

Die ersten Entwicklungsvorgänge des
Echinodermeneies,
insbesondere die Vorgänge am Zellkörper.

Von

Dr. Heinrich Ernst Ziegler,

Professor an der Universität Jena.

Mit Tafel XVI und 4 Figuren im Text.

„Die eigentümlichen Bewegungserscheinungen und Formen des organischen Lebens sind nicht der Ausfluß einer besonderen „Lebenskraft“, sondern lediglich die unmittelbaren oder mittelbaren Leistungen der Eiweißkörper (Plasmaverbindungen) und anderer komplizierter Verbindungen des Kohlenstoffes.“

ERNST HAECKEL, Generelle Morphologie (1866).

Ursprünglich wollte ich an dieser Stelle nicht allein über die im Titel bezeichneten Vorgänge berichten, sondern auch meine Beobachtungen über die Gastrulation und die Larven von *Echinocardium cordatum* und *Ophiotrix fragilis* hier veröffentlichen. Nur deshalb habe ich mich auf das vorliegende Thema beschränkt, weil meine Zeit auch durch andere Arbeiten in Anspruch genommen war und die Abhandlung auf den Geburtstag des hochverehrten Jubilars rechtzeitig abgeschlossen werden mußte.

Immerhin dürfte der vorliegende Beitrag insofern einiges Interesse finden, als er die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle betrifft, welche in Anbetracht ihrer großen theoretischen Bedeutung möglichst genau festgestellt werden müssen.

Die Befruchtung und Furchung des Seeigeleies dient seit langer Zeit als Paradigma dieser wichtigen Entwicklungsvorgänge und ist schon so oft von den fähigsten Forschern beobachtet und beschrieben worden, daß man meinen könnte, es sei nichts Neues mehr an diesem Objekt zu finden. Allein infolge der Ausbildung der Färbe- und Schneidetechnik haben die Zoologen seit etwa zwei Jahrzehnten ihre Studien hauptsächlich an den konservierten und gefärbten Objekten gemacht. Die Beobachtung des lebenden Eies wurde vernachlässigt, und man versuchte sogar die auf das lebende Objekt gerichteten Untersuchungen als minderwertig hinzustellen. Die Folge davon ist, daß zwar diejenigen Vorgänge, welche an Dauerpräparaten erkannt werden können (in erster Linie das Verhalten der Kerne und Kernbestandteile) sehr genau bekannt sind, aber über die nur am lebenden Objekt sichtbaren Verhältnisse kein vollständiger Bericht vorliegt; insbesondere hat man die Veränderungen der hyalinen Außenschicht, auf welche ich neuerdings die Aufmerksamkeit lenke, seit vielen Jahren ganz unbeachtet gelassen. Es schien mir also notwendig, die Vorgänge an der lebenden Zelle von neuem zu verfolgen und sie mit den bekannten Bildern der Dauerpräparate zusammenzustellen.

Ich beschreibe hauptsächlich das Verhalten der Eier von *Echinus miliaris* MÜLL., wie ich es vor kurzem (im Spätjahr 1903) bei einem Studienaufenthalt auf Helgoland beobachtete. Vergleichsweise ziehe ich ähnliche Beobachtungen an *Strongylocentrotus lividus* BRANDT bei, die ich im Frühjahr 1902 in Villefranche sur mer gemacht habe und über welche ich schon früher berichtete (1903). Ferner kommt die erste Furchungsteilung von *Ophiotrix fragilis* DUB. und KOR. in Betracht, die ich ebenfalls in Helgoland angesehen habe. — Ich benütze die Gelegenheit, der Verwaltung der K. Biologischen Anstalt auf Helgoland für die Ueberlassung eines Arbeitsplatzes und die Beschaffung des Materials bestens zu danken.

I. Die Vorgänge bei der Befruchtung und der ersten Teilung.

Das Durchströmungskompressorium¹⁾ ermöglichte die kontinuierliche Beobachtung eines Eies durch mehrere Stunden. Ein Druck wurde auf das Ei nicht ausgeübt, und infolge der Durchströmung war das Ei wie unter normalen Verhältnissen immer mit Sauerstoff versehen. Um die Beobachtungen am lebenden Ei mit den Bildern von Dauerpräparaten zu vergleichen, benutzte ich die photographischen Abbildungen gut gefärbter Schnitte, welche in dem prächtigen Atlas von E. B. WILSON und E. LEAMING (1895) enthalten sind. Die Richtigkeit der Photographien ist unbestreitbar, und man kann leicht die Uebereinstimmung zwischen meinen Figuren und den photographischen Bildern kontrollieren. Ich habe die meisten Bilder mit Präparaten verglichen und nur bei Fig. 18 an dem WILSONschen Bild eine Aenderung vorgenommen (von der später die Rede sein wird). Allerdings sind die Centrosomen und Centriolen in den Figuren nicht dargestellt. Aber ich wollte hier auf die schwierige Centrosomen-Frage nicht eingehen, da ich sie noch nicht für völlig abgeklärt halte. Diejenigen Gebilde, welche BOVERI (1901) jetzt beim Seeigeelei als Centrosomen bezeichnet, sind freilich an Fig. 14, 15 und 18 deutlich zu sehen (vergl. S. 558).

Bekanntlich sind die Seeigeeier von einer ziemlich dicken gallertigen Schicht umgeben. FOL (1879) nannte sie Enveloppe muqueuse oder Oolem, SELENKA (1883) bezeichnete sie als Zona pellucida. Das Seeigeelei besitzt eine Polarität und die Besamung findet normaler Weise am oberen Pol statt; dies war schon SELENKA (1883) bekannt und ist von BOVERI (1901) genauer festgestellt worden. Letzterer zeigte, daß am oberen Pol ein Kanal in der Gallerthülle vorhanden ist, durch welchen das Spermatozoon leicht hindurchgeht. Die Samenzellen können zwar die Hülle auch an anderen Stellen durchbohren, wie man besonders bei den Fällen von Polyspermie beobachtet, jedoch ist dann mehr Zeit erforderlich. In der Regel findet nur monosperme Befruchtung statt, weil sich bei reifen und lebenskräftigen Eiern sofort die Eihaut abhebt, sobald ein Spermatozoon das Ei erreicht hat. Von dieser Eihaut, welche das Eindringen weiterer Spermatozoen verhindert, wird später die Rede sein (S. 549).

Sehr bald nach dem Eindringen des Spermatozoons sieht man im Zellkörper des Eies die entstehende Befruchtungsstrahlung. Das Zentrum derselben gibt bekanntlich die Stelle des Centrosoma des Spermatozoons an, welches anfangs am hinteren Ende des Kopfes des Spermatozoons liegt, aber sehr bald gewissermaßen die Führung übernimmt, wobei der Spermakern ihm folgt. Am lebenden Objekt sieht man nur soviel, daß die Strahlung immer weiter in das Ei eindringt, wobei der Eikern anfangs ruhig bleibt, aber, wenn die Strahlung in seine Nähe kommt, dem Zentrum der Strahlung und dem Eikern entgegenrückt²⁾. In der ganzen Zeit bis zum Zusammentreffen des Spermakernes und des

1) Beschrieben im Zool. Anzeiger, 1894, No. 456, 457 u. 464.

2) Hinsichtlich der Wege, welche der Spermakern und der Eikern zurücklegen, verweise ich auf die Beobachtungen von WILSON und MATHEWS (1895) und von GIARDINA (1902, Anat. Anz., Bd. XXI, S. 45 u. f.). Letzterer schreibt: „Es ist mit Sicherheit festgestellt, daß der Weg des Spermakernes nicht gerade, sondern gebogen verläuft, daß er ferner nicht direkt gegen den Eikern gerichtet ist, sondern eher gegen das Zentrum der Eizelle und jedenfalls keine konstante Lagebeziehung zu dem Eikern hat (WILSON and MATHEWS 1895).“ „Es ist eine bekannte Tatsache, daß der weibliche Vorkern bei den Seeigeln sich erst dann zu bewegen beginnt, wenn die Spermastrahlung eine gewisse Ausdehnung erreicht hat; FOL hat bei Asterios schon vor langer Zeit beobachtet, daß der weibliche Vorkern sich nicht von der Stelle bewegt, bis die Strahlung an ihn herankommt; auch ich habe mich bei zahlreichen Beobachtungen an Strongylocentrotus lividus überzeugen können, daß die Bewegung des weiblichen Kernes erst dann beginnt, wenn die kaum erkennbaren Enden der Radialien ihn erreichen.“

Eikernes nimmt die Strahlung an Größe zu, sie ist aber stets besser entwickelt nach der peripheren Seite als nach der zentralen, d. h. stärker da, wo der Spermakern herkommt, als da wo er hingeht; es ist daher ausgeschlossen, daß man die Strahlen hier als ziehende Fäden betrachtet, denn es wären die den Spermakern vom Eikern wegziehenden Fäden viel länger, stärker und zahlreicher als die heranziehenden. — Es folgt nun ein merkwürdiger und meines Wissens nach nicht beschriebener Vorgang. Die beiden aneinanderliegenden und verschmelzenden Kerne mit der ganzen Strahlung entfernen sich mehr und mehr vom oberen Pol, sie wandern also in die untere Hälfte des Eies (Fig. 2—4). Auch während dieses Vorganges ist die in der Richtung nach dem oberen Pol gehende Strahlung viel stärker als die nach unten gehende (Fig. 3). — Unterdessen hat sich das Centrosoma des Spermakernes geteilt und die Kernmembran verschwindet¹⁾. Die Befruchtungsstrahlung geht jetzt deutlich von zwei Zentren aus, und sie hat zu dieser Zeit ihre größte Ausdehnung, indem sie nahezu überall bis in die Nähe der Peripherie des Eies reicht. Manchmal zeigen die nach oben gehenden Strahlen zu dieser Zeit keinen ganz geraden Verlauf, sondern die seitlichen Strahlen wenden sich in sanftem Bogen aufwärts (Fig. 4).

Nun folgt ein zwar bekannter, aber doch zu wenig beachteter Vorgang, nämlich das Verschwinden der Befruchtungsstrahlung. Gerade dadurch ist die scharfe Unterscheidung zwischen Befruchtungsstrahlung und Teilungsstrahlung gerechtfertigt, daß die erstere schwindet, ehe die letztere auftritt²⁾. Aber manchmal sind noch Reste der Befruchtungsstrahlung am Zellkörper vorhanden (wie bei Fig. 9), während an den Attraktionssphären schon der Anfang der Teilungsstrahlung in Form einer kurzen deutlichen Strahlung erschienen ist (wie bei Fig. 10). — Die weitere Ausdehnung der Teilungsstrahlung geht zusammen mit der Vergrößerung der Attraktionssphären. Gleichzeitig verschiebt sich die ganze Figur in der Richtung nach dem oberen Pole des Eies; sie gelangt so in die Ebene des Äquators des Eies oder noch etwas höher. Darin ist offenbar die Einstellung der Teilungsspindel zu sehen, derselbe Vorgang, welcher bei länglichen Eiern oft zu beträchtlichen Verschiebungen und Drehungen der Spindel führt³⁾. Zu dieser Zeit erreichen die Attraktionssphären ihre größte Ausdehnung, und die Strahlung geht bis zum Rand; nun steht die Teilung der Zelle nahe bevor.

Mehrere Jahre hindurch waren die meisten Anatomen und Zoologen der Ansicht, daß die Radien der Strahlung einen Zug ausübten und dadurch die Teilung der Zelle herbeiführten⁴⁾. Ich habe diese Theorie, welche noch jetzt Anhänger hat, schon lange für unrichtig gehalten und in verschiedenen Schriften mancherlei Beobachtungen gegen dieselbe vorgeführt. Insbesondere habe ich gezeigt (1898

1) Hinsichtlich der Kerne ist noch beizufügen, daß der männliche Kern, welcher an Fig. 2 in Berührung mit dem weiblichen Kern gezeichnet ist, oft am lebenden Objekt überhaupt nicht sichtbar wird (offenbar weil er zu wenig aufgequollen ist und nur ein blasiger Kern gesehen werden kann). Der durch die Verschmelzung der beiden Kerne gebildete Kern ist oft im Stadium der Fig. 4 noch erhalten, so daß die Fig. ähnlich aussieht wie bei FOL (1879) Taf. VI, Fig. 2 oder bei BOVERI (1901, Zool. Jahrb.) Taf. XLVIII, Fig. 9.

2) Ein Unterschied liegt auch darin, daß die Strahlen der Befruchtungsstrahlung weniger deutlich sind und weniger regelmäßig verlaufen als diejenigen der Teilungsstrahlung. So schrieb auch BOVERI (1895), daß „die beiden Strahlensonnen der ersten Zellteilung, wie schon FOL richtig bemerkt hat, ein ganz anderes, viel regelmäßigeres Gepräge aufweisen als die früheren Radiensysteme.“ Auch WILSON und MATHEWS (1895) unterschieden die Befruchtungsstrahlung (Sperm-Aster), dann einen Ruhezustand (Pause), dann die Teilungsstrahlung (Cleavage-Aster).

