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

Von

Dr. Oscar Hertwig.

Ein Winteraufenthalt am Mittelmeere veranlasste mich meine Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in der Eizelle auf eine grössere Anzahl von Thierarten auszudehnen. Es waren hauptsächlich zwei Puncte über die ich weitere Aufklärung zu erhalten wünschte, einmal die Umbildung des Keimbläschens und zweitens die Verbreitung der Richtungskörper im Thierreich. Das lebhafte Interesse, welches diesen Fragen in der Neuzeit zu Theil geworden ist, bestimmt mich meine Ergebnisse in Kürze vorläufig mitzutheilen.

Für das Studium der Umwandlung des Keimbläschens ist Asteracanthion, wie zuerst Greeff und van Beneden gezeigt haben, ein sehr geeignetes Object. Denn es verlieren hier die der Reife nahen Eier, kurze Zeit nachdem sie aus den Ovarien in das Meerwasser entleert worden sind, ihr Keimbläschen, welches fast ganz an die Oberfläche gerückt ist. Die hierbei eintretenden Veränderungen lassen sich am lebenden Ei unter dem Mikroskop Schritt für Schritt verfolgen und durch Anwendung von Reagentien weiter sicher stellen.

Das erste Anzeichen der beginnenden Umwandlung ist ein Protoplasmahöcker, welcher, etwa eine viertel Stunde nach Ablage des Eies, in das Innere des Keimbläschens an dem der Eiperipherie zugewandten Pol desselben eindringt. Der Höcker zeigt in seiner Spitze eine kleine von Dotterkörnchen freie Stelle. Hieran schliessen sich weiterhin bald Veränderungen am Keimfleck, die darin bestehen, dass die in seinem Innern bisher zahlreich vorhandenen kleinen Vacuolen verschwinden und in seiner Mitte oder mehr der Peripherie genähert eine grössere Vacuole erscheint, die fast ganz von einem

kugligen, aus Kernsubstanz bestehenden Körper erfüllt wird. Die Substanz des kugligen in der Vacuole eingebetteten Körpers und die übrige Substanz des Nucleolus, welche die Wandung der Vacuole bildet, zeigen sowohl im frischen Zustande, als auch bei Anwendung von Reagentien einige Verschiedenheiten. Erstere ist im frischen Zustande weniger lichtbrechend, gegen Säuren besitzt sie mehr Resistenz, bei Osmium-Carminbehandlung färbt sie sich rascher und stärker als die andere Substanz; dagegen ist diese im frischen Zustand stärker lichtbrechend, in Osmiumsäure gerinnt sie fettartig glänzend, in Essigsäure und ammoniakalischer Carminlösung ist sie stärker und leichter quellbar.

Für diese Zusammensetzung des Keimflecks aus zwei Substanzen, welche auf dem beschriebenen Entwicklungsstadium deutlicher hervortritt, aber auch schon im unreifen Ei nachweisbar ist, glaube ich eine weitere, wenn nicht eine allgemeine Verbreitung annehmen zu können. Denn in gleicher Weise wie bei Asteracanthion habe ich sie bei Sphaerechinus brevispinosus, bei Ascidia intestinalis, bei einigen Coelenteraten und verschiedenen Mollusken beobachtet. Namentlich bei letzteren ist dies Verhältnis am leichtesten erkennbar und ist daher schon von verschiedenen Seiten beobachtet und beschrieben worden. Die beiden im Keimfleck enthaltenen Substanzen erinnern an die gegen Reagentien in ähnlicher Weise differenten Bestandtheile des Kerns und Nebenkerns der Infusorien.

An das bei Asteracanthion soeben beschriebene Entwicklungsstadium schliesst sich rasch ein neues an. Denn schon nach etwa fünf weiteren Minuten tritt in dem oben genannten Protoplasmahöcker, welchem der Keimfleck näher gerückt ist, eine kleine Strahlenfigur auf und kurze Zeit erscheint neben derselben eine zweite. Während die Doppelstrahlung successive deutlicher und grösser wird, erleidet der Keimfleck eine Volumsabnahme, die zu seinem vollständigen Schwunde etwa eine Stunde nach der Ablage des Eies führt. Gleichzeitig schrumpft das Keimbläschen indem von allen Seiten das umgebende Protoplasma gegen sein Centrum vordringt. Seine Membran löst sich auf und sein Kernsaft mischt sich mit dem Protoplasma der Umgebung.

