

innerhalb des Embryo erst längere Zeit, nachdem es im Gefäßhof aufgetreten ist und zwar genau von dem Zeitpunkt ab, in welchem die großen Gefäßstämme hohl und mit den Dottergefäßen in offener Kommunikation sind. Vereinzelte embryonale Blutkörper sehe ich allerdings im Kopfsinus unmittelbar bevor der Herzschlauch und die Kopfaorten in ganzer Länge geöffnet sind, aber diese wenigen Zellen können sich leicht durch die engen Passagen der erwähnten Gefäßabschnitte durchgezwängt haben und geben vorläufig keine Veranlassung zu der Annahme, dass sie lokal entstanden sind. Es ist sonach neben dem Mesenchymkeim auf dem Nahrungsdotter noch ein zweiter Mesenchymkeim im Embryo selbst vorhanden, welcher sich durch den ganzen Körper ausbreitet, soweit der Mesoblast reicht. Doch hat der erstere dem letztern gegenüber die eine spezifische Funktion voraus, der alleinige Bildner des ersten embryonalen Blutes zu sein.

München, 5. Juli 1888.

Vor der zweiten Korrektur des Schlussabschnittes erhalte ich den Abdruck von Rabl's auf der Versammlung der anatomischen Gesellschaft zu Würzburg gehaltenen Vortrag „Ueber die Bildung des Mesoderms“. Der Raum verbietet mir ein näheres Eingehen auf diese hochwichtigen Ausführungen, die ich persönlich mitanzuhören leider nicht in der Lage war infolge eines Aufenthaltes an der zoologischen Station zu Neapel. Ich begnüge mich daher, an dieser Stelle darauf hinzuweisen, dass Rabl die das Visceralrohr umhüllende Binde substanz nebst der Darmmuskulatur auf die gleiche Quelle zurückführt wie ich: nämlich auf die Seitenplatten. Die Uebereinstimmung in der Ableitung der Sklerotome wurde von mir in diesem Aufsatz sowohl wie schon an früherer Stelle [20] erwähnt. Neben diesen beiden Gruppen des embryonalen Bindegewebes (die Rabl zweckmäßig als axiales und viscerales bezeichnet) nimmt Rabl noch eine 3. Abteilung, das dermale Bindegewebe an, welches er aus der parietalen Lamelle der Urwirbel und der Seitenplatten entstehen lässt. Auf diese 3. Gruppe des embryonalen Bindegewebes habe ich meine Untersuchungen nicht ausgedehnt.

München, 6. September 1888.

Ueber die Befruchtungserscheinungen bei den Dauereiern von Daphniden.

Von **A. Weismann** und **C. Ischikawa**.

In der vorletzten Nummer (12) dieser Zeitschrift findet sich ein von Herrn Dr. O. Zacharias verfasster Artikel „über partielle Befruchtung“, in welchem über unsere unter diesem Titel veröffentlichten Beobachtungen¹⁾ an Daphniden-Eiern kurz berichtet wird.

1) „Berichte der naturf. Gesellschaft zu Freiburg i. Br.“, Bd. IV; datiert vom 12. Dezember 1887 und vom 21. Mai 1888.

Am Fuß der Seite fügt die Redaktion des Blattes hinzu, „mitten im Drucke dieser Nummer geht uns die Mitteilung zu, dass die Herren Weismann und Ischikawa ihre Beobachtungen über partielle Befruchtung zurückziehen“.

Wir haben dazu zu bemerken, dass dies richtig ist, wenn das „Zurückziehen“ bloß auf die Benennung „partielle Befruchtung“ bezogen wird, dagegen unrichtig sein würde, wenn es auf „Beobachtungen“ bezogen werden sollte. Wir halten unsere Beobachtungen vollkommen aufrecht, deuten sie aber allerdings jetzt wesentlich anders, als früher, wie wir dies in einer zweiten Mitteilung¹⁾ vor kurzem dargelegt haben.

Da es noch einige Zeit dauern wird, ehe unsere ausführliche Abhandlung über diese Erscheinungen zur Veröffentlichung gelangen kann, so wird es vielleicht nicht unerwünscht sein, wenn wir hier eine kurze Darlegung unserer Untersuchungen folgen lassen.