3) Ich habe für die Einstellung der Spindel die Bezeichnung Taxis, später bestimmter Karyotaxis vorgeschlagen (Unters. über d. Zellteilung, 1895, S. 73). Man hat den Vorgang daraus zu erklären versucht, daß sich die Spindel in die Mitte ihres Wirkungsgebietes einstelle. Dies ist in sofern zutreffend, als der Vorgang offenbar auf einer Wechselwirkung zwischen den Zentren und dem Protoplasma beruht.

4) Im Jahre 1895 habe ich in einem Vortrag die verschiedenen Theorien dieser Art unter dem Namen Muskelfadentheorien zusammengefaßt. (Verhandl. d. Deutschen zool. Gesellschaft, 1895, S. 62 u. f.)

und 1902), daß diese Theorie bei dem Ctenophorenei gänzlich versagt, und daß hier an der Teilungsstelle eine deutliche Verdickung der protoplasmatischen Außenschicht gefunden wird. Etwas ähnliches sah ich dann auch beim Seeigelei; dieses besitzt zur Zeit der Teilung eine klare protoplasmatische Außenschicht, welche sich beim Beginn der Teilung an der Einschnürungsstelle verdickt. Ich bestätigte so eine alte in Vergessenheit geratene Beobachtung von SELENKA (1883), welcher beim Ophiurenei die Verdickung der Außenschicht an der Teilungsstelle gezeichnet und im Text kurz erwähnt hatte. Auch BOVERI hat neuerdings die Verdickung der Außenschicht an der Teilungsstelle beobachtet¹⁾. Denjenigen Autoren, welche an Dauerpräparaten gearbeitet haben, sind die Vorgänge in der protoplasmatischen Außenschicht nicht klar vor Augen gekommen, da diese Schicht beim Zusatz der Reagentien gewöhnlich verschwindet oder undeutlich wird. Wir müssen nun das Verhalten dieser hyalinen Schichte genauer betrachten.

Am unbefruchteten Ei ist die protoplasmatische Außenschicht noch nicht zu sehen, d. h. die Dotterkörnchen reichen bis zur Peripherie des Eies²⁾. Auch nachdem die Eihaut abgehoben ist, kann man sie bei Seeigeleiern noch nicht mit Sicherheit erkennen; sie tritt allmählig hervor während der Ausbildung der Befruchtungsstrahlung. Bei den Eiern von *Echinus miliaris* M. konnte ich sie erst dann deutlich erkennen, wenn die Befruchtungsstrahlung schon eine beträchtliche Ausdehnung erlangt hatte. Sie ist im Stadium der Fig. 3 schon zu bemerken, aber noch von geringer Dicke. An den folgenden Figuren sieht man sie deutlich. — Bei Ophiureneiern sah SELENKA diese Schicht vom Moment der Besamung des Eies an allmählich immer mehr hervortreten.

Es ist wahrscheinlich, daß die Befruchtungsstrahlung und das Auftreten der Außenschicht eine gemeinsame Ursache haben, indem beide Erscheinungen durch chemische Vorgänge am Centrosoma bedingt sind. Mit der Auflösung des Kernes hängt die Bildung der Außenschicht nicht zusammen, denn ich habe die letztere schon vor Auflösung des Kernes erscheinen sehen, insbesondere in denjenigen Fällen, in welchen die Auflösung des Kernes anormalerweise verzögert war³⁾.

In der Zeit zwischen der größten Ausbildung der Befruchtungsstrahlung und der Ausbreitung der Teilungsstrahlung zeigt die Außenschicht meist einige kleine Unebenheiten oder kleine Erhebungen, sozusagen kurze Pseudopodien, welche aber nur sehr langsam ihre Form ändern und während der Ausbildung der Teilungsstrahlung wieder verschwinden. Eier von *Echinus microtuberculatus* und *Strongylocentrotus lividus* haben in dieser Zeit zuweilen eine nicht ganz runde sondern einigermaßen polygone Kontur, was auch mit etwas ungleichmäßiger Dicke der protoplasmatischen Außenschicht zusammenhängt, in dem Sinne, daß sie an den abgeflachten Stellen der Eiperipherie etwas verdickt ist. Während die Teilungsstrahlung sich ausbreitet, rundet sich die Kontur des Eies. Die Dicke der Außenschicht nimmt wahrscheinlich während der Ausbreitung der Teilungsstrahlung noch ein wenig zu, aber nicht um einen meßbaren Betrag.

Die Außenschicht besteht aus klarem Protoplasma, welches aus dem Innern des Eies herausgetreten ist (vergl. S. 551). Bei Ophiureneiern ist sie viel dicker als bei den Seeigeleiern, insbesondere

1) Ich komme darauf unten zurück (S. 553). Ueber die Priorität kann kein Zweifel sein, da ich meine Beobachtungen etwa ein halbes Jahr vor dem Erscheinen der BOVERISCHEN Publikation auf der Zoologenversammlung in Gießen (Pfingsten 1902) vorgetragen habe. An die Gegner meiner Darstellung (KRASSUSKAJA und LANDAU, vergl. S. 551) möchte ich die Frage stellen, ob sie auch die Richtigkeit der Beobachtung von BOVERI bestreiten.

2) Es wird unten (S. 550) davon die Rede sein, daß wahrscheinlich zu dieser Zeit schon eine Rindenschicht an dem Ei differenziert ist, welche aber am lebenden Ei nicht zu erkennen ist, da sie mit Dotterkörnchen durchsetzt ist.

3) Auch die Ausbildung der Strahlung kann bekanntlich nicht als die Folge der Auflösung des Kerns betrachtet werden, was viele experimentelle Beobachtungen beweisen.

hat sie SELENKA bei *Ophioglypha lacertosa* in großer Dicke gefunden; nach seinen Figuren beträgt ihre Dicke 20 Proz. des Eiradius. Ich maß den Durchmesser des Eies von *Ophiotrix fragilis* vor und nach der Abscheidung der Außenschicht. Im ersteren Falle beträgt er 0,102 mm; in letzterem Falle beträgt die Dicke der Außenschicht über 0,0035 mm, also etwa 7 Proz. des Eiradius; der Durchmesser der dotterhaltigen Masse des Eies wird um ebensoviel kleiner, als die Dicke der Außenschicht ausmacht.

Wie schon oben gesagt wurde, liegt die Spindel mit den großen Attraktionssphären beim Beginn der Zellteilung meist nicht genau in der Ebene des Aequators des Eies, sondern dem animalen Pol etwas genähert (Fig. 12). Die Zellteilung nimmt in diesem Fall ihren Anfang in der Gegend des oberen Poles. Denn es gilt für die Furchung der Echinodermeneier die Regel: Die Einschnürung beginnt an derjenigen Seite der Zelle, welche der Achse der Spindel am nächsten ist¹⁾. Wenn man annimmt, daß die Einschnürung durch einen von den Zentren aus auf die Außenschicht wirkenden Vorgang bedingt ist, so erklärt sich leicht, daß die Wirkung zuerst in der Nähe, dann in weiterer Entfernung sich zeigt. — Falls die Spindel genau in der Ebene des Aequators des Eies liegt, beginnt die Einschnürung natürlich oben und unten gleichzeitig. Wir wollen aber für die weitere Beschreibung die oben erwähnte Stellung der Spindel voraussetzen.

Das erste Anzeichen der Einschnürung sind einige kleine wellenförmige Erhebungen, welche an der Stelle der später beginnenden Einfaltung auf der Außenschicht hervortreten (Textfig. 1 A). Sehr bald bemerkt man auch eine schwache Abflachung der ursprünglich kreisrunden Kontur des Zellkörpers und eine dementsprechende geringe Längsstreckung des Zellkörpers in der Richtung der Spindelachse; d. h. die Abflachung erfolgt am Teilungsmeridian und hat eine entsprechende Verlängerung des Zellkörpers in einer auf die Teilungsebene senkrechten Richtung zur Folge. Zu dieser Zeit ist die Verdickung der Außenschicht in der Gegend des Teilungsmeridians im optischen Querschnitt deutlich zu sehen. Nach meiner Meinung muß die Verdickung der Außenschicht auf einem Zuströmen von Protoplasma beruhen, welches der übrigen Außenschicht entzogen wird, weshalb letztere sich beträchtlich verdünnt. Ich sehe die genannte Verdickung als die Ursache der Abflachung an, somit auch als die Ursache der erwähnten Formveränderung des Eies. — Bei den Eiern von *Ophiotrix* ist die Verdickung der Außenschicht an der Teilungsstelle sehr beträchtlich, es treten aber die wellenartigen Erscheinungen nicht so deutlich hervor (Textfig. 2 A).

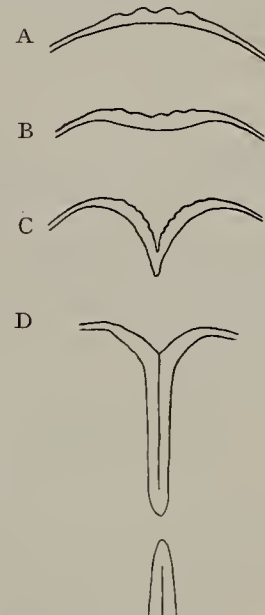


Fig. 1 A—D. Schema des Verhaltens der hyalinen Außenschicht bei Seeigeleiern an der Teilungsfurche. Vier aufeinander folgende Stadien.

1) Ich habe diesen Satz auch bei der Beobachtung flachgedrückter Eier so oft bestätigt gesehen, daß ich ihn für zweifellos richtig halte. Ich kann daher der entgegengesetzten Behauptung von BOVERI (1903) nicht zustimmen. BOVERI schreibt: „Bei der normalen Zellteilung muß es unentschieden bleiben, ob der Aequator (d. h. die Furchungsebene) dadurch von der übrigen Zelloberfläche verschieden gemacht wird, daß in ihm eine Summierung der von beiden Zentren ausgehenden Wirkungen stattfindet, oder umgekehrt dadurch, daß er wegen seiner größeren Entfernung von deren Wirkungen am schwächsten getroffen wird; meine Beobachtungen an den Monastereiern entscheiden diese Frage in letzterem Sinne.“ Dagegen bin ich der Ansicht, daß die Furchung der Ctenophoren, der Amphibien, Ganoiden u. a., sowie viele Beobachtungen an Seeigeleiern deutlich beweisen, daß die Furche da beginnt, wo die Wirkung der beiden Zentren zusammentrifft und am stärksten zur Geltung kommt. Etwas anderes ist es mit der amöboiden Bewegung (Pseudopodienbildung), die gewöhnlich da auftritt oder zu der Zeit erscheint, wenn die Wirkung der Zentren nicht zur Geltung kommt (wie ich bei Nematodeneiern oft gesehen habe).

Nun bildet sich ein einspringender Winkel, d. h. es entsteht die Teilungsfurche. An den Seitenflächen der Furche ist die Verdickung der Außenschicht sehr deutlich. In der Tiefe der Furche schneidet die Außenschicht keilförmig ein (Textfig. 2 C). Während die Furche tiefer wird, wird sie schmaler d. h. es nähern sich ihre Seitenflächen gegenseitig (vergl. Fig. 16), und gleichzeitig beginnt die Verdickung an den Seitenwänden der Furche schon flacher zu werden. Später legen sich die Seitenwände der Furche größtenteils völlig aufeinander, so daß der größte Teil der Furche kein Lumen mehr hat und überhaupt nicht mehr erkennbar ist, da man die Berührungsfläche zweier in gleicher Stärke lichtbrechender Medien nicht sehen kann¹⁾.

Unterdessen hat sich die Furche rings um das Ei entwickelt. Man kann auf dem optischen Querschnitt an der unteren Seite des Eies dasselbe beobachten wie an der oberen Seite, nur findet man hier den Vorgang der Bildung der Furche weniger weit vorgeschritten, wie schon oben gesagt wurde. So sieht man an Fig. 12 oben eine tiefe Furche, unten kaum die Abflachung. An Fig. 16 ist oben schon eine tiefere Rinne vorhanden, unten ist aus der Abflachung ebenfalls eine Rinne geworden (vergl. Fig. 2 B u. C).