Zweckmässige Behandlung der Eier mit Reagentien (Osmiumsäure sowohl als 2 % Essigsäure) gibt weitere wichtige Aufschlüsse über die einzelnen Vorgänge. Es lässt sich so ein rasch vorübergehendes Stadium fixiren, wo das in der Vacuole des Nucleolus gelegene Kügelchen zu einem langen Stäbchen ausgezogen ist, welches mit

seinem freien Ende in den Protoplasmahöcker ragt und den Mittelpunct der hier im frischen Zustand leicht wahrnehmbaren Strahlenfigur bildet. Auch die andere Substanz des Nucleolus, aus welcher die Wand der Vacuole besteht, zeigt Veränderungen, indem ihre Oberfläche höckrig wird, wie bei einem in amöboider Bewegung begriffenen Körper. Oft sah ich sie scheidenartig das Stäbchen eine grosse Strecke bekleiden.

Hieran schliessen sich Bilder, wo an dem freien Ende des Stäbchens sich Körnchen vorfinden, die sich offenbar von demselben abgelöst haben und in einen Kreis angesammelt sind. In anderen Präparaten ist das Stäbchen aus der Vacuole des Keimflecks ganz verschwunden.

Für weiter vorgeschrittene Stadien erhält man die besten Präparate bei Behandlung der Eier mit 2 % Essigsäure. Hierdurch wird das im frischen Zustand beobachtete Bild zweier neben einander liegender Strahlenfiguren vervollständigt, indem man zwischen denselben einen spindelförmig beschaffenen feinfasrigen Körper erkennt. In einiger Entfernung von demselben sieht man noch in der körnig geronnenen Grundsubstanz des Keimbläschens einen Rest des Keimflecks und erhält somit hier einen ähnlichen Befund, wie ich ihn schon von den Hirudineeneiern beschrieben habe, wo ein spindelförmiger feinfasriger und ein homogener kugliger Kerntheil nebeneinander in der Eizelle existiren. Der Rest des Keimflecks nimmt nur in demselben Maasse, als der spindelförmige Körper grösser und deutlicher wird, an Grösse beständig ab und endlich ist auf keine Weise ein Theil desselben mehr darstellbar. Gleichzeitig verändern die beiden Strahlenfiguren mit der zwischen ihnen liegenden Spindel den Ort, rücken gegen die Oberfläche des Eies und kommen hier in einen Eiradius zu liegen.

Wenn ich die geschilderten Befunde deuten soll, so scheint mir ein unverkennbarer Zusammenhang zwischen dem Auftreten der beiden Strahlensysteme und der Umbildung des Keimflecks der Art zu bestehen, dass bei der Auflösung des Keimbläschens die Kernsubstanz in das Protoplasma überwandert und an dem Orte, wo sie sich zu dem spindelförmig differenzirten Kern ansammelt, erst ein und dann das zweite Strahlensystem hervorruft. In erster Linie ist bei dieser Umlagerung der activen Kerntheile der in der Vacuole des Keimflecks eingeschlossene kuglige Körper betheiligt. Aber auch von der einhüllenden Kernsubstanz gehen offenbar Theile, wenn nicht Alles, in das neue Kerngebilde mit über.

Die Bildung der Richtungskörper tritt bei Asteracanthion in der

zweiten Stunde nach der Ablage der Eier ein, sie verläuft genau ebenso, wie ich es von Nephelis vulg. beschrieben habe, und ist etwa nach Ablauf einer Stunde beendet. Es beginnt jetzt aus der im Ei verbliebenen Hälfte der zweiten Richtungsspindel der Eikern sich hervorzubilden. Wie am lebenden Object leicht wahrzunehmen ist, erscheint unter den Richtungskörpern in der Eirinde eine Anzahl kleiner Vacuolen, welche nach dem Eicentrum zu mit einem immer deutlicher werdenden Strahlensystem umgeben sind. Die Vacuolen vergrössern sich und verschmelzen allmälig, indem sie nach dem Centrum rücken, zu einer einzigen Vacuole, in welcher sich nach einiger Zeit ein deutlicher Nucleolus ausscheidet.

Eine parthenogenetische Entwicklung der Seesterneier, wie sie von Greeff in kaum anzuzweifelnder Weise beschrieben worden ist, gelang mir trotz vielfältig variirter Versuche nicht zu beobachten. Dagegen stiess ich bei Vornahme der künstlichen Befruchtung auf keine Schwierigkeiten, indem ich aus allen Eiern, welche ihr Keimbläschen verloren hatten, auch Flimmerlarven züchten konnte.