In unserer ersten Veröffentlichung teilten wir mit, dass wir in frisch abgelegten Dauereiern mehrerer Daphniden ausnahmslos eine Zelle vorfanden, die wir für die Samenzelle halten mussten, obgleich sie sich der Eizelle gegenüber sehr ungewöhnlich verhielt. Denn während sonst die ins Ei eingedrungene Samenzelle so schnell wie möglich den Eikern zu erreichen sucht, um sich mit diesem zu verbinden, blieb diese zunächst ruhig im Dotter des Eies liegen, bald näher, bald ferner vom Eikern. Dieser seinerseits, umhüllt von einer Protoplasma-Zone trat nun in den Furchungsprozess ein und vollendete denselben bis zu vier Zellen, ohne dass die „Spermazelle“ irgend welchen Anteil daran nahm. Erst nach der Teilung in vier Furchungszellen begann auch die „Spermazelle“ kurze Fortsätze auszusenden und sich an eine der Furchungszellen anzuhängen, um im folgenden Stadium von acht Furchungszellen ganz mit ihr zu verschmelzen. Wir hatten dies als Befruchtung nur eines Teils der Eisubstanz aufgefasst und deshalb als partielle Befruchtung bezeichnet. Dass es eine Kopulation zweier Zellen war, darüber konnte kein Zweifel sein. Wir vermochten festzustellen, dass die Verschmelzung der beiden Zellen ganz so vor sich geht, wie die Kopulation von Ei- und Samenzelle bei einigen Crustaceen anderer Ordnungen, bei welchen wir kürzlich Gelegenheit nahmen, dieselbe zu beobachten²⁾. Zuerst vereinigen sich die beiden Zellkörper und fließen in einen einzigen zusammen, dann aber legen sich die bläschenförmigen, im Knäuelstadium befindlichen Kerne aneinander und verschmelzen ebenfalls an der Berührungsfäche.

Diese Kopulation erfolgt auch nicht etwa nur gelegentlich und bleibt in andern Fällen aus. Wir haben sie vielmehr an allen Eiern

1) „Nachtrag“ zu der Notiz über partielle Befruchtung“ in: „Berichte der naturf. Gesellschaft zu Freiburg in Br.“, Bd. IV, Heft 2; datiert v. 12. Juli 1888.

2) Die betreffenden Beobachtungen werden binnen kurzem in den „Zoologischen Jahrbüchern“ erscheinen.

ausnahmslos eintreten sehen, von denen wir überhaupt gute Schnittserien des betreffenden Stadiums besaßen, und zwar bei 5 Arten, bei *Moina paradoxa* und *rectirostris*, bei *Daphnia pulex* und *longispina*, bei *Polyphemus* und bei *Sida crystallina*. Von *Moina paradoxa* allein besitzen wir Schnittserien von 44 Eiern dieses Stadiums, welche alle irgend ein Stadium der Kopulation aufweisen. Bei dieser Art werden normalerweise jedesmal zwei Eier in den Brutraum entleert; überall nun, wo die Beschaffenheit der Schmitte über beide Eier ein Urteil erlaubte, befanden sich beide in demselben Stadium der Embryogenese, und bei beiden war die Kopulationszelle in Verschmelzung mit der betreffenden Furchungszelle begriffen.

Wo möglich noch auffallender trat die Regelmäßigkeit der Erscheinung an *Sida crystallina* hervor, weil diese eine ziemlich große Zahl von Dauereiern gleichzeitig im Brutraum trägt. Wir besitzen eine Schnittserie von einem Weibchen von *Sida crystallina* mit 11 Eiern im Brutraum. Davon lassen 7 die Kopulation der „Samenzelle“ mit einer der beiden Furchungszellen erkennen — die Kopulation erfolgt hier im Zweizellen-Stadium, also früher, als bei den übrigen Arten.

Was hätte nun diese sich kopulierende Zelle anders sein können, als die Samenzelle? Eine Zelle, welche in keinem Ei fehlte¹⁾, welche nach dem Achtzellen-Stadium stets verschwunden, deren Kopulation mit einer Furchungszelle festgestellt war und welche andererseits ohne Ausnahme sich stets nur in der Einzahl vorfand, so dass jeder Gedanke an einen parasitären Organismus ausgeschlossen war; eine Zelle ferner, neben welcher sich stets noch die beiden Richtungszellen vorfanden, so dass auch jede Verwechslung mit diesen unmöglich war? Dazu kam noch, dass wir diese „Samenzelle“ schon an den ganz frisch in den Brutraum übergetretenen Eiern nachweisen konnten, dass sie an solchen eine oberflächliche Lage einnahm, grade als ob sie eben erst sich in das Ei eingebohrt hätte, sowie dass unmittelbar darauf die Bildung der Dotterhaut eintrat. Auch in der Gestalt und Größe erinnerte sie durchaus an die Samenzellen, wie wir sie bei gewissen Daphniden mit gewöhnlicher Befruchtung im Innern des Eies beobachtet hatten, nur dass die strahlenförmigen Ausläufer teilweise (bei *Moina*) fehlten, die bei jenen in großer Zahl gefunden wurden, so z. B. bei *Bythotrephes*. Bei dieser Art hatten wir das Eindringen der mächtigen amöboiden Samenzellen ins Ei auf unsern Schnitten gewissermaßen Schritt für Schritt verfolgen und die Übereinstimmung derselben mit den außerhalb des Eies im Brutraum liegenden überzähligen Samenzellen feststellen können. Wohl hatten wir uns entgegen gehalten, dass die Gestalt und Größe der „Samenzelle“ bei *Moina paradoxa* z. B. nicht stimme mit derjenigen der