Wenn die Furche rings um das Ei geht und die hyaline Außenschicht von allen Seiten keilförmig in das Ei einschneidet (Fig. 16), so pflegt die völlige Durchschnürung des Eies sehr rasch zu erfolgen. Die letzte Durchtrennung läßt sich kaum beobachten. Es ist nicht ausgeschlossen, daß in

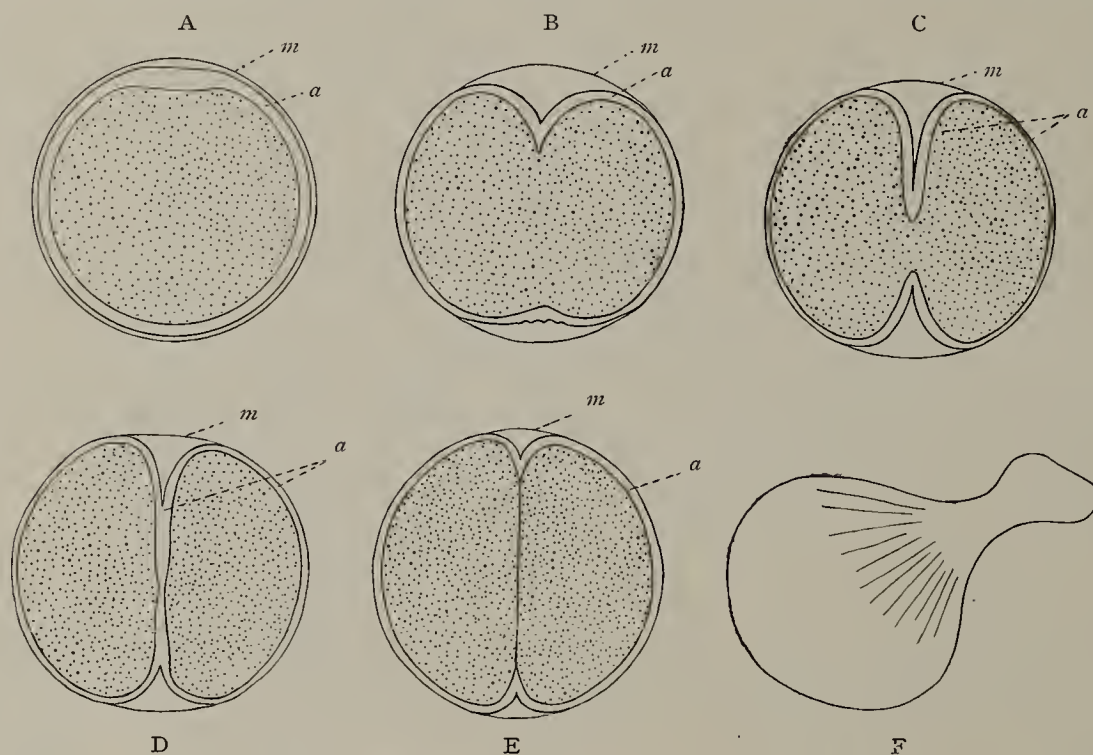


Fig. 2 A—F. Eier von *Ophiotrix fragilis* während der ersten Teilung. A und B Verdickung der hyalinen Außenschicht. C Tieferes Einschneiden der Furche. D Durchtrennung. E Nach vollzogener Teilung. F Ein unbefruchtetes Ei, welches durch Druck zum Ausströmen gebracht ist und im Zellkörper eine Strahlung zeigt, welche der Richtung der Strömung entspricht (Erklärung S. 556). *m* Eimembran, *a* Außenschicht.

der letzten Brücke noch eine Zellplatte eine Rolle spiele, aber ich halte es nicht für wahrscheinlich; es könnte eine Zellplatte nur in einem sehr kleinen Bezirk in Betracht kommen, denn in einzelnen Fällen sah ich die einschneidende hyaline Schicht von oben und von unten her sehr nah zusammenkommen (Fig. 20 Teilung bei einem flachgedrückten Ei). Ich bin daher der Ansicht, daß sich die völlige Durchschnürung ohne Zellplatte und in einer Weise vollzieht, welche von derjenigen, die ich bei *Beroë* beobachtete,

1) Nur ausnahmsweise und bei nicht ganz frischen Eiern sah ich am unteren Ende der Furche eine Erweiterung, ähnlich wie sie bei *Beroë* vorkommt und auch bei *Sagitta* beobachtet ist (vergl. Fig. 21 mit Textfig. 3).

prinzipiell nicht verschieden ist: Die hyaline Schicht dringt soweit vor, bis sie die Brücke der dotterhaltigen Zellschubstanz ganz durchgeschnürt hat, so daß die beiden Zellen nur noch durch hyalines Protoplasma vereinigt sind, welches dann bei dem weiteren Vordringen der Furchen ebenfalls durchgetrennt wird¹⁾.

Ich will dies durch eine Reihe von Schemata deutlich machen. Textfig. 1 A—C zeigen die Vorgänge, welche soeben beschrieben wurden, nämlich die Bildung der wellenartigen Erhebungen, die Verdickung der Außenschicht und die Entstehung der Rinne (vergl. Textfig. 2 A—C). Textfig. 1 D erläutert die Durchschnürung, wie ich mir sie vorstelle; sie ist aber insofern schematisch, als man am lebenden Objekt die Trennungslinie zwischen den aufeinanderliegenden hyalinen Schichten nicht erkennen kann, da die Schichten gleiches Lichtbrechungsvermögen haben. Bei Textfig. 1 D sind die beiden Zellen noch durch eine dünne Brücke verbunden, bei Textfig. 2 D sind sie völlig getrennt.

Nachdem die Trennung der Zellen vollzogen ist, pflegt die hyaline Schicht (protoplasmatische Außenschicht), welche an der Trennungsebene der beiden Zellen gelegen ist, sehr bald an Dicke abzunehmen; daher hat man bald den Eindruck, als ob die dotterhaltigen Zellkörper ohne Zwischentreten einer hyalinen Schicht direkt aneinanderlägen (Fig. 17, Textfig. 2 E). Denselben Vorgang beobachtete MAAS bei den Furchungszellen von *Aegineta flavescens*²⁾.

Die Entstehung der Verdickung der hyalinen Schicht ist offenbar durch Vorgänge an den Zentren veranlaßt und tritt nur in einer bestimmten Phase des Teilungsvorganges auf. Ist diese Phase vorübergegangen, so nimmt die Verdickung wieder ab (beim Seeigellei, aber nicht beim Ctenophorenei). Man sieht in Fig. 4 einen etwas abnormen Fall, welcher aber die ursächlichen Beziehungen deutlich erkennen läßt. Fig. 4 A und B zeigen die zunehmende Verdickung der hyalinen Schicht³⁾ und die dabei auf-

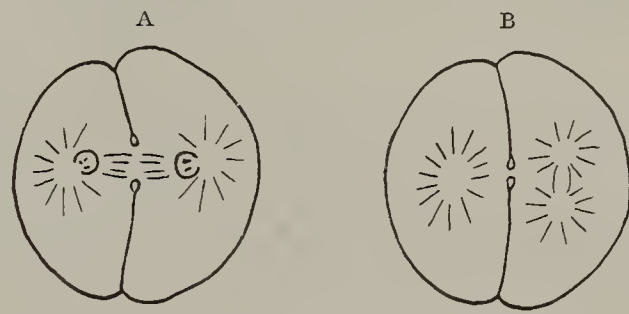


Fig. 3. Teilung des Eies bei *Sagitta Gegenbauri*. Zwei Stadien. Figuren von FOL (1879).

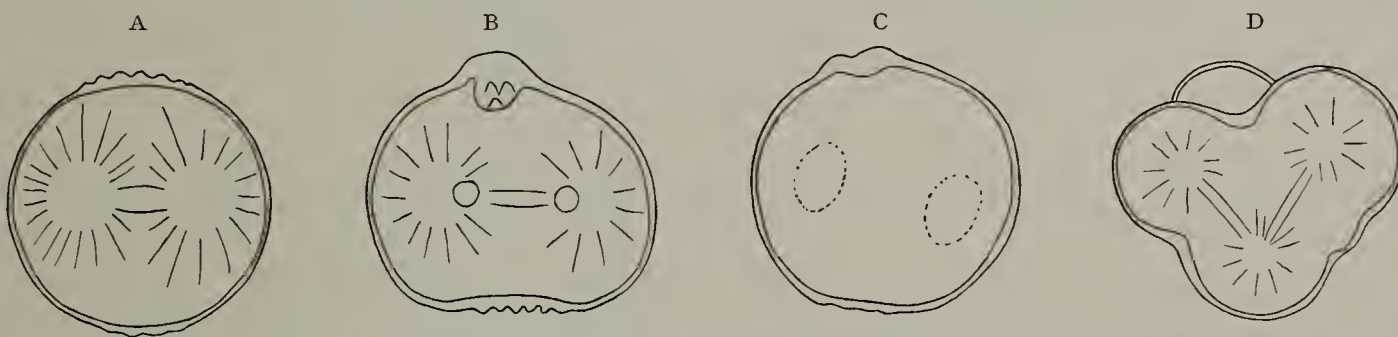


Fig. 4 A—D. Ei eines *Echinus miliaris*, der längere Zeit im Aquarium gehalten war. A und B Verdickung der hyalinen Außenschicht. Die Teilung der Zelle erfolgt nicht. C Vorbereitung der neuen Teilung. D Neue Teilung (mit 4 Zentren), welche aber auch nicht durchschneidet, sondern zurückgebildet wird.

1) Man vergleiche die Furchungsbilder von *Sagitta*, welche FOL (1879, Taf. X) gegeben hat. Hier besitzt die einschneidende Furche an ihrem Ende eine Erweiterung, also einen Kanal, ganz ähnlich wie er bei den *Beroe*-Eiern beobachtet ist. Da die Furche ringsum einschneidet, hat diese Erweiterung die Form eines Ringes; die Trennung der Zellen findet in der Weise statt, daß die Brücke, welche durch den Ring geht, immer dünner wird, also der Ring immer enger wird, bis die beiden Zellen ganz getrennt sind (Textfig. 3).

2) Bei dieser Meduse nimmt der Zellkörper bei der ersten Furchungsteilung eine hantelförmige Gestalt an. „Wenn das zweizellige Stadium noch Hantelform hat, dann ist allseitig Rindenplasma zu konstatieren, wenn aber nach der Teilung die Blastomeren sich mit breiter Fläche berühren, so liegt an der Berührungsfläche nur Endoplasma und das Ektoplasma folgt der Peripherie des Keimganzen“ (O. MAAS, Experimentelle Untersuchungen über die Eifurchung. Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. in München, 1901).

3) Da die Teilung des Eies verlangsamt ist, wächst die Verdickung zu anormaler Höhe an. Ich habe schon in meiner früheren Publikation erwähnt, daß die Verdickung stärker und deutlicher sich zeigt, wenn die Durchschnürung verzögert wird (1903, S. 173).

tretenden amöboiden Fortsätze; die Zellteilung unterbleibt, weil der Zellkörper nicht mehr die normale Beschaffenheit hat, da die Seeigel nicht frisch waren. Bei Fig. 4 C ist die Verdickung der hyalinen Schicht kleiner geworden und gleicht sich im Laufe der folgenden Minuten noch mehr aus. Fig. 4 D zeigt den Beginn der neuen Teilung und die entsprechenden Verdickungen der hyalinen Schicht.

Bei der zweiten Teilung wiederholen sich natürlich alle die Vorgänge, welche man bei der ersten sah, insbesondere tritt auch an der beginnenden Teilungsfurche die erwähnte Verdickung der Außenschicht auf. Damit man dies gut sieht, muß das Ei eine andere Lage haben; denn bei weiterer Verfolgung der Serie Fig. 12, 16, 17 steht die Spindel der nächsten Teilung senkrecht zur Zeichenfläche, und entsteht demnach jederseits eine höhere und eine tiefere Zelle. Wenn das Ei aber vom oberen oder unteren Pol betrachtet wird, kann man bei der zweiten Teilung die Verdickung der Außenschicht im optischen Querschnitt sehr deutlich erkennen (Fig. 23).

Ich gehe noch einmal zur ersten Teilung zurück, um noch eine Bemerkung zu Fig. 18 zu machen, welche etwas von der WILSONschen Photographie abweicht und zum Teil nach einem Präparat gezeichnet ist. Es ist das Stadium, in welchem die Furchen von oben und unten einschneiden. Zu dieser Zeit befindet sich an der Teilungsebene in der Mitte zwischen den sich rekonstituierenden Kernen eine mit Eisenhämatoxylin sich dunkel färbende Platte (Zwischenkörper der Autoren), deren feinere Struktur nicht zu erkennen ist; ich habe sie nicht nur in den Präparaten gesehen, sondern sie ist auch in den Figuren der Autoren mehrfach abgebildet (E. B. WILSON, Atlas 1895, Taf. IX, Fig. 35; BOVERI, 1901 Taf. V, Fig. 64). Es geht aus diesem Befund hervor, daß die Einschnürung der Zelle auch im Inneren derselben durch eine Struktur vorbereitet ist, deren Natur sich zur Zeit nicht genauer bestimmen läßt.

Von der Einschnürung der Zelle durch die verdickte Außenschicht ist an den Dauerpräparaten nichts deutliches zu sehen. In dieser Hinsicht ist es besser, sich auf die Beobachtung der lebenden Zelle zu verlassen. An Fig. 18 habe ich angedeutet, was auf den mit Eisenhämatoxylin gefärbten Schnitten öfters zu sehen war, nämlich ein feiner hyaliner Saum an der Peripherie der Zelle und eine unregelmäßig begrenzte helle Stelle, da wo sich die einschneidende Furche befand. Das Gebiet des hyalinen Saumes ist in der Figur durch punktierte Linien begrenzt.

