdem er eine Reihe von Veränderungen erlitten hat. Zunächst vereinigen sich die in ihm eingebetteten zahlreichen Vacuolen zu einer einzigen central gelegenen, dann erhält der Keimfleck eine höckrige Oberfläche und zerfällt alsbald in eine grosse Anzahl von Fragmenten, die sich im ganzen Inhalt des Keimbläschens ausbreiten. Von diesen Theilstücken ist eines, welches die centrale Vacuole einschliesst, grösser als die übrigen; auch bleibt es, während die kleinen Stücke quellen und sich endlich der Beobachtung entziehen, noch einige Zeit sichtbar und verschwindet erst später. Wenn durch vollständige Auflösung des Nucleolus das Keimbläschen ganz homogen geworden ist, zerreisst nach v. BENEDEN die Kernmembran an einer dem Eicentrum zugewandten Stelle und es tritt ein Theil des von ihr umschlossenen Inhalts in Form eines hellen Tropfens aus. Weiterhin löst sich die Membran im Kernsaft auf, es entsteht ein heller unregelmässig begrenzter Fleck, der kleiner und kleiner und bald unsichtbar wird. Dann treten nach einiger Zeit zwei Richtungskörper aus dem Eie aus. Um die bei Asteracanthion und die bei Säugethieren gewonnenen Beobachtungen in

---

<sup>1)</sup> GREEFF. Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissenschaften zu Marburg. 1876. Nr. I. pag. 34–35.

<sup>2)</sup> v. BENEDEN, Contributions à l'histoire de la vésicule germinative et du premier noyau embryonnaire. Bulletin de l'Académie royale de Belgique 2<sup>me</sup> série T. LXI Nr. 1. 1876.

Einklang zu bringen, stellt v. BENEDEN die Hypothese auf, dass bei einigen Thieren zur Reifezeit des Eies gewisse Bestandtheile des Keimbläschens auf directem Wege ausgestossen würden, bei andern (Asteracanthion) aber erst nach einer vorausgegangenen Auflösung im Dotter. Zwischen Keimbläschen und Eikern besteht für v. BENEDEN kein Zusammenhang.

In einer zweiten Mittheilung bestätigt GREEFF<sup>1)</sup> die Angaben v. BENEDEN's, dass der »primitive Keimfleck dem Auge schliesslich vollständig entschwindet«, doch will er auf der andern Seite die Annahme nicht ausgeschlossen wissen, dass »der Keimfleck dennoch persistirt, aber so undeutlich wird, dass er in der ihm rückichtlich der Lichtbrechung fast gleichartigen homogenen Grundsubstanz des Dotters nicht mehr zu bemerken ist«.

In meiner zweiten Schrift<sup>2)</sup> über die Ei-Entwicklung habe ich mich gegen die Deutungen, welche v. BENEDEN seinen Beobachtungen gegeben hat, erklärt und gestützt auf Befunde bei Nephelis die Vermuthung ausgesprochen, dass bei Asteracanthion der Zerfall des Keimflecks in Granula und sein späteres Verschwinden, nicht ein Zeichen der vollständigen Kernauflösung sei, sondern wie bei Nephelis mit der Umwandlung in eine Spindel in Zusammenhang stehe. Im Anschluss an diese Vermuthung habe ich eigene Untersuchungen an Asteracanthion im November und December 1876 angestellt und die hier erhaltenen Resultate in einer vorläufigen Mittheilung<sup>3)</sup> in diesem Jahrbuch veröffentlicht.

Fast gleichzeitig (Januar 1877) hat FOL<sup>4)</sup> dasselbe Object bearbeitet und in den Comptes rendus darüber vorläufig berichtet. Auf seine Angaben werde ich im Laufe meiner Darstellung näher eingehen.

### A. Die Reifeerscheinungen am Ei der Seesterne.

Wie bei den Holothurien und Echiniden ist bei Asteracanthion

<sup>1)</sup> GREEFF, Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförd. d. gesammten Naturw. zu Marburg. 1876. No. 5.

<sup>2)</sup> OSCAR HERTWIG, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Theil II. Dieses Jahrbuch. Bd. III.

<sup>3)</sup> OSCAR HERTWIG, Weitere Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Dieses Jahrbuch. Bd. III. pag. 271—279. (Datirt vom Ende Februar 1877.)

<sup>4)</sup> H. FOL, Sur le premier développement d'une Étoile de mer. Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences. 19 février 1877.

das Ei im Ovarium von einer 7,5  $\mu$  breiten durchsichtigen gallertartigen Schicht eingehüllt, welche ich mit v. BENEDEN der Zona pellucida der Säugethiereier vergleiche (Taf. VIII, Fig. 14). Die Schicht ist von radiär gestellten feinen Fädchen durchsetzt, in welche glänzende Körnchen eingebettet sind. Hierdurch erhält sie bei schwächerer Vergrößerung ein feinstreifiges Aussehen. Auf ihrer Oberfläche wird sie von glatten Zellen bedeckt, deren Kerne auf dem optischen Durchschnitt leicht wahrzunehmen sind. Am völlig reifen Ei schwindet diese Zone. Die Zellen auf ihrer Oberfläche lösen sich zuerst ab. Die Gallerte quillt und die radiären Streifen gehen verloren. Der Dotter wird jetzt auf seiner Oberfläche nur noch von einer zarten homogenen Membran überzogen, wohl der innersten Schicht der radiär gestreiften Zone.

Das central gelegene Keimbläschen von 50  $\mu$  Grösse zeigt ausser dem einfachen Keimfleck in seinem Inhalt ein feines protoplasmatisches Fadennetz, das von v. BENEDEN hier zuerst beobachtet worden ist. Vor der Reife rückt das Keimbläschen bis nahe an die Oberfläche des Eies, wo es noch von einer mehr oder minder dicken Dotterschicht bedeckt bleibt (Taf. VI, Fig. 1). Es verliert hier das Fadennetz und die frühere glatte Beschaffenheit seiner Oberfläche, indem hie und da seine Membran Einbuchtungen erhält.

Der 15  $\mu$  grosse Keimfleck enthält meist eine Anzahl kleiner Vacuolen und wird, worauf ich schon in der vorläufigen Mittheilung besonders aufmerksam gemacht habe, von zwei verschiedenen Substanzen zusammengesetzt. Schon im frischen Zustand lassen sich dieselben durch eine verschiedene Lichtbrechung unterscheiden (Taf. VI, Fig. 1), deutlicher treten sie indessen erst bei Anwendung von Reagentien hervor. Wenn man Eier mit 1 % Osmiumsäure 1—2 Minuten behandelt und mit verdünntem BEALE'schem Carmin schwach und vorsichtig färbt, so wird ein Theil des Keimflecks früher und stärker tingirt als der übrige. Die stärker gefärbte Substanz bildet den kleineren Theil (Taf. VIII, Fig. 2) und liegt entweder als Höcker oder Scheibe dem grösseren blasseren Theil auf oder wird rings von diesem umschlossen. Sehr deutlich tritt der Unterschied auch an Präparaten hervor, die in ammoniakhaltigem BEALE'schem Carmin in Folge der Ammoniakwirkung gequollen sind. Hier findet man den grossen schwach gefärbten Theil beträchtlicher vergrössert als den kleineren, der mehr Resistenz besitzt und daher jetzt durch seine dunklere Färbung sich doppelt scharf abgrenzen lässt. Ferner ist eine Verschiedenheit der beiden Substanzen bei

der Einwirkung von Säuren nachzuweisen. So quillt zum Beispiel in stärkeren Essigsäuren (2—4 %) der an Masse überwiegende Theil und wird ganz durchsichtig, der andere Theil dagegen gerinnt gleich stark glänzend.

Die am Keimbläschen zur Zeit der Reife eintretenden Veränderungen lassen sich hier, wie es bei wenigen Objecten möglich ist, leicht im Zusammenhang verfolgen. Schüttelt man aus einem prall gefüllten Ovarium die sich von selbst ablösenden Eier in Meerwasser aus, so tritt bei dem grössten Theil derselben die Reife fast zu gleicher Zeit ein. Meist innerhalb einer Stunde ist der völlige Schwund des Keimbläschens beendet. Den ganzen Vorgang kann man unter dem Mikroskop an ein und demselben Object, bei Anwendung starker Vergrösserung verfolgen und empfiehlt es sich hierbei, wenn man recht deutliche Bilder erhalten will, die Eier vorsichtig einem ganz geringen Druck auszusetzen.

Die ersten Veränderungen sind an dem das Keimbläschen einhüllenden Protoplasma zu bemerken (Taf. VI, Fig. 2). Dasselbe dringt als ein kleiner Höcker (*P*) in das Innere des Keimbläschens ein, und zwar an dem der Oberfläche des Eies zugewandten Pole, den ich in der Folge den oberen nennen werde. — Die Spitze des Höckers umschliesst eine lichte, von Dotterkörnchen freie Stelle und entsendet langgestreckte Protoplasmaerhebungen, die in der oberen Wand des Keimbläschens radienartig nach allen Seiten wie Gebirgskämme von einem centralen Gipfel ausstrahlen (Taf. VI, Fig. 3). Am besten erhält man dieses Bild, wenn man das Keimbläschen vom oberen Pol aus betrachtet.

Bald nachdem der Protoplasmahöcker entstanden und tiefer eingedrungen ist, etwa nach 15—20 Minuten (ich werde immer von dem Zeitpunkt an rechnen, wo das Ei aus dem Ovarium in das Meerwasser entleert wurde), beginnt auch der Nucleolus sich zu verändern. Durch den Schwund der in ihm enthaltenen zahlreichen kleinen Vacuolen nimmt er eine fast völlig homogene Beschaffenheit an. Nach kurzer Zeit taucht in seiner Mitte eine einzige grosse Vacuole (*V*) auf. Dieselbe umschliesst einen soliden runden Körper (*a*) und wird von diesem soweit ausgefüllt, dass zwischen beiden Bildungen nur ein schmaler Zwischenraum übrig bleibt (Taf. VI, Fig. 2).

Aber auch dieses Bild ist nur von kurzem Bestand. Etwa eine halbe Stunde nach der Ablage der Eier verändert der Keimfleck sowohl seine Lage im Keimbläschen, als auch seine äusseren Um-



risse und ist daher bald mehr bald weniger deutlich sichtbar. Plötzlich verschwindet die in ihm gelegene Vacuole mit ihrem kugligen Körper unter dem Auge des Beobachters. In Folge dessen hat der Keimfleck an Volum bedeutend verloren. Seine geschrumpfte Oberfläche ist zuweilen noch an der Stelle, wo sich früher die Vacuole befand, trichterförmig vertieft (Taf. VI, Fig. 4).

Während dieser Veränderungen erscheint in dem oben erwähnten Protoplasmahöcker eine kleine Strahlenfigur und bald darauf neben derselben eine zweite (Taf. VI, Fig. 4). Es entsteht so das Bild eines Doppelsterns, welches wir bei der Zelltheilung schon kennen gelernt haben. Das Keimbläschen, der Rest des Keimflecks und der kleine Doppelstern verändern sich von hier ab gleichzeitig (Taf. VI, Fig. 5). Das Keimbläschen beginnt stärker und rascher zu schrumpfen, indem wahrscheinlich sein flüssiger Inhalt in das umgebende Protoplasma diffundirt. Dieses dringt von allen Seiten gegen das Innere des Keimbläschens vor und faltet dessen Membran an zahlreichen Stellen ein. Ebenso nimmt der Keimfleck an Volum beständig ab. Zum Beleg gebe ich die Zahlen, welche ich in einem Falle bei vorgenommener Messung erhalten habe. Nach 25 Minuten von der Eiablage an gerechnet maass der Keimfleck bei einem Ei  $12,6 \mu$ , nach 30 Minuten  $10,8 \mu$ , nach 35 Minuten  $9,0 \mu$  und nach 40 Minuten nur noch  $7,0 \mu$ . Während der Keimfleck schrumpft, nimmt der Doppelstern an Grösse zu. Die körnchenfreien Centren der Strahlungen verbreitern sich und hängen durch ein bandförmiges Verbindungsstück unter einander zusammen. Die Strahlen selbst sind deutlicher geworden und dehnen sich auf ein grösseres Gebiet aus. Das Gebilde verändert zugleich auch seinen Ort, es entfernt sich von dem schrumpfenden Keimbläschen, steigt bis an die Oberfläche des Dotters empor, und kommt hier so zu liegen, dass seine Längsachse in die Richtung eines Eiradius fällt (Taf. VI, Fig. 7).

Etwa eine Stunde nach der Ablage der Eier erhält man daher meist folgendes Bild (Taf. VIII, Fig. 6): an der Oberfläche liegt in einem Radius des Eies ein Doppelstern und in einiger Entfernung unter ihm ein kleiner unregelmässig begrenzter Fleck, das geschrumpfte Keimbläschen, dessen Membran jetzt nicht mehr zu erkennen ist. In der lichten Stelle ist zuweilen noch ein homogenes Korn, ein Ueberbleibsel des Keimflecks, zu erblicken. Nach einer weiteren halben Stunde sind auch diese letzten Theile des Keimbläschens verschwunden, so dass jetzt das Ei eine gleichmässige

Dottermasse mit einem kleinen peripher gelegenen Doppelstern bildet (Taf. VI, Fig. 7, Taf. VIII, Fig. 7).

In die Vorgänge, die ich am lebenden Objecte oftmals verfolgt habe, erhielt ich weitere Aufschlüsse durch Anwendung von Reagentien, von denen Osmiumsäure und Essigsäure von mir besonders in Gebrauch gezogen wurden. Dies geschah in zweierlei Weise. Da die Eier in das Meerwasser gebracht, sich fast gleichzeitig entwickeln, so stellte ich mir einmal vollständige Entwicklungsreihen dadurch her, dass ich in Intervallen von 5 oder 10 Minuten eine Anzahl Eier im Uhrschälchen mit dem Reagens übergoss. Zweitens reagierte ich auf dem Objectträger, indem ich einen Tropfen der Säure an den Rand des Deckgläschens brachte und ihre Einwirkung auf das im lebenden Zustand vorher beobachtete Ei verfolgte. Die Osmiumsäure wandte ich in der Stärke von 1 % an, entfernte sie nach 2–3 Minuten und brachte darauf die Eier in eine BEALE'sche Carminlösung. Essigsäure benutzte ich in Concentrationen von  $\frac{1}{2}$ –2%. Da die Eier hierbei dunkeln, ist eine Aufhellung von Vortheil. Ich erreichte sie durch Anwendung eines stark mit Wasser verdünnten Glycerin's (einige Tropfen Glycerin auf ein Uhrschälchen mit Wasser), schonender wirkt und ist daher mehr zu empfehlen ein Gemisch von Wasser, Alkohol und Glycerin. Je nach dem Object und dem Grad der beabsichtigten Aufhellung habe ich dies Gemisch in verschiedenen Verhältnissen angewandt und zwar für die Eier von Asteracanthion 2 Theile Alkohol, 1 Theil Glycerin und 1 Theil Wasser. Bei Anwendung dieses Gemisches blieben die Schrumpfererscheinungen ganz aus, welche das schwer diffundirende Glycerin, auch wenn es mit Wasser verdünnt ist, hervorruft.

Für die Veränderungen am Keimfleck liefert die besten Resultate die Osmiumbehandlung. Wenn man Eier auf dem Stadium, wo im Keimfleck die centrale Vacuole erscheint (Taf. VI, Fig. 2), abtödtet und mit BEALE'schem Carmin schwach färbt, so wird man auf das deutlichste wahrnehmen, wie ein solider Körper fast vollständig den Binnenraum der Vacuole ausfüllt. Der Körper (*a*) tingirt sich weit stärker als die ihn auf dem optischen Durchschnitt ringförmig umgebende Substanz (*b*) (Taf. VIII, Fig. 5). Er entspricht mithin dem kleineren der zwei Theile, die schon am Keimfleck des unreifen Eies unterschieden werden konnten.

Von hier ab gewinnt man durch Reagentienbehandlung eine Reihe von Bildern, die im frischen Zustand nicht beobachtet werden konnten. Sie gehören den schon weiter vorgeschrittenen Stadien

an, wo die centrale Vacuole zu verschwinden, der Keimfleck un-  
deutlich zu werden und an Volum zu verlieren beginnt. Die von  
mir erhaltenen Befunde stelle ich hier so zusammen, wie sie sich  
naturgemäss auf einander folgen müssen.

Der in der Vacuole eingeschlossene Kerntheil verlängert sich  
in eine kleine Spitze und nimmt hierdurch eine birnförmige Gestalt  
an (Taf. VIII, Fig. 18 *a*). Dadurch, dass das Spitzchen wächst,  
geht der birnförmige Körper in einen mehr keulenförmig beschaffenen  
über (Taf. VIII, Fig. 13 *a*, Fig. 18 *b*, Fig. 1). Dieser endlich wan-  
delt sich in ein langes, dünnes Stäbchen um, welches von Stelle zu  
Stelle perlschnurartig Anschwellungen trägt (Taf. VIII, Fig. 13 *b*).  
Die Lage des Stäbchens im Keimbläschen ist eine genau bestimmte,  
denn es ragt mit seinem einen Ende durch eine Oeffnung in der  
Vacuolenrinde über die Oberfläche des Keimflecks hervor, reicht in  
den früher beschriebenen Protoplasmahöcker hinein und bildet hier  
den Mittelpunkt der schon am lebenden Object beobachteten Strahlen-  
figur (Taf. VIII, Fig. 1 u. Fig. 13).

Auch die andere Substanz des Nucleolus — die Vacuolenrinde  
— erleidet in ihrer Form Veränderungen. Während der Keimfleck  
früher mehr kuglig beschaffen war, zeigt er jetzt an den mit Osmium-  
säure behandelten Objecten, wie aus den auf Tafel VIII dargestellten  
Figuren 5 und 13 zu ersehen ist, eine unregelmässige, buchtige  
Oberfläche. Zuweilen wird durch die schwächer gefärbte Substanz  
das in den Protoplasmahöcker hineinragende Stäbchen eine Strecke  
weit scheidenartig bekleidet (Taf. VIII, Fig. 1, Fig. 13 *a. c*). An  
einem Asteracanthion, von dem ich mir eine Reihe von Entwick-  
lungsstadien verschaffte, waren die Formveränderungen der quell-  
bareren Substanz in ganz aussergewöhnlicher Weise eingetreten.  
Der Keimfleck hatte eine stark höckrige Oberfläche erhalten, so dass  
er in einen Haufen einzelner Granula zerfallen zu sein schien (Taf.  
VIII, Fig. 18 *a b*, Fig. 19 *a*). Bei einzelnen Präparaten entsprangen  
von den Höckern feine Fädchen, die nach dem Orte, wo der Proto-  
plasmafortsatz in das Keimbläschen eingedrungen war, hingerrichtet  
waren.

Die eben beschriebenen Veränderungen der beiden Substanz-  
theile des Keimflecks vollziehen sich etwa im Zeitraum von 10 Mi-  
nuten und führen dann weiterhin zu der am lebenden Ei beobach-  
teten Schrumpfung des Keimflecks. Hierbei lässt sich durch  
Behandlung mit Reagentien Folgendes feststellen.

An dem freien Ende des Stäbchens, da wo es in den Protoplas-

mahöcker hineinragt und den Mittelpunkt einer Strahlung bildet, treten einzelne Körnchen auf und ordnen sich kreisförmig an (Taf. VIII, Fig. 13c). Sie bestehen aus Kernsubstanz und haben sich daher offenbar von dem Stäbchen selbst abgelöst. Dieses schwindet durch Fortschreiten des Ablösungsprocesses endlich vollständig, und wird hierdurch eine örtliche Trennung der beiden Substanzen des Keimflecks herbeigeführt. Der kleinere und weniger quellbare Substanztheil ist in das Protoplasma übergewandert und bildet hier einen Körnchenkreis (Taf. VIII, Fig. 18c), der andere Theil dagegen, der oft noch die Höhlung erkennen lässt, aus welcher das stabförmige Gebilde austrat (Taf. VIII, Fig. 19bc), liegt im Keimbläschen, ob vollständig oder nicht, muss dahin gestellt bleiben, da manche Bilder für die Ansicht sprechen, dass von der quellbareren Substanz sich jetzt gleichfalls schon Partikelchen ablösen und nach dem homogenen Fleck im Protoplasmahöcker überwandern.

An die durch Reagentienbehandlung erhaltenen wichtigen Befunde schliessen sich unmittelbar die im frischen Zustand beobachteten Bilder an, wo neben der ersten Protoplasmastrahlung eine zweite erscheint und die so gebildete Doppelstrahlung sich vergrößert, während der Rest des Keimflecks an Volum abnimmt (Taf. VI, Fig. 4 und 5, Taf. VIII, Fig. 3, 4 und 6).

