

Neue Grundlegungen zur Kenntniss der Zelle.

Von

Dr. A. Rauber,

ao. Professor in Leipzig.

Mit Tafel XI—XIV.

I. Einleitende Bemerkungen.

In der Herstellung eines innigen Zusammenhanges und einer lebensvollen Verbindung der einzelnen Disciplinen der Naturwissenschaft einen wesentlichen Vorzug seines Zeitalters erblickend, erklärte SCHWANN es als eine um so auffallendere Erscheinung, wenn die Anatomie und Physiologie der Thiere und Pflanzen trotz der vielen Bestrebungen ausgezeichneten Männer noch immer ziemlich isolirt neben einander stehen und die Schlüsse aus dem einen Gebiete nur eine entfernte und äußerst vorsichtige Anwendung auf das andere Gebiet erlauben. Er selbst, diese Isolirung vermeidend, hat es am besten erfahren, wie gerechtfertigt seine Auffassung war. Er hat den glänzendsten Beweis geliefert, dass gerade in einer wechselseitigen Durchdringung und Ergänzung beider Wissenschaften ein außerordentlicher Gewinn, ein wichtiges Moment zum Fortschritt enthalten sei. Hatten doch seine »Mikroskopischen Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Thiere und Pflanzen« den bestimmten Nachweis gebracht von einem weit engeren Zusammenhang beider Reiche, als es vordem hatte vermuthet werden können, zu einer Zeit, da man wesentlich in der Richtung der Trennung und des Unterschiedes beider Reiche vorgegangen war. Da zeigte sich plötzlich um so überraschender jener unerwartete tiefgreifende Zusammenhang, der uns jetzt so einfach und leicht über-

sehbar, fast möchte man sagen, so selbstverständlich dünkt. Ich brauche ihn nicht näher zu bezeichnen, denn er war es, welcher der folgenden Zeit die sichere Bahn vorgezeichnet hat, auf der sie zu einer fast unüberschbaren Reihe fernerer Fortschritte voranschreiten sollte.

Der wissenschaftliche Zusammenhang beider Reiche, obgleich damals seine Nothwendigkeit so mächtig zum Bewusstsein gebracht worden war, hielt indessen nicht allzulange vor. Bei den Pflanzen war nur wenige Zeit vorher von SCHLEIDEN das Walten desselben Grundgesetzes entdeckt worden, das nunmehr auch in der Thierwelt Geltung bekommen hatte. In jedem der beiden Reiche, insbesondere in dem animalen, zeigten sich von da an so viele Aufgaben umfassender und in das Einzelne gehender Art, dass theils mit Rücksicht auf deren Menge und Schwere, theils in der befriedigenden Wahrnehmung der wachsenden großen Vorräthe, mit welchen alsbald die vorher leeren Kammern sich zu füllen begannen, der Weg der erneuerten Isolirung sich von selbst ergab. Nur wo Fragen allgemeinerer Art auftauchten, wendete sich der Blick naturgemäß und gern wieder auf die Pflanzen zurück. Das jüngste interessante Beispiel gemeinschaftlicher Arbeit liegt mit den karyokinetischen Untersuchungen vor unser Aller Augen bis zu einem gewissen Grade abgeschlossen da. Wichtig für Theorie und Praxis, findet noch jetzt ein beständiges Herüber- und Hintüberströmen der beiderseitigen Erfahrungen in dieser Beziehung statt.

Auch die folgende Abhandlung sucht auf der Bahn der Vergleichung beider Reiche vorwärts zu gehen. Sie lenkt dabei zugleich von dem Einzelnen auf das Ganze, von den elementaren Theilen auf den Gesamtkörper den Blick zurück. Immer ansehnlicher wächst die Fülle der Einzelheiten histologischer Forschung. Tausend fleißige Hände sind in angestrenzter Arbeit erfolgreich thätig an der Vermehrung derselben. Ist es denn, so drängt sich uns in Würdigung dieses Umstandes unwillkürlich die Frage auf, auch in gleichem Maße lohnend, sich Arbeiten allgemeinerer Art zu unterziehen? Die Neigung der Zeit widerstreitet weder dem einen noch dem anderen Beginnen; sie liebt das Allgemeine nicht weniger, als das Besondere. Doch lässt es sich nicht leugnen, dass gegenwärtig auf Vervollständigung des Einzelbesitzes zugleich Aller Augen mit Recht gerichtet sind. Aber dieses Einzelne wird nicht immer durch Haftenbleiben am Einzelnen erreicht. Vergebliche Mühe ist es oft, dasselbe in der gewünschten Tiefe und im gewünschten Umfang auf diesem Wege

zu erhalten. Ein anderer Weg, der von dem Ziel Anfangs vielleicht wegzuführen schien, zeigt auf einmal dem erstaunten Auge in der Ferne dämmernd oder in unmittelbarer Nähe leuchtend, das was es suchte. Zeigt uns ferner, wenn das Einzelne unsere Neigung über Gebühr beherrschen sollte, nicht gerade die Untersuchung von SCHWANN, die auf das Allgemeine ging, auf das deutlichste, was allgemeine Gesetze zu leisten vermögen und auf wie lange Zeit hinaus ihre fernere Ausbeutung so viele Kräfte beschäftigen kann? Zehren wir doch Alle daran! Schon ein verworrenes Suchen nach solchen ist, so scheint es mir, nicht ganz verwerflich. Bestrebungen allgemeinerer Art, mit dem Verlangen, die Gesetze zu sehen, welche die Masse der Erscheinungen beherrschen, sind aber nicht allein erlaubt, sondern sie werden zu gewissen Zeiten zur unabweislichen Nothwendigkeit. Ein großer Theil des gewonnenen Einzelstoffes ist, das lässt sich nicht leugnen, zur Zeit eine noch unverständene, zusammenhanglose, nur einseitig betrachtete Masse. So viel des Bestechenden der gegenwärtige Zustand der Lehre vom feineren Bau des Thierkörpers auch darzubieten vermag, so giebt es doch auch gewisse Seiten derselben, die uns durch ihre Leerheit anstarren und in deren Preis man nicht einstimmen kann. Niemals auch, so sehr die Meinungen Anderer dafür eintraten, habe ich in deren Lob einzustimmen vermocht. Mit Unwillen betrachtete ich oft, ich leugne es nicht, die Arbeiten mancher Nadel, manches Mikrotoms. Ich weiß nun wenigstens genauer, warum dies geschah. Was mir in der Betrachtung des einen Reiches dunkel vorgeschwebt war, wessen klarere Einsicht ich vergeblich bei den Thieren zu erstreben gesucht hatte, ich habe es bei den Pflanzen vorgebildet gefunden. Ich fand die gewünschte Befriedigung dort, wohin ich mich einem unwiderstehlichen Antriebe folgend gewendet hatte, sie zu suchen. Unwillig oft und mit Lächeln auf meine eigene Arbeit mit jenen Instrumenten blickend, so gut sie sich mit jener Anderer vergleichen durfte, trage ich willig das Netz, welches das Pflanzenreich über mich geworfen. Hier ist auch der Anker, an welchem ich versuchen möchte, das Thierreich festzuhalten.

Ein von mir im verflorenen Jahre veröffentlichter Aufsatz (Thier und Pflanze, akademisches Programm, Leipzig, W. ENGELMANN) giebt in kurzer Darstellung bereits die Ergebnisse an, die sich mir bei einer Vergleichung der beiden Reiche aufgedrängt hatten. Sie zeigt auch den Weg, auf welchem die neuen Ziele zu verfolgen waren. Die thatsächliche Grundlage, welche mir damals auf Seiten des Thierreichs zu Gebote stand, war allerdings noch lücken-

haft genug und selbst in wesentlichen Beziehungen konnte da und dort statt eines zuverlässigen Befundes nur eine Wahrscheinlichkeit gegeben, statt beweiskräftiger Erscheinungen nur eine Reihe von leeren Fächern vorgestellt werden. Es fehlte eben an sicher verwendbaren Vorarbeiten noch in so hohem Grade, dass selbst diejenigen Objekte, deren wissenschaftlicher Besitz unzweifelhaft gesichert erscheinen konnte, nothgedrungen einer neuen Bearbeitung unterzogen werden mussten. Der neue Gesichtspunkt, von welchem die in Frage kommenden Besitzstände beurtheilt werden mussten, stellte auf einmal an die Untersuchung andere Ansprüche, als sie vorher bestanden hatten. Was früher einer Beachtung kaum würdig erschienen war, trat nun nicht selten entschieden in den Vordergrund und ich konnte schon bald das Bedenken nicht überwinden, es möchte sich in Wirklichkeit Manches anders verhalten, als die bisherigen Darstellungen es beschrieben hatten. Der Erfolg rechtfertigte jenes Bedenken. War aber auch die damals vorhandene Grundlage noch lückenhaft, so war sie doch eine solche, welche für genauere Untersuchung mindestens noch viel versprach. Auch war sie immerhin werthvoll genug, um ohne Tadel der Voreiligkeit zu jenem ersten Versuch dringend aufzufordern.