1) Wir haben allein von *Moina paradoxa* 518 Dauereier der betreffenden Stadien in Schmitte zerlegt und in allen ohne Ausnahme die Kopulationszelle vorgefunden.

Spermazellen des Hodens der betreffenden Arten, allein man weiß ja, wie bedeutend die Form- und Größe-Veränderung einer Samenzelle sein kann, nachdem sie ins Ei eingedrungen ist, und wir selbst hatten dafür mehrere auffallende Belege neuerdings gesammelt. So konnten wir denn nicht umhin, die betreffende Zelle trotz ihres so ungewöhnlichen Verhaltens für die Samenzelle zu nehmen und infolge dessen den im Laufe der Furchung eintretenden Konjugationsprozess für eine „partielle Befruchtung“, im Gegensatz zu der gewöhnlichen totalen Befruchtung des gesamten Eies.

Wir hatten in der That zur Zeit jener ersten Veröffentlichung nicht den leisesten Zweifel mehr an der Richtigkeit unserer Auffassung, trotzdem wir uns sehr wohl bewusst waren, dass schwere theoretische Konflikte mit unsern eignen Anschauungen über Befruchtung in dieser „partiellen“ Befruchtung verborgen lagen. Wurden doch zwei primäre Richtungskörper von diesen Eiern ausgestoßen, und trotzdem beginnt nachher die Embryonalentwicklung wie bei parthenogenetischen Eiern, gar nicht zu reden davon, dass der tiefere Sinn des Vorgangs ganz unverständlich blieb. Aber den Thatsachen musste man sich fügen!

Seither haben wir uns nun überzeugt, dass diese Thatsachen anders liegen, als wir damals glauben mussten, dass die vermeintliche Samenzelle in jenen Eiern keine Samenzelle ist, sondern ein Produkt des Eies selbst, dass sonach auch jene merkwürdige Kopulation mit einer der Furchungszellen nicht der Ersatz für die normale Befruchtung ist, sondern etwas zu dieser noch Hinzukommendes.

Schwerlich würde unser Irrtum inbetreff der Deutung dieser „Kopulationszelle“, wie wir sie jetzt vorläufig nennen wollen, so bald schon entdeckt worden sein, wären wir nicht auf den Gedanken gekommen, die theoretischen Konsequenzen aus unsern Beobachtungen experimentell weiter zu verfolgen.

Es war durch frühere Untersuchungen des einen von uns¹⁾ festgestellt werden, dass unbefruchtete Dauereier der Daphniden keinen Embryo liefern, dass sie vielmehr ausnahmslos nach einiger Zeit zerfallen und sich auflösen. Wie stimmte dies mit der von der Samenzelle unabhängigen Entwicklung der Eier, wie wir sie jetzt beobachtet zu haben glaubten? Diese Eier mussten doch die Fähigkeit zu parthenogenetischer Entwicklung besitzen, wenigstens bis zu dem Stadium, in welchem die Kopulation der vermeintlichen Samenzelle mit einer der Furchungszellen vor sich geht. Der Zerfall des Eies konnte also erst nach diesem Stadium, dem von 8 Furchungszellen (bei den meisten Arten) beginnen. Hätten wir es anders gefunden, wären in

1) Weismann, „Beiträge zur Naturgeschichte der Daphniden“, IV: „Ueber den Einfluss der Begattung auf die Erzeugung von Wintereiern“. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. XXVIII, 1877, S. 198 u. fg.

unbesamten Eiern schon die ersten Teilungen ausgeblieben, so hätte dies etwa auf einen unsichtbaren Einfluss der im Ei anwesenden, wenn auch noch im Ruhezustand befindlichen „Samenzelle“ gedeutet werden müssen.

