

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess

und

Dr. E. Selenka

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 16 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

III. Band.

1. Januar 1884.

Nr. 21.

Inhalt: **Flemming**, Bauverhältnisse, Befruchtung und erste Teilung der tierischen Eizelle. Erster Teil. — **Wiedersheim**, Die Stammesentwicklung der Vögel. Erster Teil. — **Sarasin**, Ueber die Sinnesorgane und die Fußdrüse einiger Gastropoden. — **Chatin**, Geruchsstäbchen der Fühler von *Vanessa Jo.* — **Behrens**, Biologische Station in Edinburg.

Ueber Bauverhältnisse, Befruchtung und erste Teilung der tierischen Eizelle.

Von **W. Flemming**.

Zitirte Literatur, auf deren Nummern im Text verwiesen ist.

1) J. Arnold, Beobachtungen über Kernteilungsfiguren in den Zellen der Geschwülste. Virch. Arch. 1879. Bd. 78, S. 279. — 2) L. Auerbach, Organologische Studien. III. Abschn., Breslau 1874. — 3) F. M. Balfour, On the structure and development of the vertebrate ovary. Quart. journ. of micr. Science, 1878. — 4) E. van Beneden, Contribution à l'histoire de la vésicule germinative et du premier noyau embryonnaire. Bull. de l'acad. Roy. de Belg., 1876, Janvier. — 4a) Derselbe, Contributions à la connaissance de l'ovaire des mammifères. Archives de Biologie Vol. I, 1880. — 4b) Derselbe, Recherches sur l'embryogénie des mammifères etc., Ebenda 1880. — 5) A. Brandt, Commentare zur Keimbläschentheorie des Eies. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 17, 1880, S. 43. (Andere Arbeiten zit. in 8b, S. 411). — 6) O. Bütschli, Studien über die erste Entwicklung der Eizelle, die Zellteilung und die Conjugation der Infusorien. Frankfurt 1876. — 7) Th. Eimer, Untersuchungen über die Eier der Reptilien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 8, 1872, S. 216 und 397. — 8) W. Flemming, Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitz. Ber. d. Wien. Akad., m. n. Kl. 3. Abt. 1875, Febr. — 8a) Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Zelle etc., Th. III, Arch. f. mikr. Anat. 1881, S. 1. — In Th. II des Gl., ebenda 1880: Entwicklung der Spermatozoen. — 8b) Derselbe, Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipz. 1882. — 9) H. Fol, Sur le commencement d'hénogénie chez divers animaux. 1877, Genève. Bibl. Universelle. — 9a) Derselbe, Recherches sur la fécondation et le commencement d'hénogénie. Genève 1879. — 10) L. O. Henneguy, Division des cellules embryonnaires chez les Vertébrés, Comptes rend. 1882, 6. mars p. 142 u. ebenda, p. 538. —

10a) Derselbe, Note sur la division cellulaire ou cytodiérèse. Association française pour l'avancement des sciences. — Congrès de la Rochelle. 1882. 30. août. — 11) V. Hensen, Physiologie der Zeugung, in Hermann's Handb. d. Physiol., 1881. — 12) O. Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung etc. des tierischen Eies. Morphol. Jahrb. Bd. I, Fortsetzung Bd. II, III. — 13) H. v. Ihering, Befruchtung und Furchung des tierischen Eies und Zellteilung. Pflug, Vorträge für Tierärzte. Ser. I, H. 4, 1878. — 14) E. Klein, Atlas of Histology, 1880. — 15) F. Leydig, Untersuchungen über Anatomie und Histologie der Tiere. Bonn 1883. — 16) E. L. Mark, Maturation, Fecundation and segmentation of *Limax campestris*. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard College, Cambridge, Mass. 1881. — 17) M. Nussbaum, Sitzungsber. der Niederrhein. Gesellschaft f. Natur- und Heilkunde in Bonn, 5. August 1883. — 18) W. Pfitzner, Ueber den feinern Bau der fadenförmigen Differenzirungen des Zellkerns. Arch. f. mikr. Anat. 1881. — 18a) Derselbe, Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns und seiner Teilungserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 22, 1883. — 19) Pflüger, Die Eierstöcke der Säugetiere und des Menschen. 1863. — 19a) N. Pringsheim, Neue Beobachtungen über den Befruchtungsakt der Gattungen *Achlya* und *Saprolegnia*. Sitz. Berichte der Berliner Akademie der Wiss. 1882, 8. Juni. — 20) A. Rauber, Neue Grundlegungen zur Kenntniss der Zelle. Morphol. Jahrbuch Bd. 8, 1882. — 21) E. A. Schäfer, On the Structure of the immature ovum etc. Proceedings of the roy. Soc. Lond. 1880, Nr. 202. — 22) A. Schneider, Das Ei und seine Befruchtung. Breslau 1883. — 23) D. v. Sehlen, Beitrag zur Frage nach der Mikropyle des Säugetiereies. Arch. f. Anat. und Entw. 1882, S. 33. — 24) E. Selenka, Zoologische Studien. 1. Befruchtung der Eier von *Toxopneustes variegatus*. 1878. — 24a) Derselbe, Ueber eine eigentümliche Art der Kernmetamorphose. Biolog. Centralblatt, 1881. — 25) E. Strasburger, Ueber Befruchtung und Zellteilung. Jenaische Zeitschr. f. Nat. Bd. 11, 1877. — 26) W. Waldeyer, Archiblast und Parablast. Arch. f. mikr. Anat. 1883. — 27) Ch. O. Whitman, The embryology of Clepsine, Quart. journ. mier. science 1878, July, n. s. N. 71, V. 18 p. 215.