Nach dem Gesagten können bei der Befruchtung und ersten Teilung des Seeigeleies folgende Stadien unterschieden werden. I. Durchtritt des Spermatozoons durch die Gallerthülle, Eindringen des Spermatozoonkopfes und des Mittelstückes in die Eizelle. Abhebung der Eihaut. Alle diese Vorgänge können sich innerhalb einer Minute abspielen und brauchen normalerweise bei völlig reifen Tieren höchstens 3—5 Minuten. II. Entstehung der Strahlung am Centrosom des Spermakerns, Beginn der Bildung der Attraktionssphäre, tieferes Eindringen des Spermazentrums und des Spermakerns in das Ei, Zusammentreffen der Kerne. Zeitdauer normalerweise 5—10 Minuten. III. Weitere Ausdehnung der Befruchtungsstrahlung unter Verschiebung der vereinigten Kerne und der Centren gegen den vegetativen Pol. Wachstum der Attraktionssphäre an dem Spermazentrum und Teilung des letzteren. Bildung oder erhebliche Verdickung der hellen Protoplasmaschicht an der Peripherie des Eies. Dann Rückbildung der Befruchtungsstrahlung. Alle diese Vorgänge sind bei *Echinus miliaris* in weniger als einer halben Stunde beendet, bei *Strongylocentrotus lividus* in drei Viertelstunden. IV. Allmähliche Ausbreitung der Teilungsstrahlung, Anwachsen der Attraktionssphären, Diasterstellung der Chromosomen. Verschiebung der Kernteilungsfigur in der Richtung nach dem Aequator des Eies oder bis in die obere Hälfte des Eies. Zeitdauer 15—20 Minuten. V. Bildung der Kernbläschen, aus welchen nachher der Kern entsteht. Auftreten der Verdickung an der Außenschicht, Abflachung des Eies am Teilungsmeridian und entsprechende Streckung desselben in der zur Teilungsebene senkrechten Richtung, Entstehung der Teilungsfurche und Eindringen derselben. Völlige Durchschnürung der Zelle. Diese Vorgänge erfordern normalerweise nur wenige Minuten (etwa 5—8). VI. Abrücken des Kerns und der Centren von der Teilungsebene nach der Peripherie der Zelle, Rückbildung der Strahlung, Ausgleichung der hyalinen Schicht an der äußeren Oberfläche der Zellen, Zusammenlegung (Collaps, Cytarme) der beiden Zellen, Verdünnung der hyalinen Schicht an der Berührungsebene der Zellen. Diese Vorgänge spielen sich in 5—10 Minuten ab.

II. Die Eihaut und die Aussenschicht des Eies.

Bei reifen Eiern erfolgt die Abhebung der Eihaut sofort nach dem Eindringen des Spermatozoons in das Ei, wie schon FOL beobachtete (1879). Die Abhebung der Eihaut beginnt an der Eintrittsstelle des Spermatozoons und setzt sich von da um das ganze Ei herum fort, wie man besonders in den Fällen anormal verzögerter Abhebung leicht sehen kann. Unter anormalen Umständen tritt nämlich die Abhebung der Eihaut verspätet ein und erfolgt langsamer als beim normalen Ei. Man kann sagen, daß alle die Umstände, welche Polyspermie herbeiführen, auch eine Verzögerung der Abhebung der Eihaut bewirken (z. B. Eier nicht frischer Seeigel oder Beeinflussung der Eier durch Reagentien); denn eine zu langsame Abhebung der Eihaut führt fast immer zu Polyspermie, wenn zahlreiche Spermatozoen im Wasser sind.

Es ist offenbar, daß das eindringende Spermatozoon den Reiz zur Bildung und Abhebung der Eihaut erregt, also sofort auf das ganze Ei eine physiologische Wirkung ausübt, bevor die Strahlung an dem Centrosom entstanden ist und lange bevor durch die Vereinigung des männlichen und des weiblichen Kernes die Befruchtung stattfindet. — Auch bei anderen Eiern zieht der Eintritt des Spermatozoons in kurzer Zeit Veränderungen des ganzen Eies nach sich, lange bevor die Vereinigung der Kerne stattfindet. Z. B. im Ei vieler Nematoden folgt auf die Besamung die Bildung der Eihaut und die Ausstoßung der Tröpfchen, welche den Zwischenraum zwischen der Eihaut und dem Ei hervorbringen; auch die charakteristische Form des Eies tritt hier erst nach der Besamung auf¹⁾.

Der Zwischenraum zwischen der Eimembran und der Eizelle mag als perivitelliner Raum bezeichnet werden, ein Name, der für einen entsprechenden Raum bei Knochenfischen in Gebrauch ist²⁾. Die im perivitellinen Raum der Echinodermeneier befindliche Flüssigkeit ist nicht reines Wasser, sondern eine Lösung organischer Stoffe, wie dies auch bei Fischeiern zutrifft³⁾. Man kann also annehmen, daß aus dem Ei eine kleine Menge einer mikroskopisch ohne Reagentien nicht sichtbaren Substanz austritt, welche sich mit dem durch die Eimembran diffundierenden Wasser mischt, also durch Quellung oder lediglich durch osmotische Vorgänge die Ausdehnung des perivitellinen Raumes bewirkt. RICHARD HERTWIG berichtet, daß der Inhalt des perivitellinen Raumes bei Karminfärbung sich färben läßt, und betrachtet ihn als eine gallertige Substanz⁴⁾. Schon FOL (1879) hat dieselbe Auffassung ausgesprochen⁵⁾.

Was die Entstehung der Eihaut betrifft, so ist beim Seeigeli durch direkte Beobachtung kaum zu entscheiden, ob sie schon vor der Besamung an der Oberfläche des Eies vorhanden ist oder erst nach der Besamung sich bildet; denn ein so dünnes Häutchen wäre an der Oberfläche der stark lichtbrechenden Eikugel schwer zu erkennen. Aber ich bin doch überzeugt, daß die Eihaut erst unter dem Einfluß der Samenzelle entsteht. Denn wenn man das Ei zerschneidet oder

1) Siehe die Beobachtungen von BÜTSCHLI (Nova acta, 1873, S. 101) und meine Nematodenstudien (1895 S. 361—366).

2) Es besteht aber der Unterschied, daß bei manchen Knochenfischen (z. B. Salmoniden) die Abhebung der Eihaut auch dann eintritt, wenn die Eier ins Wasser entleert sind ohne Zutritt von Sperma.

3) H. E. ZIEGLER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere, Jena 1902, S. 173. Anm.

4) In O. HERTWIGS Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, I. Bd, 1903, S. 505.

5) „L'espace compris entre la membrane et le vitellus doit être une gelée très-claire; si c'était un liquide, le vitellus se déplacerait et l'espace ne pourrait rester d'une épaisseur uniforme tout le tour“ (C. c. p. 183).

Eistücke durch Schütteln herstellt, so bildet sich eine Eihaut meistens auch an den Eistücken, nachdem ein Spermatozoon in das Eistück eingedrungen ist¹⁾.

Wenn die Eihaut an einem kernlosen Stück nach dem Eindringen des Spermatozoons an der ganzen Oberfläche sich abhob, so erhielt die Eihaut annähernd dieselbe Form wie sie das Eistück hatte, z. B. oval oder birnförmig; sie behielt dann diese Form weiterhin bei, während das Eistück selbst sich mehr und mehr abrundete. An Fig. 22 sieht man die Eihaut an Eistücken, welche durch Schütteln hergestellt waren (*b* und *c* kernlose Stücke befruchtet).

Wie gesagt, schließe ich aus diesen Beobachtungen, daß die Eihaut am unbefruchteten Ei noch nicht vorhanden ist, sondern erst nach dem Eindringen der Samenzelle entsteht. Wohl aber ist es wahrscheinlich, daß die unbefruchteten Echinodermeneier schon vor der Befruchtung eine Rindenschicht besitzen, welche in Bezug auf die Zähigkeit und wahrscheinlich auch in anderen physikalischen Eigenschaften von dem übrigen Zellinhalt verschieden ist, aber bei der mikroskopischen Beobachtung meist nicht wahrgenommen werden kann, weil sie wie der übrige Eiinhalt von Dotterkörnchen durchsetzt ist. Diese Rindenschicht des unbefruchteten Eies muß also der Mutterboden der Eihaut sein, und mag später auch die Grundlage der am befruchteten Ei hervortretenden hyalinen Protoplasmaschicht bilden.

Wie die Zerschneidungs- und Schüttelversuche zeigen, muß die Rindenschicht eine solche Weichheit und Dehnbarkeit besitzen, daß sie den gewaltsamen Formveränderungen des Eies folgen kann und deshalb auch die Eifragmente zu umhüllen vermag. Die Zerschneidungsversuche sprechen durchaus dafür, daß eine differenzierte Rindenschicht des Eies vorhanden ist. Denn es kommt beim Zerschneiden oft vor, daß das Ei einfach platzt, also plötzlich in eine feinkörnige Masse von unbestimmter Form auseinanderfließt, welche sofort abstirbt. Dieser Vorgang findet offenbar auch beim Schütteln der Eier vielfach statt, denn das Wasser, in welchem Eier geschüttelt wurden, ist trüb und enthält viele suspendierte Dotterkörnchen und Protoplasteileichen. Ich erkläre das Platzen der Eier in der Weise, daß die zähere Rindenschicht des Eies zerrissen ist und folglich das Innenplasma zerfließt. Wenn aber die Zerschneidung gelingt, so wird dabei die Rindenschicht vor dem Messer hergetrieben, bis sie mit der Schicht der anderen Seite zusammentrifft, so daß beide Teilstücke geschlossen sind. Dieser Vorgang findet aber oft in unvollständiger Weise statt, und dann sieht man an den getrennten Stücken zerfallendes Plasma mit reichlichen Dotterkörnchen aus einem mehr oder weniger großen Teile der Trennungsfläche hervorragen; doch pflegt in diesem Falle die Außenschicht sich bald zum vollständigen Abschluß zusammenzuschließen, so daß das zerfallende Plasma von den Eifragmenten abgeschnürt wird. — Auch meine Durchschnürungsversuche, bei welchen die Eier durch den Wasserstrom gegen Wattefäden gedrückt wurden, sprechen durchaus dafür, daß das Ei aus einer zäheren Außenschicht und einer weicheren Innenmasse besteht und daß der Wattefaden die Außenschicht einstülpt, bis nur noch ein dünner Faden die beiden Teilstücke verbindet (s. Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. VI, 1898, Taf. 14, Fig. 23—25 und die Textfiguren p. 265 u. 266). Freilich habe ich damals auf das Verhalten der Außenschicht noch nicht geachtet, da ich ihre Bedeutung noch nicht erkannt hatte.

1) Bei denjenigen Fragmenten, welche keinen weiblichen Kern enthalten, ist die Abhebung der Eihaut manchmal sehr verzögert; sie erfolgt, wie ich beobachtete, manchmal erst eine halbe Stunde oder eine Stunde nach dem Zusatz des Sperma; bei der Befruchtung solcher Fragmente fügte ich nur sehr wenig Sperma zu, um die Wahrscheinlichkeit der Polyspermie möglichst klein zu machen; daher drang nicht in jedes kernlose Stück sofort ein Spermatozoon ein, und so mag ein Teil der Fälle verspäteter Abhebung der Eihaut aus der verspäteten Befruchtung erklärt werden; aber ich kann doch bestimmt behaupten, daß bei kernlosen Stücken nach dem Eindringen des Spermatozoons die Abhebung der Eihaut langsamer und oft auch unregelmäßiger erfolgt als bei normalen kernhaltigen Eiern. Wenn der Kopf des Spermatozoons völlig in das Innere des kernlosen Stückes eingedrungen war und schon eine deutliche Strahlung hervorgebracht hatte, war oft die Eihaut noch nicht an der ganzen Oberfläche abgehoben, sondern nur an der Seite, an welcher das Spermatozoon hereingekommen war; jedoch war die Eihaut in solchem Fall an der ganzen Oberfläche gebildet, wenn auch die Abhebung der Eihaut nicht über die ganze Oberfläche fortschritt. — In entsprechender Weise habe ich früher an den Eiern eines Nematoden *Diplogaster longicauda* Clans beobachtet, daß bei einem eikernlosen Eistück, in welches ein Spermatozoon eingedrungen war, die Bildung und Abhebung der Eihaut stattfand, aber in einer verlangsamten und unvollständigen Weise (Zeitschr. f. wiss. Zool., LX. Bd., 1895, S. 365).

Von besonderer Wichtigkeit für die vorliegenden Fragen sind die Beobachtungen von FOL (1879) an Seesternen und Seeigeln, und von SELENKA (1883) an Ophiuren. Nach FOL besitzt das unbefruchtete Ei von *Asterias glacialis* eine helle Rinden- oder Umhüllungsschicht (*couche enveloppante*); wenn das Spermatozoon, die Gallerthülle durchdringend, sich dieser Rindenschicht nähert, entsteht an dieser Rindenschicht ein kleiner Kegel (*cône d'attraction*), welcher gegen das Spermatozoon gerichtet ist; wenn das Spermatozoon mit der Spitze dieses Kegels in Berührung gekommen ist, beginnt die Rindenschicht gegen die Substanz des Eies sich abzugrenzen und wird so zur Eihaut. Diese hebt sich sehr bald in der Gegend der Eintrittsstelle des Spermatozoons von dem Ei ab und wird um das ganze Ei herum von dem Ei abgegrenzt. Während das Spermatozoon in die Oberfläche des Eies sich einsenkt und der obengenannte Kegel verschwindet, wird die Abhebung der Eihaut rings um das Ei vollendet.