Zum Studium dieser Veränderungen ist 2 % Essigsäure besonders zu empfehlen. Es lässt sich mit Hilfe derselben der Nachweis führen, dass zwischen den beiden Strahlungen ein faseriger Körper liegt. Die anfangs schwer erkennbaren Fasern desselben treten später, wenn der Keimfleckrest mehr geschwunden ist, deutlicher hervor und bilden dann die Richtungsspindel, wie sie von BÜTSCHLI zuerst erkannt worden ist. Die Figuren 3, 4 u. 6 auf Tafel VIII veranschaulichen uns diese Stadien. In Folge der Essigsäureeinwirkung hat sich in der Flüssigkeit des Keimbläschens ein dunkelkörniger Niederschlag gebildet. Die Kernmembran (Fig. 3 u. 4) ist zusammengefallen und tritt deutlicher als im frischen Zustand hervor. Nur an der Stelle, wo der Protoplasmafortsatz und der spindelförmige Körper liegt, ist die Membran aufgelöst. In Figur 6 ist ein weiter vorgeschrittenes Stadium dargestellt. Die Kernmembran ist ganz geschwunden, vom Nucleolus bemerkt man noch einen kleinen Rest und ebenso von der Grundsubstanz des Keimbläschens noch etwas dunkelkörnige Masse, die sich noch nicht mit dem umgebenden Protoplasma gemischt hat. In Fig. 7 endlich ist allein noch die peripher gelegene Spindel wahrzunehmen, deren Fasern breiter

geworden sind und sich daher von der Umgebung deutlicher abgrenzen lassen. Eine mittlere Körnchenzone konnte ich in ihr bei Essigsäurebehandlung meist nicht zur Anschauung bringen. Dagegen tritt eine solche an Osmiumcarminpräparaten deutlich hervor (Taf. VIII, Fig. 15). Gleichzeitig zeigt die Figur 7 noch einen interessanten Befund, den ich zufälliger Weise an mehreren Objecten erhielt. An Eiern, die in stark verdünntes Glycerin zur Aufhellung gebracht worden waren, hatte sich die Membran vom Dotter abgehoben. Nur an der Stelle, wo die Spindel an die Peripherie grenzte, wurde ihre vollständige Ablösung durch ein Bündel von Protoplasmafäden verhindert, die von der Spitze der Spindel entsprangen und radienartig divergirend mit ihrem peripheren Ende an die Innenseite der Membran festgeheftet waren. Durch das eingeschlagene Verfahren waren also die von der peripheren Spindelspitze ausstrahlenden Protoplasmafäden vollständig isolirt worden, indem die durch Diffusion vom Dotter entfernte Membran die an ihr festhaftenden Fädchen eine Strecke weit mit emporhob.

Auf die Bildung der Spindel folgt eine kleine Ruhepause. Dann beginnt 2—2½ Stunde nach der Eiablage die Hervorknospongung der Richtungskörper, die ich am lebenden Objecte wieder in Zusammenhang habe verfolgen können (Taf. VI, Fig. 7, 6, 8, 9, 11, 12, 13).

Die Doppelstrahlung vergrössert sich durch Anhäufung von homogener Substanz. Dann wölbt sich über die Oberfläche des Dotters ein Protoplasmahügel hervor, welcher die periphere Hälfte der Strahlenfigur umschliesst (Fig. 6). Bald nimmt das Hügelchen eine mehr cylinderförmige Gestalt an und beginnt sich an seiner Basis vom Ei abzuschneiden. Hierbei entstehen auf der Oberfläche des Eies sowohl als auch des Richtungskörpers Furchen, die nach der Einschnürungsstelle zu convergiren (Fig. 8). Der abgeschnürte Richtungskörper bleibt auf der Oberfläche des Eies liegen und plattet sich zu einer kleinen Scheibe ab (Fig. 9). Unmittelbar unter ihm befindet sich die andere Hälfte der Strahlenfigur, die sich im Laufe einer viertel Stunde wieder zu einer Doppelstrahlung umgewandelt hat (Fig. 11). Es bildet sich jetzt in derselben Weise wie der erste, so auch der zweite Richtungskörper, und wieder bleibt von der Doppelstrahlung die centrale Hälfte in der Dotterrinde zurück (Fig. 12, 13).

Durch Behandlung der Eier mit Reagentien kann auch hier der Nachweis geführt werden, dass sich an den Knospungserscheinungen die Richtungsspindel in der für Nephelis von mir beschriebenen

characteristischen Weise betheiligt (Taf. VIII, Fig. 7—11). Eine abweichende Erscheinung von untergeordneter Bedeutung ist allein darin zu erblicken, dass die Spindel vor Beginn der Knospung an Länge abnimmt, dagegen an Breite gewinnt (vergleiche Taf. VIII, Fig. 6 mit Fig. 7 u. 8). Sie erhält so eine tonnen- oder fassförmige Gestalt wie sie STRASBURGER von manchen Pflanzen beschrieben hat. Daher ist sie auch schwieriger zur Anschauung zu bringen als bei Nephelis und den Gastropoden, hinter deren Richtungsspindel sie überhaupt an Grösse zurückbleibt. Wie bei Nephelis entstehen auch hier während der hügel förmigen Hervorwölbung des Protoplasma in der Spindel zwei Verdichtungs zonen, die auseinander rücken und auf die beiden Theilproducte sich vertheilen. Man erhält daher zuletzt drei Körnchen zonen, je eine in den beiden Richtungskörpern und eine dritte in der Dotterrinde (Taf. VIII, Fig. 11). Diese letztere gibt die Grundlage ab, aus welcher der Eikern sich in folgender Weise entwickelt.

Eine viertel Stunde nach der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers, 3 Stunden nach der Ablage, hat sich die in dem Ei befindliche homogene Stelle, die centrale Hälfte der zweiten Doppelstrahlung, vergrößert und von der Oberfläche etwas entfernt. Es lässt sich jetzt am lebenden Objecte leicht erkennen, wie eine Anzahl kleiner Vacuolen in der homogenen Substanz auftaucht (Taf. VIII, Fig. 12, Taf. VI, Fig. 14). In ihrer Umgebung hat das Protoplasma nach dem Centrum des Eies zu eine strahlige Beschaffenheit angenommen. Die vacuoligen Körper vergrößern sich, die Strahlung in ihrer Umgebung wird deutlicher und dehnt sich auf benachbarte Theile weiter aus. Der Mittelpunkt jeder Vacuole wird, wie durch Reagentien festzustellen ist, von einem aus Kernsubstanz bestehenden Korn gebildet. Die einzelnen Vacuolen bleiben nur kurze Zeit von einander getrennt; durch allmählig erfolgende Verschmelzung entsteht nach 3 $\frac{1}{2}$  Stunde eine einzige grössere Vacuole, deren gelappte Oberfläche noch ihren Ursprung aus mehreren andeutet (Taf. VI, Fig. 15). In ihrem Innern enthält sie — und dies ist schon am lebenden Objecte ersichtlich — eine Anzahl nucleolusartiger kleiner Körner. Der Eikern, unter welchem Namen ich von jetzt ab, die Vacuole benennen will, ist während seiner Bildung von der Oberfläche mehr nach dem Centrum zu gerückt, wobei die oben beschriebene Strahlung undeutlicher geworden und verschwunden ist. Es verschmelzen jetzt auch die im Innern des Eikerns gelegenen Körnchen zu einem einzigen kleinen Nucleolus, welcher mit Con-

stanz in allen Eiern wahrzunehmen ist (Taf. VIII, Fig 20 *a—d*, Taf. VI, Fig. 10). In diesem Zustand verharret das Ei, wenn es nicht befruchtet wird, längere Zeit. Die zur Eireife führenden Vorgänge sind hiermit abgeschlossen.

Die von mir ermittelten Thatsachen weichen in vielfacher Hinsicht von den Angaben v. BENEDEN's ab. Einen Zerfall des Keimflecks in isolirte Stücke und eine Vertheilung und Quellung derselben im Kernsaft, ferner das Austreten eines Theiles vom Inhalt des Keimbläschens in Form eines Tropfens habe ich nicht beobachten können, dagegen haben v. BENEDEN wie GREEFF die Zusammensetzung des Keimflecks aus zwei Substanzen und die Veränderungen, welche dieselben bei der Umwandlung des Keimbläschens erfahren, ferner die Bildung des Protoplasmahöckers, das Auftreten der beiden Strahlungen, die Richtungsspindel, die Entstehungsweise der beiden Richtungskörper und des Eikerns nicht erkannt.

Eine grössere Uebereinstimmung ergibt sich zwischen den vorläufigen Angaben FOL's und meinen Beobachtungen. FOL hat gleichfalls die während der Auflösung des Keimbläschens in seiner Nachbarschaft entstehende Doppelstrahlung wahrgenommen und ihr den Namen Amphiaser beigelegt. Auch sah er in einiger Entfernung von derselben noch einen Rest des Keimflecks. Dagegen hat er über die genaueren Veränderungen des Keimflecks und über die Entstehungsweise der Doppelstrahlung keine Mittheilung gemacht. Auch muss ich ihm entgegenreten, wenn er vermuthet, dass sein Amphiaser sich theile und dass nur eine Hälfte desselben den Richtungskörpern den Ursprung gibt. FOL ist hier offenbar durch seine früheren Mittheilungen über Pteropoden beeinflusst. Endlich ist FOL zu einem dem meinen entgegengesetzten Hauptergebniss gelangt, insofern zwischen Eikern und Keimfleck kein genetischer Zusammenhang bestehen soll. Dass ein solcher aber vorhanden ist, ergibt sich, wie ich glaube, aus dem von mir Schritt für Schritt beobachteten Verlauf der Erscheinungen und den hierdurch ermittelten Uebergangsstadien. Es ist dies ein Punct, auf den ich am Schluss dieser Arbeit zurückkommen werde.

Noch einer wichtigen Literaturangabe habe ich an dieser Stelle zu gedenken. In einer vorläufigen Mittheilung theilt GREEFF mit, dass die Eier der Seesterne, wenn sie in Meerwasser gebracht werden, auf parthenogenetischem Wege sich entwickeln, dass er aus unbefruchteten Eiern normale Gastrularlarven erhalten habe. Mir ist es trotz vielfach variirter Versuche nicht gelungen GREEFF's Angaben

bestätigt zu finden. Ich habe kleine Mengen von Eiern aus reifen Ovarien entleert, in grosse Gefässe mit frischem Meerwasser gebracht und sich selbst überlassen. Bei anderen Versuchen erneuerte ich das Wasser von Zeit zu Zeit halb oder brachte den KOCH'schen Durchlüftungsapparat in Anwendung. In allen Fällen war das Resultat das gleiche. Die Eier entwickelten sich bis zur Bildung des Eikerns. Dieser zeigte nach längerer Zeit Veränderungen, welche wohl als pathologische zu deuten sind. Er vergrösserte sich mehr und mehr und erreichte fast den Umfang des früheren Keimbläschens (Taf. VIII, Fig. 20 e), dann begannen nach 10—15 Stunden die Eier abzusterben und zu zerfallen. Nur hier und da habe ich zuweilen unter hunderten von Eiern ein zweigetheiltes angetroffen.

Zu demselben negativen Ergebniss ist FOL gelangt.

Trotzdem ist meiner Ansicht nach hierdurch die Frage nach der parthenogenetischen Entwicklung der Seesterne nicht als erledigt zu betrachten, denn die Angaben GREEFF's sind so bestimmt gefasst, dass man eine Fehlerquelle in seinen Beobachtungen wohl nicht annehmen darf. Namentlich ist von Bedeutung die Angabe GREEFF's, dass die erste Furchung bei befruchteten Eiern nach 1—2 Stunden, bei unbefruchteten aber erst nach 10—12 Stunden erfolgen soll. Zur Entscheidung dieser Frage sind daher weitere Untersuchungen unbedingt erforderlich.

### Die Befruchtung der Seesterneier.

Die künstliche Befruchtung gelingt bei den Eiern der Seesterne leicht, so wie man zur geeigneten Zeit Sperma zu den im Meerwasser reifenden Eiern zusetzt. Als geeignet kann ich den Zeitraum vom Schwund des Keimbläschens bis zur Bildung des Eikerns, also die zweite bis fünfte Stunde nach der Ablage der Eier, bezeichnen. Indessen ergeben sich hier, je nachdem das Sperma nach einer oder nach vier Stunden oder noch später zugesetzt wird, im Verlauf der Befruchtungerscheinungen einige nicht uninteressante Verschiedenheiten. Indem ich mich zur Schilderung derselben wende, beschreibe ich zunächst den Verlauf der Befruchtung an Eiern, deren Richtungsspindel eben fertig gebildet ist und in der Dotterrinde liegt.

Unmittelbar nach dem Zusatz des Sperma zieht sich der Dotter von der Eihaut zurück. Es ist dies das erste und am leichtesten wahrzunehmende Zeichen der eingetretenen Befruchtung. Bald darauf erscheint in der Rinde des Eies an dem Pol, welcher der Spindel



gegentüberliegt, eine kleine homogene Stelle, die sich leicht der Beobachtung entzieht. Im Umkreise zeigt der Dotter eine schwache radiäre Structur (Taf. VII, Fig. 3). Oftmals sah ich in der Verlängerung dieser Strahlung an der Eioberfläche eine zarte Protoplasma-Brücke zur abgehobenen Dotterhaut sich hintüber spannen. Sie bezeichnet offenbar den Ort, an welchem das Spermatozoon in den Dotter eingedrungen ist. Die homogene Stelle wandert langsam nach der Eimitte vor, ohne indessen an Deutlichkeit viel zuzunehmen, sie verharrt in diesem Zustand, so lange als am oberen Eipol die Richtungskörper sich bilden.

Von dem Augenblicke indessen, wo der zweite Richtungskörper sich abgeschnürt hat, verändert sich das Bild (Taf. VII, Fig. 4). Die Strahlung um die homogene Stelle wird zusehends deutlicher. Bald dehnen sich die Radien fast über das ganze Ei aus. Im homogenen Centrum erscheint eine kleine helle Vacuole (Taf. VII, Fig. 1). Eine eben solche wird, von einer kleinen Strahlung umgeben, unter der Austrittsstelle der Richtungskörper bemerkbar. Beide Kernvacuolen vergrössern sich gleichmässig und rücken bis zur gegenseitigen Berührung langsam auf einander zu (Taf. VII, Fig. 2). Sowie sie sich begegnen, platten sie sich gegenseitig ab und verschmelzen alsbald miteinander zu einem etwas ovalen Furchungskern, der mehr in die Mitte des Eies rückt. Indem die zwei Pole des ovalen Kerns zum Mittelpunkt zweier Strahlungen werden, entsteht allmählig die Hantelfigur, wie ich sie von *Toxopneustes lividus* abgebildet habe. Die Theilungsfurche tritt etwa zwei und eine halbe Stunde nach Vornahme der Befruchtung auf und nimmt unterhalb der Richtungskörper ihren Anfang.

In anderen Fällen befruchtete ich die Eier vier Stunden nach ihrer Ablage, also zu einer Zeit, wo der Eikern sich bereits durch Verschmelzung der einzelnen Vacuolen gebildet hatte (Taf. VII, Fig. 5). Auch hier zieht sich der Dotter von der Eihaut zurück und es tritt an der Oberfläche eine kleine Strahlenfigur auf. Während dieselbe aber im zuerst beschriebenen Fall lange Zeit unendlich bleibt, vergrössert sie sich jetzt rasch und rückt nach der Eimitte vor. Gleichzeitig setzt sich auch der Eikern in Bewegung und wandert unter amöboider Veränderung seiner Contouren nach dem Centrum, wo er in die Strahlung aufgenommen wird (Taf. VII, Fig. 7). In der Strahlenfigur ist währenddem eine sehr kleine Vacuole deutlich geworden, welche sich dem Eikern anlegt und nach einiger Zeit mit

ihm verschmilzt (Taf. VII, Fig. 8). Die Zweitheilung erfolgt etwa drei Stunden nach der Befruchtung.

Eine Reihe pathologischer Erscheinungen lässt sich an Eiern beobachten, die vor oder nach dem geeigneten Zeitraum mit Sperma vermischt werden.

Wenn das Keimbläschen noch in Umwandlung begriffen ist, so zieht sich der Dotter von der Eihaut nicht zurück. Auf der Oberfläche erscheinen eine grössere Anzahl homogener Flecke, von denen jeder von einer sehr schwachen Radienstructur umgeben ist. Sie gleichen mithin dem bei normaler Befruchtung hervorgerufenen einfachen Fleck. Während die eben beschriebene Beschaffenheit sich in der Dotterrinde längere Zeit unverändert erhält, nimmt die Umbildung des Keimbläschens ruhig ihren weiteren Verlauf. Es bildet sich eine Richtungsspindel, darauf der erste und der zweite Richtungskörper, die normale Weiterentwicklung hört aber hiermit auf, denn es tritt an derart veränderten Eiern keine Zweitheilung ein, vielmehr wird der Dotter nach einigen Stunden unregelmässig zerklüftet, um dann weiterhin abzusterben und zu zerfallen.

Aehnliche Verhältnisse lassen sich an Eiern beobachten, die etwa 6 Stunden, nachdem sie aus dem Ovarium entleert wurden, befruchtet werden (Taf. VII, Fig. 6). Die Zurückziehung des Dotters von der Eihaut erfolgt entweder nur sehr langsam oder bleibt auch ganz aus. In der Eirinde erscheinen nach einander eine grosse Anzahl isolirter Strahlenfiguren. Die Sternchen rücken zum Theil sehr langsam nach der Mitte des Eies vor und zwei oder drei derselben legen sich dem Eikern an (Taf. VIII, Fig. 16 u. 17). Bei ihnen allen bleibt aber die radiäre Structur nur auf die nächst angrenzenden Dottertheile beschränkt. An einigen Eiern sah ich im Anschluss an diese Erscheinungen den Eikern Veränderungen eingehen, indem er eine ovale bis spindelförmige Gestalt annahm (Taf. VIII, Fig. 16, 17). An den beiden Polen des Ovals fanden sich dann meist zwei Sternchen vor. Auch an derart befruchteten und eigenthümlich veränderten Eiern tritt keine Zweitheilung ein. Dagegen sieht man, wie nach Verlauf einiger Stunden der Dotter in zahlreiche unregelmässige Lappen eingeschnürt und hierdurch in anormaler Weise in grössere und kleinere Stücke zerklüftet wird. Diesen Vorgängen folgt bald der Zerfall der Eier nach.

Die eben geschilderten Verhältnisse lassen sich bei einiger Aufmerksamkeit am lebenden Objecte erkennen. Eine weitere Ergänzung finden dieselben indessen durch Behandlung der Eier mit Rea-

gentien und zwar mit Osmiumsäure und BEALE'schem Carmin. Ich konnte dann wahrnehmen, dass ein kleiner rothgefärbter Körper, ein wirkliches Kernehen, in der Mitte einer jeden Strahlung liegt, umgeben von einem homogenen Protoplasmahof. Dies gilt sowohl für Eier, in denen normaler Weise nur eine Sternfigur in Folge der Befruchtung aufgetreten ist, als auch für jene pathologischen Fälle, in welchen der Dotter von zahlreichen Sternen durchsetzt ist (Taf. VII, Fig. 6).

Die mitgetheilten Befunde deute ich in derselben Weise, wie die vor zwei Jahren von mir am *Toxopneustes lividus* beobachteten Erscheinungen. Bei normalem Verlauf der Befruchtung dringt nur ein Spermatozoon in das Ei ein. Seine nächste Wirkung ist das Zurückziehen des Dotters von der Eihaut. Hierbei spannt sich zwischen der letzteren und dem Ei eine Protoplasmabrücke aus, welche die Stelle anzeigt, wo der Samenfaden durch die Eihülle in das Protoplasma eingedrungen ist. Dann wandelt sich der im Spermakopf enthaltene Kerntheil in ein rundes Kernehen um, welches eine Anziehung auf das umgebende Protoplasma ausübt und sich mit einem homogenen Hof und einem Strahlenkranz umgibt.

Von besonderem Interesse scheint mir nun die bei *Asteracanthion* gemachte Wahrnehmung, dass der Spermakern sich in verschiedener Weise modificirt je nach dem Zeitpunkt, in welchem die Befruchtung vorgenommen wurde. Wenn das Spermatozoon in den Dotter eindringt, ehe der Eikern gebildet ist, so imbibiren sich beide Kerne vor der Verschmelzung gleichmässig mit dem im Plasma vertheilten Kernsaft und bilden zwei Vacuolen von gleicher Grösse (Taf. VII, Fig. 3, 4, 1, 2). Dagegen bleibt der Spermakern ein sehr kleines Körperchen, wenn der Eikern schon vor der Befruchtung sich entwickelt und sich gleichsam des gesammten disponiblen Kernsaftes bemächtigt hat (Taf. VII, Fig. 5 u. 7). Diese beiden Fälle entsprechen Unterschieden, wie sie normaler Weise im Befruchtungsverlauf bei verschiedenen Thieren beobachtet werden. Wie im ersten Falle, vollzieht sich der Vorgang bei den Hirudineen, Mollusken, Nematoden etc., wo die Eier schon zur Zeit der Hervorknospung der Richtungskörper befruchtet werden. Der zweite Fall schliesst sich an die Verhältnisse bei *Toxopneustes lividus* an, wo zwischen der Bildung der Richtungskörper und des Eikerns einerseits und der Befruchtung andererseits ein grösseres Zeitintervall liegt. Das abweichende Verhalten, welches die copulirenden Kerne bei verschiedenen Thieren zeigen, wird somit bedingt durch die

Verschiedenheit des Zeitpuncts, in welchem die Befruchtung eintritt, wie sich dies bei *Asteracanthion* experimentell feststellen lässt.

Das Auftreten zahlreicher Strahlenfiguren in Folge der Befruchtung führe ich auf das Eindringen einer entsprechend grossen Zahl von Spermatozoen zurück und erblicke hierin eine anormale Erscheinung, wie das aus dem gestörten Weiterverlauf der Entwicklung hervorgeht.

Es lässt sich hier die Frage aufwerfen, wodurch es kommt, dass unter normalen Verhältnissen nur ein einziges Spermatozoon vom Ei zur Befruchtung zugelassen wird. Man könnte daran denken, dass in der bei der Befruchtung erfolgenden Abhebung der Eimembran ein Mechanismus gegeben sei, durch welchen das Eindringen nachfolgender Spermatozoen verhindert werde. Dagegen lässt sich aber geltend machen, dass es ganz membranlose Eier gibt, bei denen ein derartiger Mechanismus nicht in Frage kommen kann. Es scheint mir daher einzig und allein das Eiplasma selbst zu sein, welches so lange es lebenskräftig ist, den Eintritt von mehr als einem Spermatozoon abweist. Auf jeden Fall findet diese Erscheinung ihr Analogon in den Copulationsvorgängen niederster einzelliger Pflanzen und Protisten, wo man auch stets nur zwei Zellen sich zum geschlechtlichen Act vereinigen sieht.