Die neuern Kenntnisse über die im Titel genannten Dinge sind vor 5 Jahren von H. v. Ihering (13) in einer besondern Abhandlung zusammengestellt, und erst vor 2 Jahren von Hensen in seiner Physiologie der Zeugung (11) ausführlich bearbeitet, gleichzeitig von E. L. Mark (16) in einer umfassenden Monographie behandelt worden; es ist deshalb noch nicht an der Zeit, schon aufs neue eine größere Spezialrevue darüber zu halten. Aber während der letzten Jahre ist durch viele Arbeiten schon wieder manches an Beobachtungen und Anschauungen beigebracht, was allgemeines und zum Teil einschneidendes Interesse für die betreffenden Fragen hat. Indem ich einiges davon hier, freilich durchaus nicht in extenso bespreche, habe ich nicht den Plan, eine Uebersicht oder gar eine vergleichende Betrachtung sämtlicher Literatur¹⁾ zu geben, die seit 3 Jahren mit dem Tierei in Verbindung gekommen ist: wozu der hier verfügbare Raum bei

1) Das voraufgeführte Verzeichniss begreift daher diese Literatur nur teilweise, daneben einen Teil der ältern, und will nur das Zitiren erleichtern.

weitem nicht ausreichen würde. Eine solche Betrachtung würde außerdem, meines Erachtens, am besten noch die Resultate mehrjähriger Arbeit abzuwarten haben; denn die im Folgenden berührten Befunde sind größtenteils mehr danach angetan Fragen anzuregen als abzuschließen.

Die Auffassung des Tiereies als Zelle, des „Keimbläschens“ als Kern, der „Keimfleck“ als Nucleolen erfreut sich heute einer so gut wie allgemeinen Anerkennung. Denn zahlreiche Arbeiten ergaben¹⁾, dass die Keimbläschen in den wesentlichsten chemischen und morphologischen Eigenschaften mit Zellkernen, die Keimfleck ebenso mit Nucleolen übereinstimmen, und dass — worüber unten noch zu reden ist — die Teilungserscheinungen des Eies mit denen verschiedenartiger Gewebszellen bis ins einzelne gleichgeartet sind. Obsehon es dabei unanfechtbar und selbstverständlich bleibt, dass das Ei eine Zelle ganz besonderer Art ist und dass man sein ovariales Heranreifen und Wachsen sehr wol mit Hensen als „Metamorphose einer Zelle“ bezeichnen kann: so sind doch bei dieser Metamorphose alle die wesentlichen Charaktere bei Bestand geblieben, die wir bis jetzt überhaupt für das morphologische und biologische Wesen einer Zelle aufzustellen wissen.

Es sollte auch mit dem letzten Absatze nur motivirt werden, dass ich im Folgenden einfach von dem Zellkörper oder der Zellsubstanz des Eies, von seinem Kern, und von den Nucleolen und Gerüsten dieses Kerns rede, die alten Spezialnamen Dotter, Keimbläschen und Keimfleck aber möglichst vermeide²⁾.

In bezug auf das unbefruchtete und das noch heranreifende Ei ist eine der wesentlichsten Fragen, vor die wir jetzt gestellt sind, die nach dem Baue seiner Zellsubstanz. Es ist damit nicht ein chemischer, sondern ein morphologischer Bau gemeint, eine Differenzirung des Zellkörpers und zwar speziell eine Zusammensetzung aus fadenförmigen oder strangförmigen Strukturen einerseits und homogener Zwischenmasse andererseits. Es lässt sich heute sagen, dass solche Differenzirung bei Eiern ebensowol vorkommt, wie dies in der Substanz vieler andern Zellarten sichergestellt³⁾ und für alle möglich ist; dass der Eikörper heute nicht mehr bloß als ein in sich gleichartiges und von Dotterkörnern durchsetztes Protoplasma hingestellt werden kann. Aber die Arbeit über diese Strukturen steht noch in

1) Einschlägige Literatur und Beobachtungen sind aufgeführt bei v. Ihering und Mark (13, 16) und im II. Abschnitt und Lit. Verz. von Nr. 8b.

2) Der Ausdruck Dotter wird am besten lediglich auf die eingelagerten Körner von Nährmaterial zu beschränken sein.

3) Literatur s. in 8b, Abschnitt I.

den ersten Anfängen, und ihre verschiedenen Ergebnisse erscheinen vor der Hand schwer mit einander vergleichbar und vereinbar.

Th. Eimer beschrieb in seinen Arbeiten über das Reptilienei (7, 1872) eigentümliche und komplizierte Strukturen des Eikörpers; bei mittelreifen Follikeln fand er, zwischen den anwachsenden Dotterkörnern eingeschaltet, ein feines Fasernetz, aus dessen Maschen sich an Härtungssehnitten jene Körner auspinseln ließen¹⁾; nach dem Umfang zu fließen diese Stränge zu einer kompakten Rindenschicht zusammen, welche der Eihaut anliegt und von radiären Streifen durchsetzt ist; letztere werden von Eimer als Ausläufer der Follikelepithelzellen aufgefasst, die sich durch die Eihaut fortsetzen, und denen Eimer, im zweiten Teil derselben Arbeiten, die Funktion zuschreibt, eine Zeit lang als Wege für das Ernährungsmaterial des Eies zu dienen. — Da diese Angaben mesoblastische Eier betreffen, muss es zwar für jetzt schwierig scheinen, sie mit den alsbald erwähnten von holoblastischen in nähere Beziehung zu setzen; denn es könnten die bei jenen vorkommenden Strukturen Dinge sein, die nur dort, als Erscheinungen, Bedingungen oder Folgen der massenhaften Dotterbildung, vorkämen. Aber offenbar verdienen es Eimer's Befunde an sich sehr, durch Verfolgung mit verschiedenen Methoden den folgenden näher verglichen zu werden; manches in ihnen, so die Radiärstreifung der Peripherie und die netzförmigen Strukturen im Innern, lässt auf Uebereinstimmungen mit dem Bau anderer Eier schließen, und wir können ja überhaupt eine prinzipielle Grenze zwischen mesoblastischen und holoblastischen Eiern heute nicht mehr festhalten²⁾.

Balfour beschrieb kurz eine netz- oder schwammgertistförmige Struktur im Eikörper von Selachiern (3, S. 409), bei mittelreifen und reifen Eiern.

Auch das, was von holoblastischen Eiern über Differenzirungen der Zellsubstanz bekannt ist, lässt sich noch keineswegs unter einen einheitlichen Gesichtspunkt bringen.