In einigen Fällen nahm ich die Befruchtung eine Stunde, in anderen wiederum vier Stunden nach Ablage der Eier vor und stellte hierbei einige nicht uninteressante Verschiedenheiten fest. In übereinstimmender Weise zieht sich einige Zeit nach Zusatz des Sperma der Dotter von der Eihaut ziemlich weit zurück und in der Rinde des Eies erscheint an dem den Richtungskörpern entgegengesetzten Pol ganz wie bei Toxopneustes lividus eine von Strahlung umgebene körnchenfreie Stelle. Wenn die Eier nach einer Stunde befruchtet wurden, so blieb die Strahlung, welche langsam nach dem Eicentrum wandert, sehr schwach, so lange als die Abschnürung der Richtungskörper noch nicht vollendet ist. Das Plasma, von den Theilungsvorgängen an dem Richtungspol beherrscht, reagirt offenbar in geringerem Maasse auf den vom Spermakern ausgeübten Reiz. Sowie indessen der zweite Richtungskörper hervorgeknospt ist und der Eikern sich bildet, nimmt unter dem Auge des Beobachters die den Spermakern einhüllende Strahlung an Ausdehnung und Schärfe rasch zu und es wird jetzt in ihrer Mitte eine Vacuole bemerkbar, die sich, wie der Eikern, mit Kernsaft noch weiter imbibirt. Ei- und Spermakern erreichen, indem sie aufeinander zu wandern, dieselbe Grösse und wandeln sich mit einander verschmelzend zur Theilungsspindel um.

Etwas abweichend gestalten sich die Erscheinungen im zweiten Fall, wenn die Befruchtung erst nach vier Stunden vorgenommen

wird. Hier bleibt der Spermakern von geringer Grösse und legt sich als kleiner Körper dem Eikern an, der schon einen beträchtlichen Umfang erreicht hatte.

Im ersten Fall verläuft die Befruchtung wie bei den Hirudineen, Mollusken, Nematoden etc., wo die Eier schon zur Zeit der Hervorknospung der Richtungskörper befruchtet werden. Der zweite Fall schliesst sich an die Verhältnisse bei Toxopneustes liv. an, wo zwischen der Befruchtung und der Bildung der Richtungskörper und des Eikerns ein grösseres Zeitintervall liegt. Das verschiedene Verhalten, welches die copulirenden Kerne bei verschiedenen Thieren zeigen, wird somit bedingt durch die Verschiedenheit des Zeitpuncts, in welchem die Befruchtung eintritt, und lässt sich dies bei Asteracanthion experimentell feststellen.

Wenn die Eier mehr als fünf Stunden unbefruchtet im Seewasser gelegen haben, so werden durch den Zusatz von Sperma eine Reihe pathologischer Erscheinungen hervorgerufen. Bei der Befruchtung zieht sich das Eiplasma, dessen Lebensenergieen zwar noch nicht erloschen, aber offenbar herabgesetzt sind, von der Dotterhaut nur schwach zurück, und man beobachtet in der Eioberfläche anstatt eines Strahlensystems deren zahlreiche. Bei Behandlung mit Osmium-Carmin ist in jeder Strahlung ein kleines rothgefärbtes Kernchen nachweisbar. Aus diesen Befunden schliesse ich, dass in nicht mehr lebenskräftige Eier mehr als ein Spermatozoon eindringt. Eine normale Entwicklung kommt dann nicht mehr zu Stande. Aehnliches geschah auch bei Eiern, die ihr Keimbläschen noch nicht verloren hatten und mit Sperma in Berührung kamen.

Die bei Asteracanthion erhaltenen Ergebnisse veranlassten mich, die Umwandlung des Eierstockseies bei den Seeigeln noch einmal zu untersuchen. Auch jetzt glückte es mir nicht weder an abgelegten Eiern eine Spur von Richtungskörpern zu entdecken, noch bei Zerzupfung des Ovariums und Durchmusterung zahlreicher Präparate zwischen unreifen und reifen Eiern Entwicklungszustände wie bei Asteracanthion aufzufinden. Ich stellte daher den Versuch an, ob nicht vielleicht auch bei den Seeigeln der Reife nahe stehende Eier sich weiter entwickeln, wenn sie in das Meerwasser gebracht werden. Ich legte Ovarienstücke in ein Uhrschälchen und durchmusterte bei schwacher Vergrösserung nach einiger Zeit von den ausgetretenen Eiern diejenigen, welche noch ein Keimbläschen besassen. Der Versuch glückte. Bei einer Anzahl von Eiern trat in der That eine Weiterentwicklung ein. Indem ich nun solche Objecte