Nach diesen Beobachtungen ist FOL also der Ansicht, daß die Eihaut vom Ei abgeschieden wird und daß das eindringende Spermatozoon die Abtrennung und Abhebung derselben veranlaßt. Er führt zu Gunsten dieser Auffassung noch folgende Beobachtung an: Wenn Eier kurz vor der Bildung des ersten Richtungskörpers befruchtet werden, hebt sich die Eihaut bei dem Eindringen des Spermatozoons sofort ab und kommen also die Richtungskörper innerhalb der Eihaut zu liegen; es wird also die Eihaut in diesem Falle sozusagen über den Richtungskörpern gebildet, bei denjenigen Eiern aber, welche nach dem Austritt der Richtungskörper befruchtet werden, unter denselben (p. 184).

FOL ist der Meinung, daß die Rindenschicht des unbefruchteten Eies nicht nur die Eihaut abscheide, sondern selbst zur Eihaut werde. In dieser Hinsicht halte ich die Darstellung von SELENKA für zutreffender. Dieser vorzügliche Beobachter beschreibt die ersten Entwicklungsvorgänge bei *Ophioglypha lacertosa* LYMAN in folgender Weise: „Das frisch abgelegte Ei besteht aus dem Eikern, dem undurchsichtigen Dotter mit dem Dotterhügel und einem äußeren Gallertmantel (*Zona pellucida*). Nachdem ein Spermatozoon mit dem Dotterhügel in innigen Kontakt gekommen ist, erhebt sich alsbald aus dem Dotter ein heller Protoplasmabüschel und umfließt das Spermatozoon. Unmittelbar danach wird die ganze Oberfläche des Dotters uneben und es erscheint eine helle Protoplasmaschicht, welche, noch ehe sie ihre definitive Dicke erreicht hat, an der Peripherie eine Dotterhaut abscheidet, innerhalb deren nun das Spermatozoon zu liegen kommt. Diese Dotterhaut dehnt sich innerhalb einiger Minuten auf den Umfang der gleichzeitig schwindenden *Zona pellucida* aus, während der helle Protoplasmanmantel in etwas langsamerem Tempo zu einer mächtigen Schicht heranwächst.“

Demnach ist die Dotterhaut nur eine Abscheidung des Eies, wie auch schon oben gesagt wurde (p. 549).

Die hyaline Schicht, welche bei den Ophiuren in so beträchtlicher Dicke am befruchteten Ei hervortritt, darf aber nicht als eine Abscheidung des Eies angesehen werden. Sie entsteht dadurch, daß helles Protoplasma sich an der Peripherie ansammelt und die Dotterkörnchen von da zurückgedrängt werden. Der Beweis liegt darin, daß der Durchmesser des Eies bei der Bildung dieser Schicht nicht zunimmt, sondern der Durchmesser des dunklen Teiles des Eies um soviel abnimmt, als die Dicke der hyalinen Schicht beträgt (vergl. S. 545). Ebenso halte ich die hyaline Außenschicht bei den Seeigeleiern für eine protoplasmatische Schicht.

Ich muß eingehender über die Frage sprechen, ob die hyaline Schicht aus lebender Substanz oder aus einer abgeschiedenen Substanz besteht. Denn vor kurzem haben KRASSUSKAJA und LANDAU (1903) die in Rede stehende Schicht für eine Gallertschicht erklärt¹⁾. Ich habe die betreffende Schicht ebenfalls für Gallerte gehalten und auf meinen nicht veröffentlichten Skizzen oft als solche bezeichnet; deshalb wandte ich dieser Schicht keine Aufmerksamkeit zu, bis ich infolge der Untersuchung des Beroeeies ihre Bedeutung als lebende und wirkende Protoplasmaschicht erkannte. Es scheint mir jetzt ausgeschlossen, daß diese Schicht etwa aus Gallerte bestehe; die vielfachen Formveränderungen der Schicht beweisen, daß sie ein eigenes Bewegungsvermögen besitzt. Ich erinnere an die von FOL und SELENKA beschriebenen amöboiden Fortsätze²⁾, sowie an die von mir beobachteten

1) FOL (1879) hatte eine ähnliche Ansicht, denn er bezeichnet die Schicht als eine Membran (*seconde membrane vitelline*). Auch HERBST (1900) hielt sie für eine Membran, als er das von ihm beobachtete Auseinandergehen der Furchungszellen im Calcium-freien Medium aus dem Verhalten dieser Schicht zu erklären versuchte.

2) FOL beobachtete bei *Asterias* während des Eindringens des Spermatozoons den Befruchtungskegel (*cône d'attraction*), ferner unmittelbar nach dem Eindringen des Spermatozoons noch einen amöboiden Fortsatz (*cône d'exsudation*), welcher an derselben Stelle entsteht; den letzteren sah FOL auch bei Seeigeln (l. c. S. 187).

amöboiden Bewegungen, welligen Erhöhungen und Verdickungen. Eine Gallertschicht kann selbständig keine derartigen Bewegungen ausführen, sie kann nur passiv Formveränderungen erfahren. Will man also die fragliche Schicht als Gallertschicht auffassen, so muß man alle die beobachteten Formveränderungen aus Verschiebungen, Dehnungen und Zusammendrückungen der Schicht erklären, was als sehr schwierig, fast unmöglich erscheint und höchstens mit einer Reihe von Hilfhypothesen gelingen kann¹⁾.

KRASSUSKAJA und LANDAU schreiben, daß sich die Substanz der Außenschicht „bei beginnender Furchung rein mechanisch in den vertieften Stellen anhäuft.“ Diese Ansicht kann ich durchaus nicht teilen; denn es wurde oben gezeigt, daß die Wellen an der Außenschicht schon auftreten, ehe die Abflachung oder Rinnenbildung erfolgt, sowie daß die Verdickung der Außenschicht schon zur Zeit der Abflachung und der schwachen Einbuchtung deutlich erkennbar ist; wenn man die Bilder Fig. 12 u. 25 aufmerksam betrachtet, wird man wohl die Ansicht aufgeben müssen, daß die Außenschicht sich „rein mechanisch in den vertieften Stellen anhäuft.“ Wenn die Außenschicht eine Gallertschicht wäre, so würde sie an der entstehenden Teilungsfurche viel eher gedehnt und verdünnt als verdickt werden.

Im Anschluß an RICHARD HERTWIG sprechen KRASSUSKAJA und LANDAU von der Gallerte, welche durch Aufquellen die Abhebung der Eihaut bewirkt (was ich schon oben S. 549 erwähnt habe). Sie kommen schließlich zu der Meinung, daß die hyaline Außenschicht, welche ich beschrieb, lediglich durch ungenügende Quellung der erwähnten Gallerte entstanden sei. Dieser Auffassung muß ich auf das Bestimmteste widersprechen. Ich habe mit Vorliebe solche Eier zur Beobachtung ausgewählt, welche mir in möglichst normaler Entwicklung zu sein schienen. Daher habe ich meine Untersuchungen fast immer an solchen Eiern gemacht, deren Eihaut weit vom Ei abgehoben war. In diesen Fällen war also die Gallertschicht, welche den perivitellinen Raum erfüllt, schon vollkommen zur Quellung gelangt. Es ist also ausgeschlossen, daß diese Gallerte mit der von mir beobachteten hyalinen Außenschicht identisch sei²⁾.

Beiläufig muß ich auch bemerken, daß die genannten Autoren in leichtfertiger Weise mir „ungenau Beschreibung“ vorgeworfen haben. Sie haben nämlich nur meine Figuren angesehen, anstatt auch meine Beschreibung zu lesen. Daher legen sie mir fälschlich die Meinung bei, die betreffende Schicht sei nur in den Furchen vorhanden. Daß ich diese Meinung nicht hatte, geht aus meiner Darstellung klar hervor, wie ich durch Wiederholung folgender Sätze aus meiner Veröffentlichung leicht beweisen kann: „Zur Zeit, wenn die erste Furchenspinde entsteht und die beiden Attraktionssphären noch klein sind, ist die Außenschicht gleichmäßig um das Ei verteilt.“ „Bei einem folgenden Stadium ist schon die Rinne aufgetreten, während die Außenschicht an der Rinne verdickt ist, aber an den übrigen Teilen der Zelloberfläche sehr dünn wurde und kaum noch wahrgenommen werden kann.“ „Später, wenn die neue Teilung sich vorbereitet und die neuen Attraktionssphären groß geworden sind, entsteht eine neue Verdickung der Außenschicht an der äußeren Fläche an jedem der beiden Blastomeren, also gerade da, wo in dem früheren Stadium diese Schicht ihre geringste Dicke hatte.“

III. Die Aussenschicht und die Zellteilungstheorien.

Die hyaline Außenschicht ist für die mechanische Erklärung des Vorganges der Zellteilung von besonderer Wichtigkeit. Ich habe schon in einer früheren Publikation (1903) für das Seeigellei wie für das Ctenophorenei die Ansicht ausgesprochen, daß die Außenschicht unter dem Einfluß der Zentren sich an der Ebene der entstehenden Teilung verdickt, worauf „die verdickten Teile der Außenschicht den Zellkörper zusammendrücken und in denselben einschneiden, da die Außenschicht ähnlich einer elastischen Haut über die weichere Innenmasse gespannt ist“. Ich kann hier

1) Beiläufig bemerke ich, daß das Bild Fig. 24, bei welchem die Außenschicht wie eine Membran über die Furche hinwegzieht, nur deswegen gezeichnet wurde, um darauf hinzuweisen, daß ein solches Verhalten der Außenschicht anormal ist und nur bei abgestorbenen oder geschädigten Eiern vorkommt.

2) Ich muß mich dagegen verwahren, daß man die folgende Äußerung von KRASSUSKAJA und LANDAU auf meine Befunde beziehe: „Ist das Ei geschädigt, so wird die Gallerte zwar auch gebildet, besitzt aber nicht die genügende Quellfähigkeit; daher unterbleibt die Abhebung der Dottermembran, die Gallertmasse wird nur unvollkommen oder gar nicht homogen und erzeugt auf der Oberfläche des Eies und dem Furchungskugeln Gebilde, die eine Membran vortäuschen können.“

nicht ausführlich wiederholen, was ich in früheren Schriften (1898 und 1903) zur Begründung dieser Theorie vorgebracht habe, ich muß vielmehr darauf verweisen.

Ich möchte hier nur Stellung nehmen zu einigen Zellteilungstheorien anderer Autoren, um zu zeigen, in welchen Punkten Einigkeit besteht und in welcher Hinsicht ich von denselben abweiche. Dabei übergehe ich diejenigen Theorien, welche die Zellteilung aus dem Zug der Radien erklären, da ich über diese in früheren Veröffentlichungen schon oft gesprochen habe. Auch wird von der Natur der Radien im folgenden Abschnitt noch die Rede sein.

BÜTSCHLI hat schon im Jahre 1876 eine interessante Zellteilungstheorie aufgestellt, an welcher er auch jetzt festhält. Es wird dabei angenommen, daß sich „von den Polen der Kernspindel aus eine Substanz im Plasma diffusionell ausbreite, welche die Oberflächentension des Plasmas gegen die umgebende Flüssigkeit erhöhe.“ „Da nun von beiden Centrosomen dieselbe Veränderung im Plasma ausgeht, so müssen im Aequator der Zelle (resp. der Aequatorialebene) die Wirkungen beider Centrosomen sich begegnen und addieren; hier muß die stärkste Wirkung auftreten, d. h. eine maximale Erhöhung der Tension und damit Einfurchung etc. im Aequator.“

Meine Auffassung stimmt insofern mit derjenigen von BÜTSCHLI überein, als ich auch eine von den Zentren her nach der Oberfläche gehende Wirkung annehme und die Meinung teile, daß die Wirkungen der beiden Zentren an der Teilungsebene sich begegnen und addieren. Allein ich differiere von BÜTSCHLI darin, daß ich die Einschnürung nicht auf veränderte Oberflächenspannung, sondern auf die Verdickung und den daraus resultierenden Druck der oberflächlichen Schicht zurückführe; diese Verdickung ist nicht etwas hypothetisches, sondern durch meine Beobachtungen erwiesen.