Einerseits handelt es sich bei diesem Befunde, wenn ich mich so ausdrücken darf, um eine gröbere Topographie im Eikörper. Wie Pflüger fand (19, S. 78), ist im mittelreifen Eierstocksei der Katze eine helle körnerarme Zentralmasse und eine an Dotterkörnern reiche Rindenschicht. — E. van Beneden (4a, p. 45) beschrieb im Ei von Fledermäusen (*Vespertilio Rhinolophus*) eine Zusammensetzung aus einer zentralen Masse (masse médullaire) neben dem Kern³⁾, die keine

1) Eimer's Fig. 9 und 10 a. a. O.

2) Vergl. besonders die Darstellung Waldeyer's (26, S. 9—14) von dem Wesen des mesoblastischen Eies.

3) Der Kern ist, wie bekannt, schon am mittelreifen Eierstocksei bei Säugetieren exzentrisch gelagert.

größern Dotterkörner führt; einer couche intermédiaire, die reich an solchen ist, und an Reagentienpräparaten eine retikulierte Struktur zeigt; und einer Rindenschicht an der Zona (couche corticale), wieder ohne größere Körner. — Beim Eierstocksei des Kaninchens fand ich (8b, S. 29) dagegen dicht unter der Zona eine körnerreiche Schicht, was Pflüger's Befund entspricht; im Innern und Zentrum des Eies hellere Partie, die aber von körnertragenden, unregelmäßig disponierten Fadenwerken durchsetzt wird, und dicht am Umfang des Kerns wieder eine dichter körnerhaltige Masse, die ihn entweder ganz umschließt, oder eine Unterbrechung nach dem Zentrum des Eies zu zeigt. — Eine Verteilung von heller Innenmasse und körnerhaltiger Außenmasse habe ich früher im Ei von *Anodonta* beschrieben (8).

Diese Befunde bei Eiern verschiedener Tiere decken sich also nicht. Entweder sind die Bauverhältnisse der Eier wirklich dauernd ungleich; oder, was noch zu prüfen wäre, es könnte sich auch um Verteilungsverhältnisse handeln, die während der Eireifung langsamen, vielleicht periodischen Veränderungen unterliegen.

Es bleibt hier noch daran zu erinnern, dass bei vielen Evertibraten-eiern, die genau untersucht und gut durchblickbar sind, von einer entsprechenden Verteilung der Substanz sich bisher keine Spur ergeben hat.

Etwas anderes als diese grobe Substanzanordnung sind die Dinge im Ei, die man nach Analogie mit andern Zellenarten wirkliche Zellstrukturen nennen kann.

Die erste mir bekannt gewordene Beobachtung, die hierher gehört, rührt von Leydig¹⁾ her (15); er beschreibt radiäre Streifensysteme in jungen Eierstockseiern des Frosches, die sich nicht immer auf die Rinde der Zellsubstanz beschränkten, sondern sich auch durch die ganze Zelle hindurch erstrecken konnten.

An Eierstockseiern von Säugetieren sind andersartige Strukturen bekannt geworden; von van Beneden (s. oben), Schäfer (21) und Klein (14) unter dem Bilde von Netzwerken notirt, von mir am mittelreifen und fast reifen Kaninchenei näher studirt (8b, S. 31); ich habe sie dort etwas anders gefunden als die genannten Forscher (Fig. 15, 17 Taf. I in 8b). Es sind nicht eigentlich Netzwerke, sondern Fadenwerke, mit Fäden ziemlich gleicher Dicke und von sehr ungleichmäßiger, vorab längerer Disposition, denen vergleichbar, die ich a. a. O. in Knorpelzellen, Spinalganglienzellen u. a. beschrieb. Da sich meine Befunde auf das frisch überlebende Ei beziehen, das noch von seinem Follikelepithel umgeben liegt, und bei Reagentien-

1) Hier notirt nach Leydig, 15, S. 46. In dem dortigen Zitat: Archiv f. Naturgesch. 1876, S. 14, Anm. 3, wird ein Druckfehler vorliegen, da sich dort nichts Bezugliches findet.

wirkungen sich das Gleiche fixirt zeigt, so kann es sich hier nicht um falsche Artefakte handeln. —

Rauber (20, Taf. 1) bildete kürzlich mehrere Durchschnitte gehärteter Follikeleier von Vertebraten ab, als Belege für eine radiäre Struktur des Eikörpers. Fig. 4 u. 8 (Triton, Forelle) zeigen in diesem eine sehr feine gradlinige Radiärstreifung, in Fig. 2, 3 und 5 (Feldmaus, Froschlarve, Taube) sieht man gröbere, verästelte körnige Stränge, vom Kern ausstrahlend und von einigermaßen radiärer Anordnung. Ich selbst habe, wie oben gesagt, von einer derartig radiären Anordnung beim Kaninchenei (und Amphibienei, s. u.) nichts gefunden, ebenso geben Schäfer und van Beneden (s. o.) nichts über eine solche bei Besprechung ihrer Netzwerke an; ebenso andere Untersucher von Ovarieneiern. Dieser Widerspruch wird also weiter aufzuklären sein. Doch bezweifle ich schon im voraus nicht, dass Rauber den Eindruck, den er von den Objekten erhielt, treu wiedergegeben hat; um so weniger, als ja auch Leydig (s. o.) Radiärstreifung in Froscheiern erwähnte. Ich will aber auch meinerseits versichern, dass ich sehr viele Kanincheneier untersuchte, ohne irgend auf radiären Bau zu treffen, obwol ich grade darauf achtete; und bemerken, dass die groben Protoplasmastränge von halbwegs strahliger Ordnung, die Rauber in Fig. 2, 3, 5 darstellt, keineswegs identisch sind mit den viel feinem, mit Körnern besetzten, geknickten Fäden, die ich in Fig. 15 (8b), mit Seibert $\frac{1}{12}$, bei wenig wechselnder Einstellung, möglichst genau nach der natürlichen Lage im frischen Ei kopiert habe. Diese Fäden würden bei den schwächern Vergrößerungen Rauber's ($\frac{330}{1}$) überhaupt nicht zu kontrolliren sein.