Rascher, als es geschehen ist, hätte ich gewünscht, jener Schrift eine ausführlichere Darstellung folgen zu lassen, welche insbesondere auch die zum Verständnis erforderlichen Abbildungen bringen sollte. Warum ich dieser Wunsch erst jetzt zur Ausführung bringen kann, erklärt das soeben Angegebene zur Genüge. Vermag ich nun auch ein viel ausgedehnteres und besser gesichtetes Material von That-sachen vorzulegen, als es früher der Fall war, so bin ich doch andererseits von der Vorstellung entfernt, schon jetzt nach extensiver Seite hin Vollständiges bieten zu können. Ich vermag nur jenes Programm in erweiterter Gestalt vorzulegen. Ich muss es mir vorerst genügen lassen, an Beispielen, welche den weitesten Formenkreis schon umfassen, oder auf welche sich andere leicht zurückführen und anschließen lassen, in thunlichst sorgfältiger Weise das Ziel und den Weg der Untersuchung dargelegt zu haben.

Der gegebene Stoff wurde der Übersichtlichkeit wegen in folgende, innig mit einander zusammenhängende Abschnitte gebracht. Der erste Abschnitt handelt von der Struktur des Protoplasma und vergleicht das Phytoplasma mit dem Zooplasma; der zweite untersucht die verschiedenartigen Kernstrukturen. Der dritte betrachtet die Theilungsverhältnisse des Protoplasma auf Grundlage der Furchung

von Rana und Petromyzon. Er untersucht hierauf denselben Gegenstand im Gegensatz zu jenen Thieren an Gobius; er vergleicht ferner die Furchungsformen der beiden vorausgehenden Thiere mit jener des Gobius. Der letzte Abschnitt endlich untersucht das Wachstum und die Zerlegung der Substanz mit Rücksicht auf die hierbei zu Tage tretenden Gesetze und auf die sich hieraus ergebende Bedeutung der Zelle.

Neue Grundlegungen zur Kenntnis der Zelle nennt sich darum die vorliegende Abhandlung. Denn auf eine neue Art der Bestimmung des Zellbegriffes läuft in dem weit ausgedehnten Gebiet, über welches sie sich zu verbreiten und fertige Thatsachen zu geben hat, Alles hinaus. Wäre es ihr nur gegönnt, nach gewissen Seiten hin neue Anregungen zu enthalten und das Nachdenken zu erwecken über Punkte, an denen die Forschung bisher, obgleich von hervorragender Bedeutung, achtlos vorübergegangen war, so hätte sie ihre Bestimmung genügend erfüllt. Bezüglich der Behandlung des in den Abschnitten Protoplasma und Kern enthaltenen Stoffes bemerke ich noch, dass allein die Rücksicht auf meine Aufgabe entscheidend war für die Form der Darstellung. So konnte in aller Gedrängtheit, die nothwendig schien, ein Stoff von großem Umfang Erledigung finden, der für meinen Zweck den Ausgangspunkt zu bilden hatte: eine selbst nur kurze historische Übersicht über denselben würde Bände füllen.

II. Primäre Struktur des Protoplasma.

Das Protoplasma des Eies, ein chemisch und physikalisch nur unvollkommen bekannter Körper, stellt uns als die überraschendste seiner physiologischen Leistungen diejenige vor Augen, unter günstigen äußeren Bedingungen zu einem mächtigen, vielgliedrigen Organismus heranwachsen zu können. Über die Eigenschaften des Protoplasma im Allgemeinen verbreiteten sich jüngst zwei vortrefflich geschriebene Aufsätze, der eine von G. KLEBS¹, der andere von J. KOLLMANN², indem sie zusammenfassend über den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnis des Protoplasma kritischen Bericht erstatten. Ich verweise meine Leser, um Weiterungen zu vermeiden, auf jene Aufsätze und habe nur das Folgende hinzuzufügen.

¹ Biologisches Centralblatt, Bd. I, Über Form und Wesen der pflanzlichen Protoplasmabewegung.

² Biologisches Centralblatt, Bd. II, Über thierisches Protoplasma.

Mehrere, in gewissen Verhältnissen mit einander übereinstimmende Substanzen oder Substanzkomplexe gehen noch unter dem Sammelnamen Protoplasma, obgleich schon eine geringe Überlegung deutlich macht, dass sie von einander verschieden sein müssen und dass nur ein zeitweiliger Mangel an Hilfsmitteln den Nachweis ihrer Verschiedenheit zurückhält. An welchen Orten darf man wohl erwarten, das Protoplasma in seiner ursprünglichsten Beschaffenheit und am reinsten für chemische und andere Untersuchungen anzutreffen? Unter allen anderen Körpern scheint es mir noch immer das Ei zu sein, von welchem solche Studien am zweckmäßigsten ihren Ausgang nehmen. Denn das Ei ist eben derjenige Körper, von welchem das Individuum mit all seiner mannigfachen Gliederung in Stoff und Form seinen Ursprung nimmt. Wie frühzeitig und schon im Zusammenhang mit der Furchung des Eies substantielle Unterschiede zwischen den Blastomeren auftreten, ist Jedem, der sich irgend mit embryologischen Studien beschäftigt hat, hinreichend bekannt. Viel auffallender noch zeigen sich stoffliche Unterschiede auf späteren Entwicklungsstufen oder gar im fertig ausgebildeten Organismus: hier sind denn auch tiefgreifende Unterschiede chemisch bereits vielfach nachgewiesen, während wir solche Unterschiede an anderen Orten vorläufig nur vermuthen müssen.

Mit der stofflichen Gliederung läuft bis zu einem gewissen Grade parallel die histologische Gliederung: auch die Struktur zeigt je nach Zeitstellung und Ort die bedeutendsten Unterschiede. Es kann also auch nicht gleichgültig sein, von welchem Körper man ausgeht in der Untersuchung der Protoplasmastruktur. So unterscheide ich primäre und sekundäre Protoplasmastrukturen.

Viele halten das Protoplasma für strukturlos. Aber schon seine zahlreichen Funktionen bestimmter Art, unter welchen nur Stoffaufnahme und Stoffabgabe, Wachsthum, Bewegung, Theilung genannt zu werden brauchen, weisen darauf hin, dass es einen gewissen Bau haben müsse. In der That belehrt uns auch die genaue objektive Prüfung, dass schon dem Protoplasma des Eies und der aus ihm hervorgegangenen jugendlichen Zellen eine bestimmte Struktur zukommt.

Über Protoplasmastruktur im Allgemeinen hat sich in neuester Zeit am eingehendsten wohl Th. ENGELMANN¹ ausgesprochen, indem

¹ Über den faserigen Bau der kontraktile Substanzen. PFLÜGER'S Archiv Bd. XXVI. Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung. Handbuch der Physiologie von L. HERMANN. Bd. I. pag. 373.

er ausführt, dass alle Bewegungen des Protoplasma als Kontraktilitätserscheinungen zu betrachten seien. Die Kontraktilität selbst hält er durchgehends an faserförmige Gebilde gebunden und überträgt diesen Bau auf die Molekularstruktur aller plasmatischen Körper. Sie sind nach ihm aus kleinsten Theilchen, den Inotagmen zusammengesetzt.