isolirte, wurde es mir möglich, bei Sphaerechinus brevispinosus sowohl am lebenden Ei die Umwandlung auf dem Objectträger zu verfolgen, als auch einige Entwicklungszustände mit Reagentien zu fixiren, und ich kann den Nachweis führen, dass mir bei meinem früheren Untersuchungsverfahren wichtige Umbildungsstadien nicht zur Beobachtung gekommen sind und dass die von mir früher als wahrscheinlich hingestellte Deutung eine verfehlte ist. Denn das Keimbläschen schwindet und der Eikern entsteht bei den Seeigeln in ganz der gleichen Weise wie bei Asteracanthion. Auch hier wird eine Spindel und werden Richtungskörper gebildet, wie es VAN BENEDEN und STRASBURGER vermuthungsweise ausgesprochen haben. Die Richtungskörper bleiben aber nach ihrer Hervorknospung mit dem Ei in keinem weiteren Zusammenhang, sondern gerathen in die umgebende Flüssigkeit. Hieraus sowie aus dem Umstand, dass unter normalen Verhältnissen die Reife der Eier schon im Ovarium erfolgt, erklärt es sich, dass das Vorhandensein von Richtungskörpern bei den Seeigeln bis jetzt von allen Beobachtern übersehen worden ist.

Wie ich durch persönliche Mittheilung weiss, hat jetzt auch Herr Dr. FOL, welcher früher gleichfalls vergebens nach Richtungskörpern bei Seeigeln gesucht hatte, unabhängig von mir und mittelst eines andern Verfahrens den Nachweis geführt, dass bei Sphaerechinus brevispinosus in den Ovarien Richtungskörper sich bilden.

Um die Verbreitung der von mir bis jetzt nur an vereinzelten Objecten beobachteten Erscheinungen festzustellen, habe ich Vertreter aus den einzelnen Abtheilungen des Thierreichs, soweit sich mir hierzu die Gelegenheit bot, untersucht, und erstrecken sich bis jetzt meine Beobachtungen über Coelenteraten, Würmer und Mollusken.

Soviel mir bekannt ist, sind bei Coelenteraten, abgesehen von einer Angabe KLEINENBERG's über Hydra, Richtungskörper noch nicht aufgefunden worden. Ich habe solche bei einigen Medusen (Aeginopsis, Nausithoe, Pelagia) und bei einer Ctenophore (Gegenbauria cordata) beobachtet. Bei Aeginopsis isolirte ich aus einem Ovarium einige Eier, die ihr Keimbläschen verloren hatten und sah bei zweien derselben erstens ein Richtungskügelchen aus dem Dotter austreten und in die umgebende Flüssigkeit gerathen und zweitens unterhalb der Austrittsstelle desselben alsbald den Eikern sich entwickeln. Bei Nausithoe und Pelagia sind die Richtungskörper sehr leicht zu sehen, da sie hier durch eine Gallerte, in welche die Eier eingehüllt sind, auf dem Dotter festgedrückt erhalten werden. Sie

finden sich meist in Dreizahl, wie bei den Hirudineen und sind ziemlich grosse Protoplasmakügelchen, welche, wie Behandlung mit Reagentien lehrt, Kerntheile enthalten. Unter ihnen bemerkt man den Eikern in der Dotterrinde. Die Bildung der Richtungskörper tritt bei Pelagia und Nausithoe kurze Zeit vor der Ablage ein, zur Zeit wo die vom Ovarium abgelösten Eier von der Gallerte umhüllt werden. Bei Nausithoe isolirte ich Eier aus dem Mutterthier durch Zerzupfen und beobachtete in dieser Weise noch die Hervorknospung des zweiten Richtungskörpers. Bei Gegenbauria cordata konnte ich bei frisch gelegten Eiern auf der Oberfläche des Dotters nebeneinander zwei kleine Protoplasmakügelchen mit Kerntheilen nachweisen, so dass ich kein Bedenken habe, dieselben gleichfalls als Richtungskörper zu deuten. In ihrer Nähe fand ich häufig noch ein drittes ähnlich beschaffenes Körperchen, über dessen Bedeutung (vielleicht ein Spermatozoon) ich Nichts habe ermitteln können.

Von den Würmern habe ich Sagitta untersucht und hier noch vor dem Erscheinen der vorläufigen Mittheilung von Fol, wie dieser, feststellen können, dass auch hier zwei Richtungskörper hervorknospen, dass unter ihrer Austrittsstelle ein Eikern entsteht und dass dieser mit einem zweiten Kern (Spermakern) verschmilzt, welcher am entgegengesetzten Pol von einer Strahlung umgeben zunächst als ein kleines, dann als ein grösser werdendes vacuoliges Gebilde erscheint. Ausserdem konnte ich an reifen Eiern, die ich aus dem Ovarium durch zerzupfen isolirte, durch Essigsäure die Richtungsspindel nachweisen, welche einen etwas abweichenden Bau besitzt. Sie besteht nämlich aus kurzen, gleichmässig dicken Stäbchen, die zu einem Bündel zusammengefügt sind.