Ueber die Befruchtung von *Asteracanthion* hat FOL in der citirten vorläufigen Mittheilung werthvolle Beobachtungen veröffentlicht. Ihm ist es gelungen auch in die ersten Stadien des Befruchtungsactes sich einen Einblick zu verschaffen. Schon zur Zeit wo ein Spermatozoon nur halbwegs die das Ei einhüllende Gallertschicht durchwandert hat, sah er den Dotter wichtige Modificationen darbieten, die ich mit seinen eigenen Worten schildere.

»Bevor irgend eine Berührung zwischen dem Spermatozoon und dem Dotter stattgefunden hat, sammelt sich das Protoplasma des letzteren an einem Punct an, der dem am meisten genäherten Spermatozoon gegenüber liegt und bildet dort eine zarte hyaline Lage, welche den körnigen Dotter bedeckt; dann erhebt sich diese durchscheinende Schicht in ihrer Mitte zu einem Höcker, welcher dem männlichen Element sich nähert. Der Höcker verwandelt sich in einen Kegel, und bald sieht man einen zarten Protoplasmafaden die Verbindung zwischen der Spitze des Kegels und dem Körper des Spermatozoon bilden. Dieser letztere verlängert sich und fliesst so zu sagen in den Dotter. Der Geisselfaden allein bleibt ausserhalb, wo man ihn (wie ich dies schon bei *Toxopneustes* beschrieben und abgebildet habe) noch während einiger Minuten erkennen kann«.

»Die Eintrittsstelle wird zum Mittelpunct einer Strahlung (aster mâle) in deren Mitte ein männlicher Pronucleus sich bildet, der bald mit dem weiblichen Pronucleus verschmilzt«.

Der Höcker, den FOL sich bilden sah, entspricht offenbar der Protoplasmabrücke, die ich auf etwas späteren Stadien zwischen Eihaut und Dotter vorfand und als Eintrittsstelle des Spermatozoon bezeichnet habe (Taf. VII, Fig. 3).

In einem weiteren Punkte dagegen kann ich den Angaben FOL's nicht zustimmen. Er beschreibt, dass während der Bildung des Höckers die oberflächliche hyaline Lage des Eies sich mehr und mehr ausbreitet bis sie den ganzen Dotter einhüllt. Im Augenblick, wo der Zusammenhang mit dem Spermatozoon hergestellt ist, differenzirt sich nach seinen Angaben diese Lage sehr scharf und fängt an sich von der Oberfläche des Eies abzulösen, um eine Dotterhaut zu bilden. Die Differenzirung dieser Membran umgreift bald den ganzen Dotter vom Befruchtungspunct aus, wo eine Art kleiner Krater (die von mir beschriebene Protoplasmabrücke) bleibt. Bei einem sehr reifen und frischen Ei folgen sich alle diese Phänomene mit einer solchen Schnelligkeit, dass der Zutritt zum Dotter jedem Spermatozoon versperrt ist, welches wenige Secunden nach dem ersten anlangt.

Diese Ansicht FOL's kann ich deswegen nicht theilen, weil schon am unbefruchteten Ei eine ganz deutlich wahrzunehmende Membran vorhanden ist. Bei geeigneter Behandlung hebt sich dieselbe in ganzer Ausdehnung vom Dotter ab. Die bei der Befruchtung augenblicklich eintretende Ablösung der Membran hat meiner Ansicht nach ihren Grund in Contractionen des Protoplasma, durch welche Flüssigkeit (Liquor perivitellinus) aus dem Dotter ausgepresst wird, wie dies schon zahlreiche ältere Beobachter ausgesprochen haben. —

Ausser Asteracanthion habe ich von Seesternen noch die Eier von *Astropecten* und *Luidia* untersucht. Auch hier verlieren die Eier, wenn sie vor der völligen Reife in das Meerwasser gebracht werden, ihr Keimbläschen, und es entstehen nach einiger Zeit zwei Richtungskörper und der Eikern. Genauer wurden indessen von mir die einzelnen Vorgänge nicht verfolgt, da hierzu die Eier weniger geeignet sind als diejenigen von *Asteracanthion*.

Jena, 19. Mai 1877<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Nachdem der vorliegende Aufsatz an die Redaction abgesandt war, sind weitere Mittheilungen von H. FOL sur le commencement de l'hénogénie chez divers animaux) erschienen, durch welche eine noch grössere Uebereinstimmung zwischen seiner und meinen Beobachtungen über das Verhalten des Amphiasters (pag. 167) sich ergeben hat.

## Erklärung der Abbildungen.

Tafel VI—VIII. Eientwicklung von Asteracanthion.

Gezeichnet bei Immersion II. Oc. II. (ZEISS).

### Tafel VI.

Umbildung des Keimbläschens und Entstehung der Richtungskörper. Alle Figuren nach lebenden Objecten gezeichnet.

- Fig. 1. Der Reife nahestehendes Ei mit peripherem Keimbläschen.  
*a* weniger quellbarer kleiner Theil des Keimflecks.  
*b* leicht quellbarer grösserer Theil des Keimflecks.
- Fig. 2. Ei 20 Minuten nach der Entleerung aus dem Ovarium. Bildung des Protoplasmahöckers (*P*) und der Vacuole (*V*) im Centrum des Keimflecks.
- Fig. 3. Keimbläschen desselben Eies bei Betrachtung vom oberen Eipol.
- Fig. 4. Ei nach 30 Minuten. Bildung des Doppelsterns (*D*). Verkleinerung des Keimflecks.
- Fig. 5. Ei nach 45 Minuten. Weitere Schrumpfung des Keimbläschens und Verkleinerung des Keimflecks. Wachstum des Doppelsterns (*D*).
- Fig. 6. Ei  $2\frac{1}{4}$  Stunde nach Ablage. Bildung des ersten Richtungskörpers.
- Fig. 7. Ei 2 Stunden nach Ablage mit peripherer Richtungsspindel.
- Fig. 8. Ei von der Oberfläche betrachtet. Abschnürung des ersten Richtungskörpers.
- Fig. 9. Ei  $2\frac{1}{2}$  Stunde nach Ablage. Der erste Richtungskörper ist gebildet.
- Fig. 10. Ei nach 4 Stunden. Die beiden Richtungskörper und der Eikern sind gebildet. *E* Eikern. *N* Nucleolus.
- Fig. 11. Ei nach  $2\frac{1}{2}$  Stunde. Die zweite Richtungsspindel ist wieder vollständig gebildet.
- Fig. 12 u. 13. Ei nach  $2\frac{3}{4}$  Stunde. Bildung des zweiten Richtungskörpers.
- Fig. 14. Ei nach 3 Stunden. Entstehung des Eikerns.
- Fig. 15. Ei nach  $3\frac{1}{2}$  Stunde. Die einzelnen Vacuolen sind zu einer verschmolzen (Eikern).

### Tafel VII.

Die Befruchtungserscheinungen am Ei des Seesterns. Alle Figuren bis auf Fig. 6 nach lebenden Objecten gezeichnet.

- Fig. 1—4. Eier bald nach Bildung der Richtungsspindel befruchtet. Fig. 1 Eikern und Spermakern erscheinen als 2 kleine von Strahlung umgebene Vacuolen.

- Fig. 2. Eikern und Spermakern haben sich gleichmässig vergrössert und sind bis zur Berührung einander genähert.
- Fig. 3. Auftreten der durch den Spermakern verursachten Strahlung in der Dotterrinde kurze Zeit nach der Befruchtung.
- Fig. 4. Die durch den Spermakern verursachte Strahlung ist bis in die Mitte des Eies gerückt.
- Fig. 5. Ei  $4\frac{1}{4}$  Stunde nach der Ablage befruchtet. Die durch den Spermakern verursachte Strahlung hat schon eine weite Ausdehnung erreicht.
- Fig. 6. Ei 6 Stunden nach der Ablage befruchtet. Zahlreiche Strahlungen in der Dotterrinde sichtbar, hervorgerufen durch das Eindringen vieler Spermatozoen. Osmium-Carminpräparat.
- Fig. 7. Ei  $4\frac{1}{4}$  Stunde nach der Ablage befruchtet. Der kleine Spermakern und der grössere Eikern sind dicht zusammengerrückt.
- Fig. 8. Aus Verschmelzung des Sperma- und Eikerns ist der Furchungskern entstanden.

#### Tafel VIII.

Die Figuren sind nach Eiern gezeichnet, die mit Reagentien behandelt wurden.

Den Figuren 1, 2, 5, 11, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20 liegen Osmium-Carminpräparate, den Figuren 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10, 12 Essigsäurepräparate (1—2% Essigs.) zu Grunde. Figur 14 stellt ein unreifes Ei im frischen Zustande dar, bei mittelstarker Vergrösserung gezeichnet

- Fig. 1. Ei 30 Minuten nach Ablage.
- Fig. 2. Keimfleck, welche die Zusammensetzung aus 2 Substanzen deutlich zeigen.
- Fig. 3 u. 4. Ei nach 45 Minuten.
- Fig. 5. Keimfleck von Eiern, die seit 25 Minuten in Meerwasser sich befanden.
- Fig. 6. Ei nach 1 Stunde.
- Fig. 7. Ei mit Richtungsspindel. 2 Stunden nach Ablage.
- Fig. 8—11. Bildung des ersten und zweiten Richtungskörpers.
- Fig. 12. Bildung des Eikerns.
- Fig. 13. Veränderte Keimfleck von Eiern, die seit 35 Minuten in Meerwasser sich befanden.
- Fig. 14. Unreifes Eierstocksei.
- Fig. 15. Richtungsspindel nach Behandlung mit Osmium-Carmin.
- Fig. 16 u. 17. Eikern von Spermakernen umgeben aus pathologisch veränderten Eiern.
- Fig. 18 u. 19. Veränderte Keimfleck von Eiern, die 30—40 Minuten in Meerwasser sich befanden.
- Fig. 20. Eikern.
- a, b, c, d zeigt die Verschmelzung zahlreicher kleiner nucleolusartiger Körnchen zu einem einfachen Korn.
- e Vergrösserter Eikern eines Eies, das 12 Stunden unbefruchtet im Meerwasser lag.





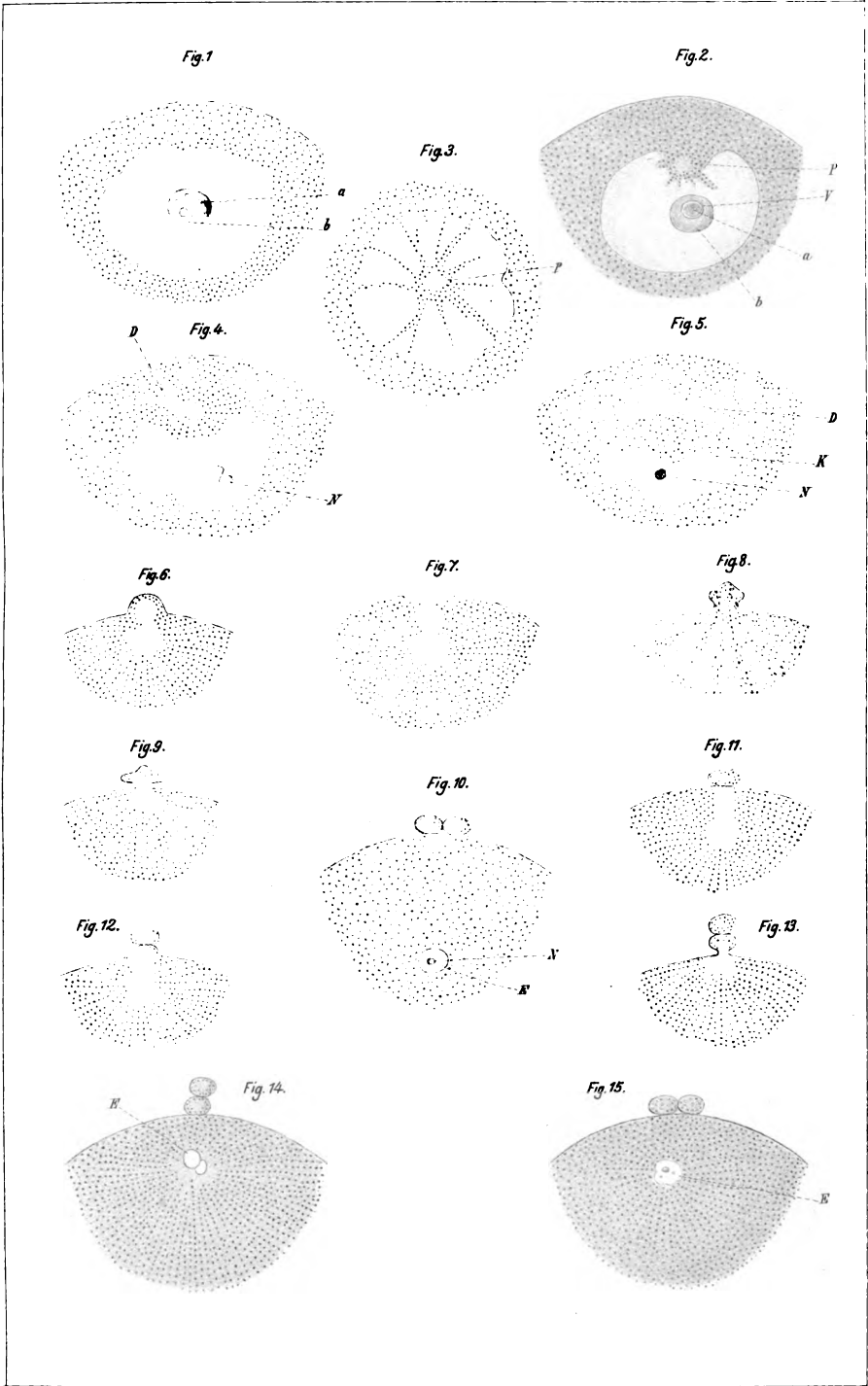




Fig. 1.

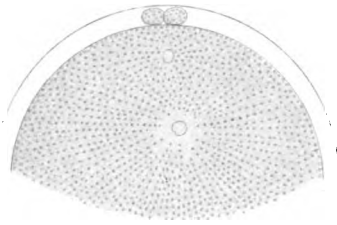


Fig. 2.

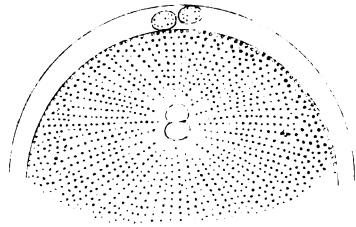


Fig. 3.

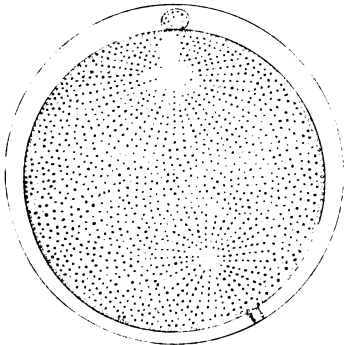


Fig. 4.

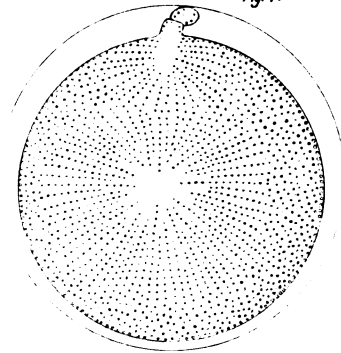


Fig. 5.

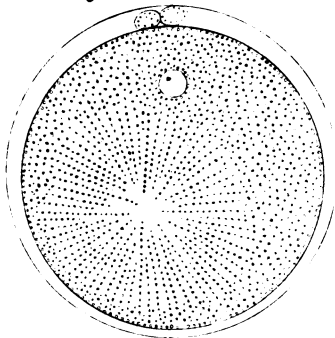


Fig. 6.

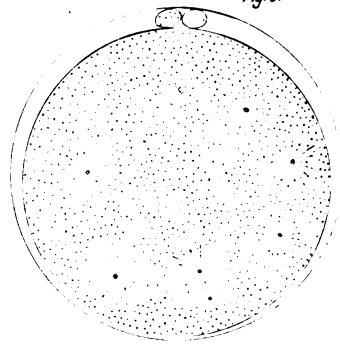


Fig. 7.

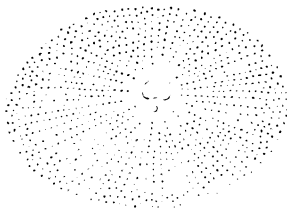
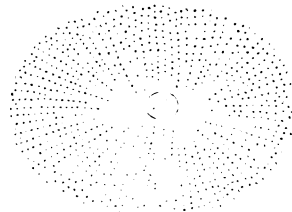
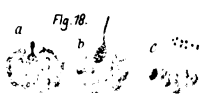
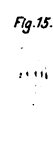
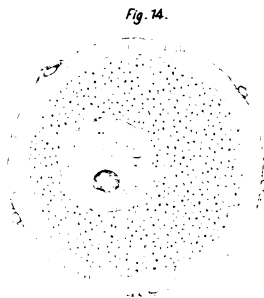
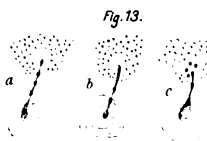
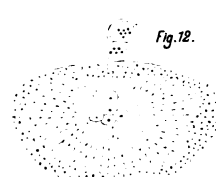
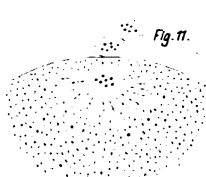
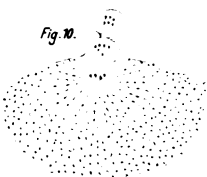
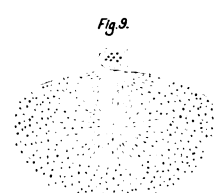
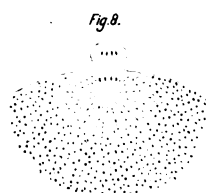
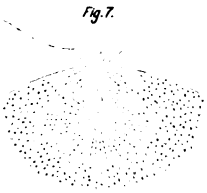
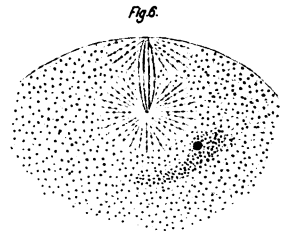
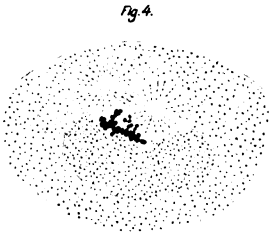
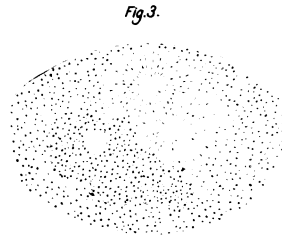
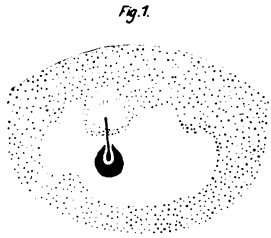


Fig. 8.









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

Von

**Dr. Oscar Hertwig.**

---

Dritter Theil.

---

Mit Tafel IX—XI.

## II. Abschnitt.

Im zweiten Abschnitt dieser Untersuchungen werde ich den Nachweis führen, dass ähnliche Vorgänge, wie wir sie soeben bei *Asteracanthion* kennen gelernt haben, auch in den übrigen Abtheilungen des Thierreichs wiederkehren und dass denselben somit eine fundamentale Bedeutung beigemessen werden muss. Es geschieht dies auf Grund eigener ausgedehnter Beobachtungen, die an Vertretern der verschiedenen Thierstämme angestellt wurden. Hierbei war es mir nur bei einem Theil der Objecte möglich, alle Stadien der ersten Entwicklungsprocesse vollständig zu verfolgen, bei einem andern Theil dagegen musste ich mich mit vereinzelt Beobachtungen begnügen, die gelegentlich gemacht wurden und durch Ungunst der Verhältnisse oder wegen besonderer Schwierigkeit in der Untersuchung nicht vervollständigt werden konnten.

### 1. Ueber die ersten Entwicklungsvorgänge im Ei der Coelenteraten.

In der Abtheilung der Coelenteraten sind unsere Kenntnisse über die Veränderungen des Keimbläschens bei der Eireife, über die Bildung der Richtungskörper und über die Befruchtungserscheinungen in hohem Grade lückenhafte. Zum Theil liegt dies daran, dass

nur sehr wenige Beobachter auf diese Punkte seither ihr Augenmerk gerichtet haben, zum Theil aber auch daran, dass hier die Untersuchung auf nicht unerhebliche Schwierigkeiten stösst.

Was zunächst die Hydroidpolypen betrifft, so hat meines Wissens nach einzig und allein KLEINENBERG<sup>1)</sup> bei Hydra eine Anzahl werthvoller Beobachtungen gemacht. Nach seinen Mittheilungen rückt das Keimbläschen bis dicht an die Oberfläche des Eies und bildet sich hier bis zum vollständigen Schwund zurück. Der Keimfleck erleidet eine Metamorphose, indem er unregelmässig eckig wird und in Stückchen zerfällt. Nach seinem Verschwinden zieht sich das Ei zusammen, indem es eine nicht unbedeutende Menge wasserklarer Flüssigkeit ausstösst, welche sich zwischen seiner Oberfläche und der Eihülle ausbreitet. Regelmässig werden dabei auch ein paar Theilchen der Eisubstanz selbst herausgepresst, kleine Plasmakügelchen, in welchen meist eine Pseudozelle (ein Dotterkorn) eingebettet ist; sie sind entweder in das Gewebe der Hülle eingedrückt oder liegen frei in dem mit Flüssigkeit erfüllten Zwischenraum. KLEINENBERG vergleicht diese Kügelchen den Richtungskörpern und lässt sie für die weitere Entwicklung des Eies ganz bedeutungslos langsam zu Grunde gehen.

BÜTSCHLI<sup>2)</sup> will dieser Deutung nicht beipflichten und erhebt gegen die Vergleichung deswegen Bedenken, weil die Plasmakügelchen bei Hydra ein Dotterkorn einschliessen. Dieser Grund wird indessen hinfällig, da wir jetzt wissen, dass die Richtungskörper durch Knospung entstehen und daher als kleine Zellen recht wohl derartige Einschlüsse enthalten können.