Gleich ENGELMANN und anderen Forschern von der Nothwendigkeit einer Protoplasmastruktur überzeugt, gelange ich zu einer von der seinigen im Wesentlichen nur wenig verschiedenen Auffassung.

Unterscheiden wir zwischen primärer und sekundärer Protoplasmastruktur und theilen jene vor Allem dem Ei und seinen nächsten Abkömmlingen, den jugendlichen Zellen zu, so lässt sich weiterhin behaupten, dass die primäre Struktur in zweierlei Formen uns entgegnetritt, in der radialen und in der gerüstförmigen (trabekulären). Beide Formen bilden aber keineswegs einen tiefgreifenden Gegensatz zu einander, sondern sie sind sich nahe verwandt. Die eine kann gleichzeitig neben der andern innerhalb derselben Zelle vorkommen, die eine in die andere über- und wieder zurückgehen. Phyto- und Zooplasma sind in dieser Hinsicht nicht nachweisbar von einander unterschieden, obwohl gewisse chemische Unterschiede zwischen ihnen bestehen.

Ein Blick auf beide Reiche ergibt Folgendes. Das Phytoplasma erscheint gewöhnlich als körnchenhaltige, zähflüssige Substanz von schwankendem Wassergehalt. Am zähesten ist das ruhende Plasma, wie im keimfähigen Samen: lebhaft funktionirendes Protoplasma ist wasserreicher. Körner und in Tröpfchen auftretendes Wasser können fehlen. Wo aber letzteres in sogenannten Vacuolen vorhanden ist, wirft schon die Art seiner Vertheilung, besonders in rundlichen Zellen, ein gewisses Licht auf die vorhandene Struktur des Protoplasma. Es gehört nur dazu, dass nicht eine einzige, sondern mehrere und viele Vacuolen vorliegen. In solchen Fällen stehen dieselben in Radienform und das Protoplasma selbst erscheint radial zerklüftet. Es ist in dieser Richtung offenbar am leichtesten spaltbar. Aus diesem Zustand geht zugleich ohne Weiteres die Gerüstform des Protoplasma baues hervor, indem die zwischen zahlreichen Vacuolen befindlichen Substanzstränge gerüstförmige Anordnung erhalten. Vacuolisation an zahlreichen Stellen eines Protoplasma körpers in der Richtung der leichtesten Spaltbarkeit des letzteren ist hiermit als Ursache des gerüstförmigen Baues des Protoplasma bezeichnet. Es bedarf an dieser Stelle noch einer Beifügung. Unter Vacuolen verstehe ich hier

nicht bloß die größeren, serumgefüllten Lücken im Protoplasmakörper, sondern eben so sehr die kleinsten Räume, die an der Grenze der mikroskopischen Sichtbarkeit stehen. Die größeren Räume selbst gehen ihrerseits erst aus kleinen hervor, durch Vergrößerung, Konfluenz, Einreißung von Brücken. Dass die größeren Vacuolen Verbindungsspalten mit den kleineren Räumen des Gerüstes bewahren, darauf scheint ihr Verschwinden und Wiederauftreten hinzuweisen.

Wachsen Pflanzenzellen stärker heran, so führen sie oft reichlichen Zellsaft in großen unregelmäßigen Plasmaräumen. Ein einziger Hohlraum kann durch Ausdehnung und Zusammenfluss mehrerer Vacuolen zu Stande kommen, der alles Protoplasma zur Peripherie drängt und dasselbe dadurch zum allein vorhandenen peripheren Protoplasma macht. Oder der Zellsaft erfüllt mehrere Hohlräume, es kommt zur Bildung eines centriscen und peripheren Protoplasma, welche mit einander durch radiale Plasmastränge verbunden werden. Wichtig ist, dass die Außenschicht des Protoplasma, der Primordialschlauch, eine Zusammensetzung aus feinen, neben einander liegenden Stäbchen erkennen lassen kann. Denn auch dieser Umstand lässt sich für die Annahme einer ursprünglich radialen Struktur des Protoplasma verwerthen.

In Fig. 1 sind einige Pflanzenzellen mit Rücksicht auf ihre Protoplasmastruktur dargestellt.

Wenden wir uns zum Thierreich, so finden wir nicht bloß unter den Protozoen und unter den niederen Formen der Metazoen, sondern eben so sehr in den höchsten Thierstämmen die radiale oder gerüstförmige Struktur des (jugendlichen) Protoplasma in weitester Verbreitung.

Schon wachsende Ovarialeier zeigen sehr gewöhnlich eine derartige Struktur des Dotters. Fälle dieser Art sind so zahlreich beschrieben worden, dass es fast überflüssig erscheinen muss, länger hierbei zu verweilen. Es kommt hinzu, dass außerdem eine concentrische Schichtung der Substanz angedeutet sein kann.

Was die Protoplasmastruktur reifer Eier betrifft, so eignen sich am besten zur Untersuchung solche, welche totaler Furchung unterliegen und nur geringen körnigen Inhalt besitzen.

Zur Erläuterung der Protoplasmastruktur junger und reifender Eier so wie zur Vergleichung mit derjenigen von Pflanzenzellen habe ich auf Taf. XI mehrere Schnitte durch gehärtete Eier von Wirbelthieren abgebildet. Fig. 2 stellt einen Schnitt durch das reifende Ei eines Follikels der Feldmaus dar. In Fig. 5 ist ein junger Follikel

der Taube, in Fig. 8 ein junger Follikel der Forelle, in Fig. 3 und 4 junge Follikel vom Frosch und Triton, in Fig. 6 endlich ein Theil des den Kern umgebenden Protoplasma eines jungen Eies von *Alligator lucius* abgebildet worden. Es kehrt hiernach, was man so zahlreich und ganz gewöhnlich an Pflanzenzellen bezüglich der Protoplasmastruktur findet, in analoger Bildung auch am thierischen Protoplasma wieder. Die Vermuthung spricht für die Übereinstimmung auch in solchen Fällen, welche, wie die gezeichneten, zur deutlicheren Erkennbarkeit des Gerüstes der vorsichtigen Anwendung geeigneter Reagentien bedürfen.

Die bei der Befruchtung sich abspielenden Vorgänge im Protoplasma des Eies führen bekanntlich dazu, theilweise oder vollständige Umordnungen der Protoplasmastruktur hervorzurufen. Doch geschehen dieselben immer in radialen Richtungen. Solche treten auf bei der Ausstoßung der Richtungskörper, bei der Bildung und Wanderung der Vorkerne. Um den fertigen ersten Furchungskern ist die Substanz in exquisit radialer Form angeordnet, eben so um die Kerne der nächsten und vieler folgenden Generationen von Furchungskugeln. Auf verschiedene Formen von Krümmung der Radienkomplexe haben kürzlich FLEMMING¹, SELENKA² und MARC³ aufmerksam gemacht.

Die radiale Struktur bleibt im weiteren Verlauf der Entwicklung zu den Endformen entweder mehr oder weniger erhalten, wie z. B. die Streifungen und konzentrischen Schichtungen im Innern vieler Nervenzellen beweisen, deren Ausläufer nur ein partiell gesteigertes radiales Wachsthum repräsentiren: oder die radiale Struktur löst sich allmählich auf einem Wege, den wir noch nicht vollständig kennen, in jene verschiedenartigen Strukturen auf, welche die specielle Histologie nachweist, so im quergestreiften Muskel in zwei complicirte Parallelreihen der Substanz, die sich rechtwinkelig zu durchkreuzen pflegen etc.

Sehr schön ausgeprägte radiale Substanzanordnung in Furchungskugeln erhielt ich von *Gobius*, wovon in Fig. 9 (Taf. XI) eine Abbildung gegeben ist.

¹ Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. III. Theil. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XX.

² Über eine eigenthümliche Art der Kernmetamorphose. Biolog. Centralblatt. Bd. I.

³ Maturation, Fecundation and Segmentation of *Limax campestris*. Cambridge (U. St.) 1881.