Aus der Klasse der Mollusken benutzte ich als Untersuchungsobjecte eine Heteropode (Pterotrachea), eine Gymnobranchie (Phyllirhoë bucephalum) und eine Lamellibranchiate (Tellina).

Die Eier von Pterotrachea und Phyllirhoë stimmen in ihrer Entwicklung vollkommen mit einander überein. Wenn sie frisch abgelegt sind, besitzen sie im Centrum einen Kern von der Grösse des Keimbläschens, in welchem ein Nucleolus nicht mehr vorhanden ist. Dagegen tritt bei Essigsäurebehandlung in der geronnenen Grundsubstanz ein spindelförmig fasriger Körper hervor, der mit seinen beiden Enden zwei Pole des Keimbläschens berührt. Um beide Enden ist das angrenzende Protoplasma zu zwei Strahlenfiguren angeordnet. Bei weiter entwickelten Eiern schwindet die Membran des

Keimbläschens und seine Grundsubstanz vermischt sich mit dem umgebenden Protoplasma, so dass die Spindel frei in den Dotter zu liegen kommt. Hier verändert sie ihre Lage und rückt an die Eioberfläche empor. Dann bilden sich in der schon bekannten Weise zwei Richtungskörper. Unter ihrer Austrittsstelle entsteht ein Eikern von ganz beträchtlicher Grösse, der seine Lage beibehält und sich mit einem zweiten gleichfalls zu beträchtlicher Grösse anschwellenden Spermakern copulirt. Die Bildung der Theilungsspindel erfolgt in etwas abweichender Weise, indem nicht der gesammte Inhalt der beiden Kernvacuolen sich in sie umwandelt; vielmehr sammelt sich an Stelle der resorbirten Scheidewand der conjugirten Kerne die active Substanz zu einem spindelförmigen, fasrigen Körper an, um dessen beide Enden das benachbarte Protoplasma in Radien gruppirt ist. Weiterhin schwinden auch die übrigen Theile der Vacuolenrinde und der überschüssige Kernsaft vermischt sich mit dem Protoplasma der Umgebung. Die freigewordene Spindel rückt jetzt in die Mitte des Eies und erleidet die zur Theilung führenden Veränderungen. Die Furchungsspindel entsteht somit aus den zwei sehr saftreichen Kernen in ähnlicher Weise, wie die Richtungsspindel aus dem Keimbläschen.

Bei Tellina gelingt es leicht die Eier künstlich zu befruchten und ist es hier bemerkenswerth, dass eine Richtungsspindel schon vor der Befruchtung an der Oberfläche des Dotters vorhanden ist, die Richtungskörper aber trotzdem nur nach dem Zutritt von Sperma hervorknospen. Die Bildung derselben geschieht wie bei Nephelis. Ebenso lässt sich auch hier die Entstehung des Furchungskerns aus der Verschmelzung zweier leicht beobachten.

In den referirten Untersuchungen finde ich eine weitere Bestätigung für einen Theil der von mir kürzlich entwickelten allgemeinen Anschauungen über die ersten Bildungsvorgänge in der Eizelle und zwar vornehmlich für folgende drei Puncte: 1) dass die Continuität der Kerngenerationen in der Eizelle nicht unterbrochen wird, 2) dass die Richtungskörper durch Zellknospung entstehen, 3) dass die Befruchtung allgemein auf der Copulation zweier Kerne beruht. Dagegen bin ich hinsichtlich der Verbreitung der Richtungskörper zu einer andern Auffassung gelangt. In meiner letzten Arbeit glaubte ich, indem ich mich mit dem vorliegenden Beobachtungsmaterial abzufinden suchte, die Hervorknospung der Richtungskörper nicht als eine allgemein verbreitete Entwicklungserscheinung betrachten zu dürfen. An dieser Ansicht halte ich jetzt nicht mehr fest, da meine

erneute Untersuchung von Toxopneustes mich gelehrt hat, dass die Richtungskörper schon innerhalb des Ovarium entstehen können, und dass dann dieser Bildungsprocess schwer nachzuweisen ist. Ich glaube vielmehr annehmen zu dürfen, dass auch in diesem Entwicklungsvorgang sich eine allgemeine Uebereinstimmung im Thierreich wird nachweisen lassen.

Messina, Ende Februar 1877.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch - Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte

Jahr/Year: 1877

Band/Volume: 3

Autor(en)/Author(s): Hertwig Oscar [Wilhelm Aug.]

Artikel/Article: Weitere Beiträge zur Krenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. 271-279