Von Hydroidpolypen habe ich selbst keine Eier untersucht, doch halte ich es nach den Angaben KLEINENBERG's und nach den Befunden, die ich sogleich von andern Coelenteraten mittheilen werde, für ausgemacht, dass Richtungskörper auch hier nicht fehlen.

Ueber die ersten Stadien der Eientwicklung bei Medusen liegen nur wenige Angaben vor. GEGENBAUR<sup>3)</sup> beschreibt bei Lizzia und Occania im reifen Ei ein homogenes Keimbläschen ohne Keimfleck und lässt dasselbe bei der Furchung sich theilen. — FOL<sup>4)</sup>, der an

<sup>1)</sup> KLEINENBERG. Hydra pag. 41—47.

<sup>2)</sup> BÜTSCHLI. Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle etc. pag. 172.

<sup>3)</sup> GEGENBAUR. Zur Lehre vom Generationswechsel und der Fortpflanzung bei Medusen und Polypen pag. 24 u. 28.

<sup>4)</sup> FOL. Die erste Entwicklung des Geryonideneies. Jenaische Zeitschr. Bd. VII.



Geryonia die Verhältnisse am eingehendsten untersucht hat, macht darauf aufmerksam, dass das Keimbläschen des unbefruchteten und des reifen Eies nicht identificirt werden könne, und wirft hierbei die Frage auf, ob der Kern des befruchteten Eies vom Kerne oder vom Kernkörperchen des unbefruchteten abstammt, oder ob diese Gebilde bei der Befruchtung verschwinden, um einer Neubildung Platz zu machen. Ausserdem beschreibt er an einem Pol des Eies in der Hülle constant ein Korn oder Richtungskörperchen und erwähnt, dass er ähnliche Gebilde auch bei andern Coelenteraten beobachtet habe. Endlich hat FOL an diesem Object die bei der Kerntheilung entstehenden Doppelstrahlungen zuerst wahrgenommen. — In der neuesten Arbeit über Medusenentwicklung thut METSCHNIKOFF<sup>1)</sup> des Vorhandenseins von Richtungskörpern keine Erwähnung, und bestreitet er das Vorkommen eines Kerns in den frisch abgelegten Eiern von Geryonia und Polyxenia.

Bei dieser Sachlage waren auf die ersten Entwicklungsstadien der Medusen besonders gerichtete Untersuchungen dringend geboten und wurden dieselben von mir an verschiedenen Arten, an Aeginopsis medit. und Mitrocoma Annae, an Nausithoë albida und Pelagia noctiluca vorgenommen.

Bei den unreifen Eiern liegt das Keimbläschen central und enthält einen einzigen, ansehnlichen Keimfleck<sup>2)</sup>, an dem sich im frischen Zustande, wie bei Asteracanthion, zwei das Licht verschieden brechende Substanzen unterscheiden lassen. Bei der Reife rückt das Keimbläschen bis nahe an die Oberfläche des Dotters und bildet sich hier noch innerhalb des mütterlichen Organismus zurück. An seiner Stelle wird später in der Peripherie des Dotters ein kleiner homogener Kern sichtbar. Die reifen Eier werden bei einem Theil der Medusen ganz nackt abgelegt, bei andern sind sie von einer Gallertmasse umgeben. Es sind dies, wie wir gleich sehen werden, Ver-

---

<sup>1)</sup> METSCHNIKOFF. Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIV.

<sup>2)</sup> Eine Ausnahme macht Eucope polystyla. Nur an jungen Thieren in sehr kleinen Eiern nahm ich einen einzigen Keimfleck wahr, in wenig grösseren war dagegen stets schon eine Mehrzahl vorhanden. Es liess sich hier feststellen, dass die zahlreichen Nucleoli durch Ablösung vom ursprünglichen einfachen Keimfleck entstehen, der uninucleoläre Zustand des Keimbläschens ist mithin bei den Medusen zwar der vorherrschende, aber nicht der ausschliessliche.

schiedenheiten, die für den Nachweis der Richtungskörper von grossem Einfluss sind.

Hüllenlos sind die Eier von *Aeginopsis* und *Mitrocoma*. Dieselben zeigen weder zur Zeit der Ablage noch später eine Bildung, die sich einem Richtungskörper vergleichen liesse, sie stimmen hierin wie in dem Besitz eines Eikerns vollständig mit den Eiern von *Toxopneustes lividus* überein.

Um über die Reifeerscheinungen etwas zu ermitteln, habe ich von zahlreichen Exemplaren von *Aeginopsis* und *Mitrocoma* die Ovarien zerzupft und ist es mir so geglückt wenigstens einige Stadien zu erhalten, aus denen hervorgeht, dass eine Bildung von Richtungskörpern stattfindet. Bei einem Exemplar von *Aeginopsis* isolirte ich aus dem Ovarium einige Eier, die ihr Keimbläschen verloren hatten. Bei zwei derselben sah ich ein Protoplasmakügelchen vom Dotter sich abschnüren, eine Zeitlang der Oberfläche des Eies anhaften und sich dann später ablösen. In seiner Mitte konnte ein kleines Kernchen wahrgenommen werden. Unmittelbar unter der Austrittsstelle dieses Kügelchens tauchte alsbald eine kleine Vacuole auf, die sich rasch vergrösserte und einen runden, deutlich umschriebenen Eikern bildete.

Bei *Mitrocoma* fand ich in den zerzupften Ovarien, obwohl die eingefangenen Thiere reife Eier ablegten, doch stets nur solche mit Keimbläschen vor. Als ich eines Tages in einem Uhrschälchen mit Meerwasser, das vor Verdunstung geschützt war, zerzupfte Ovarien längere Zeit stehen liess, machte ich die Beobachtung, dass auch hier die Eier wie bei *Asteracanthion* im Seewasser reifen. Nach etwa 12 Stunden hatte ein Theil das Keimbläschen verloren und besass dagegen einen oberflächlich gelegenen Eikern. Gleichwohl konnten auch bei diesem Verfahren die einzelnen Umbildungsstadien von mir nicht ermittelt werden. Zum Theil lag dies daran, dass ich über ein geringes Beobachtungsmaterial verfügte, zum Theil daran, dass die Umwandlung einen so beträchtlichen Zeitraum in Anspruch nahm und nicht gleichzeitig bei den einzelnen Eiern verlief. Vielleicht wird bei anderen Medusenarten dieses Verfahren in Zukunft bessere Resultate liefern.

Die von *Aeginopsis* und *Mitrocoma* mitgetheilten lückenhaften Beobachtungen finden eine Ergänzung durch die Thatsachen, die sich bei *Nausithoë* und *Pelagia* mit geringeren Schwierigkeiten ermitteln lassen. Bei beiden Arten werden die Eier bei ihrer Ablage in grösserer oder geringerer Anzahl in eine gemeinsame, mehr oder minder

dicke Gallerte eingehüllt<sup>1)</sup>. Zwischen der Gallerte und der Oberfläche des Dotters bemerkt man einen kleinen mit Flüssigkeit erfüllten Zwischenraum (Taf. IX Fig. 15, Fig. 1—3). In diesem liegen bei Nausithö sowohl als bei Pelagia zwei bis drei Protoplasmakügelchen bei einander. Dieselben besitzen ein helleres Centrum und eine dunklere körnige Rinde. Mit aller Deutlichkeit kann man in ihnen Kerntheile nachweisen, wenn man die Eier mit Osmiumsäure härtet, in BEALE'schem Carmin färbt und dann mit Salzsäureglycerin den überschüssigen Farbstoff auszieht (Taf. IX Fig. 4). Bei diesem Verfahren bleiben die Kerntheile dunkelroth tingirt; die 2—3 Protoplasmakügelchen sind daher kleine Zellchen und gleichen mithin den als Richtungskörper bekannten Gebilden. Bei Pelagia sah ich einen oder mehrere zarte Fäden von den Richtungskörpern zu der Dotteroberfläche gehen. Wenn man Eierklumpen in 2 % Essigsäure einlegt, so wird alsbald die Gallerte gelöst. Von den isolirten Eiern sind dann auch die Richtungskörper abgefallen und wie bei Aeginopsis und Mitrocoma nicht mehr aufzufinden.

Besondere Beachtung verdient die Stelle der Dotteroberfläche, welcher die Richtungskörper anliegen. Denn hier wird man in der Rindenschicht den homogenen Eikern bemerken (Taf. IX Fig. 2e). Derselbe erreicht bei Nausithö einen Umfang von 19  $\mu$ . Er wird rings von den grossen stark glänzenden Dotterkörnern umgeben, welche das Ei so dicht anfüllen, dass das Protoplasma zwischen ihnen nur ein feines Netzwerk bildet. In Essigsäure quellen die Dotterkörner etwas und werden heller. Der Eikern tritt jetzt schärfer contourirt hervor.

<sup>1)</sup> Bei Nausithö sind meist 2—10 Eier in ein Gallertklümpchen eingeschlossen (Taf. IX Fig. 15), bei dessen Untersuchung ich auf eine interessante Erscheinung aufmerksam wurde. In dem Gallertklümpchen befinden sich nämlich ausser den Eiern noch zahlreiche Nesselzellen (z) in gleichmässiger Vertheilung vor. Sie besitzen eine Grösse von 15  $\mu$  und enthalten je eine Kapsel, in welcher ein Nesselfaden aufgerollt ist. Die isolirten Nesselzellen sind vollkommen lebenskräftig, auch wenn sie schon Tage lang im Wasser verweilt haben. Sowie ein Reiz das Gallertklümpchen trifft, schnellen sofort nach allen Richtungen die langen Nesselfäden hervor. Stets beobachtete ich dies bei Zusatz von verdünnter Essigsäure. Es kann wohl kein Zweifel darüber bestehen, dass hier ein eigenthümlicher Schutzapparat vorliegt. Indem die Eier in den Ausführwegen mit Gallerte und Nesselzellen umgeben werden, sind dieselben zu einer eklen Speise umgewandelt, die von den meisten Thieren wohl gemieden werden mag. Ein solcher Schutzapparat scheint bei Nausithö zur Erhaltung der Art erforderlich zu sein, da die Eier gross und undurchsichtig sind und nicht in so grossen Massen, wie zum Beispiel bei Pelagia, abgelegt werden.

Ueber die Bildung der Richtungskörper konnte ich bei Nausithoë Einiges beobachten, indem ich schon in Gallerte eingehüllte Eier einige Zeit vor ihrer Ablage aus weiblichen Thieren durch Zerzupfen isolirte. Bei einem Ei sah ich erst einen Richtungskörper gebildet und den zweiten eben in Bildung begriffen (Taf. IX Fig. 1). Eine Protoplasmapartie erhob sich zu einem Hügel empor und schnürte sich bald an ihrer Basis ab. Das so entstandene Kügelchen blieb durch einen Stiel noch längere Zeit mit dem Dotter verbunden (Taf. IX Fig. 3). Unter der Austrittsstelle war ein kleiner von Dotterkörnern freier Fleck bemerkbar und in diesem bildete sich bald eine kleine Vacuole, die nach und nach zur Grösse des Eikerns anwuchs (Taf. IX Fig. 2).

In den Fällen, wo drei Richtungskörper vorhanden sind (Taf. IX Fig. 2), ist der dritte durch Theilung des erstgebildeten wie bei Nephelis entstanden. Es geht dies aus der biscuitförmigen Beschaffenheit hervor, welche ich einige Male an dem zuerst gebildeten Richtungskörper constatiren konnte.

Ueber den Verlauf der Befruchtung und der Zelltheilung gaben Eier von *Mitrocoma Annae* den gewünschten Aufschluss. Die Eier dieser zierlichen Meduse sind klein, ziemlich durchsichtig, und durchaus homogen, da Dotterkörnchen fehlen. Zur Behandlung mit Reagentien erwiesen sie sich dagegen weniger geeignet.

In einem Glase, in welchem eine männliche und eine weibliche *Mitrocoma* zusammengehalten wurden, beobachtete ich durch einen glücklichen Zufall den Moment der Eiablage. Ich isolirte sofort die Eier und kam bei der Untersuchung derselben zu folgendem Ergebniss.

Kurze Zeit nach der Befruchtung ist neben dem oberflächlich gelegenen Eikern ein zweites kleineres Kernchen entstanden (Taf. IX Fig. 6 s). Obwohl um dasselbe keine Strahlenfigur wahrzunehmen war, glaube ich es doch als einen Spermakern deuten zu müssen, da in einem gleichmässig homogenen Protoplasma eine vorhandene radiäre Structur desselben meist nicht unterschieden werden kann. Im Verlaufe einer halben Stunde vergrössert sich der kleine Körper und erkennt man jetzt deutlicher die zwei an der Berührungsfläche sich abplattenden Kernvacuolen, von welchen die kleinere, der Spermakern, dem grösseren Eikern mützenförmig aufsitzt. Es entspricht dieses Stadium vollkommen dem Befunde, welchen ich bei *Toxopneustes* von der Copulation der 2 Kerne erhalten habe.

Plötzlich verschwinden unter dem Auge des Beobachters die

beiden vacuoligen Gebilde, so dass jetzt das Ei anscheinend kernlos ist. Setzt man indessen Essigsäure an dem Rande des Deckgläschens zu, so tritt mit aller nur wünschenswerthen Deutlichkeit eine fasrige Spindel hervor, um deren Spitzen der Dotter eine strahlige Anordnung besitzt (Taf. IX Fig. 7). Am klarsten ist das Bild in den ersten Stadien der Säureeinwirkung, später leidet es unter der successive zunehmenden dunklen Gerinnung des Dotters. Die Spindel liegt nie im Centrum, sondern ist der Oberfläche des Eies genähert.

Etwa zwei Stunden nach der Befruchtung beginnt die Theilung. Es bildet sich an der Oberfläche des Eies über der Stelle wo die Spindel liegt, eine seichte Furche, die sich allmählig vertieft (Taf. IX Fig. 9). Hierbei entstehen in der Rinde des Eies secundäre kleinere Falten senkrecht zur Theilungsfurche. Wenn diese bis zu halber Tiefe vorgedrungen ist, tauchen in der Nähe der Theilungsebene in jeder Eihälfte eine Anzahl kleiner Vacuolen auf, die sich umbilden und dadurch im frischen Zustand wieder deutlich werdenden Hälften der Kernspindel. Am spätesten wird der Theil des Eies durchgeschnürt, welcher der zuerst entstehenden Furche gegenüberliegt. Hier hängen zuletzt die beiden Eihälften nur durch eine dünne Protoplasmabrücke zusammen.

Am Schlusse dieser Beobachtungen will ich noch einer Veränderung Erwähnung thun, welche der Eikern erleidet, wenn die Eier längere Zeit unbefruchtet im Meerwasser verweilen. Derselbe nimmt dann an Volum wie bei *Asteracanthion* zu und rückt gleichzeitig ganz an die Eiperipherie hervor (Taf. IX Fig. 11 e). Es entsteht hier eine kleine Grube, in welche der Eikern mit einem Theil seiner Kugeloberfläche, die nur noch von einem feinen Protoplasmahäutchen überzogen ist, hineinragt.

Die Resultate, welche bei der Untersuchung der Eier von Medusen erhalten wurden, lassen sich jetzt in folgende Sätze zusammenfassen: Im reifenden Ei rückt das Keimbläschen bis dicht unter die Oberfläche vor und bildet sich hier noch im Ovarium zurück, indem wahrscheinlich aus Theilen seines Inhalts eine Richtungsspindel angelegt wird. Die Bildung der Richtungskörper geschieht noch vor der Ablage und Befruchtung innerhalb der Ausführwege. Bei einem Theil der Medusen, deren Eier keine Hülle besitzen, fallen die Richtungskörper vom Dotter nach ihrer Abschnürung ab und gerathen in die umgebende Flüssigkeit (*Aeginopsis*, *Mitrocoma* etc.), bei andern Medusen (*Pelagia*, *Nausithoë*) werden sie durch eine Gallertschicht, in welche die Eier eingehüllt sind, auf der Dotterober-

fläche festgehalten, so dass sie noch lange Zeit nach der Ablage aufzufinden sind. Alle Eier, welche reif und in das Meerwasser entleert sind, besitzen schon vor ihrer Befruchtung einen kleinen homogenen, an der Oberfläche des Dotters gelegenen Eikern. Mit diesem tritt unmittelbar nach der Befruchtung ein zweiter kleinerer Kern — der Spermakern — in Verbindung, verschmilzt mit ihm und geht mit ihm zusammen in die Spindel über. —

Ueber die ersten Entwicklungsvorgänge im Siphonophorenei ist so gut wie Nichts bekannt. HAECKEL<sup>1)</sup> lässt die reifen Eier noch mit einem Keimbläschen ausgerüstet sein und dasselbe bei der Furchung sich theilen, METSCHNIKOFF<sup>2)</sup> dagegen fand bei den zahlreichen von ihm beobachteten Arten keine Spur desselben, die Ab- oder Anwesenheit des Keimbläschens war ihm stets ein Zeichen, ob er auf das Gelingen der künstlichen Befruchtung rechnen konnte oder nicht. Der dänische Naturforscher MÜLLER<sup>3)</sup> endlich sah bei reifen Eiern von Hippodius das Keimbläschen dicht an der Oberfläche liegen. Es löst sich hier nach seiner Ansicht auf; nur der Keimfleck bleibt erhalten und bildet den kleinen homogenen Kern des reifen Eies, der ganz an die Eiperipherie gerückt ist. Auch über die Befruchtung der Siphonophoreneier hat MÜLLER Angaben gemacht. Bei Hippodius beschreibt er als Micropylhof eine eigenthümliche Bildung, die dem Ei an der Stelle, wo der Kern anzutreffen ist, aufliegt. Er lässt dieselbe bei der Befruchtung eine Rolle spielen. Häufig nämlich erkannte er in ihr 2—3 amöbenähnliche Körperchen, welche er als umgewandelte Spermatozoiden deutet. Meist sah er eins derselben mit einer Spitze den Kern berühren und wie er glaubte, in der Weise denselben befruchten. Eine Weiterentwicklung und Theilung der Eier blieb indessen in allen Fällen aus.

Die von mir angestellten Beobachtungen beschränken sich auf *Physophora hydrostatica* und *Hippodius gleba*.

Einige gegen Ende Februar eingefangene Exemplare von *Physophora* setzten nach einiger Zeit reichlich ihre grossen aber sehr durchsichtigen Eier ab, welche vollkommen hüllenlos sind. Man kann an ihnen eine dünne Rinden- von einer Marksicht unterscheiden (Taf. IX Fig. 10). Die erstere besteht aus feinkörnigem Pro-

1) HAECKEL. Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren 1869.

2) METSCHNIKOFF. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXIV.

3) P. E. MÜLLER. Naturhistorisk Tidsskrift. Bd. 7. 1871.

toplasma, die letztere dagegen schliesst die grossen Dotterelemente ein, die sich gegenseitig abplatten und von einander durch dünne Protoplasmascheidewände getrennt sind. In der Protoplasmarinde ist der  $36 \mu$  grosse, helle und durchaus homogene Eikern (*e*) anzutreffen. Dagegen fehlen am abgelegten Ei die Richtungskörper.

Ich schnitt jetzt vom Siphonophorenstock einige Geschlechtsgemmen ab und verschaffte mir so eine grosse Anzahl von unreifen und reifen Eiern. Bei ersteren liegt das relativ grosse Keimbläschen in der Mitte des Dotters und umschliesst stets einen einzigen grossen Nucleolus (Taf. IX Fig. 13). Derselbe besteht aus einer dünnen Rindenschicht (*n*), welche nach Innen scharf abgegrenzt ist, und aus einer helleren centralen Substanz (*p*). Es hat so den Anschein, als ob der Keimfleck eine grosse Vacuole in seiner Mitte enthielte. In der centralen Partie und in der Rindenschicht erkenne ich die beiden Substanzen wieder, aus welchen sich auch der Keimfleck von Asteracanthion zusammensetzt.

An solchen Eiern, die der Reife nahe stehen, ist das Keimbläschen ganz an die Oberfläche emporgestiegen. Wie es sich hier weiter umbildet, konnte ich nicht ermitteln, da es mir niemals gelang in den ausgeschnittenen Geschlechtsgemmen die wichtigen Umbildungsstadien aufzufinden. Dagegen traf ich reife Eier mit einem peripher gelegenen Eikern in grosser Anzahl. Bekanntlich kommt bei den Physophoriden in der medusoiden Geschlechtsglocke nur ein einziges Ei zur Entwicklung. Dasselbe wird von den dünnen Wandungen der Glocke wie von einer Membran dicht umhüllt, so dass nur ein kleiner Zwischenraum übrig bleibt (Taf. IX Fig. 10 *g*). Mit Constanz finden sich nun in diesem Zwischenraum bei allen Eiern, die einen Eikern besitzen, zwei  $36 \mu$  grosse Protoplasma-Kügelchen (*r*). Sie liegen auf der Dotteroberfläche stets an der Stelle, wo man den Eikern (*e*) wahrnimmt. In ihrer Mitte enthalten sie eine oder mehrere kleine Kernvacuolen, die bei Essigsäurezusatz schärfer umgrenzt werden und dadurch deutlicher hervortreten (Taf. IX Fig. 5). Oft ist das eine dieser Kügelchen durch einen dünnen lamellosen Stiel mit dem Ei noch in Verbindung. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass wir in diesen Gebilden die Richtungskörper des Siphonophoreneies vor uns haben. Dieselben werden bei der Ablage des Eies zugleich mit den Wandungen der medusoiden Glocke abgestreift und sind daher bis jetzt trotz ihrer ziemlich ansehnlichen Grösse noch von keinem Forscher beobachtet worden.