Aus dem Angegebenen glaube ich folgende Schlüsse ziehen zu können:

- 1) Die radiale und gerüstförmige Struktur des Protoplasma bilden keine Gegensätze zu einander, sondern gehören in dieselbe Reihe, indem letztere durch Vacuolisierung der ersteren, in der Richtung der leichteren Spaltbarkeit, sich herausbildet.
- 2) Die radiale oder gerüstförmige Struktur sowohl des thierischen als pflanzlichen Protoplasma ist ein Faktor, mit welchem jeder Versuch einer Bildungsgeschichte des Thier- und Pflanzenkörpers zu rechnen hat; jene Struktur liegt dem Ausgangspunkt des neuen Wesens zu Grunde.
- 3) Das radial oder gerüstförmig angeordnete Protoplasma wächst sowohl durch Anlagerung von außen bezogenen Materials an den peripherischen Enden, als auch durch Einlagerung von solchem innerhalb der bereits vorhandenen Substanz, d. i. durch Apposition und Intussusception. Für die dazu notwendigen trophischen Strömungen stellen die interradialen Bahnen oder das entsprechende Lückenwerk der Vacuolen die besten Vermittler dar.
- 4) Der Übergang der radialen Struktur auf die Theilstücke der Substanz, schon als ein wichtiger Faktor für die Art der Substanztrennung in Betracht zu ziehen, ist von besonderer Bedeutung in der Frage des embryonalen Wachstums.
- 5) Gegenüber der primären Struktur des Protoplasma sind die auf dessen Grundlage späterhin hervorgehenden inneren Zellstrukturen verschiedener Form als sekundäre Strukturen zu bezeichnen. Mit dieser histologischen Differenzirung geht die chemische Gliederung Hand in Hand.

III. Der Kern.

Die feineren Verhältnisse der Karyokinese zeigen uns wie kaum ein anderer Vorgang die schaffende Natur am Webstuhl. Körnchengruppen sind der Rohstoff, den sie zunächst zu Fäden an einander reiht. Mit Bewunderung bemerken wir darauf der Fäden mannigfaltige Verschlingung und Spaltung und die Fertigstellung der zierlichsten Chromatingewebe. Freilich sind nur wenige dieser Gewebe auf Dauer berechnet; die Natur zerbricht alsbald das selbstgeschaffene Gebilde unverdrossen und mit beispielloser Geduld immerdar,

um immer neue Theile des lebendigen Protoplasma mit demselben mikroskopischen Kunstwerk auszustatten.

Überblickt man die Reihenfolge der verschiedenen Chromatinsgewebe während der Karyokinese, so ergibt sich für uns außer der Wahrnehmung der Vielgestaltigkeit der Kernstruktur zunächst die Thatsache einer ungeheuren Monotonie in der beständigen Wiederkehr desselben Processes. Von gleicher Wichtigkeit für die Beurteilung des Kerns ist die fernere Thatsache, dass seine Struktur außerhalb des Gebietes der Karyokinese selbst in den verschiedenartigsten Geweben des Körpers umgekehrt einer großen Gleichartigkeit unterliegt. Der Vielgestaltigkeit der Kernstruktur bei der Kerntheilung steht die Einförmigkeit der Struktur des Kerns in seinem ganzen übrigen Dasein und in allen Geweben des Körpers überraschend gegenüber. Hierin spricht sich ein sehr bemerkenswerther Gegensatz zu dem Protoplasma aus. Letzteres zeigt bei seiner Theilung äußerst einfache Verhältnisse, erfährt aber späterhin die bedeutendsten Metamorphosen seiner primären Struktur. Mitten unter den bedeutenden Umwandlungen des Protoplasma zur Substanz der Muskelfaser, der Fettzelle, der Speichelzelle, Leberzelle, Nierenzelle etc. bewahrt der Kern seine Struktur in einem Grade, der in Erstaunen setzen muss. Er steht allen jenen Umwandlungen gleichsam fremd gegenüber. Allem äußeren Wandel beharrliche Ruhe der Struktur entgegensetzend zeigt der Kern uns damit schon an, dass auch seine Funktion eine über allem Wandel erhabene sei. Seine Funktion kann nur eine solche sein, welche sich über alles metamorphosirte und nicht metamorphosirte Protoplasma gleichmäßig erstreckt, eine allgemeine also gegenüber den besonderen Leistungen des Protoplasma. Man darf schon hieraus die Vermuthung entnehmen, die Rolle des Kerns im Protoplasma sei eine trophische.

Die Struktur des Kerns außerhalb seiner Theilungsphasen wurde soeben als eine sehr gleichförmig durch alle Gewebe laufende bezeichnet. Es soll damit nicht ausgesprochen werden, seine Beschaffenheit erfahre in den verschiedensten Geweben des Körpers überhaupt keinerlei Veränderung. So kommen beträchtliche Schwankungen in der Größe vor. Selbst seine Struktur ist nicht aller Orten eine identische; gewisse Verschiedenheiten werden sogar alsbald näher in das Auge zu fassen sein. Immerhin sind dieselben sehr gering und sogar keineswegs konstant für die verschiedenen Körpergewebe, so dass sie durchaus in keinem Verhältnis stehen zur großen Umwandlungsfähigkeit des Protoplasma. Das Verhältnis ändert sich nicht

einmal wesentlich, wenn wir selbst die Veränderungen der Struktur bei der Kerntheilung hinzunehmen.

Im Übrigen ist es, ungeachtet unserer vorgeschrittenen Kenntnisse über den Kern, nicht leicht, ein Alles einschließendes Bild der Kernstrukturen zu entwerfen. Schließen wir die karyokinetischen Strukturen in den Versuch einer Eintheilung der Kernstrukturen ein, so können, so viel ich sehe, folgende vier Formen des Auftretens der chromatophilen Substanz unterschieden werden:

- 1) die globuläre,
- 2) die trabekuläre,
- 3) die floide,
- 4) die gemischte.

Es ist die Behauptung ausgesprochen worden, das Ei könne nicht als das günstigste Objekt für das Studium des Kerns betrachtet werden, da es der Untersuchung größere Schwierigkeiten bereite, als manches andere Objekt. Man kann dies zugeben, ohne das weitere Zugeständnis daran zu knüpfen, dass nun auch das Ei für die Untersuchung der Verhältnisse des Kerns weniger ausschlaggebend sei oder vernachlässigt werden dürfe. Ich betrachte vielmehr die Untersuchung der Kernstrukturen des Eies aus den bereits angegebenen Gründen für ein durchaus nothwendiges, unumgängliches Glied in der ganzen Kette der Untersuchung der Kernstrukturen. Die obige Unterscheidung von vier Strukturformen stützt sich auf sämtliche mir bekannt gewordenen Kerne, einschließlich desjenigen des Eies. Die Form des ganzen Kernes kann dabei rund, oblong, abgeplattet, sternförmig, verästelt etc. sein.

Als einfachsten Ausgangspunkt jener vier Chromatinformen wähle ich die globuläre. Die chromatophile Substanz tritt auf in Form von Kugeln, die in Einzahl oder Mehrzahl im Kernsaft vorhanden sind und von kleinen Anfängen bis zu bedeutender Größe hinaufgehen können. Die globuläre Form ist selten rein, sondern meist mit der trabekulären verbunden. Als bekannteste Beispiele der globulären Form erwähne ich junge ovariale Eier vieler Knochenfische.