An Eierstockseiern verschiedener Reife von Amphibien (*Rana*, *Siredon*, *Salamandra*) sind mir selbst Zeichen von radiärer Struktur bis jetzt nicht vorgekommen. An Reagentienschnitten spricht sich dagegen oft eine fädignetzige, halbwegs konzentrisch angeordnete Struktur aus¹⁾, von der sich aber noch nicht sicher sagen lässt, ob und wie weit sie dem lebendigen Zustand entspricht.

Dagegen an jungen Eierstockseiern von *Toxopneustes* fand ich eine Strichelung, die sich auf einen Fädenbau deuten lässt, und die hier in der Peripherie der Eizelle — nicht im Zentrum²⁾ in der Tat eine unverkennbar radiäre Anordnung hat (8b, S. 39, Fig. 18). — Im befruchtungsreifen Ei desselben Seeigels (nach der Richtungskörperbildung) ist ein radiärer Bau namentlich an der Peripherie sehr deutlich ausgesprochen (8a, S. 11); das Gleiche war bereits von van Beneden (4, 1876, p. 23) am Ei von *Asteracanthion* gefunden,

1) Wie sie in 8b, Fig. G S. 134, jedoch nur skizzenhaft angedeutet ist.

2) In der betr. Fig. 18 a. a. O hat dies die Lithographie nicht so, wie es gezeichnet war, wiedergegeben, sie zeigt auch im Innern fälschlich eine deutlich radiäre Ordnung.

und zwar hier an Eiern, die vor der Richtungskörperbildung stehen. Die Radiärstreifung reicht hier, wie der Verf. beschreibt, auf etwa $\frac{1}{3}$ des Eidurchmessers einwärts. Nahezu ebenso fand ich es bei *Toxopneustes*.

Dies die Angaben über Zellstrukturen in Eiern, soweit sie mir zur Zeit bekannt sind; sie bilden, wie man sieht, eine ziemlich bunte Kollektion, und es ist die nächste Aufgabe der Arbeit auf diesem Gebiet, sie untereinander zu vermitteln. Die Fragestellung dafür wird im wesentlichen die folgende sein: 1) sind gröbere Substanzverteilungen im Ei, wie die weiter oben erwähnten (Rindenschicht, Innenschicht, Intermediärschicht), typische Verhältnisse, haben sie allgemeinere Verbreitung und entsprechen sie einem dauernden Bau, oder nur wechselnden physiologischen Zuständen?

2) Kommt ein feinerer Bau der Zellsubstanz aus Fäden und Zwischenmasse (Protoplasma und Paraplasma nach Kupffer, Mitom und Paramitom nach meinem Vorschlag), wie er bei vielen Zellenarten und auch beim Säugetierei u. a. gefunden ist, dem Ei durchweg zu?

3) Besitzt die Zellsubstanz des Eies hierbei einen radiären Bau als typische Eigenschaft?

Hinsichtlich der letzten Frage möchte ich noch einiges zur Erläuterung sagen. Rauber (20) hält eine radiale, oder radialgerüstförmige Anordnung für ein allgemeines Bauverhältniss nicht nur des Eies, sondern des Zellenleibes überhaupt. Ich habe eben vor der Veröffentlichung dieser seiner Arbeit¹⁾, die Strukturen vieler verschiedener Zellenarten untersucht, welche — mit Ausnahme weniger — grade nichts von einer Radialanordnung zeigen. Leydig (15) hat kürzlich in einem reichhaltigen Werke den gleichen Gegenstand behandelt; er steht zwar in der Beurteilung der Zellstrukturen nicht ganz auf dem Standpunkt, auf den ich mich nach meinen Befunden stellen musste²⁾, indem er, übereinstimmend mit Heitzmann, ein schwammiges Gefüge der Zellsubstanz in den Vordergrund setzt, vieles aber in seinen Beobachtungen deckt sich, wie Bilder und Beschreibung zeigen, offenbar mit den von mir und andern gesehenen Fadenstrukturen, und ihre Anordnung wurde von ihm zwar an manchen Zellenarten³⁾, aber durchaus nicht an allen radial gefunden; er erhebt eine solche Struktur deshalb keineswegs zur Regel und lässt Spielraum für sehr verschieden geformte Strukturen im Zellenleib. Ein gleiches

1) Sie erschien kurz vor der meinigen (8b), der betreffende Teil der letztern war aber ein halbes Jahr früher abgeschlossen und gedruckt; dies der Grund, weswegen darin Rauber's Ansicht nicht mehr näher berücksichtigt werden konnte.

2) 8b, S. 67 ff.

3) S. Leydig's Fig. 55, 58, 62, 70 und einige andere.

muss ich tun, und an dem früher geäußerten Urteil festhalten¹⁾, dass, wenn man eine radiale Zellstruktur als Regel hinstellen wollte, die Ausnahmen weit zahlreicher als die Regel sein würden.

Für die Eizelle läugne ich die Möglichkeit nicht, dass eine radiale Anordnung in ihr irgendwie allgemein typisch sein kann. Dann würde sich aber auch ergeben, dass sie es nicht in jedem Zustand des Eies sein kann, da sie, wie oben gezeigt, in vielen Fällen nicht im mindesten ausgesprochen ist; es würde sich mit andern Worten ergeben, dass diese Anordnung im Ovarialei einem physiologischen Wechsel unterworfen ist, bald sich ausprägt, bald schwindet.