An den Eiern der zweiten Siphonophore, des Hippodius gleba,

habe ich vor zwei Jahren in Villafranca im Mai einige Beobachtungen gemacht und benutze ich hier die damals von mir aufgezeichneten kurzen Notizen, da sie mir geeignet erscheinen die von P. E. MÜLLER beschriebenen, so eigenthümlichen Verhältnisse aufzuklären.

Eine Geschlechtsglocke von *Hippopodius* umschliesst zahlreiche Eier, die sich gegenseitig abplatteten. Auch hier findet man kurze Zeit vor der Eireife das Keimbläschen an der Peripherie vor und wenn dasselbe später geschwunden ist, gewahrt man an seiner Stelle den Eikern, einen kleinen hellen Körper, der ganz oberflächlich liegt und meist auf dem Durchschnittsbild an der Peripherie einen halbmondförmigen Ausschnitt bildet (Taf. IX Fig. 12 e). Aus einer Glocke isolirte ich derartige reife Eier durch vorsichtiges Zupfen mit der Nadel. Dieselben sind, wie schon METSCHNIKOFF erwähnt, von einer dünnen Membran überzogen. Im Umkreis des Eikerns ist die Membran vom Dotter abgehoben und umgrenzt hier einen linsenförmig gestalteten Raum, den Mikropylhof MÜLLER'S (Taf. IX Fig. 12). In diesem beobachtete ich zwei bis drei protoplasmatische Körper (*r*), die eine sehr unregelmässige Form besaßen, bald mehr kuglig, bald langgestreckt waren. So war z. B. einer derselben 19  $\mu$  breit und 57  $\mu$  lang. MÜLLER hat diese Körper für umgewandelte Spermatozoen erklärt, eine Deutung, deren Richtigkeit ich bestreiten muss. Denn ich fand die Körper an Eiern, die aus der Glocke künstlich entleert mit Spermatozoen noch gar nicht in Berührung gekommen waren. Ferner sind die Spermatozoen, wie auch MÜLLER hervorhebt, viel kleiner und anders gestaltet. Eine Quellung derselben ausserhalb des Eies dürfen wir aber wohl nicht annehmen, da etwas derartiges noch in keinem Falle hat beobachtet werden können.

Vor zwei Jahren war mir die Bedeutung der fraglichen Gebilde unklar geblieben; jetzt glaube ich nicht zu irren, wenn ich sie für Richtungskörper erkläre. Dafür spricht ihre Anzahl, ihre Lage über dem Eikern und ihre Grösse. Abweichend von andern Siphonophoren bleiben sie auf der Oberfläche des Dotters nach der Ablage der Eier deswegen noch haften, weil sie durch eine zarte Membran hier festgehalten werden. Die feine Spitze, welche nach MÜLLER meist von einem der vermeintlichen Spermatozoen zum Eikern herantreten und diesen befruchten soll, ist das Protoplasmafädchen, durch welches der zuletzt gebildete Richtungskörper oft noch längere Zeit mit dem Dotter in Verbindung bleibt.



Die künstliche Befruchtung ist bis jetzt bei Hippopodius nur in seltenen Fällen gelungen. Auch mir schlugen alle damals vorgenommenen Versuche fehl. Nie erhielt ich zweigetheilte Eier.

Aehnliche Verhältnisse, wie bei den Medusen und Siphonophoren habe ich auch bei den Ctenophoren nachweisen können. In reifen Ctenophoreneiern fehlt nach den Angaben KOWALEVSKY'S<sup>1)</sup> jedwedes kernartige Gebilde, auch Richtungskörper werden von ihm nicht beschrieben. Desgleichen erwähnt FOL<sup>2)</sup> in seiner Arbeit über Ctenophorenentwicklung weder des einen noch des anderen Gebildes. Den Nachweis, dass im frisch gelegten Ei ein kleiner Kern vorhanden ist, habe ich vor 2 Jahren bei Gelegenheit meiner Untersuchungen über Toxopneustes an einer Beroe geführt. Geeigneter zu derartigen Studien sind die viel kleineren Eier von Gegenbauria cordata, welche ich diesen Winter zu beobachten Gelegenheit hatte. Das vollkommen durchsichtige Ei ist von einer sehr breiten Gallertzone umgeben und zeigt in sehr deutlicher Weise ähnlich wie Physophora eine Sonderung in eine protoplasmatische schmale Rindenschicht und in eine aus Dotterkugeln bestehende Marksubstanz (Taf. IX Fig. 8). Die wasserhellen Dotterkugeln sind im Centrum am grössten, nach der Peripherie kleiner; sie werden nur durch dünne Protoplasmaschichten von einander getrennt; durch gegenseitigen Druck platten sie sich ab, so dass auf dem Durchschnitt hexagonale Figuren entstehen. Mit Constanz bemerkte ich auf der Oberfläche eines jeden Eies zwei nebeneinander liegende kleine Protoplasma-Kügelchen (*r*) von 7,2  $\mu$  Durchmesser. Ein jedes birgt in seinem Innern eine helle Vacuole. Bei Osmium- und Carminbehandlung gerinnt dieselbe und färbt sich intensiv roth. Es sind mithin die beiden Kügelchen kleine kernhaltige Zellen. Hierauf und auf ihr constantes Vorkommen in der Zweifzahl gründe ich ihre Deutung als Richtungskörper. In ihrer Nachbarschaft stiess ich zuweilen noch auf ein drittes Kügelchen, das gleichfalls ein Kernchen umschloss. Seine Bedeutung ist mir unklar geblieben! Vielleicht könnte es ein der Dotteroberfläche anhaftendes Spermatozoon sein. Den Eikern (*e*) habe ich im frischen Zustand nicht wahrgenommen, mit voller Deutlichkeit dagegen an jedem Ei nachgewiesen, das mit Osmium-Carmin behandelt worden war. Er liegt am Uebergang der Rinden- und Markschicht, besitzt

<sup>1)</sup> KOWALEVSKY. Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen. Mémoires de l'Académie impériale de St. Pétersbourg. 1866.

<sup>2)</sup> FOL. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen. Inauguraldiss. Berlin 1869.

einen Durchmesser von  $8\ \mu$  und enthält einen kleinen Nucleolus. Bemerkenswerth ist, dass ich den Eikern selten unterhalb der Richtungskörper sondern in geringerer oder grösserer Entfernung von denselben unter der Eirinde antraf. Er muss also in diesem Fall eine Lageveränderung erlitten haben. Da eine solche bei Asteracanthion u. a. auch eintritt, so kann aus diesem Moment ein Bedenken gegen die Deutung der beiden kernhaltigen Protoplasmakügelchen als Richtungskörper wohl nicht erwachsen.

## 2. Ueber die ersten Entwicklungsvorgänge im Ei der Würmer.

Die Objecte, durch deren Studium in den letzten Jahren unsere Kenntniss von den ersten Entwicklungsvorgängen im Ei besonders gefördert worden ist, waren hauptsächlich aus dem Kreis der Würmer gewählt. Die Eier der Hirudineen, Nematoden und Ascidien gaben hier wichtige Aufschlüsse über die Umbildung des Keimbläschens, über die Bildungsweise der Richtungskörper, über die Copulation zweier Kerne.

An die genannten Arten kann ich als ein weiteres zur Untersuchung recht günstiges Object das Ei von *Sagitta* anreihen. Dasselbe ist schon vor längerer Zeit von GEGENBAUR<sup>1)</sup> und KOWALEVSKY<sup>2)</sup> untersucht worden. Ersterer beschreibt im Centrum des frisch gelegten Eies als Keimbläschen ein isolirbares festes, gelbliches Bläschen, welches keine Keimflecke enthält. Während der Theilung sah er die Dottermolecüle um den Kern in radienförmigen, gegen die Peripherie sich verlierenden Streifen angeordnet. Richtungskörper sind weder von GEGENBAUR noch auch von KOWALEVSKY wahrgenommen worden. Auf die im Februar dieses Jahres erschienene vorläufige Mittheilung von FOL<sup>3)</sup> werde ich in der Darstellung meiner Beobachtungen zu sprechen kommen.

Die Keimbläschen der unreifen Eier von *Sagitta* sind dadurch ausgezeichnet, dass sie an Stelle eines einfachen grossen Keimflecks eine Anzahl kleiner Nucleoli besitzen, die meist der Kernmembran anlie-

<sup>1)</sup> GEGENBAUR. Ueber die Entwicklung der *Sagitta*. Abh. der naturf. Gesellschaft in Halle. 1857.

<sup>2)</sup> KOWALEVSKY. Embryol. Studien an Würmern und Arthropoden. Mémoires de l'Académie de St. Pétersbourg. T. XVI No. 12. 1871.

<sup>3)</sup> FOL. Sur les phénomènes intimes de la fécondation. Comptes rendus 5. février 1877.

gen (Taf. X Fig. 13). Ausserdem lassen sie in ihrem Innern eine netzförmig ausgebreitete Substanz erkennen, in welche grössere und kleinere Körnchen eingestreut sind. Auch hier löst sich das Keimbläschen auf, nachdem es an die Oberfläche des Dotters emporgestiegen ist und zwar noch innerhalb des Ovarium.

Zur Untersuchung mit Reagentien verschaffte ich mir reife noch unbefruchtete Eier, indem ich Sagitten mit prall gefüllten Geschlechtsorganen zerschnitt und allmählig die Geschlechtsproducte aus der Schnittöffnung austreten liess. Die reifen Eier sind ziemlich gross aber vollkommen durchsichtig. Sie bestehen aus kleinen hellen Dotterkügelchen, die dicht aneinander grenzend in ein feines Protoplasmanetzwerk eingebettet sind. Die Oberfläche wird von einer doppelcontourirten, dicht aufliegenden Membran überzogen. Von einem kernartigen Gebilde ist im frischen Zustande auch keine Spur wahrzunehmen. Behandelt man dagegen die Eier mit 2% Essigsäure, so wird in der Dotterrinde ein Bündel glänzender Stäbchen sichtbar (Taf. X Fig. 10 a). Dieselben sind kurz aber verhältnissmässig breit und von einem zum andern Ende gleichmässig beschaffen. Ein Durchschnittsbild senkrecht zur Längsachse des Bündels ergibt einen Kreis von deutlich hervortretenden Körnchen. Wir haben hier eine modificirte Form der Kernspindel vor uns. In welcher Weise dieselbe aus dem Inhalt des Keimbläschens entsteht, konnte von mir nicht ermittelt werden.

An künstlich befreiten Eiern kann man die Bildung der Richtungskörper am lebenden Object leicht verfolgen, man sieht an einer Stelle der Dotteroberfläche einen kleinen Protoplasmahäufel sich emporwölben und abschnüren und nach Ablauf von etwa einer viertel Stunde denselben Vorgang sich wiederholen. Noch vor der Abschnürung des ersten Richtungskörpers hat sich der Dotter von der Eihaut etwas zurückgezogen. Bei aufmerksamer Betrachtung wird man jetzt im Ei an dem Pol, welcher den Richtungskörpern entgegengesetzt ist, eine schwache Strahlung wahrnehmen. Dieselbe verharrt noch längere Zeit in diesem Zustand, erst von dem Augenblicke an, wo der zweite Richtungskörper hervorzuknospen beginnt, wird sie zusehends deutlicher und rückt nach der Eimitte (Taf. X Fig. 11). Bald dringen von hier aus die Radien bis zur Dotteroberfläche vor. So beobachten wir hier dasselbe Phänomen wie bei Asteracanthion. Es scheint als ob das Plasma, wenn es von den Theilungsvorgängen am Richtungskörperpol beherrscht wird, auf den vom Spermakern

ausgeübten Reiz noch nicht in so ausgiebiger Weise wie später reagieren kann.

Der Eikern wird am lebenden Objecte etwa eine viertel Stunde nach der Bildung des zweiten Richtungskörpers sichtbar (Taf. X Fig. 12 e). Er entsteht in einem körnchenfreien homogenen Fleck der Dotterrinde dicht unter der Abschnürungsstelle der Richtungskörper zunächst als eine kleine Vacuole, dann vergrössert er sich und umgibt sich, indem er centralwärts wandert, mit einem Strahlensystem (Taf. X Fig. 11). Gleichzeitig taucht auch in der anderen Strahlung eine kleine Vacuole, der Spermakern, auf. Indem sich beide Kerne gleichmässig vergrössern und sich mit ihren Strahlensystemen vorwärts bewegen, begegnen sie sich in der Eimitte. Sie erreichen jetzt ein jeder einen Durchmesser von  $14 \mu$  (Taf. X Fig. 18). Mit zugespitzten Enden legen sie sich aneinander und nehmen an den Berührungsstellen eine dunklere Beschaffenheit an. Es schien mir als ob die festeren Kernbestandtheile sich hier ansammelten, während die flüssigeren nach den andern Seiten hinwichen. Dann verschwinden beide Kerne und es bildet sich eine Doppelstrahlung aus, in welcher Essigsäure eine Spindel zum Vorschein bringt.

Die hier referirten Beobachtungen stimmen mit den vorläufigen Mittheilungen FOL's überein. Nur wird von ihm die durch Essigsäure nachzuweisende Richtungsspindel und die modificirte Beschaffenheit derselben nicht erwähnt.

Den Resultaten, welche mir die Untersuchung der Sagitteneier geliefert hat, lasse ich eine Anzahl Beobachtungen nachfolgen, die an Eiern von *Alciop*, *Haemopsis* und *Ascidia intestinalis* von mir angestellt worden sind, sich aber nur auf einzelne Stadien in den ersten Entwicklungsvorgängen beziehen.

Ein in einem Glas gehaltenes *Alciop*weibchen hatte vor ihrem Absterben eine grössere Anzahl in Gallerte eingehüllte Eier abgesetzt. Dieselben enthielten in der protoplasmatischen Grundsubstanz grosse dicht gedrängt bei einander liegende Dotterkörner (Taf. X Fig. 15). Nur ein kleiner ovaler Ausschnitt in der Eirinde blieb frei von ihnen und liess das feinkörnige Protoplasma in grösserer Ansammlung zu Tage treten. Bei Zusatz von 2 % Essigsäure erkannte ich in dieser Stelle eine ansehnliche fasrige Richtungsspindel, die in einem Eiradius gelegen mit ihrer einen Spitze an die Dotterperipherie anstiess. Um jede Spitze war eine Strahlung wahrzunehmen. Eine Weiterentwicklung trat an den Eiern nicht ein, auch bot sich später keine Gelegenheit die mitgetheilte Beobachtung weiter zu vervollständigen,

doch lässt sich schon aus ihr der Schluss ziehen, dass auch bei *Alciope* in der von anderen Objecten bekannten Weise Richtungskörper gebildet werden.

Die Eier von *Ascidia intestinalis* erwiesen sich mir als besonders geeignet, um an ihnen die feinere Zusammensetzung des Keimflecks zu untersuchen. Schon sehr junge Eier besitzen hier einen einzigen recht ansehnlichen Keimfleck, an dem sich im frischen Zustand zwei verschiedene Theile leicht unterscheiden lassen. Die Hauptmasse, welche ich Nuclein (*n*) nennen will, ist stärker lichtbrechend und fettig glänzend und umgibt auf dem Durchschnittsbild entweder ringförmig oder halbmondförmig den kleineren helleren kugligen Theil, das Paranuclein (*p*) (Taf. X Fig. 17 *b*). In Essigsäure gerinnt letzteres dunkelkörnig (Taf. X Fig. 17 *c*). Bei Behandlung mit Osmiumsäure und BEALE'schem Carmin in der früher angegebenen Weise färbt es sich rasch und dunkel, so dass es eine Zeit lang als dunkelrothes Kügelchen von der noch ungefärbten, es umschliessenden Hülle abgegrenzt werden kann (Taf. X Fig. 17 *a*).

Von einer Untersuchung der Bildungsweise der Richtungskörper nahm ich Abstand, da *Phallusia mammillaris*, deren Eier wohl am besten zu derartigen Beobachtungen geeignet sind, nur schwer zu beschaffen gewesen wäre. Ausserdem wurde das Vorhandensein von Richtungskörpern schon von FOL in einer vorläufigen Mittheilung gemeldet. Wie aus derselben hervorgeht, sind es nicht die sogenannten Testazellen, in welchen SEMPER die Richtungskörper des Ascidieneies erblickt hat. Während die Testazellen schon im Ovarium entstehen, werden die Richtungskörper erst in einer späteren Zeit gebildet.

Was das dritte der oben namhaft gemachten Objecte, *Haemopsis vorax*, anbetrifft, so veranlassen mich die bei *Asteracanthion* erhaltenen Resultate noch einmal auf einige Befunde zurückzukommen, welche ich bereits früher bei der Untersuchung der Eierstockseier von *Haemopsis* erhalten, aber in der darüber handelnden Schrift nur kurz beschrieben habe.

Wie dort schon hervorgehoben wurde, erhielt ich bei Durchmusterung der reifen Eierstockseier zuweilen auch Bilder von Kernspindeln, die noch nicht die regelmässige Beschaffenheit besaßen, und betrachtete ich dieselben als früheren Bildungsstadien angehörig. Auch machte ich auf eine mir damals auffällige Erscheinung aufmerksam, dass häufig an solchen Präparaten neben einem der beiden Spindelenden noch ein kleines rundes Kügelchen zu bemerken

sei, das sich in Carmin färbe und daher wohl auch als Kerntheil in Anspruch genommen werden müsse. Diese Befunde erhalten jetzt erst ihre wahre Bedeutung, nachdem es mir bei Asteracanthion möglich war, Schritt für Schritt die Umbildung des Keimbläschens zu beobachten. Da ich es damals unterlassen hatte, von diesen Stadien Abbildungen in meine Arbeit mit aufzunehmen, habe ich jetzt noch einige schon früher entworfene Zeichnungen auf Tafel X (Fig. 14 a—c) zusammengestellt.

Man sieht in Fig. 14 zwei Kerntheile nahe beisammen liegen, einen fasrig spindelförmigen und ein Kügelchen, das ich bald von grösserem bald von geringerem Umfang antraf. Beide Gebilde sind entweder von einem hellen Hof (Fig. 14 b) oder von Resten der Keimbläschenmembran (Fig. 14 a) umgeben oder sie liegen ganz im Eidotter (Fig. 14 c). In seltenen Fällen ist der kuglige Kerntheil von der Spindel durch einen grösseren Zwischenraum getrennt, stets fehlt er in Eiern, an denen die Bildung der Richtungskörper beginnt. Diese Bilder entsprechen vollkommen den von Asteracanthion auf Taf. VIII dargestellten Befunden, so dass wir hieraus auf eine weitere Verbreitung der dort an lebenden Objecten beobachteten Vorgänge schliessen können.

### 3. Ueber die ersten Entwicklungsvorgänge im Ei der Echinodermen.

Die an Asteracanthion erhaltenen Resultate veranlassten mich mein erstes Untersuchungsobject, das Ei der Seeigel, noch einmal vorzunehmen. Denn vor zwei Jahren hatte ich hier keine Richtungskörper beobachten können und hatte auf eine Reihe von Befunden gestützt es wahrscheinlich zu machen gesucht, dass der Eikern direct aus dem Inhalt des sich auflösenden Keimbläschens und zwar vom Keimfleck desselben abstammt<sup>1)</sup>. Gegen die Richtigkeit dieser Ansicht wurden von verschiedenen Seiten, von BÜTSCHLI<sup>2)</sup>, STRASBURGER<sup>3)</sup> und namentlich von VAN BENEDEN<sup>4)</sup> Bedenken laut, welche besonders darin gipfelten, dass ich die Richtungskörper bei *Toxopneustes* übersehen habe, dass

1) OSCAR HERTWIG. Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Erster Theil, Morph. Jahrb. Bd. I. pag. 347.

2) BÜTSCHLI. Abhandl. der SENCKENB. naturf. Gesellschaft. Bd. X.

3) STRASBURGER. Ueber Zellbildung und Zelltheilung. 2. Aufl. 1876.

4) VAN BENEDEN. Bulletins de l'Académie royale de Belgique. 2<sup>me</sup> série t. LXI. 1876.

die Richtungskörper ausgestossene Kerntheile seien. Trotzdem hielt ich in meiner zweiten Schrift<sup>1)</sup> an meiner früheren Deutung fest. Denn erstens war es nichts weniger als erwiesen, dass Richtungskörper überall gebildet werden müssen, da an zahlreichen und günstigen Objecten von sorgfältigen Forschern deren keine beobachtet worden waren. Hierbei sprach in hohem Grade zu Gunsten meiner Ansicht der Umstand, dass gerade bei Eiern, in denen ein Eikern oder ein Fortbestand des Keimbläschens beschrieben worden war, auch Richtungskörper nicht bekannt waren.

Zweitens zeigte ich, dass bei Nephelis die Richtungskörper nicht ausgestossene Kerntheile, sondern durch einen echten Theilungsprocess gebildete Zellen sind. Meine älteren und meine neuangestellten Beobachtungen liessen sich daher recht gut vereinigen und standen nicht in Widerspruch zu einander, sowie man annahm, dass die in ihrer Bedeutung vollkommen räthselhafte Bildung der Richtungskörper ein Vorgang ist, der entweder in einzelnen Thier-Abtheilungen in die Eientwicklung eingeschoben oder wenn ursprünglich allgemein vorhanden, in einzelnen Abtheilungen späterhin sich rückgebildet hat.

Ich nahm daher zwei Fälle in der Entstehung des Eikerns an, einen Fall, in welchem der Eikern direct aus der Kernsubstanz des Keimbläschens hervorgeht, und einen zweiten, wo dieser Vorgang durch das Dazwischentreten der Bildung der Richtungskörper weiter complicirt ist.