Eine Entscheidung über diesen Punkt war möglich, denn obgleich die meisten Daphniden ihre Eier gar nicht ablegen, wenn die Begattung zur Zeit der Eireife ausbleibt, so war uns doch eine Art bekannt, bei welcher diese Ablage vor sich geht: *Moina paradoxa*. Wir isolierten also Weibchen dieser Art, welche reife Eier im Ovarium trugen und ließen sie ihre Eier in den Brutraum ablegen, um sie dann nach Verlauf einer kürzern oder längern Zeit zu töten. Wie groß war aber unser Erstaunen, als wir alle diese Eier bereits in beginnendem Zerfall fanden und in jedem derselben die von uns bisher für die Samenzelle gehaltene Zelle¹⁾! Zuerst dachten wir an die Möglichkeit einer schon vor der Isolierung (von den Männchen) stattgefundenen Begattung und Aufbewahrung der unwirksam gewordenen Samenzellen im Brutraum — allein Schnitte, die wir nun durch nahezu reife Ovarialeier legten, zeigten uns, dass auch in diesen die vermeintliche Samenzelle bereits vorhanden sei.

Es war somit nachgewiesen, dass diese mit einer der Furchungszellen sich kopulierende Zelle — die Kopulationszelle — keine gewöhnliche Samenzelle sein kann, dass vielmehr außer ihr noch eine wirkliche, vom Männchen stammende Samenzelle durch die Begattung ins Ei gelangen muss, die uns bisher entgangen war.

In der That fand sich diese denn auch nach Durchsuehung zahlreicher Schnittserien in mehreren Eiern vor als ein kleiner mit undeutlichem Hof umgebener Kern, der sogar in einem Falle seine Bahn im Dotter vom Punkte seines Eindringens in das Ei bis zu einiger Tiefe deutlich erkennen ließ. In einem andern Falle gelang es auch, seine Verbindung mit dem Eikern zu sehen, das Stadium der Kopulation nämlich, in welchem die beiden Geschlechtskerne, der väterliche und der mütterliche, dicht nebeneinander inmitten der zentralen Protoplasma-masse des Eies liegen.

Aber nicht in allen frisch abgelegten Eiern gelang es einen Spermakern zu finden. Abgesehen von solchen Eiern, bei welchen der winzige Spermakern in dem körnigen Dotter nicht mit Sicherheit zu erkennen war, fand sich noch eine ganze Anzahl anderer Eier, bei denen wirklich keine Samenzelle eingedrungen war. Es war uns schon früher aufgefallen, dass an manchen der frisch abgelegten Eier die protoplasmatische Rindenschicht zwar außen ganz glatt war, gegen den Dotter aber in regelmäßiger Wellenlinie bald stärker, bald weniger stark vorsprang. Wir hatten diese Erscheinung auf eine Kontraktion

1) Die Zahl der Schnittserien zerlegten, absichtlich unbesamten Eier von *Moina paradoxa* war 88.

dieser Rindenschichte gedeutet, die sie auch offenbar ist; ihr wahrer Sinn aber war uns noch verborgen geblieben. Der Vergleich mit absichtlich unbesamt gebliebenen Eiern zeigte uns jetzt, dass diese Kontraktionen den Beginn des Zerfalls bedeuten, der sehr bald eintritt, wenn die rechtzeitige Besamung des Eies ausbleibt. Wir hatten also bisher zahlreiche Eier als besamte untersucht, die in Wahrheit unbefruchtet geblieben waren. Man sieht daraus, dass — wenigstens in Gefangenschaft — trotz der Anwesenheit von Männchen manche Weibchen nicht begattet werden.

Sonach ist die Befruchtung der Dauereier von *Moina* und anderer Daphniden insofern keine außergewöhnliche, als die normale Vereinigung der Geschlechtskerne auch hier statthat; es findet aber außer dieser normalen Kopulation von Sperma- und Eikern noch eine zweite Zell- und Kernverschmelzung statt zwischen jener rätselhaften, schon im Ovarialei auftretenden Kopulationszelle und einer der Furchungszellen, bei *Moina* einer der am vegetativen Pol liegenden 8 ersten Furchungszellen.

Ueber die Herkunft dieser „Kopulationszelle“ glauben wir jetzt ebenfalls im klaren zu sein. Sie stammt — wie wir schon in unserer „Nachschrift“ andeuteten — vom Keimbläschen des Eies ab. In dem noch ziemlich jungen Ei, wenn eben die Dotterabscheidung begonnen hat, tritt ein Teil der färbbaren Kernsubstanz aus dem Keimbläschen aus, entfernt sich von seiner Ursprungsstätte und bildet einen Zellkörper um sich, der dann im Eikörper liegen bleibt, gewissen Veränderungen unterliegt, auch an Masse zunimmt, aber erst wieder aktiv wird, wenn die Zeit zur Kopulation mit einer der Furchungszellen gekommen ist.