Bei der Verfolgung dieser Frage aber wird man, wie mir scheint, eine Erscheinung nicht mit als Argument heranziehen können, welche Rauber grade in dieser Weise zu verwerten gesucht hat: nämlich die Radiensysteme oder Asteren, die bei der Teilung und Befruchtung im Ei auftreten. Diese Strahlungen habe ich früher wol selbst „Strukturen“ genannt²⁾, aber nur im Gegensatz zu einer Meinung (Auerbach), welche darin bloß Strömchen austretenden Kernsaftes sah, und mit dem ausdrücklichen Zusatz: im betreffenden Zustand gegebene Strukturen. Sie sind nur ausgesprochen bei der Zellteilung als Polstrahlungen, und bei der Befruchtung als Strahlungen am Spermakern und Eikern. Wenn man behaupten wollte, dass sie zwischendurch in gleichsam verkapptem Zustand fortbeständen, auch wo man sie nicht sehen kann, oder dass, um es anders auszudrücken, eine Disposition zu solcher Anordnung auch außerhalb jener Zustände existire, so wäre das bis jetzt hypothetisch. Die Annahme ist ebenso zulässig und sie scheint mir, wegen der Zentrirung der Radiensysteme zu den Teilpolen und den Pronuclei, zunächst näherliegend, dass diese deutlichen Strahlungen vielmehr lediglich bedingt sind durch die Kräfte, welche in den betreffenden Zuständen in der Zelle wirken, und mit diesen kommen und schwinden. Ob hierbei das Primäre die Kräfte sind, die von den Polen, bezw. dem Sperma- und Eikern aus wirken und das Fadenwerk der Zelle zu einer radiären Anordnung richten; oder ob andererseits die ordnenden Kräfte dabei durch den ganzen Bereich der Zellsubstanz hindurch und aus ihr heraus wirken, und so bei der Teilung erst die Anlage der Pole bestimmen, das wissen wir noch nicht zu sagen. Jedenfalls aber lässt sich aus dem Auftreten radialer Struktur in diesen speziellen Zuständen noch nicht schließen, dass sie auch außer ihnen existirt oder veranlagt ist.

Nach dem Bilde, das die Membran (Zona) des Säugetiereies nach Osmiumbehandlung unter guten Linsen gewährt (8b, S. 35), habe ich den Gedanken ausgesprochen, dass die bekannte Streifung der Zona nicht sowol Porenkanälen mit freiem Lumen entspricht, wie es meist

1) 8b, S. 69.

2) 8b, S. 115.

angenommen wird, sondern Intercellularbrücken, die zwischen Ei und Follikel epithel eine allerdings kompakte Membran durchsetzen. Beweisen lässt sich dies noch nicht; wenn es sich bestätigt, würde es naheliegende Beziehung zu den Befunden Eimer's (s. o.) am Reptilienei bieten. — Es ist noch zu bemerken, dass die in Rede stehenden Stränge in der Zona nicht das Gleiche sind mit dem Pflüger'schen „Spundzellen“ und den entsprechenden Beobachtungen dicker, durch die Membran gehender Zellenfortsätze, welche kürzlich D. v. Sehlen (23) mitgeteilt hat; hierbei handelt es sich um einzelne besondere Vorkommnisse, bei dem aber, was ich meine, um die bekannte, dichte und gleichmäßige Radiärstreifung der Eimembran. — Natürlich wird man, je nach Belieben, auch dann von Porenkanälen sprechen können, wenn dieselben von Zellbrücken erfüllt sind.

Die Richtungskörperbildung¹⁾ wird zwar bei den Eiern vieler Tiere erst nach der Befruchtung perfekt, und wie Schneider (22, S. 76) hervorhebt, scheint die Ablösung der Körper vom Ei immer erst nach derselben zu geschehen. Da aber ihre Bildung bei manchen Tieren (so den Seeigeln) ganz sicher im Eierstock lange vor der Befruchtung erfolgt, so muss der Prozess von dieser unabhängig genannt werden.

Die wirkliche biologische Bedeutung der Richtungskörperbildung muss man noch heute problematisch nennen. Nach ihrem Wesen, so weit es sich morphologisch ausspricht, lässt sie sich am natürlichsten definieren, wie es schon O. Hertwig, Fol und andere aufgefasst haben, als eine vorläufige, unvollkommene und unsymmetrische Teilung der Eizelle, die sich, jedenfalls wol bei den meisten Tiereiern, zweifach oder gar mehrfach wiederholt. Als Zellteilung kann man sie deuten, weil die Kernteilung dabei unter Bildung einer Fadenfigur („Richtungsspindel“ der Autoren) verläuft, welche in den wesentlichen Charakteren mit den Kernteilungsfiguren anderer Zellenarten übereinstimmt. Auch erfolgt die Scheidung des Zellkörpers in zwei Teile — den ausgetriebenen Richtungskörper und die fernere Eizelle — allem Anschein nach in derselben Phase der chromatischen Kernfigur, in der bei andern Teilungen die Absehnürung in zwei Zellen geschieht. Das Eigenartige ist hier nur die ungleiche Größe der Schwesterzellen, während die Schwesterkerne, die aus der Richtungsspindel hervorgehen, an Masse gleich oder doch nahezu so erscheinen. Jene Ungleichheit ist in solchem Grade noch von keinem andern Fall von Zellteilung bekannt, obwol sie in geringern, ja bei der inäqualen Eifurchung verbreitet vorkommt. — Die ausge-

1) Ihre wesentliche Literatur ist in 8b, S. 294 zitiert; eine nähere Besprechung findet man bei Mark (16), S. 547 (Polar globules).

triebenen Richtungskörper¹⁾ werden bekanntlich später abgestoßen, der im Ei restirende Schwesterkern rückt alsbald wieder ins Innere, wo er, wie es scheint, nicht im Mittelpunkt, sondern etwas exzentrisch liegen bleibt.

Noch vor kurzer Zeit lagen die Kenntnisse so, dass man die Veränderungen des Eizellenkernes bei der Richtungskörperbildung als ein zeitweiliges Verschwinden dieses Kernes auffassen konnte. Wenn dies nun auch, nach den Arbeiten Bütschli's, Fol's und vieler anderer, für den Zeitpunkt der eigentlichen Richtungskörperbildung heut nicht mehr gelten kann, — denn in diesem besteht ja in der Fadenfigur eine deutliche morphologische Lokalisation der Kernsubstanz — so lässt sich doch nicht in Abrede stellen, dass vorher eine Veränderung des Kernes eingetreten sein könnte, die den Namen Erweichung, Auflösung oder Verteilung verdient.

Dies entspricht einer Ansicht, die in neuester Zeit von Schneider (22) aufgestellt wurde. Nach ihm geschieht vor der Richtungskörperbildung eine amöboide Bewegung des Kernes und eine rhizopodenartige Ausstrahlung seiner Substanz, in specie des Kernsaftes²⁾, in den Eikörper hinein, die als Radiensystem zum Ausdruck kommt. Ich füge hier gleich an, dass Schneider diese Anschauung für alle Fälle, wo eine Strahlung in Eiern oder Zellen vorkommt, verallgemeinert, insbesondere für die Zellteilung: auch die bei dieser auftretenden, bekannten Polradien³⁾ sollen nach ihm stets Ausstrahlungen von Kernsubstanz sein (S. 75 a. a. O.). — Es berührt sich dies also in manchem mit den Meinungen, die von Brandt (5) und von Auerbach (2) früher vertreten worden sind.