GIARDINA hat über die Zellteilung des Seeigeleies folgende Meinung ausgesprochen (1902 Anat. Anz., 21. Bd., S. 576). Von den beiden Zentren verbreitet sich radiär durch die Zelle eine chemotaktische Wirkung, welche eine zentripetale Bewegung des hyalinen Protoplasma zur Folge hat; daraus ergibt sich eine Verminderung des hyalinen Protoplasma an der Peripherie der Zelle und folglich eine Verminderung der Spannung an der Oberfläche (un abbassamento della tensione superficiale del citoplasma alla superficie esterna). An der Teilungsfurche sei die erwähnte Wirkung der Zentren schwächer und folge daraus eine relativ höhere Spannung, was die Einschnürung nach sich ziehe. GIARDINA meint, daß die entstehende Teilungsfurche weiter von den Zentren entfernt sei als die übrige Peripherie der Zelle. Dies trifft in sehr vielen Fällen durchaus nicht zu, und somit ist auch die Meinung, daß die Wirkung der Zentren an der Teilungsfurche schwächer sei, nicht haltbar (vergl. S. 545 Anm.). Insofern GIARDINA an dem Teilungsmeridian eine erhöhte Spannung annimmt, könnte ich ihm zustimmen, aber er hat die Vorgänge in der hyalinen Außenschicht, insbesondere die Verdickung an der Teilungsstelle gar nicht beachtet.

BOVERI veröffentlichte vor kurzem (1903) eine kleine Mitteilung, in welcher er über das Verhalten des Protoplasmas bei monocentrischen Mitosen berichtete und bei dieser Gelegenheit Folgendes über die normale Zellteilung des Seeigeleies angab. „Schon zu der Zeit, wenn das Ei noch kugelig ist, macht sich längs desjenigen größten Kreises, welcher auf der Spindelachse senkrecht steht (Teilungsäquator) eine Verdickung und schwache Runzelung der hyalinen Umhüllungshaut bemerkbar. Diese lokalisierte Verdickung der Umhüllungshaut, welche die Stelle bezeichnet, an der alsbald die erste Furche auftritt, ist auch während der Durchschnürung nachweisbar.“ Soweit kann die Beobachtung von BOVERI als eine Bestätigung meiner Beobachtung gelten. BOVERI ist aber doch geneigt, die Theorie der ziehenden Radien beizubehalten, im Anschluß an M. HEIDENHAIN und L. RHUMBLER und in Uebereinstimmung mit seiner früher geäußerten Meinung. Er stützt sich dabei auf die Beobachtung, daß die Einschnürung

zuerst auf derjenigen Seite der Zelle auftritt, welche der Spindelachse am nächsten ist. Die Richtigkeit dieser Beobachtung ist mir nach meinen vielfachen eigenen Erfahrungen außer Zweifel, aber ich vermag darin nicht den mindesten Anhalt zur Stütze der Radientheorie zu sehen, da jede von den Zentren ausgehende Wirkung, welcher Art sie sei, in der Nähe stärker zur Geltung kommen wird als in der Ferne.

Ich möchte gegen die Ansicht von BOYER ein Experiment von ihm selbst anführen (1897). Er hat Eier, die sich bereits in der Durchschnürung befanden, der Kälteentwicklung unterworfen und nach 15 Minuten wieder in Zimmertemperatur gebracht. Wie bei früheren Kälteversuchen von O. HERTWIG trat bei der Abkühlung Stillstand der Zellteilung ein und die Strahlung verschwand, um bei der Erwärmung anscheinend ganz in der früheren Weise wieder zu erscheinen. Trotzdem wurde die eingeleitete Durchschnürung, auch wenn sie schon sehr weit vorgeschritten war, nicht vollzogen, vielmehr flachte sich die Einschnürung wieder aus, bis der Zelleib die Gestalt eines in der Richtung der Teilungsachse verlängerten Rotationsellipsoids gewonnen hatte.

Wenn man die Zellteilung aus dem Zug der Strahlen erklärt, so ist der Ausgang dieses Experiments nicht zu verstehen; denn nach der Wiedererwärmung war die Strahlung wieder erschienen und dennoch ging die Zellteilung nicht weiter. Nach meiner Auffassung erklärt sich dieses Resultat sehr leicht. Die Einwirkung, welche von der Centren ausgehend an der hyalinen Außenschicht die Verdickung hervorbringt, fällt beim Seeigeli in eine bestimmte Phase der Kernteilung und läßt nachher wieder nach. Wird also die Zelle zu dieser Zeit aus irgend einem Grunde nicht durchgeteilt, so geht die Verdickung der Außenschicht zurück und die eventuell schon gebildete Furche verschwindet wieder. Bei meinen Versuchen über die Furchung flachgedrückter Eier habe ich sehr oft Zellteilungen beginnen sehen, welche trotz wohlentwickelter Strahlung nicht durchschnitten und dann wieder rückgebildet wurden.

IV. Die Strahlung und ihre mechanische Bedeutung,

Infolge der Theorien von VAN BENEDEN, BOYER, M. HEIDENHAIN und RHUMBLER ist die Auffassung fast allgemein verbreitet, daß die Strahlen ziehende Fäden oder kontraktile Stränge seien. Diese Annahme ist den meisten Forschern so geläufig geworden, daß sie sich nur schwer davon befreien können. Ich bin aber der Meinung, daß diese Ansicht vollständig aufgegeben werden muß, da sie mit den Beobachtungen, welche am lebenden Objekt gemacht wurden, sich nicht vereinigen läßt. Man sieht die Strahlung entstehen und verschwinden, die Strahlen können also nicht dauernde Gebilde sein. Man sieht in manchen Fällen die Spindel im Zellkörper sich bewegen und drehen (bei Nematodeneiern, Echinodermeneiern u. a.), folglich können die Strahlen nicht an der Peripherie der Zelle fixiert sein. Man kann das Ei komprimieren, ohne daß daraus eine Störung der Strahlung oder der Teilung folgt, was bei einem System radiärer Fäden unvermeidlich wäre. Der Verlauf der Zellteilung ist in manchen Fällen (z. B. bei den Ctenophoren) ein derartiger, daß er nicht aus dem Zug der von den Zentren ausgehenden Radian erklärt werden kann. Alle diese Argumente habe ich schon in früheren Schriften gegen die Muskelfadentheorien, sowie auch gegen die RHUMBLERSche Wabenzugtheorie geltend gemacht.

In ähnlichem Sinne hat sich vor kurzem TEICHMANN (1903) ausgesprochen. Er wendet sich (S. 318) gegen die Theorien von HEIDENHAIN und RHUMBLER, und berichtet (S. 311), daß er bei einem in 2-proz. Aetherlösung liegenden Ei, in welchem die Radian nur ganz kurz geblieben waren und bei weitem nicht die Zellperipherie erreichten, doch die Zellteilung eintreten sah¹⁾. Dies wäre natürlich unmöglich, wenn die Teilung durch den Zug der Radian bewirkt würde. — Auch aus den merkwürdigen Beobachtungen von T. H. MORGAN (1899) scheint hervorzugehen, daß die Zellteilung ohne Beteiligung der Astrophären und Strahlung erfolgen kann.

1) Die interessanten Beobachtungen von TEICHMANN würden meiner Ansicht nach noch von höherem Werte sein, wenn er auch auf das Verhalten der hyalinen Außenschicht geachtet hätte. Dasselbe gilt von den Beobachtungen vieler anderer Forscher.

MORGAN fand, daß unbefruchtete Eier von Arbacia, wenn man sie in Seewasser mit erhöhtem Chlornatrium- oder Magnesiumchlorid-Gehalt legt, und dann in reines Seewasser zurückbringt, sich teilen; der Teilungsmodus weicht von dem normalen ab und ist in einzelnen Fällen der Zellteilung von Beroë ähnlich (S. 452, Fig. 2), „When the egg divide, the division is without respect to the position and number of astrosphaeres, that may be present in the egg, but is regulated by the position of the chromatin.“

Auf die RHUMBLERSche Theorie will ich hier nicht genauer eingehen. Sie ist ein kunstvolles Gebäude, aus Analogieschlüssen und Hypothesen erbaut. Sie hat den Wabenbau des Protoplasma zur Voraussetzung, enthält aber außerdem zahlreiche hypothetische Annahmen bezüglich der Vorgänge an den Centren und am Kern. Zur Zeit der Zellteilung entsteht eine „Spannung im Inneren des Zelleibes.“ „Die Centren entziehen den Protoplasmaalveolen Enchylema (Alveoleninhaltsmasse) und die längsten Wabenradien werden am meisten Enchylema verlieren, d. h. sie werden sich am meisten zu verkürzen streben, oder was ebensoviel heißt, sie werden am stärksten gespannt sein.“ Die Zellteilung sucht RHUMBLER hauptsächlich aus dem Zug der Radien zu erklären, er nimmt aber außerdem an der Teilungsstelle ein gesteigertes Membranwachstum an, wodurch seine Theorie mit der meinigen gewissermaßen einen Berührungspunkt hat. RHUMBLER leitet aber dieses Membranwachstum daraus ab, daß der Kernsaft aus dem aufgelösten Kern nach der Teilungsstelle hingezogen wird, eine hypothetische Annahme, welche ich nicht zu teilen vermag, und welche meiner Ansicht nach mit verschiedenen Beobachtungen im Widerspruch steht. Eine ausführliche Erörterung der RHUMBLERSchen Ansichten ist mir deswegen unmöglich, weil ich alle seine einzelnen Hypothesen mit meinen Beobachtungen vergleichen müßte, so daß zu jeder seiner Abhandlungen eine mindestens ebensolange Diskussion nötig wäre.

Die Annahme, daß die Centren Flüssigkeit chemisch binden und dadurch die Strahlung hervorrufen, ist vor RHUMBLER schon von BÜTSCHLI (1892) aufgestellt worden. Letzterer fand, daß in einer Gelatineschicht im Umkreis von Luftblasen, welche sich bei der Abkühlung zusammenzogen, eine radiäre Strahlung auftrat, und daß zwischen zwei Luftblasen, die nahe beieinander lagen, eine spindelähnliche Figur entstand¹⁾. BÜTSCHLI zog daraus den Schluß, daß das Centrosom Flüssigkeit chemisch bindet und „den Mittelpunkt einer sich zusammenziehenden Protoplasmapartie bildet, die auf das übrige Plasma radiäre Zugkraft ausübt“, wodurch in dem Wabenwerk des Protoplasma die Strahlung hervorgebracht wird.

Wie man sieht, beruht die Ansicht von BÜTSCHLI auf einem Analogieschluß. So interessant das BÜTSCHLISCHE Experiment ist, so kann es doch hinsichtlich der Seeigelleier nicht als ein zwingender Beweis für die BÜTSCHLISCHE Ansicht gelten. Denn Strahlungen können durch verschiedenartige Kräfte entstehen, wie schon die ältere Analogie der magnetischen Eisenfeilspähne gezeigt hat. Allerdings haben manche Figuren, welche BÜTSCHLI in seinem schönen Atlas der Strukturen (1898) veröffentlicht hat (insbesondere Taf. I, Fig. 7 und 8, Taf. II, Fig. 1 und 6, Taf. XVII, Fig. 4, Taf. XXI, Fig. 5 und 6) eine überraschende Ähnlichkeit mit den Kernteilungsfiguren. Man bemerkt nicht nur die Strahlung, sondern oft auch einen Hof, welcher die Luftblase umgibt und einer Attraktionssphäre gleicht.

Um eine Theorie aufzustellen, welche sich möglichst eng an die Beobachtungen anschließt, sei es mir gestattet für die folgende Betrachtung alle Theorien anderer Forscher bei Seite zu lassen, ohne dadurch gegen sie Stellung zu nehmen. Ich will versuchen, ob sich die Befunde erklären lassen, wenn man die Strahlen einfach als körnchenfreie Protoplasmazüge betrachtet, auf welchen Strömungen stattfinden.

Bei der Betrachtung der lebenden Zelle werden die Strahlen nur dadurch bemerkbar, daß die Dotterkörnchen sich in Reihen ordnen; es befinden sich also zwischen den Dotterkörnchen feine Züge des durchsichtigen Protoplasma, welche die Dotterkörnchen verdrängen, die dann an ihrem Rand reihenartig liegen²⁾. Diese feinen Züge des Protoplasma erscheinen natürlich am Dauerpräparat (durch Plasmafärbung deutlich gemacht) als dunklere Streifen. Sie verlaufen gewöhnlich geradlinig, nur in selteneren Fällen gebogen (wie bei Fig. 4). Man könnte diese Protoplasmazüge vergleichen mit den strahligen Protoplasmazügen im Körper der Noctilucen oder mit den radiären Protoplasmafäden, welche bei Radiolarien durch die alveoläre Schicht ziehen und in die Pseudopodien sich fortsetzen.

1) Dieselbe Erscheinung war auch im Umkreis von Lebertrantröpfchen zu beobachten, die in einer flüssigen und allmählig erstarrenden Gelatineschicht lagen.

2) „Wir müßten eigentlich die Dotterkörnchen zeichnen und zwischen ihnen die hellen Plasmastrahlen weiß stehen lassen“, schreibt TEICHMANN (l. c. S. 310) mit Recht. Wenn wir die Radien des lebenden Eies durch radiäre Striche darstellen, geschieht dies nur zum Zweck der einfacheren Darstellung und der größeren Deutlichkeit.