Die trabekuläre Form ist die häufigere der beiden Ruheformen des Kerns, als welche sie selbst und die globuläre Form erscheinen. Sie kann hervorgehen aus Vaenolisirung (oder anderweitiger Zertheilung) der größeren Kugeln der vorher betrachteten Form: vielleicht auch aus direkter netzförmiger Verbindung kleinster Elemente. Die Kugelform spricht schon durch ihr Dasein für

die Vermuthung eines radial-koncentrischen Baues der sie einnehmenden organisirten Körper und die Vacuolisirung der Kugeln erscheint alsdann unter demselben Gesichtspunkt wie diejenige des bereits betrachteten Protoplasma. Die trabekuläre Form kann aber auch hervorgehen aus der folgenden, der filoiden. Die Kernmembran ist zumeist als Abkömmling der trabekulären Form zu erachten. Die filoide Form spielt ihre Hauptrolle bei der Kerntheilung. Sie geht hervor aus dem Zerfall der Kugeln oder Bälkchen der vorausgehend erwähnten Form. Wichtig ist, dass Fäden und Bälkchen ihrerseits aus feinsten Kugelreihen bestehen, wie PFITZNER zuerst zeigte. Aber auch die größeren Kugeln der globulären Form dürfen als Aggregate derselben feinsten Kugeln betrachtet werden. Fassen wir den Begriff der globulären Form etwas weiter, so dass sie auch die feinsten Kügelchen in sich vereinigt, so bildet sie den Sammelpunkt für alle übrigen. Die Fäden, von kürzerer oder längerer Gestalt, treten nun bei der Kerntheilung bekanntlich in verschiedenen Unterformen auf, unter welchen Knäuel und Schleife obenan stehen. Die Schleifen bilden ihrerseits regelmäßige Figuren, als welche Stern, Kranz und Tonne zu nennen sind.

Die gemischte Form bezeichnet sich selbst als eine solche, in welcher das eine Element mit einem oder mehreren anderen vereinigt vorkommt.

Fast alle verschiedenen Formen dürfen wohl, wie mir aus dem Angegebenen ungezwungen hervorzugehen scheint, als verschiedene Ausdrucksweisen einer und derselben Grundform der Substanz, der radialen, betrachtet werden. Bloß eine der Unterabtheilungen der filoiden Form widerstrebt der radialen Anordnung der Elemente, es ist der Knäuel: dieser aber bildet eine Übergangsform vom Gerüst zum Stern und obwohl im Gerüst die radiale Anordnung mehr oder weniger erhalten durchblickt, so erlischt sie im Übergang zum Stern, der sie wieder zeigt, doch vollständig.

Auf Tafel XI findet sich in Fig. 2—12 eine Gruppe ovarialer Eier oder nur ihrer Kerne von verschiedenen Wirbelthier-Abtheilungen zusammengestellt, welche mit Ausnahme von Fig. 9 Beispiele von Ruheformen bilden. Wie die Figuren zeigen, ist zwar eine vollständige Übereinstimmung der Struktur im Einzelnen allerdings nicht einmal zwischen zwei Kernen zu bemerken; doch sind die Unterschiede nichtsdestoweniger sämmtlich unwesentlicher Art und aus dem Vorhergegangenen leicht zu beurtheilen.

Fig. 8, wie die übrigen zugehörigen bei 330facher Vergrößerung

aufgenommen, aber mit starken Systemen untersucht, zeigt einen jungen Follikel der Forelle. Das Ovarium war in Chromsäure von $\frac{1}{3}\%$ und folgendem Alkohol gehärtet, die Schnitte entsäuert und in Hämatoxylin gefärbt worden. Das Keimbläschen hat ovale Form, seine Membran erscheint fein granuliert. In kleinen Abständen liegen der letzteren in einfacher Schicht innen kleinere und größere stark gefärbte Kugeln an. Der Binnenraum des Keimbläschens ist von einem schwach gefärbten, äußerst zarten Netz durchzogen.

Fig. 10 stellt den Kern eines ovarialen Eies vom Flussaal dar, nach Einwirkung von verdünntem Alkohol und Pikrokarminfärbung. Die Kernmembran erscheint von einer Unzahl feinsten roth tingirter Punkte durchsät. Von Stelle zu Stelle liegen ihrer Innenfläche Kugeln von verschiedenem Durchmesser an. Ein Netzwerk ist nicht bemerklich.

Fig. 11 giebt den Kern eines jungen Follikels vom Kaulbarsch, dessen Ovarium wie jenes der Forelle behandelt worden war. Es ist die Oberfläche der einen Hälfte des Kerns mit verschiedener Focustellung gezeichnet worden. Die gesammte Oberfläche ist durchsetzt mit nahe an einander liegenden feinsten, tingirten Punkten, die durch ein schwach tingirtes Bindemittel zusammengehalten werden. Der Innenfläche der Kernmembran liegt eine große Zahl ziemlich regelmäßig zerstreuter Platten an, welche verschiedene Größe und Form besitzen, zumeist aber Ausläufer von ihren gezackten Rändern aussenden. Die Ausläufer sind wie die Platten homogen und können verschiedene Platten mit einander in Verbindung setzen. An feinen Schnitten (Fig. 12) erkennt man, dass die Platten meist nur eine geringe, gegen die Ränder abnehmende Dicke besitzen. Hier und da senden sie indessen zapfenförmige Hervorragungen nach innen. Bei *V* scheint eine Vaeuole innerhalb einer Platte vorzuliegen. Der große Innenraum des Kerns ist von einer kaum gefärbten, sehr fein granulirten Masse gleichmäßig eingenommen.

Fig. 3 gehört einem in Essigkarmin gefärbten Schnitt durch das in Chromsäure gehärtete Ovarium einer Froschlarve an. Es ist ein deutliches Chromatingerüst mit dickeren Knotenpunkten und einzelnen, anscheinend frei liegenden kleinen Kugeln vorhanden. Die Kernmembran ist fein granuliert.

Ähnlich verhält es sich mit dem Kern eines jungen Tritonfollikels (Fig. 4).

In Fig. 6 ist der Kern eines Follikels von *Alligator lucius* dargestellt. Zunächst einwärts der feinpunktirten Kernmembran folgt eine mit letzterer ununterbrochen zusammenhängende, etwas schwä-

cher als jene tingirte Schicht, in welcher regelmäßig zerstreute kleine stark tingirte Kugeln (K) suspendirt sind. Außer letzteren enthält jene Schicht in schwach tingirter Grundsubstanz zahlreiche stark tingirte feine Körnchen in großer Zahl. Durch einen von homogener, schwach gefärbter Masse eingenommenen Zwischenraum geschieden folgt ein deutliches Kerngerüst mit Verdickungen in vielen Knotenpunkten. Dieser centrale und jener periphere Theil haben wohl, wie man annehmen darf, am intakten Ei mit einander in Verbindung gestanden und eine künstliche Retraktion verursachte die helle Zwischenzone: im Übrigen erscheinen alle Follikel des Schnittes von ähnlicher Beschaffenheit, welche durch eine interessante Mischung von globulärer und trabekulärer Form der Chromatinanordnung gekennzeichnet wird. Es fällt nicht schwer, Beziehungen zu dem Kern des Forelleneies wahrzunehmen.

Eine Mischung derselben beiden Formen, doch in anderer Art, zeigt auch der Kern des Eies der Maus (Fig. 2), rein trabekuläre Form der Kern des Taubeneies (Fig. 5).

Ich begnüge mich mit der Aufzählung der vorausgehend erwähnten Beispiele. Was Kerntheilungsfiguren betrifft, so begegnete ich solchen in großer Menge bei den verschiedensten Embryonen. Aus den bei dieser Gelegenheit gewonnenen Erfahrungen scheint mir schon jetzt das Folgende eine besondere Erwähnung zu verdienen. Der Vorgang der Kerntheilung kann untersucht werden einmal mit Rücksicht auf die feineren Verhältnisse, welche innerhalb der Zellen selbst auftreten, sodann, worauf schon KÖLLIKER aufmerksam machte (1880), mit Rücksicht auf die Ebene, in welcher die Theilung sich vollzieht. Es ist klar, dass die Kenntnis der Lage dieser Ebene in Bezug auf vorausgehende Theilungen, auf eine Zellengruppe, auf ein Keimblatt, von Wichtigkeit sein muss, für die Kenntnis des Wachstums innerhalb einer Zellengruppe, eines Keimblattes etc. (s. Programm pag. 27).

Was zunächst Besonderheiten in der Beschaffenheit der karyolytischen Figur betrifft, so erwähne ich, dass bei *Gobius* (Fig. 13), aber auch bei *Salmo* und *Rana* die Fäden der Kernspindel mit aller Deutlichkeit aus nahe an einander gereihten feinsten Körnchen in einfacher Schicht bestehen. Die Schnittpräparate, welche die beiden ersteren betreffen, stammen aus Furchungsstadien. das dritte von der Epidermis der Larve. Die Behandlungsmethode bestand in Härtung mit Pikrinschwefelsäure oder Chromsäure und nachfolgendem Alkohol, Färbung mit Hämatoxylin oder Essigkarmin.