Zu einem ganz ähnlichen Resultate ist FOL in einer am 5. Februar 1877 erschienenen vorläufigen Mittheilung gelangt<sup>2)</sup>. Auch ihm war es nicht geglückt bei der Untersuchung der Seeigeleier Richtungskörper aufzufinden. Ueber die Genese des Eikerns war er noch zu keinem Resultat gekommen. FOL unterscheidet daher im Thierreich gleichfalls zwei, wie er sagt, wohlbegrenzte Fälle. »Dans le premier cas, qui est celui de l'oursin, l'ovule, au moment de la ponte, est déjà dépourvu de sa vésicule germinative et ne possède qu'un pronucleus femelle; celui-ci se fusionne, par suite de la fécondation, à un pronucleus mâle renfermant la substance du spermatozoaire, et le développement a lieu sans expulsion préalable de corpuscules de rebut. Dans le second cas, qui est celui de la grande majorité des ani-

<sup>1)</sup> Morph. Jahrbuch. Bd. 3.

<sup>2)</sup> FOL. Sur les phénomènes intimes de la fécondation. Comptes rendus. 1877.

maux, l'ovule pondu possède encore une vésicule et souvent une tâche germinative. Ces deux éléments disparaissent et la majeure partie de leur substance est expulsée du vitellus sous forme de corpuscules, le reste entrant dans la composition d'un pronucléus femelle«.

Als ich im December des verflossenen Jahres die Untersuchung an den Seeigeln wieder aufnahm, glückte es mir auch diesmal nicht weder an abgelegten Eiern eine Spur von Richtungskörpern zu entdecken, noch bei Zerzupfung des Ovarium und Durchmusterung zahlreicher Präparate zwischen unreifen und reifen Eiern Entwicklungszustände wie bei *Asteracanthion* aufzufinden. Ich stellte daher den Versuch an, ob nicht vielleicht auch bei den Seeigeln der Reife nahe stehende Eier sich weiter entwickeln, wenn sie in das Meerwasser gebracht werden. Ich legte Ovarienstücke in ein Uhrschälchen und durchmusterte bei schwacher Vergrößerung nach einiger Zeit von den ausgetretenen Eiern diejenigen, welche noch ein Keimbläschen besaßen. Der Versuch glückte. Bei einer Anzahl von Eiern trat in der That eine Weiterentwicklung ein. Indem ich nun solche Objecte isolirte, wurde es mir möglich, bei *Sphaerechinus brevispinosus* sowohl am lebenden Ei die Umwandlung auf dem Objectträger zu verfolgen, als auch einige Entwicklungszustände mit Reagentien zu fixiren, und ich kann den Nachweis führen, dass mir bei meinem früheren Untersuchungsverfahren wichtige Umbildungsstadien nicht zur Beobachtung gekommen sind und dass die von mir früher als wahrscheinlich hingestellte Deutung eine verfehlte ist.

Zunächst habe ich meine frühere Schilderung von der Beschaffenheit des stets in der Einzahl vorhandenen Keimflecks zu ergänzen. Derselbe wird wie bei *Asteracanthion* aus zwei Substanzen zusammengesetzt. Die eine derselben, das Paranuclein ( $p$ ), ist an Volum geringer und liegt als Scheibe dem Nuclein ( $n$ ) auf oder ist als Kügelchen in eine Aushöhlung des letzteren eingebettet (Taf. X Fig. 16  $a-c$ ).

Da ich Eier mit Keimbläschen immer nur in sehr geringer Anzahl antraf, so habe ich die ersten Umbildungsstadien bei *Sphaerechinus brevispinosus* nicht untersucht; meine Beobachtung setzt erst da wieder ein, wo das Keimbläschen bereits geschwunden ist. An solchen Eiern ist am lebenden Object in der Dotterperipherie eine Doppelstrahlung zu erkennen, welche weit grösser und deutlicher ist als bei *Asteracanthion*. Bei Zusatz von Essigsäure kann in der Doppelstrahlung eine langgestreckte Richtungsspindel und in dersel-



ben eine mittlere Verdichtungszone mit Leichtigkeit nachgewiesen werden.

Die Bildung der Richtungskörper wurde an lebenden, in Meerwasser auf dem Objectträger isolirten Eiern im Zusammenhang verfolgt. Sie verläuft in derselben Weise, wie bei *Asteracanthion*, mit dem einzigen Unterschied, dass bei den Seeiegeln die erste und die zweite Richtungsspindel grösser und die Ansammlung homogener Substanz und die Dotterstrahlung beträchtlicher sind. Auch konnten hier ohne Anwendung von Reagentien die verdichteten Partien in der Spindel und die Kerntheile in den Richtungskörpern von der protoplasmatischen Grundsubstanz des Eies unterschieden werden.

Nach der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers bleibt die Hälfte der Doppelstrahlung in der Dotterrinde zurück und es folgt jetzt das Stadium, wo der Eikern entsteht. Dasselbe habe ich nicht verfolgen können, da die isolirten Eier mir zu dieser Zeit unter dem Deckgläschen abstarben und da ich neue Untersuchungen nicht vornehmen wollte. Einem Zweifel kann es ja ohnehin nicht unterliegen, dass die Vorgänge hier ganz dieselben sind, wie ich sie bei *Nepheles*, *Asteracanthion* und zahlreichen andern Objecten beobachtet habe.

Die von VAN BENEDEN und STRASBURGER ausgesprochenen Vermuthungen habe ich somit bestätigen können. Die Bilder, welche vor zwei Jahren von mir beobachtet und als Umwandlungsstadien gedeutet wurden<sup>1)</sup>, sind durch pathologische Veränderung der untersuchten Eier hervorgerufen worden, wie dies auch FOL bemerkt<sup>2)</sup>, sei es in Folge von Druck des Deckgläschens, sei es durch Eindunsten der in geringen Mengen vorhandenen Ovarialflüssigkeit, welche ich damals als indifferentes Medium glaubte anwenden zu müssen.

Es bleibt jetzt noch der Umstand zu erklären, warum bei den Seeiegeln an reifen Eiern die Richtungskörper fehlen, während sie ja an anderen Objecten, wie den Hirudineen, Mollusken etc. noch bei weit vorgeschrittener Furchung nachzuweisen sind. Den Grund glaube ich darin zu finden, dass bei den Seeiegeln die Bildung der Richtungskörper im Ovarium zu einer Zeit erfolgt, wo die Eier noch keine derbe Membran besitzen, sondern allein von der breiten radiär gestreiften *Zona pellucida* umhüllt sind. Die Richtungskörper blei-

<sup>1)</sup> Morph. Jahrb. Bd. I. Taf. X Fig. 3—5.

<sup>2)</sup> FOL. Archives des sciences physiques et naturelles de Genève. 1877.

ben daher nach ihrer Hervorknospung mit dem Ei in keinem weiteren Zusammenhang, sondern gerathen in die umgebende Ovarialflüssigkeit. Hieraus erklärt es sich, dass dieselben bei den Seeigeln wie in so manchen andern Fällen bis jetzt vermisst worden sind.

Fast gleichzeitig und unabhängig von mir hat FOL<sup>1)</sup> auf Grund erneuter Untersuchungen, welche er an den Ovarialeiern von Sphaerechinus vorgenommen hatte, die Richtungskörper bei den Seeigeln entdeckt. Derselbe sah indessen nur einen einzigen Richtungskörper sich bilden, da ihm die Eier in der Untersuchungsflüssigkeit abstarben. Endlich sind noch in jüngster Zeit von Psammechinus miliaris<sup>2)</sup> zwei Richtungskörper durch GIARD in einer vorläufigen Mittheilung beschrieben worden.

An den Eiern der Seeigel habe ich noch eine Reihe physiologischer Experimente angestellt, auf die ich hier kurz eingehen will. So habe ich erstens die Frage untersucht, wie lange die Eier, im Meerwasser aufbewahrt, noch befruchtungsfähig bleiben und wie in pathologischen Eiern die Befruchtungerscheinungen sich gestalten. Hierbei bin ich zu folgenden Ergebnissen gelangt.

Nach 6—8 Stunden entwickelten sich fast alle Eier mit wenigen Ausnahmen normal. Der Dotter zog sich von der Membran sofort bei der Befruchtung zurück und nach etwa 2 Stunden erfolgte regelrechte Zweitheilung. Nach 16 und selbst nach 24 Stunden trat bei einem Theil der Eier noch normale Weiterentwicklung ein. Indessen blieb hier die Eihaut der Dotteroberfläche meist anhaften oder hob sich nur wenig von ihr ab. Erst im Laufe des zweiten Tages waren alle unbefruchteten Eier im Meerwasser abgestorben.

Die mitgetheilten Versuche zeigen, dass die Seeigeleier nach ihrer Ablage noch lange Zeit befruchtungsfähig sind. Sie unterscheiden sich hierdurch von den Eiern vieler anderer Thiere, so z. B. von den Eiern von Asteracanthion, mancher Mollusken wie Mytilus, die einige Stunden im Meerwasser liegend sich nicht mehr normal entwickeln.

Das Absterben der Eier erfolgt bei den Seeigeln allmählig und kann man bei Toxopneustes ähnliche Erscheinungen wie bei Asteracanthion beobachten, wenn die Spermatozoen mit pathologischen

1) FOL. Sur le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Archives des sciences physiques et naturelles. Genève 1877.

2) GIARD. Sur les premiers phénomènes du développement de l'oursin Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences. 9. April 1877.

Eiern zusammentreffen. Statt eines tauchen jetzt 2, 4 und mehr Strahlensysteme im Dotter auf. Das in seinen Lebensenergieen geschädigte Protoplasma setzt dem Eindringen zahlreicher Spermatozoen keinen Widerstand mehr entgegen. Es entstehen anomale Kernfiguren verschiedener Art. Der Dotter zerklüftet in unregelmässiger Weise und zerfällt dann bald. Schon vor zwei Jahren habe ich auf solche anomalen Fälle aufmerksam gemacht und sie in gleicher Weise erklärt<sup>1)</sup>. Dieselben sind jetzt auch von FOL beobachtet und auf das Eindringen zahlreicher Spermatozoen zurückgeführt worden.

Zweitens möchte ich noch auf den Einfluss, welchen verschiedene Temperaturgrade auf die ersten Entwicklungsvorgänge in der Eizelle ausüben, die Aufmerksamkeit hinlenken. Derselbe ist ein ziemlich beträchtlicher. Als ich in Villafranca im Mai Seeigeleier untersuchte, beobachtete ich schon nach Ablauf einer Stunde Zweitheilung. In Messina dagegen, wo im Januar und Februar die Temperatur im Zimmer auf 10 und 6 Grad sank, nahmen die Vorstadien zur Theilung 2 bis 3 Stunden in Anspruch. Die Entwicklung war daher hier um mehr als das Doppelte verlangsamt. Eine systematische Prüfung der Frage, in welcher Weise verschiedene Temperaturgrade auf die Zelltheilung und namentlich auf die einzelnen Stadien der Kernmetamorphose einwirken, dürfte gewiss werthvolle Beiträge zur Anbahnung eines tieferen Verständnisses der Theilungsprocesse liefern.

#### 4. Ueber die ersten Entwicklungsvorgänge im Ei der Mollusken.

Die Mollusken sind auf ihre embryonale Entwicklung von sehr zahlreichen Forschern untersucht, das Vorhandensein und die Bildung der Richtungskörper, welche meist erst einige Zeit nach der Eiablage eintritt, ist hier besonders häufig beobachtet worden. Auch über die schwieriger zu beobachtenden Vorgänge im Innern des Eies haben wir durch die Untersuchungen BÜTSCHLI's über Gastropoden und durch die Schriften FOL's über Pteropoden und Heteropoden wichtige Aufschlüsse erhalten. Ich kann dieselben ergänzen durch Beobachtungen, die an einer grösseren Anzahl von Arten vorgenommen wurden. Die Vertreter verschiedener Abtheilungen, einige Arten von Lamellibranchiaten (*Tellina*, *Cardium* und *Mytilus*), Landgastropoden, eine

---

<sup>1)</sup> Morph. Jahrb. Bd. I. Separatabdruck. pag. 37—38.

Gymnbranchie (Phyllirhoë) Heteropoden und Pteropoden wurden nach einander in das Bereich meiner Untersuchungen gezogen.

In erster Linie theile ich einige Beobachtungen mit, die ich über den feineren Bau des Keimflecks an einigen Lamellibranchiaten und Landgastropoden angestellt habe. Schon LEYDIG<sup>1)</sup> und FLEMMING<sup>2)</sup> haben hier auf einige interessante Thatsachen aufmerksam gemacht. LEYDIG beschrieb bei *Cyclas cornea* eine Zusammensetzung des Keimflecks aus zwei Theilen, wodurch derselbe eine achtförmige Gestalt erhält. FLEMMING beobachtete das Gleiche bei den Najaden und machte zuerst über die chemisch-physikalischen Eigenschaften der beiden Theile Angaben, die ich vollkommen bestätigen kann.

Bei *Unio pictorum*, einem Object, das zu derartigen Untersuchungen sehr geeignet ist, enthält das Keimbläschen einen Nucleolus von ganz beträchtlichen Dimensionen. Die eigenthümliche Form desselben fällt jedem Beobachter sogleich in die Augen (Taf. IX Fig. 16 b). Einem kugligen Hauptkörper ( $n$ ) von 15  $\mu$  Grösse sitzt ein kleinerer halbkugliger Theil ( $p$ ) von 5—6  $\mu$  Durchmesser fest auf und unterscheidet sich von ihm durch ein grösseres Lichtbrechungsvermögen und eine grössere Durchsichtigkeit. Beide Körper sind deutlich von einander abgegrenzt. Ihre Verschiedenheit tritt noch deutlicher hervor, wenn man Reagentien, sei es Essigsäure sei es färbende Mittel in Anwendung bringt. In 2—5 % Essigsäure quillt der grössere kuglige Theil sehr stark um das doppelte und mehr und wird hierbei ganz durchsichtig, so dass seine Contouren kaum noch wahrzunehmen sind (Taf. IX Fig. 16 a); die ihm aufsitzende kleine Halbkugel dagegen quillt in etwas geringerem Maasse und ist als dunkler und scharf begrenzter Körper noch deutlich zu unterscheiden. Wenn man jetzt dem Präparat essigsäures Kali zusetzt, so schrumpfen die in Essigsäure gequollenen Kernmassen wieder und nehmen ihre frühere Form an (Taf. IX Fig. 16 c). Bei Anwendung von noch stärkeren Essigsäuren löst sich der grössere Theil des Keimflecks vollständig auf, während der kleinere noch erhalten bleibt. Will man auch diesen zum Verschwinden bringen, so muss man eine weitere Concentration der Säure eintreten lassen.

Der Keimfleck von *Unio* besitzt daher zwei chemisch verschie-

<sup>1)</sup> LEYDIG. Ueber *Cyclas cornea*. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1855.

<sup>2)</sup> FLEMMING. Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitzungsber. der Kais. Akademie zu Wien. 71. Bd. 3. Abth. 1875.

dene Eiweisskörper. Von diesen besteht der in Essigsäure stärker quellende und leichter auflösbare, um mich der bei Asteracanthion angewandten Ausdrücke zu bedienen; aus Nuclein, der weniger quellbare und resistenter Körper dagegen aus Paranuclein. FLEMMING bezeichnet den letzteren (*p*) als Haupttheil, den ersteren (*n*) dagegen als Nebentheil. Er verbindet mit dieser Benennung die Hypothese, dass der Nebentheil ein constantes Quellungsproduct des Haupttheils, des eigentlichen Nucleolus sei, eine Auffassung, auf deren Berechtigung ich hier nicht näher eingehe, da ich nach der Richtung keine eigenen Untersuchungen vorgenommen habe.

Wie bei Anwendung von Essigsäure, so unterscheiden sich die beiden Bestandtheile des Keimflecks auch in ihrem Verhalten gegen Färbungsmittel. Auch diesen Punct hat FLEMMING bei den Najaden schon festgestellt. Wenn man Eier mit 1% Osmiumsäure behandelt und dann mit BEALE'schem Carmin tingirt, so zieht das Paranuclein den Farbstoff rascher und stärker an. Bei längerer Einwirkung des Carmins gleicht sich der Unterschied mehr aus, kann aber wieder hervorgerufen werden, wenn man mit schwach ammoniakalischem Wasser das Präparat auswäscht. Es gibt dann das Nuclein seinen Farbstoff eher als das Paranuclein ab.

Denselben Bau, wie bei Unio, zeigt der Keimfleck bei *Tellina* (Taf. X Fig. 1), mit dem Unterschied, dass der aus Paranuclein bestehende Theil kleiner ist. Das Gleiche ist bei den Eiern unserer Landpulmonaten der Fall (Taf. IX Fig. 14 *a—d*). Der Keimfleck erreicht hier eine ganz ausserordentliche Grösse und lässt für gewöhnlich keine Zusammensetzung aus zwei Theilen erkennen. Dies rührt daher, dass das Paranuclein (*p*) eine sehr kleine, flache Scheibe bildet, die an Volum dem grossen anderen Theil (*n*) gegenüber fast verschwindet und oft auch in eine grubenförmige Vertiefung desselben eingebettet ist (Fig. 14 *c, d*). Der Keimfleck muss, um beide Theile erkennen zu lassen, günstig gelagert sein in der Weise, dass man den kleinen Körper seitlich dem grossen ansitzen sieht. Leichter wird die Unterscheidung, wenn bei Zusatz von Essigsäure das Nuclein gequollen ist und die resistenter Körper aus Paranuclein bestehende Scheibe allein als dunkles kleines Körperchen aus dem Inhalt des Keimbläschens hervortritt. —

Nach diesen Bemerkungen über den Bau des Keimflecks bespreche ich die Bildungsweise der Richtungskörper, die bei *Mytilus*, bei *Cymbulia* und *Tiedemannia*, bei *Phyllirhoë* und *Pterotrachea*, Schritt für Schritt verfolgt wurde.

Die Untersuchung von *Mytilus* hielt ich für besonders geboten, weil gerade durch das Studium der Lamellibranchiaten die Ansicht gewonnen und begründet worden war, dass der Richtungskörper der ausgestossene Keimfleck ist. Es war dies zuerst durch LOVEN<sup>1)</sup> in seinem vielfach citirten Aufsatz über *Mollusca acephala* auf Grund ausgedehnter Untersuchungen an *Modiolaria*, *Cardium*, *Patella* und *Solen* geschehen. Nach diesem sorgfältigen Forscher soll das Keimbläschen eine verschwommene Gestalt annehmen, an die Oberfläche rücken und hier den Keimfleck als Richtungskörper austreten lassen. Diese Angaben LOVEN's würden wohl nicht eine so grosse Bedeutung gewonnen haben, wenn man bei der Verwerthung derselben einen späteren Zusatz auch berücksichtigt hätte. Hier erklärt LOVEN, dass er die Entstehung der Richtungskörper aus dem Keimfleck nicht beobachtet sondern nur erschlossen habe, weil das Ei keinen andern ihnen gleichenden Theil zu enthalten schiene, und fügt selbst hinzu, seine Deutung möge gelten, bis eine bessere gegeben werde.

Indem ich hinsichtlich der übrigen Literatur auf die ausführliche Zusammenstellung FOL's<sup>2)</sup> verweise, hebe ich nur das eine noch hervor, dass alle Beobachter einstimmig ein kernloses Entwicklungsstadium im Ei der Lamellibranchiaten beschreiben.

Reife unbefruchtete Eier von *Mytilus* konnte ich mir in den Monaten October und November mit Leichtigkeit verschaffen. Wenn ich eine Anzahl vom Fischmarkt bezogener Thiere in Gläser mit Meerwasser isolirte, so konnte ich bei einigen derselben die Entleerung ihrer Geschlechtsdrüsen nach einiger Zeit beobachten. Es wurden hierbei die Eier in einem Strahl stossweise aus dem Oviduct durch die halb geöffneten Schalen in das umgebende Wasser ausgetrieben.

Die Eier sind ausserordentlich klein, trotzdem aber im lebenden Zustand zur Erkennung der Kerntheile im Dotter wenig geeignet, weil das Protoplasma durch kleine glänzende Körnchen in hohem Grade getrübt ist. — Das frisch gelegte Ei wird von einer festen doppelt contourirten und glatt aufliegenden Membran umschlossen. Da es sein Keimbläschen bereits verloren hat, scheint es, wenn man sich mit der Untersuchung im frischen Zustand schon begnügen wollte, kernlos zu sein. Man wird indessen bald sein Urtheil än-

<sup>1)</sup> LOVEN. Archiv f. Naturgeschichte 1849.

<sup>2)</sup> FOL. Études sur le développement des Mollusques 1875.

dern, sowie man die Eier in geeigneter Weise mit Reagentien behandelt. Ich kann hier folgendes Verfahren empfehlen. Man übergiesse die Eier mit 1 oder 2 % Essigsäure und bringe sie nach einer viertel Stunde in absoluten Alkohol und nach einiger Zeit in ziemlich concentrirtes Glycerin. Hierdurch gewinnt der Dotter einen genügenden Grad von Durchsichtigkeit und die Kerntheile treten meist recht deutlich hervor.

An allen frisch gelegten Eiern kann in ihrer Peripherie oder nahe derselben eine kleine Richtungsspindel nachgewiesen werden, um deren beide Spitzen eine schwache Dotterstrahlung sich vorfindet (Taf. X Fig. 2a). Die feinen Spindelfasern sind in ihrer Mitte zu einem glänzenden Korn angeschwollen. Ausserdem liegt in der Nähe dieses Gebildes meist noch ein von der übrigen Dottersubstanz verschiedenes Kügelchen (b), das in der Grösse von  $3\mu$  zu  $5\mu$  variirt und zuweilen auch in zwei Hälften getheilt auftritt. Man kann schwanken, ob es ein besonders beschaffenes Dotterelement oder ein aus Kernsubstanz bestehender Theil ist. Da indessen das Kügelchen einige Zeit nach der Befruchtung verschwunden ist und die Befunde auffallend an die bei *Asteracanthion* und *Nephele* erhaltenen erinnern, so glaube ich mich für das letztere entscheiden zu müssen. Wir würden mithin im frisch gelegten Ei von *Mytilus* auch noch zwei aus dem Inhalt des Keimbläschens stammende Kerntheile antreffen, eine Spindel und einen in beständiger Abnahme begriffenen kugelförmigen Rest des Keimflecks. In diesem Zustand verharrt das Ei, wenn es nicht befruchtet wird, und verliert schon nach wenigen Stunden seine Entwicklungsfähigkeit.