Wir dachten zuerst an die Möglichkeit des Eindringens von Blutzellen in das Ei, denn die Kopulationszelle hat eine gewisse Aehnlichkeit mit einer Blutzelle. So unwahrscheinlich dies auch war wegen des spätern Schicksals der Kopulationszelle, so mussten wir es doch mit in betracht ziehen; eine genaue Vergleichung beider Zellenarten ergab aber konstante Unterschiede, wie denn auch das Fehlen von „Kopulations-Zellen“ in den drei Nährzellen des Eies ein Eindringen von außen vollständig ausschloss. In 132 reifenden Ovarialeiern, welche wir auf Schnittserien untersuchten, fanden wir die Kopulationszelle immer nur in der Eizelle, niemals in den Nährzellen, die ihr doch anfänglich vollständig gleichen und die ja ursprünglich auch Keimzellen sind. Das könnte nicht so sein, wenn die Kopulationszelle ein von außen in die Eizelle eingedrungenes Gebilde wäre, sei es eine Blutzelle oder eine Zelle von irgend welcher andern Herkunft.

Es gelang uns dann aber auch den positiven Nachweis zu führen für die Entstehung der Kopulationszelle im Innern der Eizelle und aus dem Kernmaterial des Keimbläschens. Wir fanden alle Ueber-

gänge vom Austreten von Chromatin-Körnern (oder wenigstens Körnern von gefärbter Kernsubstanz) aus dem Keimbläschen bis zu deren Zusammenballung zu einem kugligen Kern und dessen Umhüllung mit Zellkörper-Substanz. Die genauere Darlegung dieser Beobachtungen muss aber unserer mit Abbildungen versehenen Abhandlung vorbehalten bleiben.

Wir haben in unserer ersten Mitteilung schon die Vermutung als möglich hingestellt, dass die kopulierende Furchungszelle diejenige sein möchte, aus welcher später die Keimzellen des jungen Tieres werden. Wir möchten diese Vermutung auch jetzt noch aufrecht erhalten, obwohl wir dafür nichts weiter anzuführen haben, als: 1) dass es eine bestimmte Furchungszelle zu sein scheint, welche die Kopulation eingeht, nicht etwa eine beliebige und 2) dass es — soweit wir gesehen haben — stets eine der am vegetativen Pol gelegenen Furchungszellen ist, aus denen ja auch „bei den Sommer-Eiern von *Moina* nach Grobben's schöner Entdeckung die Keimzellen des Embryo hervorgehen“. Leider waren alle unsere Bemühungen weiter zu kommen inbezug auf diesen Punkt vergeblich, und es steht auch kaum zu hoffen, dass es an dem bisher benutzten Material gelingen werde, die aus der Kopulation hervorgehende Zelle in ihrer weitem Entwicklung zu verfolgen. Man wird günstigeres Material abwarten müssen.

Solange wir nun über diesen Punkt keine Sicherheit haben, wird es besser sein, mit Vermutungen über die Bedeutung des ganzen Vorgangs noch zurückzuhalten. Jedenfalls wird die Bezeichnung einer „partiellen Befruchtung“ aufzugeben sein. Man könnte ja vielleicht „partielle Neben-Befruchtung“ dafür setzen, allein auch dies schließt eine theoretische Deutung ein, und so möchten wir vorschlagen, den betreffenden Vorgang einstweilen als „Neben-Kopulation“ zu bezeichnen.

Unsere Untersuchungen sind abgeschlossen, so weit sie sich auf *Moina paradoxa* beziehen, und auch über die andern genannten Arten können wir kaum hoffen, wesentlich tiefer in den Vorgang einzudringen, als wir es bereits erreicht haben. Dagegen soll noch versucht werden, zu bestimmen, in welchem Umfang die Erscheinung vorkommt, und ob etwa bisher noch nicht untersuchte Arten Modifikationen des Vorgangs darbieten, welche geeignet wären, einiges Licht auf die Bedeutung desselben zu werfen. Aus diesem Grunde werden wir mit der Veröffentlichung unserer ausführlichen Arbeit noch etwas zurückhalten.

Freiburg i. Br., 18. August 1888.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1888-1889

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s): Weismann August, Ischikawa C

Artikel/Article: [Ueber die Befruchtungserscheinungen bei den Dauereiern von Daphniden. 430-436](#)