An demselben Objekt (Fig. 13) erweitert sich die Kernspindel an ihren Enden zu einem dünnwandigen, blasigen Gebilde von ansehnlicher Größe, innerhalb dessen von Spindelfasern nichts mehr vorhanden ist. Eben so fehlt darin jede Spur eines körnigen Inhaltes, während die Wand des Bläschens fein punktiert erscheint. Nach außen von der Bläschenwand, in dem hellen Felde, das die Bläschen beherbergt, bemerkt man einige zu Höfen angeordnete aus feinen Körnchen bestehende Linien. Das Bläschen selbst scheint einem mächtigen sogenannten Polarkörperchen zu entsprechen. In unserem Falle könnte man eher von einer Spindel, einem Spindelhalse und einem Spindelkopfe sprechen. Man erhält den Eindruck, als stelle letzterer bereits die Grenzschicht des werdenden Kerns dar.

Auf eine Besonderheit der Kernplattenelemente des in der Furchung begriffenen Lachskeimes (Taf. XIII Fig. 57 und 58) wird in einem der folgenden Kapitel (Über die Furchung von Gobius) ausführlicher eingegangen werden. Hier sei nur kurz bemerkt, dass es sich um eine globuläre Formumwandlung jener Elemente im Stadium der werdenden Tochtersterne handelt. Diese Umwandlung kann schon auf halbem Wege beginnen, welchen die Elemente der Kernplatte bis zum Spindelpol zurückzulegen haben. Statt der Schleifen hat man also hier eine Gruppe ansehnlicher, mit klarem, ungefärbten Inhalt, stark tingirter Membran versehener Bläschen vor sich.

Von Froschlarven. jungen Keimscheiben oder Keimblasen des Hühnchens und der Ente (1. bis 2. Tag), so wie in schwächerem Grade von jungen Keimblasen des Kaninchens (5. Tag) erhielt ich wiederholt unverkennbare Andeutungen einer Zellplatte. Die Behandlungsweise war die vorher erwähnte. Die Beobachtung stützt sich theils auf Schnitte, theils auf Flächenbilder.

Letztere zeigen am Hühnchen und der Ente (2. Tag) hie und da das eine oder andere, einer chromatischen Schleife entsprechende Element im Stadium der Kerntonne in mehrere Stücke zerlegt, so dass mehrere gröbere Körner in einer Linie neben einander liegen.

Wiederholt erhielt ich bei Betrachtung der Äquatorialplatte den Eindruck, als stamme die zu Grunde liegende chromatische Figur von einer Überwanderung der chromatischen Elemente der einen Seite auf die gegenüberliegende Seite her, so dass ein Austausch der chromatischen Elemente beider in Entstehung begriffenen Zellhälften vorliegen würde. Gewisse Schwierigkeiten der Verhältnisse der Äquatorialplatte würden zwar auf diese Weise sich einfach erle-

digen, indessen bedürfte es eines Nachweises am lebenden Objekt, um über diese Vermuthung hinauszukommen.

In den Figuren 9, 13—20, 41, 55, 57 und 58 finden die gemachten Angaben ihre nähere Erläuterung.

Von besonderer Wichtigkeit für meine Aufgabe ist, wie bemerkt, die Rücksichtnahme auf die Lage der Ebene, in welcher sich die Theilung vollzieht. Ich habe aus diesem Grunde eine Reihe von Abbildungen aufgenommen, die sich auf diesen Punkt beziehen. Auch wird an späterer Stelle, bei der Untersuchung der Furchung zweier Typen von Eiern, hierauf noch die besondere Aufmerksamkeit sich richten. Vorerst sei darum hier nur hervorgehoben, dass bei der Furchung sehr gewöhnlich eine solche Aufeinanderfolge der Theilungen statt hat, dass die Theilungsebenen mehr oder weniger genau auf einander senkrecht stehen und den drei Richtungen des Raumes entsprechen. Von dieser Regel kommen bemerkenswerthe Ausnahmen vor, welche im Folgenden noch genauere Beachtung finden werden.

In späteren Entwicklungsstadien hängt, um dies gleich hier zu bemerken, das Gesetz der Richtung der Theilungsebene vor Allem von der Wachstumsrichtung des Keimblattes, überhaupt der Membran oder Masse ab. Geht jene Wachstumsrichtung wesentlich oder ausschließlich in die Fläche, so werden wir vorwiegend oder ausschließlich Theilungsebenen begegnen, welche die Oberfläche senkrecht in der Längen- und Breitenausdehnung des Objektes treffen. Kommt noch ein Dickenwachsthum hinzu, so werden auch Theilungsebenen auftreten, welche parallel der Oberfläche verlaufen. Auch ohne Zuhilfenahme von Theilungen der letzteren Art lässt sich ein Dickenwachsthum oder vielmehr die Hervorbildung von mehrschichtigen Zellenlagen aus einer einfachen Zellschicht denken, so nämlich, dass aus der letzteren eine gewisse Zahl von Elementen in die Tiefe oder auf die Oberfläche gedrängt wird. Auf letztere Möglichkeit hat kürzlich besonders ALTMANN hingewiesen.

Wenn soeben die Richtung des Wachstums als entscheidend bezeichnet wurde für die Lage der Theilungsebene, so ist in praktischer Beziehung nichts dagegen einzuwenden, wenn man es vorziehen sollte, umgekehrt in der Lage der Theilungsebene das Primäre und die bestimmende Ursache der Richtung des Wachstums zu erblicken, obwohl vor der letzteren, geläufigeren Ausdrucksweise jene erstere den Vorzug verdient.

Die der Furchung gewidmeten Abbildungen an späterer Stelle in

Betracht ziehend, wende ich mich für jetzt nur zu solchen, welche sich auf das Flächenwachsthum und Dickenwachsthum einiger Keimhäute und daraus hervorgehender Organe beziehen.

So ist in Fig. 19 Taf. XI ein kleiner Abschnitt des einschichtigen Theils der Keimblase eines Kaninchens gezeichnet, welche einen Durchmesser von 1,5 mm und eine kleine, völlig runde Area embryonalis besaß. Innerhalb der drei Schichten der letzteren finden sich karyokinetische Figuren nur spärlich vor, sehr reichlich dagegen in dem erwähnten einschichtigen Theil. Es können hier an einem Theil der Keimblase, der kaum $\frac{1}{3}$ der ganzen Oberfläche enthält, gegen 25 karyokinetische Figuren gezählt werden, unter welchen die Stufen der Äquatorialplatte bis zu den Tochtersternen weitaus vorwiegen.

Fig. 20 zeigt einen Theil des Entoderm der Area embryonalis des vorhergehend erwähnten Objectes mit karyokinetischer Figur und Zellplatte.

Fig. 15 stellt einen Abschnitt der Amnionzone der Area lucida eines Entenembryo von zwei Tagen dar. Wie am vorhergehenden Beispiel (Fig. 19) findet auch hier das Flächenwachsthum durch die Berücksichtigung der karyokinetischen Ebenen eine gute Erläuterung.

Entsprechende Bilder erhält man leicht auch vom Schwanz junger Froschlarven und kann man an letzterem Objecte wie an den vorausgehenden zwei in derselben Fläche auf einander senkrechte Theilungsebenen unterscheiden. Schwankungen um den genannten Winkel kommen zwar vor, doch zweifle ich nicht, dass diese Verschiedenheiten eben nur als Schwankungen aufgefasst werden können.

Flächenwachsthum versinnlichen noch folgende Figuren: Fig. 17 Taf. XI von einem Querschnitt durch das Ektoderm des Hühnchens von 12 Brütstunden, nahe dem Primitivstreifen; Fig. 41 Taf. XII von einem meridianen Längsschnitt durch die Decke der Furchungshöhle des Frosches, aus dem Stadium der beginnenden Gastrula; Fig. 55 und 57, Schnitte durch einen in Furchung begriffenen Keim von *Gobius* und *Salmo*. An beiden letzteren ist zugleich Dickenwachsthum bemerklich je an einer in Theilung begriffenen Zelle. Durch vorausgegangene köncntrische Furchen sind beide Keime wesentlich in drei Zellenschichten zerlegt. Eben so verhält es sich hierin mit der Decke der Furchungshöhle des Froscheies Fig. 41.