Gewiss ist an diesen Auffassungen zunächst das nicht zu bestreiten, dass der Eizellenkern vor der Richtungskörperbildung bereits typische Veränderungen eingehen kann. Es können dies innere Veränderungen chemischer Art, es können andererseits oder zugleich morphologische sein. Dass aber das letztere in dem Grade der Fall wäre, wie Schneider annimmt, und dass aktive, „amöboide“ Kontraktionen des Kernes, und gar Ausstrahlungen von Kernsubstanz in den Eikörper dabei vorliegen sollen, wird mir durch Schneider's Befunde noch nicht hinreichend erwiesen. Diese Befunde zeigen zunächst: dass an Spirituspräparaten von Wurmeiern, die nachträglich mit starkem Essigkarmin gefärbt sind, die Kerne der Eier kurz vor der Richtungskörperbildung buchtige und verzogene Formen haben,

1) Nach ihrem Wesen können sie also mit vollem Recht, wie es Schneider (22, S. 76) tut, Zellen genannt werden.

2) Soviel ich entnehmen kann, besonders nach Schneider's S. 75 Z. 24 —25, nimmt er an, dass nur der Kernsaft, nicht die chromatische Kernsubstanz an dieser Ausstrahlung beteiligt sei. Letzteres würde auch durch das negative Funktionsvermögen der Radien ausgeschlossen.

3) Näheres darüber in 8b, S. 196, 199, 295 u. a.

während sie in früheren Stadien gerundete hatten; und dass, wie Schneider und früher E. van Beneden, Graeff und Fol beobachtet haben, am frisch entleerten Ovarialei von *Asteracanthion* der Kern allmählich seine Form verändert, buchtig und lappig wird, an welchen Formwechsel sich dann die Richtungskörperbildung anschließt. Diese Beobachtungen, deren Wert ich ohne eigene nähere Kenntniss der Objekte nicht im mindesten antaste, lassen aber noch nicht darüber entscheiden, ob jene Formveränderungen des Kerns wirklich aktive, amöboide zu nennen, oder ob sie passive, durch Verschiebungen im Eikörper bedingte sind. — Die Einleitung zur Bildung der Richtungsspindel geschieht nach Schneider bei *Asteracanthion* (S. 42), und ähnlich auch bei Echinodermen (S. 47), so „dass aus dem Kern (Keimbläschen) eine Menge bis 20 Strahlen hervorschießen,“ woraus die dann zu beobachtende radiäre Struktur des Eikörpers resultirt. Mir scheint jedoch, dass es in einem dicht mit Körnern durchsetzten Ei durchaus denselben optischen Effekt geben muss, wenn diese Radialien in der Zellsubstanz angelegt werden, als wenn sie, wie Schneider annimmt, vom Kern ausschießen.

Dass überhaupt hierbei Strahlungen angelegt werden, ist auch unter der erstern Annahme erklärlich, denn die Richtungskörperbildung ist ja, w. g., als eine karyokinetische Zellteilung auffassbar und bei solchen entstehen auch anderweitig, wie es scheint allgemein, Polradiensysteme — aber, wie ich unten weiter zu vertreten habe, keineswegs aus dem Kern.

Es ist unstreitig auffallend, dass bei vielen Eiern der weibliche Pronucleus so sehr viel geringer an Volumen ist, wie es der alte Eizellenkern (Keimbläschen) war; und es würde dafür als passende Erklärung erscheinen, wenn man mit Schneider annehmen könnte, dass Substanz aus jenem Kern in den Zellkörper gestrahlt ist. Aber zunächst gibt es noch andere Erklärungen. Bei Echiniden z. B. ist der weibliche Pronucleus nach dem Durchmesser ziemlich viermal kleiner, als das frühere Keimbläschen. Aber hier sind auch hintereinander zwei Richtungskörper gebildet worden¹⁾; wobei, gleiche Größe der Schwesterkernfiguren vorausgesetzt, $\frac{2}{3}$ der chromatischen Substanz und ein Teil des Kernsaftes in die Richtungskörper abgegangen ist. Da im alten Keimbläschen die chromatischen Stränge, die es außer seinem Nucleolus enthält, nur recht locker sind, so würde das Drittel der Chromatinmenge, die in diesen Strängen plus Nucleolus enthalten war, ziemlich gut mit der färbbaren Substanz stimmen, die sich im weiblichen Pronucleus nachweisen lässt²⁾. Mit bezug auf den Kernsaft aber lässt sich allerdings sagen, dass ein Missverhältniss besteht: er macht im frühern Keimbläschen mehr aus,

1) Fol, 5 in 9, 9a.

2) Ich verweise dafür auf meine Fig. 1 in 8a.

als das Dreifache der Kernsaftmenge im weiblichen Pronucleus. Dies Plus muss irgendwo bleiben: entweder es bleibt im Ei verteilt oder es transsudirt heraus¹⁾. Ersteres ist vollkommen möglich.

Wenn es aber darin bleibt, so habe ich doch keinen Grund anzunehmen, dass dieser Kernsaft die Radian bilden sollte. Dagegen spricht entschieden das Verhalten bei der Teilung, sowol der Eier als anderer Zellenarten. Die Polarstrahlungen bei diesen Teilungen nehmen sich aus wie die Strahlungen bei der Richtungskörperbildung, und Schneider (s. oben) hält sie folgerichtig ebenfalls für Ausstrahlungen von Kernsubstanz. Nun erwäge man aber folgendes: die Radiensysteme bei der Teilung sind an Masse und Dichtigkeit reichlich ebenso groß, ebenso sehr durch den ganzen Zellkörper ausgebreitet, wie die Strahlungen bei der Richtungskörperbildung. Wenn beide ausgestrahltem Kernsaft entsprechen sollen, so muss davon in beiden Fällen eine etwa gleiche Menge disponibel sein. Das ist nun aber keineswegs der Fall, denn die im Furchungskern vorhandene Menge Kernsaft macht weit weniger aus, als die vorher im Keimbläschen enthaltene. Außerdem aber zeigen die Abbildungen Hertwig's, Fol's und die meinigen a. a. O. wol deutlich genug, dass vor und während der Karyokinese des Furchungskerns sowol dessen Gesamtvolumen, als sein Gehalt an untingirbarem Kernsaft eher zunimmt, als abnimmt. Da ist also nichts übrig gewesen, um noch als Radian auszustrahlen.