Die künstliche Befruchtung ist bei *Mytilus* leicht ausführbar. Eine unmittelbare Folge derselben ist die schon nach 15 Minuten beginnende und rasch ablaufende Bildung der Richtungskörper. Sie kann daher leicht im Zusammenhang verfolgt werden. An der Stelle, wo die Spindel liegt, ist am lebenden Objecte ein fast ganz körnchenfreier Fleck zu bemerken. Aus diesem bildet sich an der Peripherie des Eies ein Hügelchen (Taf. X Fig. 7) und durch Abschnürung der erste Richtungskörper, welcher die doppelt contourirte Eimembran bruchsackartig emporhebt (Taf. X Fig. 8). Ihm folgt bald 40 Minuten nach der Befruchtung der zweite Richtungskörper nach, der in gleicher Weise entsteht. Beide sind der Kleinheit des Eies entsprechend von sehr geringem Umfang und kann namentlich der an zweiter Stelle gebildete leicht übersehen werden, da er später oft plattgedrückt als linsenförmiger Körper in einem Grübchen

der Dotteroberfläche liegt (Taf. X Fig. 3). Beide sind fast ganz homogen und enthalten nur vereinzelt Dotterkörnchen.

Was die im Innern der Zelle sich abspielenden Vorgänge anbetrifft, so verkürzt sich am Beginn der Hügelbildung die Spindel, verbreitert sich dagegen und nimmt eine eiförmige Gestalt an (Taf. X Fig. 7). Mit ihrer peripheren Hälfte füllt sie das Protoplasmahügelchen fast vollständig aus. Hierbei spaltet sich die mittlere Verdichtungszone in zwei Hälften, die auseinanderrücken und nahe an die zwei Pole des eiförmigen Körpers zu liegen kommen.

Von den eben beschriebenen Stadien habe ich eine Reihe lehrreicher Präparate noch dadurch erhalten, dass ich mit Osmiumsäure behandelte und mit BEALE'schem Carmin gefärbte Eier durch Salzsäureglycerin aufhellte. Während das Protoplasma sich fast vollkommen entfärbt, bleiben die Verdichtungszone dunkel gefärbt, so dass sie mit ausserordentlicher Deutlichkeit zu erkennen sind. So findet man nach der Abschnürung des ersten Richtungskörpers zwei Kreise von 5—7 aus Kernsubstanz bestehenden Kügelchen, den einen Kreis in der Mitte des Richtungskörpers, den zweiten unter ihm in der Eirinde (Taf. X Fig. 8). Nach der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers ist die Kernsubstanz dann weiter in drei untereinanderliegende Theile gesondert (Taf. X Fig. 3). Zuweilen erkannte ich auch noch bei der erwähnten Behandlung in einiger Entfernung vom Richtungskörperpol im Dotter ein einziges dunkel gefärbtes Kügelchen (*s*), umgeben von einer matten Strahlung. Dasselbe ist, wie sich gleich zeigen wird, der Spermakern.

Von hier ab kann man wieder, wie in so vielen andern Fällen, die Erscheinung beobachten, dass die ursprünglich mehr dichten Kerntheile sich mit Kernsaft reichlich imbibiren und dadurch den Anblick von Vacuolen im Protoplasma gewinnen. Am lebenden Object bemerkt man bald nach der Hervorknospung des zweiten Richtungskörpers unter ihm einen hellen Fleck in der Dotterrinde und gleichzeitig einen zweiten gleichbeschaffenen Fleck im Centrum des Eies, man sieht dieselben sich vergrössern (Taf. X Fig. 4), auf einander zu rücken und verschmelzen, dann undeutlich werden und bald darauf eine Doppelstrahlung sich ausbilden.

Während dieser centralen Vorgänge ändert das Ei auch äusserlich seine Form in überaus charakteristischer und eigenartiger Weise. Zur Zeit wo die Doppelstrahlung entsteht, bildet sich am vegetativen Ei-



pol<sup>1)</sup> eine Hervorwölbung, so dass das Ei eine herzförmige Gestalt gewinnt. Man kann an ihm drei Höcker unterscheiden: zwei seitliche und einen mittleren am vegetativen Pol hervorspringenden. Dann beginnt die Theilung, indem unterhalb des Richtungskörpers eine Einschnürung sich bemerkbar macht (Taf. X Fig. 5); dieselbe verläuft aber nicht mitten durch das Ei hindurch, sondern schräg zu dem langgestreckten Kern; sie halbirt daher nicht das Ei sondern schneidet nur den einen seitlichen Lappen ab. So geht aus der ersten Furchung, welche als *inaequale* bezeichnet wird, eine kleine animale und eine grössere vegetative Zelle hervor. Letztere zeigt noch eine Zeit lang die Einschnürung, durch welche sie in einen grösseren und kleineren Lappen abgetheilt ist. Während die Einschnürung allmählig verschwindet, legen sich die kleine und grössere Zelle mit ihren Berührungsflächen glatt aneinander (Taf. X Fig. 6), und nehmen eine jede eine halbkugelförmige Gestalt an.

Eine zweite Abtheilung der Mollusken, in welcher ich die ersten Entwicklungsvorgänge in der Eizelle verfolgt habe, sind die Pteropoden. Hier fand ich in den Eiern von *Tiedemannia Neapolitana* und *Cymbulia Peronii* Objecte, welche zur Beobachtung im lebenden Zustand recht geeignet sind. Ueber dieselben hat FOL<sup>2)</sup> vor zwei Jahren schon eingehendere Studien angestellt. Seine Resultate lassen sich indessen in manchen Puncten nicht unter das Schema bringen, das wir uns jetzt auf Grund ausgedehnterer Untersuchungen zu entwerfen berechtigt sind.

Nach FOL lässt sich im abgelegten Ei der Pteropoden beim Zusatz von Essigsäure eine einfache Strahlung inmitten einer am animalen Eipol befindlichen Ansammlung von homogenem Protoplasma nachweisen. Dieselbe theilt sich später in 2 Sterne, von denen einer auch ferner das Centrum des Protoplasma einnimmt, während der andere die Oberfläche erreicht und einen Richtungskörper bildet. Ein vom peripheren Stern im Ei zurückbleibender Theil mischt sich nach und nach mit dem Rest des Protoplasma. Der zweite grössere Stern dagegen lässt in seiner Mitte eine Vacuole entstehen; neben dieser tauchen zwei bis drei weitere auf; die Vacuolen verschmelzen und bilden den Kern des befruchteten Eies. Nie sah FOL zwei Körper

<sup>1)</sup> Im Anschluss an andere Forscher bezeichne ich den Pol des Eies, an welchem die Richtungskörper gebildet werden, als animalen und den entgegengesetzten als vegetativen. FOL gebraucht hierfür die Ausdrücke, *pol formatif* und *pol nutritif*.

<sup>2)</sup> H. Fol. *Études sur le développement des Mollusques* 1875.

hintereinander aus dem Dotter austreten. sondern immer einen einzigen, der sich bald darauf theilt.

Diese Angaben, nach welchen die Entstehung der Richtungskörper und des Furchungskerns bei den Pteropoden in etwas abweichender Weise verlaufen würde, kann ich nur zum Theil bestätigen.

Die in einer Gallertschnur abgelegten Eier von *Cymbulia* und *Tiedemannia* stehen gewöhnlich alle auf derselben Entwicklungsstufe und werden in dem Stadium abgelegt, wo das Keimbläschen geschwunden ist, die Bildung der Richtungskörper aber noch nicht begonnen hat.

Der hauptsächlichliche Inhalt des Eies sind dicht gedrängt bei einander liegende, in ein Protoplasmanetzwerk eingebettete Dotterkörner (Taf. XI Fig. 5, 9, 15, 16). Dieselben fehlen nur in einem kleinen Ausschnitt der Eiperipherie, wo sich eine Ansammlung von homogenem Protoplasma in Form einer biconvexen Linse vorfindet (Taf. XI Fig. 15). Das Protoplasma umschliesst eine Kernspindel, die mit ihrem einen Ende an die Oberfläche angrenzt. Von Strahlungen sind im frischen Zustand nur geringe Spuren zu sehen, wie dies überall bei körnchenfreiem Protoplasma der Fall ist.

Die Bildung der Richtungskörper beginnt einige Zeit nach der Eiablage und vollzieht sich in der bekannten Weise (Taf. XI Fig. 15). Wenn der erste Richtungskörper hervorgeknospt ist, bleibt er noch durch einen dünnen Strang mit der Mutterzelle in Verbindung. Nach kurzer Ruhepause folgt ihm der zweite Richtungskörper nach. Derselbe entsteht aber nicht, wie FOL angibt, durch Theilung des ersten. sondern genau ebenso, wie ich es bei *Nephelis*, *Asteracanthion*, *Mytilus* etc. beobachtet habe. Es ergänzt sich wieder die Spindelhälfte, welche nach der ersten Knospung im Ei geblieben ist, wie sich durch Reagentien feststellen lässt, zu einer vollständigen Spindel. Dann entsteht unterhalb des ersten Richtungskörpers ein homogener Protoplasmahäufel. Dieser wird cylinderförmig (Taf. XI Fig. 16) und schnürt sich darauf als Kügelchen vom Ei ab. — An unserem Object muss hierbei noch besonders hervorgehoben werden, dass die Verdichtungszone der Spindel in dem sehr klaren Protoplasma auch ohne Behandlung mit Reagentien als eine Reihe dunkelglänzender Körnchen oder kurzer Stäbchen unterschieden werden können.

Bald nach der Entstehung der Richtungskörper erscheint unter ihrer Austrittsstelle ein Häufchen kleiner Vacuolen, die mehr und mehr anwachsen, untereinander verschmelzen und so den

Eikern (*e*) bilden (Taf. XI Fig. 9, 17 *b*, *a*). Gleichzeitig wird in einiger Entfernung eine isolirte vacuolenartige Stelle, der Spermakern (Taf. XI Fig. 9 *s*) sichtbar. Von demselben konnte ich einen Faden (*f*) ausgehen sehen und durch das homogene Protoplasma bis zur Dottergrenze verfolgen, wo er zwischen den nicht durchsichtigen Körnern verschwand. Auch der Spermakern vergrössert sich rasch und tritt an den Eikern heran, wobei ihm der feine Faden nachfolgt. Beide Kerne erreichen an der Oberfläche des Eies den ganz beträchtlichen Durchmesser von  $28 \mu$  (Taf. XI Fig. 5 u. 17 *a*).

Von dem Sichtbarwerden der beiden Kerne an hat an dem animalen Eipol die Ansammlung von dotterfreiem Protoplasma beträchtlich zugenommen. Die Dotterkörner werden immer mehr nach der entgegengesetzten Eihälfte zusammengedrängt (Taf. XI Fig. 5). Der Eihalt scheidet sich in der Weise noch mehr in einen grösseren dotterhaltigen Theil und eine diesem aufliegende durchsichtige Protoplasmascheibe, welche die beiden conjugirten Kerne enthält. Im Innern der letzteren haben sich jetzt kleine Nucleoli in grösserer Anzahl ausgeschieden (Taf. XI Fig. 17 *a*, *b*). Ferner ist der feine Faden, den ich früher zwischen den Dotterkörnern verschwinden sah, in grosser Ausdehnung sichtbar geworden (Taf. XI Fig. 5 *f*). Von den beiden Kernen aus kann man ihn durch Heben und Senken des Tubus verfolgen und in mehrfach geschlängeltem Verlauf den homogenen Kugelabschnitt durchsetzen sehen.

Von der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers bis zum Beginn der Eitheilung verläuft ein Zeitraum von fast zwei Stunden. So kommt es, dass die beiden Kerne längere Zeit unverändert dicht unter der Oberfläche beobachtet werden.

Das erste Anzeichen der weiter eintretenden Veränderungen geben uns die Nucleoli des Ei- und Spermakerns. Dieselben zerfallen in Häufchen kleiner Körner, die sich beiderseits von der Conjugationsfläche ansammeln (Taf. XI Fig. 5). Dann sieht man an zwei gegenüberliegenden Puncten dieser Fläche zwei matte Strahlensysteme auftauchen, die schon von FOL beschrieben worden sind. Plötzlich werden die Contouren der beiden Kerne undeutlich und es verschwinden rasch die beiden hellen vacuolenartigen Räume, indem sich offenbar das umgebende Protoplasma mit dem Kernsaft mischt. Der animale Pol des Eies besteht jetzt aus einer gleichartigen Protoplasmanmasse, in welcher man in einiger Entfernung von einander zwei Strahlensysteme noch eben erkennen kann. Ausserdem ist auch der oben beschriebene vielfach geschlängelte Faden noch vorhanden.

Nach einer halben Stunde etwa nach der Umbildung der conjugirten Kerne macht sich unterhalb der zwei Richtungskörper die Theilungsfurche bemerkbar. Dieselbe durchschneidet allmählig zuerst die homogene Protoplasmascheibe und dringt von hier langsam in den aus Dotterkörnern bestehenden Theil vor. Die Theilung verläuft hier genau ebenso, wie es vom Ei einer Meduse, wo die Kernspindel gleichfalls nicht die Eimitte einnahm, beschrieben wurde. Es entstehen zwei Hälften, an denen man wie an der Mutterzelle einen protoplasmatischen und einen dotterhaltigen Theil unterscheidet. In ersterem treten gleich nach oder noch während der Theilung die Tochterkerne hervor, die rasch anschwellen und wiederum einen sehr beträchtlichen Umfang erreichen.

Wenn wir auf die mitgetheilten Beobachtungen einen Rückblick werfen, so finden wir in der Bildung der Richtungskörper und der zwei verschmelzenden Kerne keine Abweichung von dem an andern Objecten beobachteten Verlauf der Vorgänge. Dagegen sind wir auf eine interessante Erscheinung aufmerksam geworden, die nur im Ei von *Cymbulia* und *Tiedemannia* von mir gesehen wurde. Ich meine den feinen dünnen Faden, der von dem Spermakern ausgeht. Es scheint mir für denselben keine andere Erklärung möglich zu sein, als dass er der Geisselfaden des in das Ei eingedrungenen Spermatozoon ist. Hierfür spricht auch die Untersuchung reifer Spermatozoen aus der Samenblase. Dieselben sind von ganz ausserordentlicher Länge, so dass sie bei starker Vergrößerung zahlreiche Gesichtsfelder einnehmen. Sie gleichen hierin dem vielfach geschlängelten Faden im Ei. Der Befruchtungsvorgang bei *Tiedemannia* und *Cymbulia* wird sich daher in der Weise vollziehen, dass vor oder während der Ablage des Eies das befruchtende Spermatozoon am vegetativen Eipol eindringt, zwischen den Dotterkörnern eine Zeit lang verborgen bleibt und darauf während der Abschnürung der Richtungskörper nach dem entgegengesetzten Eipol vordringt. Hier wird der Spermakern durch Aufnahme von Kernsaft als eine kleine Vacuole deutlich. Der von ihm ausgehende Faden kömmt in immer grösserer Ausdehnung in den dotterfreien Eitheil zu liegen, an dem sich immer mehr homogenes Protoplasma anhäuft. Später wird der Geisselfaden während und noch nach der Zweitheilung aufgelöst.

In dieser Beobachtung finde ich einen weiteren Beweis für meine Ansicht, dass der Kerntheil des befruchtenden Spermatozoon die morphologische Grundlage für den Spermakern der Eizelle liefert.

Die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern von *Pterotra-*

chea, einer Heteropode, und von Phyllirhoë, einer Gymno-branchie, stimmen so vollständig überein, dass ich sie gemeinsam behandeln werde.

Bei den genannten Arten werden die Eier in grösserer Anzahl in einer Gallertschnur abgelegt, in welcher sie in einer Reihe in ganz regelmässiger Weise angeordnet sind. In jeder Schnur sind die einzelnen Eier nicht gleichalterig, sondern stehen, da sie successive abgelegt werden, auf verschiedenen Entwicklungsstufen. An dem zuerst ausgeschiedenen Ende der Gallertschnur liegen die ältesten und am entgegengesetzten Ende die jüngsten Eier. Die letzteren besitzen, wenn man eine Schnur von der Genitalöffnung des eierlegenden Weibchens ablöst, wie schon GEGENBAUR<sup>1)</sup> hervorgehoben hat, noch ihr Keimbläschen.

Im frischen Zustande eignen sich die Eier von Pterotrachea und Phyllirhoë zur Untersuchung sehr wenig. Denn ihr Protoplasma ist mit grossen fettglänzenden Dotterkörnern dicht gefüllt und daher ziemlich undurchsichtig. Dagegen werden die Eier, wenn man sie in 2 % Essigsäure einlegt, recht brauchbare Objecte. Es quellen bei dieser Behandlung die Dotterkörner ein wenig und werden vollkommen durchsichtig. Infolge dessen treten zwischen ihnen die geronnenen feinen Protoplasmafäden in netzförmiger Anordnung zu Tage (Taf. XI Fig. 1 u. 2). Meine folgenden Mittheilungen beziehen sich allein auf derartig behandelte Objecte.

Wenn man das Keimbläschen, welches das Centrum des frisch gelegten Eies noch einnimmt, genauer untersucht, so vermisst man in demselben nucleolusartige Bildungen (Taf. XI Fig. 1 u. 2). Dagegen lässt sich in seinem Inhalt, der in Folge der Essigsäureeinwirkung dunkelkörnig geronnen ist, ein faseriger Körper von Spindelgestalt unterscheiden. Zuweilen nimmt derselbe gerade die Mitte des Keimbläschens ein (Taf. XI Fig. 2), meist aber liegt er etwas excentrisch (Taf. XI Fig. 1). Er besitzt gerade denselben Durchmesser wie das Keimbläschen und berührt daher mit seinen beiden Spitzen zwei Pole desselben. An den Berührungspunkten ist die Kernmembran aufgelöst und das Protoplasma ringsum in Radien angeordnet. Mit andern Worten: An Stelle der Nucleoli liegt im Keimbläschen des frisch abgelegten Eies von Phyllirhoë und Ptero-

---

<sup>1)</sup> GEGENBAUR. Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. 1855. pag. 180.

trachea eine Kernspindel mit zwei Strahlensystemen um ihre beiden Spitzen.

An wenig älteren Eiern wird die Membran des Keimbläschens ganz aufgelöst (Taf. XI Fig. 3). Die Spindel ist hierdurch frei geworden und liegt noch von einem Theil des geronnenen Kernsaftes umgeben im Centrum des Dotters. Von hier rückt sie allmählig nach dem animalen Eipol empor und lagert sich in der Richtung eines Eiradius. Da wo sie mit ihrem peripheren Ende an die Oberfläche des Dotters anstösst, ist die Rindenschicht desselben nabelförmig eingezogen (Taf. XI Fig. 8). Während die Spindel ihre Lage verändert, haben die Reste des Kernsaftes, welche sie noch einhüllten, mit dem umgebenden Protoplasma sich gemischt. An Essigsäurepräparaten ist daher die dunkelkörnige Substanz in der Umgebung der Spindel geschwunden.

Bei der Bildung der Richtungskörper, welche sich an dieses Stadium anschliesst, treten uns genau die gleichen Erscheinungen wie an anderen Objecten entgegen. Ich übergehe sie daher und verweise nur auf die in Taf. XI dargestellten Figuren 10—12. Bemerkenswerth ist, dass die zweite Richtungsspindel an Grösse hinter der ersten weit zurückbleibt (vergl. Figur 8 mit Fig. 11).

Wenn die Richtungskörper hervorgeknospt sind, treten in der Eizelle bei Pterotrachea und bei Phyllirhoë zwei Kerne in der Form zweier kleiner Vacuolen auf — der Eikern und der Spermakern (Taf. XI Fig. 7). Der erstere wird in der Eirinde sichtbar und entwickelt sich aus der centralen Hälfte der zweiten Richtungsspindel. Der Spermakern wird gleichzeitig in einiger Entfernung von ihm beobachtet. Beide Kernchen sind gemeinsam von strahlenartig angeordnetem Protoplasma umgeben. Sie vergrössern sich, während die Strahlung abblasst und erreichen etwa denselben beträchtlichen Umfang wie im Ei der Pteropoden (Taf. XI Fig. 4 und 13). Darauf scheidet sich im Inhalt des conjugirten Ei- und Spermakerns bei Pterotrachea je ein grösserer Nucleolus (Taf. XI Fig. 4), bei Phyllirhoë deren zahlreichere aus (Taf. XI Fig. 13). Die Existenz dieser Nucleoli ist aber nur von kurzer Dauer. Denn sie verschwinden wieder, wie bei Cymbulia, einige Zeit vor Beginn der Eifurchung.

Nach dem Verschwinden der Nucleoli entwickelt sich an der Berührungsfäche der conjugirten Kerne an zwei entgegengesetzten Polen je eine Strahlung im angrenzenden Protoplasma (Taf. XI Fig. 14 a, b). Dann schwindet die Scheidewand der beiden Kerne

und man sieht in dem so entstandenen gemeinsamen Raum eine Anzahl feiner Fasern sich zwischen den beiden Strahlungen ausspannen (Taf. XI Fig. 14 a). Auf einem weiteren Stadium mischt sich der Inhalt der grossen Kernvacuole, welcher die Spindel umhüllt und meiner Ansicht nach nur noch den Kernsaft enthält, mit dem umliegenden Protoplasma. Hierdurch kommt die relativ kleine Spindel mit ihren beiden Strahlungen frei in den Dotter zu liegen.

Während der zuletzt beschriebenen Vorgänge hat das Ei seine Form verändert. An seinem vegetativen Pole hat sich eine Schicht von dotterfreiem Protoplasma angesammelt (Taf. XI Fig. 4). Dieselbe erhebt sich alsbald zu einem lappenförmigen Vorsprung (v), der bis zur beginnenden Theilung etwas an Grösse zunimmt. Es erinnert dies an die Formveränderungen, welche bereits vom Mytilusei beobachtet wurden.