Ob die karyokinetische Zelle in Fig 18, von der Fingerbeere

des erwachsenen Menschen, auf Dicken- oder Flächenwachsthum zu beziehen, vielmehr ob die Theilungsebene senkrecht oder parallel der Oberfläche zu stellen sei, ist in diesem besondern Falle fraglich.

Im Bisherigen ist bloß von solchem Protoplasma die Rede gewesen, welches mit Kernen ausgestattet war. So überwiegend häufig der Kern innerhalb des lebenden Protoplasma gefunden wird, so ist er doch kein beständiger Begleiter desselben. Es giebt bekanntlich Organismen, in welchen ein Kern durch kein Mittel sich hat nachweisen lassen (Moneren, HAECKEL). Solche Organismen wachsen und theilen sich auch ohne Kern. Für die Beurtheilung des Verhältnisses des Kerns zum Protoplasma ist es ferner wichtig daran zu erinnern, dass es größere und kleinere Protoplasamassen giebt (Plasmodien), in welchen mehrere oder viele Kerne zerstreut liegen, ohne dass eine Zellabgrenzung innerhalb der Masse des Protoplasma stattfände. Hieran schließt sich das Auftreten mehrkerniger Zellen. Eines der schönsten Beispiele von Plasmodien bildet die *Couche intermédiaire*, sekundäres, besser primäres Entoderm der Knochenfische (Taf. XIII Fig. 57 *P*).

Ich unterlasse es, auch bei den Pflanzen auf die Verhältnisse des Kerns einzugehen, indem ich hier besonders auf die reiche botanische Litteratur verweise. Es sei hier nur Folgendes im Anschluss an die Plasmodien bemerkt. Ein oder mehrere Kerne sind (nach SCHMITZ) nothwendig für das Leben des *Siphonoplasmodium*. Sie haben in demselben offenbar eine trophische Funktion zu erfüllen. Denn abgeschchnittene Stücke, welche keinen Kern enthalten, sterben ab. Bei der Zelltheilung spielt der Kern dagegen keine Rolle, indem die Theilung unabhängig von den Kernen abläuft.

Stelle ich zusammen, was bezüglich des Kernes für meine Aufgabe von Wichtigkeit erscheint, so ist es in folgenden Sätzen ausgedrückt:

- 1) Die Struktur des Kerns ist vielgestaltig nur während der Theilungsperioden. Im Ruhezustand ist sein Bau, selbst mit Rücksicht auf die verschiedenartigsten Gewebe des fertigen Körpers, ein monotoner. Eben so verhält es sich mit seiner chemischen Beschaffenheit. In alledem steht der Kern in einem Gegensatz zum vielgliedrigen Protoplasma.
- 2) Die Funktion des Kerns kann nur eine solche sein, welche von den Metamorphosen des Protoplasma unabhängig ist: eine solche, deren die verschiedensten Protoplasmastrukturen gleichmäßig bedürfen. Sie kann nur eine trophische sein.

Hierfür sprechen noch mehrere andere Gründe, die theils dem Thier-, theils dem Pflanzenreich entnommen sind.

- 3) Worin im Besonderen jene trophische Bedeutung enthalten sei, ob in der Umbildung von Stoffen, in der Centrirung, des Protoplasma, in der Regulirung von Diffusionsströmen im Protoplasma, muss unentschieden bleiben, so sehr die Wahrscheinlichkeit für letztere Momente spricht.
- 4) Der Bau des Kerns ist in seinem innersten Wesen schwierig zu erfassen; die Grundform scheint eine radiale zu sein und meist auch in solchen Fällen auf einen radialen Bau zurückbezogen werden zu können, welche es äußerlich nicht direkt zeigen.
- 5) Der Kern haftet weder unvermeidlich an der Zelle, noch selbst am Protoplasma. Plasmodien einerseits, andererseits kernloses Protoplasma beweisen dies.
- 6) Das Flächenwachsthum von Zellhäuten operirt mit zwei in der Regel senkrecht auf einander gestellten Theilungsebenen der Zellen. Beim Dickenwachsthum (z. B. der Epidermis) kommt außerdem noch eine der Oberfläche parallele Theilungsebene zur Verwendung.
- 7) Es ist rationeller, das Wachsthum als die Ursache der Zelltheilung, nicht letztere als die Ursache des Wachsthums zu bezeichnen.

IV. Die Theilung des Zooplasma bei der Furchung.

Nachdem im Vorausgehenden über das Protoplasma und den Kern im Allgemeinen und über dieselben Theile des Eies im Besondern alle Angaben gemacht worden sind, welche als Grundlage für die weitere Ausführung des Planes dieser Untersuchung zu dienen haben, wende ich mich sofort jener auffallenden und viel durchforschten Erscheinung zu, welche das Ei uns zeigt, nachdem es das Ovarium verlassen hat und (in unseren zu betrachtenden Beispielen) befruchtet worden ist.

Während eines langdauernden Aufenthaltes im Ovarium hatte sich das Protoplasma des Eies aus kleinen Anfängen zu einem ansehnlichen oder selbst umfangreichen Körper entwickelt, welcher nunmehr weiteren Entwicklungen entgegenieilt. Das Typische der Struktur und des Wachsthums des Protoplasma des ovarialen Eies

war bereits Gegenstand der Betrachtung; wie verhält es sich nunmehr mit dem Typus des postovarialen Wachsthum? Hängen beide Wachstumsformen innerlich mit einander zusammen, oder findet eine völlige Unterbrechung und Veränderung der früheren Wachstumsform statt, so dass also die Entwicklung als eine diskontinuirliche und zugleich in ihrem Wesen geänderte aufzufassen wäre? Ist es gerechtfertigt, die individuelle Entwicklung mit dem ovarialen Ei beginnen zu lassen oder erst mit der Befruchtung? Zwischen dem Embryo, welcher bereits die Spuren der Leibesform des Erwachsenen an sich trägt und der Form des Letzteren selbst erkennt Jeder sofort die Kontinuität der Entwicklung; nicht Jeder zwischen jenem Embryo und dem befruchteten Ei, obwohl sie vorhanden ist. Sollte man nicht vermuthen, eine innere Kontinuität bestehe auch zwischen der postovarialen und ovarialen Entwicklung selbst? Zu dieser Annahme werden wir mindestens genöthigt für jene Thiere, welche sich postovarial ohne Befruchtung zu ihren Entstadien entwickeln.

Wir kennen gegenwärtig die inneren Vorgänge bei der Befruchtung, eben so die Struktur des Eiprotoplasma vor, während und nach dem Eintritt derselben. Von hier aus steht der Bejahung der Kontinuität kein Hindernis im Wege. Die hereinbrechende Furchung scheint dagegen auf jene Frage eine verneinende Antwort zu geben. Aber man darf die Furchung der postovarialen Periode betrachten als eine rasche Nachholung der während des ovarialen Eiwachsthum ganz oder nahezu (Richtungskörper) versäumten Theilungen. Wäre dies selbst nicht der Fall, wir wissen doch, dass auch nichtbefruchtete Eier hier einer unvollständigen, dort einer vollständigen Entwicklung und Furchung fähig sind.

Die Furchung hebt die innere Kontinuität der ursprünglichen Form des Wachsthum mit der folgenden Form nicht auf. In der That wurde bereits im zweiten Abschnitt hervorgehoben, die Struktur des Protoplasma der Furchungskugeln sei eine radiale und setze die Struktur des ovarialen Eies, das selbst radial angeordnetes Protoplasma besitzt, fort. Dies ist eine Erscheinung von hervorragender Bedeutung, wie sich später noch genauer herausstellen wird.