Noch deutlicher ist dies an andern Zellenarten. Auch bei Gewebszellen kommen ja die Polstrahlungen vor (s. o.), und ich freue mich bei Schneider mit der Vermutung Anklang gefunden zu haben, dass sie ein allgemeines Phänomen der Zellteilung sind (22, S. 77). Aber bei den Gewebszellenteilungen vom Salamander ist es ganz klar, dass die Kernteilungsfigur während der Anlage der Radian durchaus nicht an Masse abnimmt gegenüber dem vorher ruhen-

1) Für ein solches Heraustranssudiren will ich durchaus nicht eintreten, es sollte nur seiner Möglichkeit ein Recht gelassen werden. Jedenfalls denke ich hier nicht daran, etwa den Prozess der Perivitellinbildung mit einer solchen Ausscheidung von Kernsaft in Beziehung zu bringen. Dieser Prozess — die rasche Ausscheidung heller Masse zwischen Eikörper und Eihaut, wie sie bei vielen, aber nicht allen Eiern auftritt — ist von Schneider in der hier besprochenen Arbeit bei verschiedenen Eiern genauer verfolgt worden; er stellt die Regel auf, „dass, wenn die Richtungskörper sich vom Ei abschneiden, sich auch Perivitellin ausscheide“ (S. 77—78), und neigt, soviel ich entnehmen kann, dazu, den Vorgang im Grunde erst als Folge der Befruchtung zu betrachten (S. 80). Jedenfalls schließt Schneider also eine direkte Beziehung der Perivitellinbildung zu den Vorgängen aus, die bei der Richtungskörperbildung selbst im Ei spielen, und dies gewiss mit vollem Recht. Denn z. B. am Ei der Seeigel erfolgt die Richtungskörperbildung ja lange vor der Befruchtung im Eierstock, die Perivitellinbildung plötzlich bei der Befruchtung.

den Kern, weder in ihrem chromatischen Teil noch in ihrem unfärbbaren Kernsaft; der letztere nimmt sogar in den Stadien, wo die Strahlungen an den Polen am stärksten ausgesprochen sind, noch an Masse zu — was den bekannten „hellen Höfen“ um die chromatische Kernfigur entspricht¹⁾. Wollte man hier glauben, dass die Radian aus dem Kern ausgestrahlt seien, so müsste man zu der umständlichen Annahme greifen, dass mehr Substanz, als ausgestrahlt war, dafür aus dem Zellkörper wieder in den Kern hineingedrungen wäre.

Die natürlichste und nächstliegende Deutung ist, dass die bei der Zellteilung auftretenden Polradien²⁾ in der Zellsubstanz angelegt werden³⁾ und zwar, wie ich denke, durch eine Richtung und Zentrirung des Fadenwerks der Zellsubstanz gegen die Pole. Und hiernach möchte ich, umgekehrt wie Schneider, schließen: wenn es hier so ist, gibt das Wahrscheinlichkeit dafür, dass auch bei der Richtungskörperbildung die Radian nicht Kernaussstrahlungen sein werden, sondern temporäre Anordnungen in der Zellsubstanz.

Das tatsächliche Ergebniss der Richtungskörperabgabe ist, dass damit eine kleine Portion Zellsubstanz und eine relativ viel größere Portion des Kerns abgetrennt, und für Entwicklung und Wachstum des Eies nicht weiter benutzt wird. Die physiologische Bedeutung eines solchen Wegwurfes bleibt noch endgiltig aufzuklären. Da in so besonderem Grade Kernsubstanz entfernt wird, so liegt es nahe, wie Bütschli, Strasburger und Balfour getan haben, ein Hauptziel des Vorganges in der Verkleinerung der weiblichen Kernmasse zu vermuten. H. v. Ihering nannte die Entfernung der Richtungskörper gradezu: „ein Mittel, durch das die Menge des weiblichen Kernmaterials verringert und ihr allzu bedeutendes Ueberwiegen gegenüber dem männlichen Vorkern verhindert wird.“ Freilich bleibt dieser Satz selbst fast noch ebenso erklärungsbedürftig, als das, worüber er Aufschluss geben soll. Denn wenn es richtig ist, dass der Spermatozoonkopf wirklich so sehr viel weniger Nueleinsubstanz enthält⁴⁾, als das Keimbläschen enthielt: so muss das sofort auf

1) Dabei bleibt es allerdings möglich, dass die Vergrößerung dieser Höfe durch ein Hineindringen von Flüssigkeit aus dem Zellkörper bedingt wird (vergl. 8 b, S. 208).

2) Ich verfehle nicht besonders anzumerken, dass bei der Zellteilung nicht, wie Schneider anzunehmen scheint (S. 75), zuerst ein einziges monozentrisches Radiensystem auftritt, sondern gleich zwei, zu je einem Pol zentrierte. Wenigstens lässt sich ersteres nicht behaupten. Um das festzuhalten, habe ich auch den Ausdruck „Polradien“ besonders bevorzugt.

3) Zu der Stelle Schneider's S. 75 Z. 19 ff. muss ich dort bemerken, dass ich diese Polradien niemals Achromativfäden genannt habe; als solche bezeichnete ich stets nur die Streifen der achromatischen Kernspindel.