Von den mitgetheilten Befunden verdienen wohl diejenigen am meisten Beachtung, welche über die Entstehung der Richtungsspindel handeln. Indem sie uns zeigen, dass dieses Gebilde im Keimbläschen selbst seinen Ursprung nimmt, ist der Nachweis geführt, dass zwischen den einzelnen Kerngenerationen ein ununterbrochener Zusammenhang herrscht.

Zur Zeit wo ich mit den vorliegenden Untersuchungen beschäftigt war, hat FOL eine Schrift: sur le développement des Hétéropodes<sup>1)</sup> veröffentlicht und in derselben auch Beobachtungen über die Bildung der Richtungskörper und des Furchungskerns mitgetheilt.

FOL beschreibt, dass bei *Firoloides* der Kern schon bei den im Uterus befindlichen Eiern schwindet, aber noch vor der Ausstossung der Richtungskörper vorübergehend wieder erscheint. Es geschieht dies in der Weise, dass der Inhalt des Eies sich in zwei Sphären sondert, in eine äussere dotterhaltige und in eine innere protoplasmatische. Dadurch dass sich die letztere ihrer Hauptmasse nach mit einer Membran umgibt, entsteht wieder ein centraler Kern. An diesem beschreibt FOL ähnliche Veränderungen, wie ich sie vom Keimbläschen von *Pterotrachea* geschildert habe: Bildung von zwei Strahlensystemen und von BÜTSCHLI'schen Fasern und darauf erfolgende Auflösung des alten Kerns. Aus der so freigewordenen Doppelstrahlung lässt er durch Theilung den ersten Richtungskörper

<sup>1)</sup> FOL. Sur le développement embryonnaire et larvaire des Hétéropodes. Arch. de Zool. exp. et gén. Vol. V.

entstehen; die im Ei verbliebene einfache Strahlung lässt er dann weiterhin sich wieder zu einer Doppelstrahlung ergänzen und aus ihr den zweiten Richtungskörper in derselben Weise wie den ersten hervorgehen. Hierauf hat er gleichfalls die Bildung zweier getrennter Kernvacuolen und ihre Verschmelzung beobachtet.

Durch seine Untersuchungen kommt FOL zu dem Ergebniss, dass der Kern des Eies vor der ersten Theilung zweimal mit dem umgebenden Protoplasma verschmilzt und zweimal sich wieder individualisirt. Er erklärt es für einen vollständigen Irrthum zu glauben, dass der Kern persistirt und durch Theilung in die Kerne der Furchungskugeln übergeht.

Wie aus dem gegebenen Referate ersichtlich ist, liegen zwischen FOL's und meinen Beobachtungen und Deutungen bei vielfältiger Uebereinstimmung auch tiefgreifende Differenzpuncte vor. Eine weitere Besprechung glaube ich indessen noch unterlassen zu müssen, da FOL auf eine ausführlichere Arbeit verwiesen und daher Vieles in der besprochenen Schrift nur angedeutet hat.

Jena, den 12. Juni 1877.



## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel IX.

Alle Figuren mit Ausnahme von 12 und 15 bei Imm. II. Oc. 1 gezeichnet.

- Fig. 1—3. Eitheile von Nausithoë. Verschiedene Entwicklungsstadien der Richtungskörper. Nach dem lebenden Object gezeichnet.
- Fig. 4. Richtungskörper von Nausithoë mit Osmiumsäure, BEALE'schem Carmin und Salzsäureglycerin behandelt.
- Fig. 5. Richtungskörper von Physophora hydrostatica nach Behandlung mit Essigsäure.
- Fig. 6. Eihälfte von Mitrocoma Annae mit copulirendem Ei- und Spermakern (*e* u. *s*). Nach dem lebenden Object gezeichnet.
- Fig. 7. Eihälfte von Mitrocoma Annae mit Kernspindel. Essigsäurepräparat.
- Fig. 8. Ei von Gegenauria cordata mit Eikern (*e*), zwei Richtungskörpern (*r*) und einem dritten Kügelchen (*x*) von unbekannter Bedeutung. Osmiums.-Carminpräparat.
- Fig. 9. Ei von Mitrocoma Annae bei Beginn der Theilung. Die Tochterkerne werden am lebenden Object wieder sichtbar.
- Fig. 10. Theil eines Eies von Physophora hydrost. mit Eikern (*e*) und zwei Richtungskörpern (*r*). Das Ei wird fast unmittelbar von der Glockenwandung (*g*) umhüllt. Nach dem lebenden Object gez.
- Fig. 11. Theil eines Eies von Mitrocoma Annae, welches längere Zeit unbefruchtet im Meerwasser gelegen hat. Auf der Oberfläche ist eine Grube entstanden, in welche der vergrösserte Eikern (*e*) zur Hälfte hineinragt. Nach dem lebenden Object gez.
- Fig. 12. Theil eines Eies von Hippopodius bei schwächerer Vergrößerung gezeichnet. Man sieht den Eikern (*e*) und zwei Richtungskörper (*r*).
- Fig. 13. Keimfleck aus dem an die Oberfläche gerichteten Keimbläschen von Physophora hydrostatica. Besteht aus Nuclein (*n*) und Paranuclein (*p*).
- Fig. 14 *a—d*. Keimfleck aus Keimbläschen von Helix pomatia. Sie bestehen aus zwei auch äusserlich getrennten Substanzen, aus Nuclein (*n*) und Paranuclein (*p*).
- Fig. 15. Gallertklumpen mit zwei Eiern von Nausithoë albida und mit zahlreichen Nesselzellen (*z*). Schwache Vergrößerung.
- Fig. 16 *a—c*. Keimfleck aus dem Keimbläschen von Unio pictorum.
- a.* nach Behandlung mit 5% Essigsäure. Das Nuclein (*n*) ist stark gequollen.
- b.* in Jodserum. Dem Nuclein (*n*) sitzt ein halbkugliger Körper aus Paranuclein (*p*) auf.

c. der durch 5% Essigsäure gequollene Keimfleck (*a*) ist durch Zusatz von Kali aceticum wieder geschrumpft.

### Tafel X.

Alle Figuren bei ZEISS Imm. II. Oc. 1 gezeichnet. In Fig. 11 ist der Eiumfang bedeutend verkleinert.

- Fig. 1. Eierstocksei von *Tellina* mit centralem Keimbläschen. Der Keimfleck setzt sich aus zwei Theilen (*n* u. *p*), Nuclein und Paranuclein, zusammen. Osmium-Carminpräparat.
- Fig. 2. Ei von *Mytilus* unmittelbar nach der Ablage mit zwei Kerntheilen, einem spindelförmigen (*a*) und einem Kernkugeln (*b*). Essigsäurepräparat.
- Fig. 3. Ei von *Mytilus* nach der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers. Osmium-Carminpräparat mit Salzsäureglycerin behandelt. Man sieht die Kerntheile der Richtungskörper, die Kernsubstanztheile (*e*), welche den Eikern bilden und den Spermakern (*s*).
- Fig. 4. Ei von *Mytilus* mit Ei und Spermakern. Essigsäurepräparat.
- Fig. 5. Ei von *Mytilus* bei Beginn der Zweitheilung mit dem Vorsprung (*v*) am vegetativen Pol. Nach dem lebenden Object gez.
- Fig. 6. Zweigetheiltes Ei von *Mytilus*.
- Fig. 7. Ei von *Mytilus*. Beginnende Bildung des ersten Richtungskörpers. Essigsäurepräparat.
- Fig. 8. Ei von *Mytilus* mit einem Richtungskörper. Osmium-Carminpräparat mit Salzsäureglycerin behandelt.
- Fig. 9. Ei von *Mytilus* mit einem Richtungskörper und der zweiten Richtungsspindel. Essigsäurepräparat.
- Fig. 10. Theil eines reifen Eies von *Sagitta* aus dem Ovarium. In der Peripherie liegt die Richtungsspindel (*a*). Essigsäurepräparat.
- Fig. 11. Befruchtetes Ei von *Sagitta* mit zwei Richtungskörpern (*r*) und dem Ei- und Spermakern. Nach dem lebenden Object gez.
- Fig. 12. Theil eines Eies von *Sagitta* nach der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers. Der Eikern (*e*) wird sichtbar. Nach dem lebenden Object gez.
- Fig. 13. Keimbläschen eines *Sagitteneies*.
- Fig. 14 *a*—*c*. Uebergangsstadien bei der Bildung der Richtungsspindel von *Haemopsis*. Man sieht neben einander einen fasrigen, spindelförmigen (*a*) und einen kleinen kugligen Kerntheil (*b*).
- 14 *a*. Essigsäurepräparat mit Resten der Membran des Keimbläschens.
- 14 *b* u. *c*. Osmium-Carminpräparat. In *b* bilden Reste des Keimbläschens noch einen Hof um die Spindel.
- Fig. 15. Ei von *Alciop*e mit der Richtungsspindel. Essigsäurepräparat.
- Fig. 16 *a*—*c*. Keimflecke aus dem Keimbläschen von *Sphaerechinus brevisp*. Osmium-Carminpräparate. Man sieht die Zusammensetzung aus Nuclein und Paranuclein.
- Fig. 17 *a*—*c*. Keimflecke aus jungen Eiern von *Ascidia intestinalis*. *p* Paranuclein. *n* Nuclein.

- 17 a. Osmium-Carminpräparat.
- 17 b. Frischer Zustand.
- 17 c. Osmium-Essigsäurepräparat.

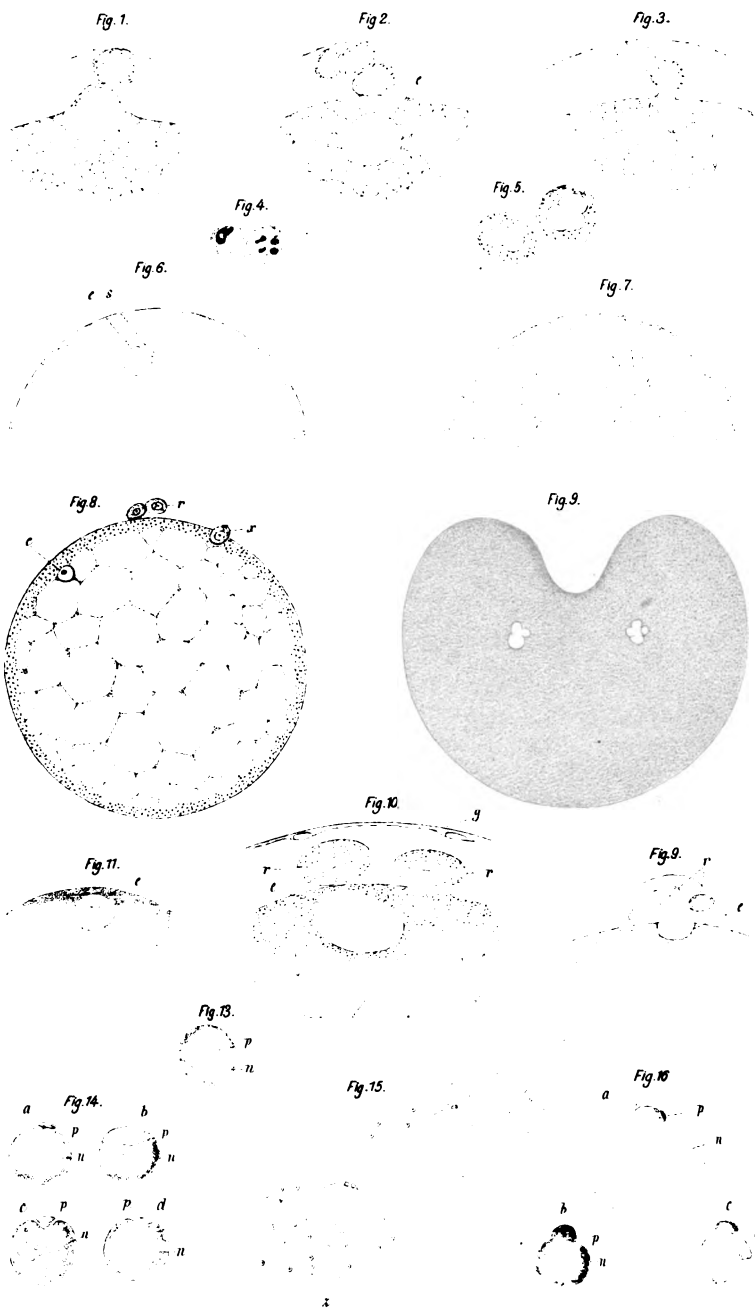
Fig. 18. Copulirender Ei- und Spermakern vom Sagittenei. Nach dem lebenden Object gez.

Tafel XI.

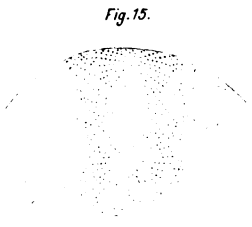
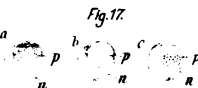
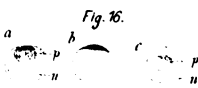
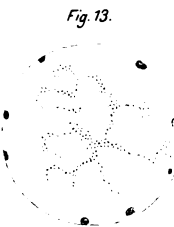
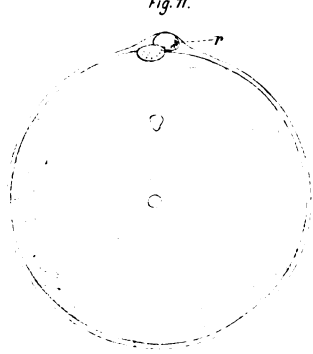
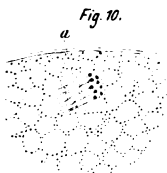
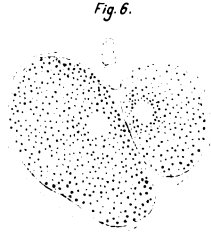
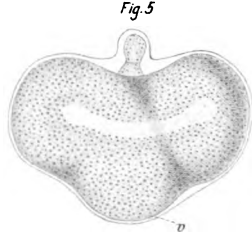
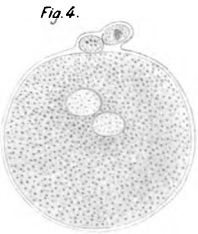
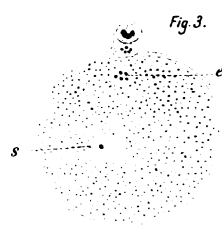
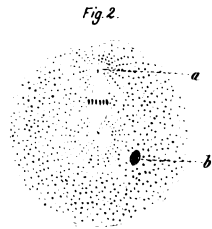
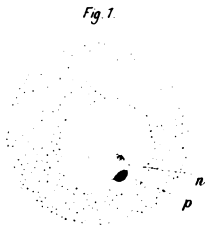
Alle Figuren sind bei ZEISS Imm. II. Oc. 1 gezeichnet.

- Fig. 1. Keimbläschen aus dem frisch abgelegten Ei von Pterotrachea. Essigsäurepräparat. Im Keimbläschen liegt ein faseriger, spindelförmiger Körper, um dessen Enden das angrenzende Protoplasma strahlig angeordnet ist.
- Fig. 2. Frisch abgelegtes Ei von Phyllirhoë. Essigsäurepräparat. Befund wie in Fig. 1.
- Fig. 3. Ein auf Fig. 1 folgendes Stadium vom Ei von Pterotrachea. Durch Auflösung der Membran des Keimbläschens ist die Richtungsspindel frei geworden. Essigsäurepräparat.
- Fig. 4. Ei von Pterotrachea mit conjugirtem Ei- und Spermakern und einem Protoplasmahöcker (*v*) am vegetativen Zellpol. Essigsäurepräparat.
- Fig. 5. Ei von Tiedemannia neapolitana mit conjugirtem Ei- und Spermakern kurz vor dem Uebergang derselben in die Spindelbildung. Von den Kernen geht ein vielfach gewundener feiner Faden (*f*) aus. Nach dem lebenden Object gez.
- Fig. 6. Keimbläschen aus dem frisch abgelegten Ei von Phyllirhoë. Der spindelförmige Körper (*a*) auf dem Durchschnitt gesehen. Essigsäurepräparat.
- Fig. 7. Theil von einem Ei von Phyllirhoë, bald nach der Bildung des zweiten Richtungskörpers. Ei- und Spermakern als zwei kleine Vacuolen sichtbar. Essigsäurepräparat.
- Fig. 8. Theil von einem Ei von Pterotrachea mit peripher liegender Richtungsspindel. Essigsäurepräparat.
- Fig. 9. Theil eines Eies von Tiedemannia, in welchem Ei- und Spermakern (*e* u. *s*) als kleine Vacuolen bemerkt werden. Vom Spermakern geht ein feiner Faden (*f*) aus. Nach dem lebenden Object gezeichnet.
- Fig. 10 — 12. Drei Stadien von der Bildung der Richtungskörper im Ei von Pterotrachea. Essigsäurepräparat.
- Fig. 13. Conjugirter Ei- und Spermakern mit zahlreichen Nucleoli im Ei von Pterotrachea. Essigsäurepräparat.
- Fig. 14 a, b. Uebergangsstadien des conjugirten Ei- und Spermakerns in die Kernspindel im Ei von Pterotrachea. Essigsäurepräparat.
- Fig. 15. Bildung des ersten Richtungskörpers im Ei von Tiedemannia. Nach dem lebenden Object gezeichnet.
- Fig. 16. Bildung des zweiten Richtungskörpers im Ei von Tiedemannia. Nach dem lebenden Object gezeichnet.
- Fig. 17 a, b. Ei- und Spermakern mit zahlreichen Nucleoli aus dem Ei von Tiedemannia. Nach dem lebenden Object gezeichnet.



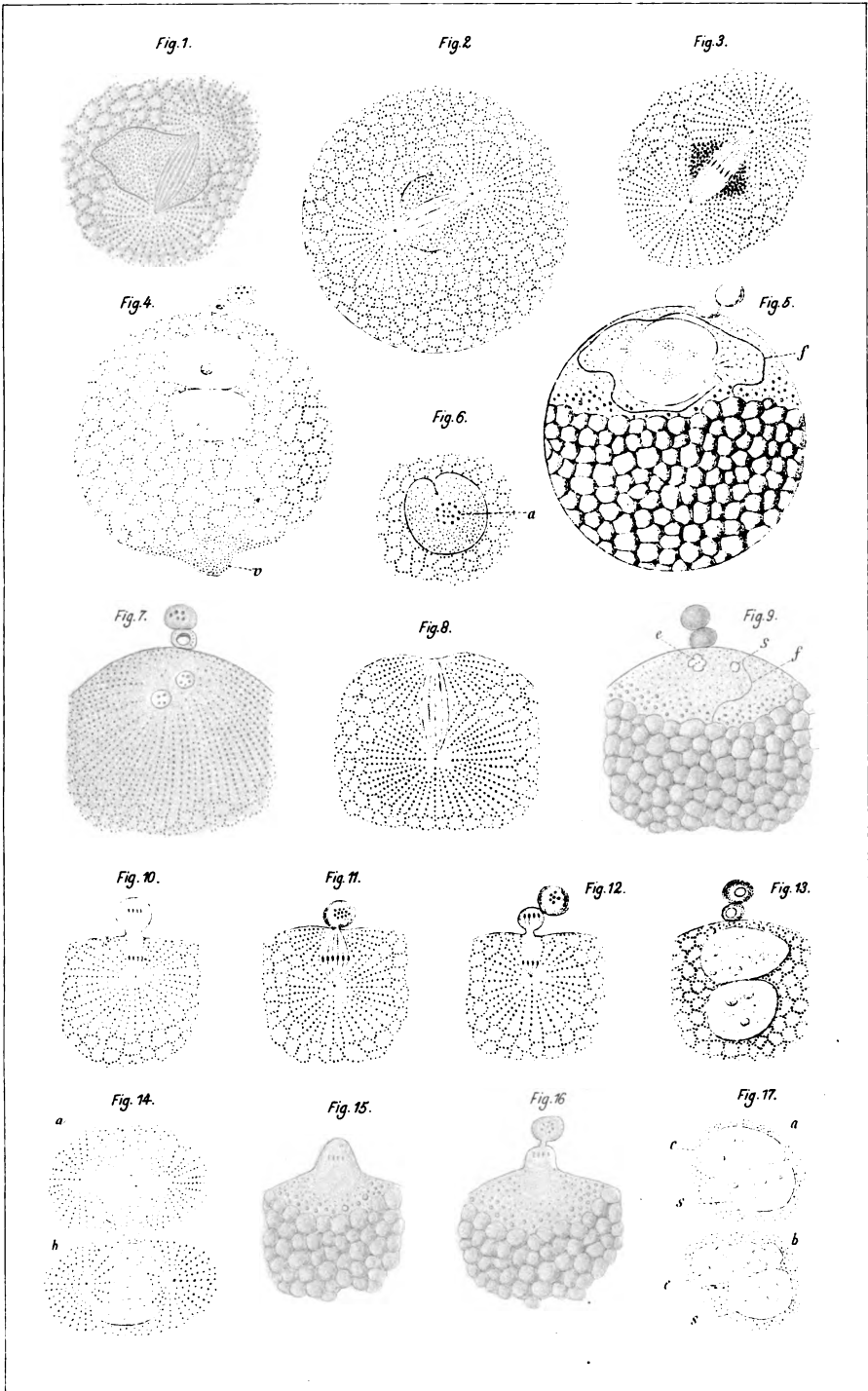






















QL	HERTU
955	BEI
.H54	BEF
1875	

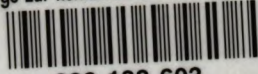
QL	HERTWIG
955	BEITRÄGE ZU
.H54	BEFRUCHTUNG
1875	1540680

QL	1540680
955	
.H54	
1875	

FIFTH LEVEL

QL955.H54 c.1

Beitrgе zur kennntniss der bildung b



086 138 603

UNIVERSITY OF CHICAGO