Am lebenden Objekt sieht man diese Strahlungen entstehen und verschwinden; sie können also nicht als bleibende Organellen der Zelle aufgefaßt werden. Wie O. HERTWIG gezeigt hat, kann man die Strahlen durch Abkühlung der Zelle zum Verschwinden bringen und dann durch Erwärmen wieder erscheinen lassen. In ähnlicher Weise heben Narcotica (Aether, Chloralhydrat u. a.) die Strahlung auf, wie aus den Experimenten von O. und R. HERTWIG, E. B. WILSON u. a. hervorgeht. Diese Tatsachen sprechen dafür, daß die Strahlung nicht auf einer Struktur, sondern auf einem Vorgang beruht, also auf einer Bewegung, die durch Kälte oder durch Narcotica gehemmt wird.

Aus diesen Gründen fasse ich die Strahlen als feine Züge von hyalinem Protoplasma auf, in welchen ein Zuströmen oder Abströmen stattfindet. Daß in so feinen Bahnen Strömungen bestehen können, ist von den Pseudopodien von Protozoen, sowie von den Protoplasmasträngen im Inneren von Pflanzenzellen (z. B. *Tradescantia*) genugsam bekannt. Im vorliegenden Falle ist die Strömung am lebenden Objekt nicht zu erkennen, weil das klare Protoplasma keine im Leben sichtbaren Körnchen mit sich führt, und weil außerdem alle Strahlen in der Masse der Dotterkörnchen liegen, so daß man feine Einzelheiten in den so sehr dünnen Strahlen nicht erkennen kann.

Es muß hier auch in Betracht gezogen werden, daß Diffusionsströme im Seeigelei eine Strahlung erzeugen können. Insbesondere möchte ich an die hübschen Versuche von GIARDINA (1902) erinnern, welcher durch hypertonsche Salzlösung dem Keimbläschen des unbefruchteten Eies Wasser entzog und es dadurch zum Schrumpfen brachte; er sah dabei eine radiäre Strahlung an der Peripherie des Keimbläschens entstehen. Bei Zusatz von weniger salzhaltigem Wasser verschwand die Strahlung am Keimbläschen, und blähte sich dieses wieder auf, während an der Peripherie des Eies eine zarte radiäre Strahlung entstand. In diesen beiden Fällen liegt die Strahlung da, wo die Diffusion aus dem weniger dichten Medium in das dichtere Medium geht.

Ferner führe ich eine eigenartige Beobachtung an, welche ich bei einem Ei von *Ophiotrix fragilis* machte. Das Ei war durch langsamen Druck zum Ausfließen gebracht, und trat der Inhalt wie bei einem Pseudopodium an einer Seite hervor. Dabei zeigte sich in der langsam strömenden Masse eine deutliche Strahlung, wobei die Lage der einzelnen Strahlen der Strömungsrichtung entsprach (Textfig. 4 F).

Da das Volumen der ganzen Zelle während der Entstehung der Strahlung und der Attraktions-sphären, sowie während des Verschwindens dieser Erscheinungen wahrscheinlich dasselbe bleibt (es sind keine Volumveränderungen mit Sicherheit nachgewiesen), so handelt es sich bei den Befruchtungs- und Teilungsstrahlungen nur um Verschiebungen der Bestandteile der Zelle gegeneinander. Insbesondere bei der Bildung der Attraktionssphären findet eine Ansammlung des Protoplasma statt, welches sonst zwischen den Dotterkörnern verteilt ist, und damit geht ein Zurückdrängen der Dotterkörner zusammen¹⁾. Da die Strahlung nach meiner Ansicht auf Strömungen beruht, welche sich zentripetal oder zentrifugal bewegen, so ist eine Strahlung zu erwarten zur Zeit der wachsenden Sphäre und zur Zeit der abnehmenden Sphäre. Wir werden nachher sehen, daß sich dies bestätigt.

Ich trete also für eine Auffassung der Strahlung ein, wie sie schon von manchen älteren Autoren (von FOL schon im Jahre 1879) ausgesprochen wurde. Auch manche neuere Forscher halten an dieser Ansicht fest. So schrieb E. B. WILSON (1901, Arch. f. Entwicklungsm., Bd. XIII, p. 382), daß man bei der Beobachtung

1) In einer früheren Schrift (Arch. f. Entwicklungsmech. VI. Bd., S. 258) habe ich die Bildung der Attraktions-sphäre durch folgendes Gleichnis veranschaulicht. „Wenn sich ein Lehrer in einer großen Schar von Kindern befindet, in welcher Knaben und Mädchen gleichmäßig gemischt sind, und der Lehrer ruft die Knaben an sich heran, so werden die Knaben bald in einem Kreis um ihn versammelt sein und die Mädchen nach der Peripherie gedrängt.“ Ich möchte dieses Gleichnis jetzt noch etwas erweitern. Ist die Schar der Kinder sehr groß, z. B. 2000, so wird es einige Zeit dauern, bis alle Knaben um den Lehrer versammelt sind, und währenddessen werden in der Masse sich Bahnen ausbilden, auf welchen die Knaben heranströmen. Diese Bahnen mögen anfangs unregelmäßig sein, sie müssen aber, wenn das Zuströmen nach der Mitte andauert, allmählich geradlinig werden in der Form radiärer Strahlen.

der Strahlung am lebenden Ei nicht zweifeln könne, daß das klare Hyaloplasma centralwärts ströme, um die wachsenden Attraktionssphären (Hyaloplasma-spheres) zu vergrößern, wobei die Dotterkörnchen nach außen gedrängt werden und sich zwischen den zufließenden Strömen in radiäre Linien ordnen.

Eine ähnliche Auffassung, kombiniert mit der Wabentheorie, ist bei GIARDINA (1902) zu finden. „Wenn man aufmerksam die Bildung der hyalinen Zone verfolgt, so sieht man, wie letztere entsteht durch das centripetale Zuströmen einer beträchtlichen Menge von Hyaloplasma, mit welchem Namen ich die interalveoläre hyaline Substanz bezeichnen will, welche nach der Meinung der neueren Forscher die kleinen Alveolen der Zellsubstanz trennt.“

Sehr beachtenswert sind die Studien am Rhynchelmis-Ei von VEJDOVSKY und MRAZEK (1903). Diese Forscher erklären die Strahlung aus dem Zuströmen der interalveolären Substanz, welche sich in der Umgebung der Centriolen ansammelt. „Wir können schon aus theoretischen Gründen die Strahlen nicht, wie schon ED. VAN BENEDEN, BOVERI und ihre Nachfolger, für wirkliche Fasern halten, sondern betrachten sie als sichtbaren Ausdruck der inneren centripetalen Bewegung und Umbildung des Hyaloplasmas. Durch diese Strahlen strömt sozusagen die genannte Substanz zu den nackten Centriolen.“

Ich will nun zeigen, daß die obige Theorie mit den Vorgängen, welche man bei der Befruchtung und Teilung der Eier beobachtet, in guter Uebereinstimmung steht, und für viele Erscheinungen eine Erklärung gibt.

Wenn das Centrosom des Spermatozoons in das Ei gekommen ist, sammelt es klares Protoplasma um sich, welches in der lebenden Zelle als heller, in der gefärbten als dunkler Hof erscheint (Fig. 1 und Fig. 5). Folglich muß währenddessen ein Heranströmen von dotterfreiem Protoplasma stattfinden; daher die entstehende Strahlung. Da wo solche Bahnen schon bestehen, findet das Heranströmen leichter statt, daher sind die Strahlen länger und deutlicher in der Gegend, durch welche das Zentrum schon hindurchging, als in derjenigen, in welche es hingeht (Fig. 2, 5 u. 6). Vielleicht ist auch das tiefere Eindringen des Zentrums durch das Herzuströmen des Protoplasma mechanisch verursacht; denn wenn zu einem beweglichen Gebilde von einer Seite her ein stärkeres Zuströmen stattfindet als von der entgegengesetzten, so wird dasselbe nach letzterer Seite verschoben¹⁾.

Vor dem Stadium der Fig. 9 beginnen die Radien zu verschwinden. Es geschieht in der Weise, daß zuerst derjenige Teil eines Radius verschwindet, welcher dem Zentrum am nächsten ist, während der fernere Teil noch kurze Zeit weiterbesteht. Dies erklärt sich leicht, wenn man in der erwähnten Weise annimmt, daß in jedem Radius eine Strömung nach dem Zentrum stattfindet; denn wenn die von dem Zentrum ausgehende Ursache der Strömung aufhört, wird sich dies zuerst in der Nähe, dann erst in weiterer Entfernung geltend machen²⁾.

Nachher beginnt die Teilungsstrahlung aufzutreten. Zuerst sind die Strahlen nur sehr kurz, allmählich werden sie länger (Fig. 10 und 11); hier findet also das Umgekehrte statt im Vergleich zu dem vorigen Fall; die Strömung ist zunächst nur in der Nähe vorhanden und allmählich greift die Bewegung weiter. In dem Maße als die Strahlung sich ausbreitet, nehmen die Attraktionssphären an Größe zu; es ist dies begreiflich, indem ihnen in diesem Maße Protoplasma zuströmt. Man erkennt die Größenzunahme der Attraktionssphären durch Vergleich der Fig. 9—12, sowie Fig. 13—15³⁾. Nimmt man an, daß der Durchmesser einer Attraktionssphäre doppelt so groß wird, so bedeutet dies eine

1) Stellt man sich die Strömung als eine rasche vor, so leuchtet der obige Satz sofort ein. Aber offenbar muß er bei langsamer Strömung in zähflüssiger Substanz auch Gültigkeit haben.

2) Dasselbe kann man bei einer Prozession oder bei einem Festzuge beobachten: wenn die Spitze stillsteht, so ist der mittlere und hintere Teil des Zuges noch eine zeitlang in Bewegung. Umgekehrt, wenn die Spitze sich in Bewegung setzt, dauert es beträchtliche Zeit, bis der ganze Zug in Bewegung ist.

3) Da die Attraktionssphären am lebenden Ei heller als die Dottermasse erscheinen, am gefärbten Präparat aber dunkler, so verhalten sich die Bilder der Sphären am lebenden Objekt zu denjenigen am konservierten wie ein photographisches Negativ zum Positiv (vergl. Fig. 1—4 mlt 5—8, Fig. 9—11 mit 13—15, Fig. 16 u. 17 mit 18 u. 19).

Zunahme der Masse auf das 8-fache. Da der Durchmesser auf mehr als das Doppelte wächst, ist die Volumzunahme noch beträchtlich größer.

Zu dieser Zeit wird in der Attraktionssphäre selbst noch ein innerer Hof erkennbar (Fig. 14 u. 15). Ich habe für denselben früher (1898) den indifferenten Namen *Innensphäre* oder *Entosphäre* vorgeschlagen. Ich habe auch gezeigt, daß die Grenze dieses Hofes unter gewissen Umständen am lebenden Ei zu erkennen ist, indem ein Kranz von Körnchen die Entosphäre umgibt (Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. VI, 1898, p. 259, Fig. 22). Es scheint leicht begreiflich, daß sich beim Großwerden der Attraktionssphäre ein Bezirk von besonders geartetem — sei es besonders reinem oder besonders dichtem — Protoplasma in nächster Nähe des Centrums bildet, wie ich das früher schon dargelegt habe (l. c., p. 259 u. 260 Anm.). Neuerdings hat BOVERI (1901) diesen inneren Hof (Entosphäre) als *Centrosoma* bezeichnet, weil er ihn mit demjenigen Gebilde homologisiert, für welches VAN BENEDEN bei den Eiern von *Ascaris megalocephala* zuerst die Bezeichnung „*corpuscule central*“ aufstellte. Ich will hier nicht in eine Erörterung der ganzen schwierigen Centrosomenfrage eintreten. Nur einen Punkt muß ich hervorheben. BOVERI sieht ein wichtiges Merkmal des *Centrosoma* darin, daß an Dauerpräparaten die Radien an demselben sich „inserteren“. Da die Strahlen keine ziehenden Fäden sind (vergl. p. 554), kann ich der „Insertion“ der Radien keine solche Bedeutung beilegen. Ich halte also das „*Centroplasma*“ für ein reineres oder dichter Protoplasma, welches in gewissen Perioden in der Umgebung des Centrums sich ansammelt. Eine ähnliche Auffassung vertreten VEJDOVSKY und MRAZEK (1903, p. 521—523).

Kurze Zeit vor der Durchschnürung der Zelle hat die Strahlung ihre schönste Ausbildung, und erreichen die Attraktionssphären ihre größte Ausdehnung. Nachdem die Teilung der Zelle erfolgt ist, nehmen die Attraktionssphären an Größe ab. Nach meiner Ansicht muß nun ein Abströmen des Protoplasma stattfinden. Da wo der neue Kern entstanden ist, bildet er ein Hemmnis für alle Strömungsvorgänge, und folglich werden diejenigen Strahlen undeutlich, welche (vom Zentrum aus gerechnet) jenseits des Kernes liegen (Fig. 17 u. 19). Findet nun ein Abströmen statt auf den Bahnen, welche durch die Radien dargestellt sind, so muß also dieses Abströmen hauptsächlich an den Seiten des Kernes und auf der dem Kern abgewandten Seite erfolgen. Da wir oben gesehen haben, daß ein einseitiges Zuströmen von Protoplasma das Zentrum in der Richtung der Strömung verschiebt (S. 557), so müssen wir logischer Weise annehmen, daß ein einseitiges Abströmen das Zentrum zurückzieht. In der Tat sehen wir, daß das Zentrum mit dem Kern nach der Peripherie der Zelle hinrückt¹⁾. Ich sehe darin eine Bestätigung meiner Auffassung, daß in den Strahlen Strömungen stattfinden und daß diese auch die Lage der Zentren beeinflussen.