4) In sehr starkem Maße braucht dies nicht der Fall zu sein: denn der Spermatozoonkopf enthält die Chromatinkörper, wie seine Entwicklung und

die weitere Frage führen, weshalb die Natur, auf dem Wege durch Vererbung und Anpassung, das richtige Mengenverhältniss zwischen männlicher und weiblicher Kernsubstanz so schlecht getroffen hat und fortdauernd so schlecht trifft, dass sie von der letztern jedesmal wieder einen großen Teil fortwerfen muss. Ich gestehe deshalb, dass ich die aussprechendste Auffassung der Richtungskörperbildung bis jetzt in der Theorie Whitman's (27) finden möchte, nach welcher der Prozess ein phylogenetisches Ueberbleibsel einer ungeschlechtlichen, parthenogenetischen Fortpflanzung durch bloße Zellteilung darstellen würde.

In einer Hinsicht ist der Vorgang noch besonderer Aufmerksamkeit wert: eine Hinsicht, zu der sein Name in Beziehung bleiben kann, obwol man ja längst weiß, dass die Richtungskörper nicht, wie Fritz Müller früher dachte, einen bestimmten richtenden Einfluss auf die Furchung üben. Dafür wissen wir, wenn auch bisher nur für einzelne Objekte¹⁾, dass die Richtungskörper an einem bestimmten Pol des Eikörpers austreten, und sie können also als Anhaltspunkte für eine präformirte axiale Orientirung im Ei dienen, auch wo sonstige sichtbare Zeichen davon und von sonstigem Bau bisher noch nicht zu finden sind. Aber auch nach solchen wird jetzt weiter zu forschen sein; die erstbesprochenen Befunde über Strukturen des Eies, so unvermittelt sie auch noch sind, geben dazu den Mut.

(Schluss folgt.)

Die Stammesentwicklung der Vögel.

Von Dr. R. Wiedersheim.

Professor in Freiburg i. B.

Als ich im Spätjahr 1881 in diesen Blättern meinen Aufsatz über paläontologische Funde in Nordamerika veröffentlichte, glaubte ich eine weitere Reihe von ähnlichen Abhandlungen in baldige Aussicht stellen zu können. Leider wurde ich durch andere Arbeiten bis heute an der Ausführung dieses meines Planes verhindert. Hatte ich in meinem ersten Aufsatz die tertiären Urformen der amerikanischen Huftiere, Rüsselträger und Dickhäuter sowie die Dinosaurier zum Vorwurf meiner Betrachtungen gewählt, so möchte ich diesmal die Vorfahren der heutigen Vögel besprechen. Dabei werde ich mich übrigens nicht allein auf die von Prof. Marsh beschriebenen Zahnvögel

Tinetion zeigt (Arch. f. mikr. Anat. 1880, Bd. 18, S. 240), in einem sehr verdichteten Zustand, während im Eizellenkern die chromatinhaltigen Stränge recht lose verteilt sind.

1) Z. B. *Anodonta*, wo die Richtungskörper konstant als Antipoden des Haftpoles austreten, mit dem der Eikörper an der Membran sitzt (Mikropylenstelle). (8, Taf. II.)

In einem andern Punkt dagegen habe ich Schneider zu widersprechen, um so mehr als er auch ihn ganz generell hingestellt hat. „Wenn Kerne sich teilen wollen“, sagt Schneider (S. 74), „so besteht die erste Vorbereitung darin, dass sie ihre Membran verlieren.“ Dies ist keineswegs der Fall; die erste Veränderung, die sich erkennen lässt, besteht vielmehr in dem Deutlichwerden der Teilungspole neben dem Kern, gleichzeitig und weiter in der Anlage des chromatischen Fadenknäuels im Kern. Auch wenn dieser Knäuel schon gelockert und sogar segmentirt ist, sieht man die Kernmembran noch erhalten und zwar grade verdentlicht. Erst mit der Sternform der Fadenfigur geht sie unter. Dies ist nicht nur in meinen¹⁾, sondern auch seitdem in andern²⁾ Arbeiten an verschiedenen Tiergeweben längst hinreichend festgestellt, und nach meinen Befunden am Echinodermenei³⁾ wird es hier nicht anders sein. Der Punkt ist aber durchaus nicht von untergeordnetem Interesse; denn wenn man den Zell- und Kernteilungsgang verstehen lernen will, kommt es gewiss vor allem darauf an genau festzustellen, womit er anfängt.

Das am meisten Abweichende in Schneider's Auffassung der Kernteilung, gegenüber Allen, die sich in letzter Zeit näher mit diesem Vorgang beschäftigt haben, liegt darin, dass es ein Beweglichwerden der nicht-chromatischen Substanz des Kerns, und ein amöboides Ausstrahlen derselben in die Zellsubstanz in Form der Radien annimmt. Zum Teil fällt dies ja mit dem zusammen, was im letzten Absatz erörtert ist. Die sonstigen Gründe, die mich verhindern dieser Meinung zu folgen, sind oben bei Besprechung der Richtungskörperbildung (S. 650 ff.) vorgelegt.

1) 8b, und dort citirte frühere Arbeiten.

2) Retzius, Klein, Pfitzner, dort citirt, und Pfitzner (18, S. 625).

3) 8a, S. 22, 23, Fig. 16 bis 20. Es ist mir nicht erklärlich, dass Schneider an jener Stelle grade die Echinodermeneier als Beispiele anführt, wo bei der Teilung „die Verflüssigung zu Kernsaft die gesamte Kernsubstanz ergriffe“. Eine solche totale Verflüssigung kommt nach unserm bisherigen Wissen wol überhaupt nicht vor, ganz gewiss aber nicht am Echinidenei, denn grade hier habe ich den Fortbestand der chromatischen Kernsubstanz in Form von Struktur und Fäden auf das deutlichste durch den ganzen Prozess verfolgen können (a. a. O. S. 21 ff.).

Berichtigungen.

S. 644 Zeile 14, 25, 42 lies statt mesoblastisch: meroblastisch.

S. 645 „ 37 statt „vorab längerer“: verschlungener.

S. 650 Anm. 2 Zeile 4 lies: Tinctionsvermögen.

S. 651 Zeile 2 lies: Greeff.

S. 654 „ 6 lies: ansprechendste.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1883-1884

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Flemming Walter [Walther]

Artikel/Article: [Ueber Bauverhältnisse, Befruchtung und erste Teilung der tierischen Eizelle. 641-654](#)