Auch die interessanten Versuche von ALFRED FISCHER (1898) über die vitale Körnchenfärbung in Echinodermeneiern passen recht gut zu meiner Auffassung der Zellteilungsvorgänge²⁾. FISCHER konnte mit Neutralrot und anderen Farben in der lebenden Zelle eine Menge von Körnchen sichtbar machen, welche während der Befruchtungs- und Teilungsvorgänge eine merkwürdige Verteilung im Zellkörper besitzen. Zur Zeit der besten Ausbildung der Befruchtungsstrahlung (Fig. 3 u. 4) sind diese Körnchen im Bereich der Strahlung gelegen, fehlen aber sowohl an der Peripherie des Eies, als auch im Bereich der Attraktionssphären. Bei dem Nachlassen der Befruchtungsstrahlung verteilen sie sich gleichmäßiger durch die ganze Zelle, aber während der Entwicklung der Teilungsstrahlung sammeln sie sich im Umkreise der Attraktionssphären an. Es scheint mir für diese Tatsache kaum eine andere Erklärung möglich, als die, daß die Körnchen durch Strömungen an den Radien entlang gegen die Attraktionssphären geführt wurden. Es kann diese Wirkung aus denselben Strömungen erklärt werden, welche oben als Ursache der Strahlung und der Vergrößerung der Attraktionssphäre angesehen wurden. — Zur Zeit der beginnenden Zellteilung (Stadium der Fig. 12) verschwinden die Körnchen aus dem Bereich der Teilungsebene, was man zwar noch nicht völlig erklären, aber doch mit der anderen Tatsache

1) Gewöhnlich bewegen sich die Kerne nach vollzogener Teilung nach der unteren Seite des Blastomeren, wie in Fig. 17. Das ist aber nicht regelmäßig der Fall, manchmal begeben sie sich nach der Außenseite des Blastomeren, manchmal nach der oberen Seite (wie bei Fig. 20). Unter meinen Skizzen ist ein Fall verzeichnet, in welchem bei dem zweizelligen Stadium von *Strongylocentrotus lividus* der Kern des einen Blastomeren nach oben ging, der andere nach unten.

2) RHUMBLER hat auf Grund seiner Theorie ebenfalls eine Erklärung der FISCHERschen Beobachtungen zu geben versucht, auf welche ich hier nicht näher eingehen kann (Archiv f. Entwickl.-Mech., Bd. IX, 1899).

zusammenstellen kann, daß man auf Schnitten in der Teilungsebene die oben erwähnte (S. 548) eigentümliche Platte findet (Fig. 18). Wenn die Zelle durchgeschnürt ist und die Strahlung sich zurückbildet, verteilen sich die Körnchen durch die ganze Zelle. Dies dürfte kaum anders zu erklären sein, als durch zentripetale Strömungen, wie ich sie oben als Ursache der Verkleinerung der Attraktionssphären angenommen habe. Man sieht also, daß die FISCHELSchen Beobachtungen sich aus meinen Auffassungen der Zellteilungsvorgänge leicht erklären lassen.

Ergebnisse.

Am Seeigelei wird nach der Befruchtung eine hyaline Schicht an der ganzen Oberfläche sichtbar, welche ich als protoplasmatische Außenschicht bezeichnet habe (S. 544). Diese Schicht ist nicht, wie man bisher glaubte, eine gallertige Abscheidung, sondern zeigt Formveränderungen, die offenbar Lebenserscheinungen sind. Wichtig ist die Verdickung, welche diese Schicht beim Beginn der Zellteilung an der Teilungsebene erfährt (S. 545). Das Verhalten der Außenschicht steht offenbar mit der Bildung der Furche in ursprünglichem Zusammenhang, wie ich dies schon früher bei Beroe gezeigt habe.

Die Meinung vieler Autoren, daß die Strahlen im Zellkörper ziehende Fäden seien, wird durch die Befunde widerlegt (S. 543 u. 554). Es ist vielmehr wahrscheinlich, daß die Strahlen feine Bahnen des Protoplasma sind, auf welchen Strömungen stattfinden. Dadurch lassen sich verschiedene Beobachtungen erklären (S. 556—558).

Literaturverzeichnis.

- BOVERI, TH., Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigel-Eies. Verhandl. d. Phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg, XXIX. Bd., 1895.
- Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Sitzungsber. d. Phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg, 1897.
- Ueber die Polarität des Seeigel-Eies. Verhandl. der Phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg, XXXIV. Bd., 1901, S. 145—176.
- Die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve von *Strongylocentrotus lividus*. Zoolog. Jahrbücher, Anat. Abt., XIV. Bd., 1901, S. 630—653.
- Zellen-Studium, Heft 4. Ueber die Natur der Centrosomen, Jena 1901.
- Ueber das Verhalten des Protoplasma bei monocentrischen Mitosen. Sitzungsber. d. Phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg, 1903.
- BÜTSCHLI, O., Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden, Nova acta, Bd. XXXVI, 1873.
- Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle etc. Abh. d. Senkenberg. Naturf. Ges., X. Bd., 1876.
- Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.
- Ueber die künstliche Nachahmung der karyokinetischen Figur. Verh. d. Naturhist.-med. Vereins Heidelberg, N. F. Bd. I, 1892.
- Untersuchungen über Strukturen. Leipzig 1898.
- Bemerkungen zu der Arbeit von A. GIARDINA. Anat. Anz., XXII. Bd., 1903, S. 382 u. f.
- FISCHEL, ALFRED, Ueber vitale Färbung von Echinodermeneiern während ihrer Entwicklung. Anatom. Hefte, 37. Heft. Wiesbaden 1899.
- FOL, H., Recherches sur la fécondation. Mém. de la Soc. de Phys. et d'Hist. nat. de Genève, XXVII. Bd., 1879.
- GIARDINA, ANDREA, Note sul meccanismo della fecondazione e della divisione cellulare, studiato principalmente in uova di echini. Anatom. Anzeiger, XXI. Bd., 1902, S. 561—581, und XXII. Bd., S. 40—58.
- Intorno ai cangiamenti di forma e di posizione del nucleo cellulare. Ebenda, XXII. Bd., 1903, S. 329—357.
- HERBST, C., Ueber das Auseinandergehen von Furchungs- und Gewebszellen im kalkfreien Medium. Arch. f. Entwicklungsmechanik, IX. Bd., 1900.

- HERTWIG, O. u. R., Ueber den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jenaische Zeitschrift, XX. Bd., 1887.
- KOSTANECKI, K., Ueber die Gestalt der Centrosomen im befruchteten Seeigelei. Anat. Hefte, 1896.
- Ueber die Bedeutung der Polstrahlung während der Mitose. Archiv f. mikrosk. Anat., XLIX. Bd., 1897.
- u. WIERZEJSKI, A., Ueber das Verhalten der sog. achromatischen Substanzen im befruchteten Ei. Ebenda, LXVII. Bd., 1896.
- u. SIEDLECKI, M., Ueber das Verhältnis der Centrosomen zum Protoplasma. Ebenda, LXVIII. Bd., 1896.
- KRASSUSKAJA, A., und LANDAU, E., Ueber eine an befruchteten und sich furchenden Seeigeleiern um den Dotter zu beobachtende gallertartige Schicht. Biol. Centralbl., XXIII. Bd., 1903, S. 613—617.
- MORGAN, T. H., The action of Salt-Solutions on the Unfertilized and Fertilized Eggs of Arbacia and other Animals. Archiv f. Entwicklungsmech., VIII. Bd., 1899, S. 448—539.
- RHUMBLER, L., Mechanische Erklärung der Aehnlichkeit zwischen magnetischen Kraftliniensystemen und Zellteilungsfiguren. Archiv f. Entwicklungsmech., XVI. Bd., 1903, S. 476—535.
- Die Mechanik der Zelldurchschnürung etc. Ebenda, VII. Bd., 1898.
- Die Furchung des Ctenophoreneies etc. Ebenda, VIII. Bd., 1899.
- Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. II. Mechanik der Abrückung von Zelleinlagerungen aus Verdichtungscentren etc. Ebenda, IX. Bd., 1899, S. 32—62.
- SELENKA, E., Zoologische Studien, Heft 1, 1878. Befruchtung des Eies von Toxopneustes variegatus.
- Studien zur Entwicklungsgeschichte der Tiere, Heft 2. Die Keimblätter der Echinodermen. Wiesbaden 1883.
- TEICHMANN, ERNST, Ueber die Beziehungen zwischen Astrosphären und Furchen. Archiv f. Entwicklungsmech., XVI. Bd., 1903, S. 243—327.
- VEJDOVSKY, F. und MRAZEK, Umbildung des Cytoplasma während der Befruchtung und Zellteilung (Untersuchungen am Rhynchelmis-Eie). Archiv f. mikrosk. Anat., LXII. Bd., 1903.
- WILSON, E. B. and LEAMING, E., An Atlas of the Fertilization and Karyokinesis of the Ovum. New-York and London 1895.
- WILSON, E. B., Experimental Studies in Cytology I, II and III. Archiv f. Entwicklungsmech., XII. u. XIII. Bd., 1901.
- WILSON, E. B. and MATHEWS, A. P., Maturation, Fertilisation and Polarity in the Echinoderm Egg. Journal of Morphology, X. Bd., 1895.
- ZIEGLER, HEINRICH ERNST, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., LX. Bd., 1895.
- Untersuchungen über die Zellteilung. Verhandl. der Deutschen zoolog. Gesellschaft, 1895, S. 62—83.
- Experimentelle Studien über die Zellteilung I—IV. Archiv f. Entwicklungsmech., VI. Bd., 1898, VII. Bd., 1898 und XVI. Bd., 1903.

Tafel XVI.

- Fig. 1—4. Ei von *Echinus miliaris* MÜLL. nach dem Leben gezeichnet, etwas schematisiert; Befruchtung und Befruchtungsstrahlung. Erscheinen der Außenschicht (*d*), Vergr. 450. *m* Eimembran (nur bei Fig. 1 gezeichnet), *pv* perivitelliner Raum, *ek* weiblicher Kern, *sps* Spermastrahlung. — Die Zeit (nach der Besamung) ist beigeschrieben.
- „ 5—8. Dieselben Stadien nach Dauerpräparaten gezeichnet. Kopien der von E. B. WILSON und E. LEAMING (1895) veröffentlichten Photographien gefärbter und geschnittener Eier von *Toxopneustes variegatus* Ag. Färbung mit HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin. Vergr. etwa 450. Fig. 5 und 6 entsprechen Fig. 14 und 16 auf Taf. IV, Fig. 7 und 8 entsprechen Fig. 18 und 19 auf Taf. V l. c.
- „ 9—12. Fortsetzung der Reihe Fig. 1—4. Schwinden der Befruchtungsstrahlung, Auftreten der Teilungsstrahlung, Anwachsen der Attraktionssphären, Verdickung der protoplasmatischen Außenschicht an der Stelle der auftretenden Furche.
- „ 13—15. Fortsetzung der Reihe Fig. 5—8, entsprechend den Photographien von WILSON und LEAMING (l. c.) Taf. VI, Fig. 21, Taf. VII, Fig. 26 und Taf. VIII, Fig. 32.
- „ 16 und 17. Fortsetzung der Reihe Fig. 9—12. Fig. 16 während der Teilung, Fig. 17 nach der Teilung.
- „ 18 und 19. Fortsetzung der Reihe Fig. 5—8 und 13—15. Die Figuren entsprechen den Photographien von WILSON und LEAMING (l. c.) Taf. IX, Fig. 35 und 36.
- „ 20. Bild der Teilung eines flachgedrückten Eies von *Echinus microtuberculatus*. Das vorhergehende Stadium hatte genau das Aussehen von Fig. 12.
- „ 21. Ungewöhnliches Verhalten der hyalinen Schicht an der Teilungsfurche eines Eies von *Echinus miliaris* (vergl. S. 546 Anm.).
- „ 22. Durch Schütteln entstandene Eistücke von *Echinus microtuberculatus*, nach dem Eindringen von je einem Spermatozoon. Die Eihaut ist gebildet. Fig. 22 a ein Stück mit weiblichem Kern, Fig. 22 b u. c Stücke ohne weiblichen Kern (vergl. S. 550).
- „ 23. Verdickung der hyalinen Schicht bei der zweiten Furchungsteilung von *Echinus miliaris*.
- „ 24. Die hyaline Schicht bei einem abgestorbenen Ei; anormales Aussehen der hyalinen Schicht (vergl. S. 552 Anm.).



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Denkschriften der medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [11](#)

Autor(en)/Author(s): Ziegler Heinrich Ernst

Artikel/Article: [Die ersten Entwicklungsvorgänge des Echinodermeneies, insbesondere die Vorgänge am Zellkörper. 539-560](#)