Obwohl die Furchung hiernach die innere Kontinuität des Wachsthum nicht aufhebt, so drängt sich uns in anderer Richtung jetzt noch immer wie zur Zeit ihrer Entdeckung die Frage auf nach ihrer Bedeutung. Zwar wusste schon RUSCONI und v. BAER, dass es dabei auf eine völlige Theilung der Substanz abgesehen sei, nicht auf

bloße Furchung der Oberfläche, wie die Entdecker, PRÉVOST und DUMAS, irrtümlich angenommen hatten. Die beiden Erstgenannten wussten auch bereits, dass die immer kleiner werdenden Theilstücke schließlich in die Elementartheile des Thieres übergehen, ohne indessen diese Elementartheile und ihre Bedeutung genauer zu kennen. Wir verstehen dies gegenwärtig und sind auch nach anderen Richtungen seit jenen Tagen über das Wesen der Furchung aufgeklärt worden. In meinem Programm (Thier und Pflanze) habe ich es versucht, die wichtigsten Gesichtspunkte, unter welchen seither die Furchung untersucht worden ist, zusammenzustellen und beziehe mich hier darauf, um Wiederholungen zu vermeiden. Wohl ist jene historische Darstellung (über die Bedeutung der Dotterfurchung) weniger ausführlich im Einzelnen, als es die Wichtigkeit des Gegenstandes und seine große Ausdehnung thatsächlich verdiente; sie erfüllt indessen zunächst was sie sollte, indem sie eine weit größere Menge von Gesichtspunkten nachweist, unter welchen die Furchung seither betrachtet worden ist, als man anzunehmen geneigt war. Zusammenhängend mit diesem Nachweis ergab sich zugleich eine reichere Ausbeute an positivem Gewinn für die Erkenntnis der Furchung, als frühere Zusammenstellungen es hatten vermuthen lassen.

Ein Weg voll Mühen und Erfahrungen liegt seit jenen Tagen hinter uns.

Mit der erhebenden Betrachtung derselben verbindet sich leicht der Eindruck, die Frage der Furchung sei mindestens nach allen wesentlichen Seiten bereits erledigt. Aber es wurde schon oben kurz erwähnt, dass zuerst die Thatsache der inneren Kontinuität des ovarialen und postovarialen Wachsthums als ein neuer Gewinn bezeichnet werden dürfe, welcher in das Gebiet der Furchung fällt. Von noch größerer Tragweite ist ein anderer Gesichtspunkt, der sich gleichfalls bei der Betrachtung der Furchung aussichtsvoll eröffnet. Der Gesamtkörper des Thieres tritt dabei durchaus in den Vordergrund der Erscheinung; denn er ist das endliche Ziel des Wachsthums. Die Untersuchung der Furchung führt den Blick, obwohl sie es nicht sollte, allzuleicht vom Ganzen ab auf das einzelne Element. Umgekehrt besteht für uns die Aufgabe, den Einfluss und das Verhältnis des Ganzen zum einzelnen Element zu untersuchen. In letzter Linie führt dieser Weg zu einer richtigeren Kenntnis des Ganzen so wie des Wesens der Zelle. Mit dieser kurzen Andeutung muss ich mich vorerst begnügen. Für weitere, eingehendere Ausführun-

gen ist jetzt vor Allem der Boden erst zu ebnen. Lenken wir zu diesem Zweck unsere Aufmerksamkeit zur Furchung zurück.

A. Die Furchung am Ei des Frosches (*Rana esculenta*).

Es ist ein sehr gewöhnliches Untersuchungsobjekt, das ich hiermit zu meinem Ausgangspunkt wähle und fast muss ich besorgen, die Wahl desselben sei von vorn herein dazu geeignet, nur sehr geringe Erwartungen aufkommen zu lassen. Wohl jedes andere Thier, ist man im ersten Augenblick anzunehmen geneigt, werde sich besser dazu eignen, neue Ergebnisse gewinnen zu lassen als der Frosch, an dessen Ei nicht allein die Furchung überhaupt zuerst entdeckt, sondern seitdem unzählige Mal untersucht worden ist. Man könnte eher erwarten, insbesondere irgend ein seltenes Thier müsse es sein, an dem sich etwas, das nur entfernt von Wichtigkeit sein werde, auffinden lassen könne. Nichtsdestoweniger ist es das Froschei, welches sich als sehr geeignet erwiesen hat. Auf Eier mit totaler Furchung und großem Durchmesser musste meine Absicht zuerst ausgehen und die Leichtigkeit der Beschaffung konnte nur günstig in das Gewicht fallen. Es würde schlimm bestellt sein mit dem allgemeinen Inhalt dessen, was erreicht werden soll, wenn nur ein ausnahmsweise seltenes Thier die erwarteten Ansprüche zu befriedigen im Stande wäre. Auf den Frosch fiel außerdem mein Blick schon darum, weil die Theorien, die ich mir über die Furchung gebildet hatte, sich nur wenig vertrugen mit den bekanntesten Darstellungen, welche wir über die Furchung des Froscheies besitzen. Wohl hatte ich schon früher wiederholt zu meiner eigenen Belehrung die Furchung dieses Eies sowohl am lebenden Objekt als auch an Schnittpräparaten zu beobachten Gelegenheit genommen. Aber ich selbst hatte damals nicht daran gedacht, hier irgend etwas Anderes sehen zu wollen, als ich belehrt worden war und verschiedene Schriften und Abbildungen mir genau vor Augen stellten. Neuerdings dasselbe Objekt vornehmend sah ich mich bald in die Lage versetzt, meine Zweifel gelöst zu sehen und zu bemerken, dass einerseits die üblichen Darstellungen der Furchung des Frosches keine zutreffenden sind, dass andererseits die Litteratur allerdings richtige Beschreibungen und Abbildungen hervorgebracht hat. Letztere wurden entweder als veraltet betrachtet oder haben nicht genügende Beachtung gefunden, obwohl sie die üblichen Angaben weit überholen. Dies ist auffallend genug; schon mit Rücksicht auf die weite Verbreitung jener irrthüm-

lichen Lehre kann ich es mir nicht versagen, hier den historischen Weg zu betreten.

Historisches.

PRÉVOST und DUMAS¹ schildern den Fortgang der Furchung, nachdem die beiden ersten Längsfurchen und die erste Breitenfurchen gebildet worden sind, folgendermaßen: »L'hémisphère brun était partagé en quatre portions égales, chacune d'elles se divise en deux au moyen de nouvelles dépressions parallèles au sillon qui s'était montré le premier.« Diesen beiden Parallelfurchen der braunen Hemisphäre folgen ihrer Beschreibung und Abbildung gemäß zwei andere Parallelfurchen zur zweiten Längsfurche. So zeigt die braune Hemisphäre 16 quadratische Felder. Das Furchennetz kann jedoch auch eine andere Form besitzen. So bilden die genannten Forscher einen Fall ab², in welchem zwar eine dritte und vierte Längsfurche vorhanden ist, letztere beiden aber nicht von dem Pole selbst ausgehen, sondern in verschieden großer Entfernung von demselben. Ihre Abbildungen enthalten endlich noch einen Fall, in welchem nach Ausbildung der beiden ersten Längsfurchen eine obere »Brechungslinie«, wie sie später genannt werden soll, zur Erscheinung gelangt.

v. BAER³ verwirft in seiner interessanten Abhandlung über die Furchung des Frosches das rechtwinkelige Furchennetz der beiden Forscher, indem er sich in folgender Weise darüber ausspricht: »Dass eine Eintheilung der Kugelfläche in quadratische Felder, wie PRÉVOST und DUMAS sie sehr bestimmt beschreiben und abbilden, niemals vorkomme, kann ich mit der größten Zuversicht behaupten, da ich seit drei Jahren mehrmals ganze Gruppen von Eiern sowohl des grünen als des braunen Frosches in diesen Metamorphosen verfolgt habe.« Von einer etwaigen Rückäußerung der Betreffenden, welche in gutem Rechte waren, ist mir nichts bekannt geworden.

RUSCONI⁴ seinerseits polemisiert gegen v. BAER's dritte und vierte Längsfurche, die der letztere mit Unrecht in den Pol selbst eintreten lasse. Er sagt besonders vom Ei des Wassersalamanders: »Wenn die erste Furche vollendet ist erscheint eine zweite, welche jene im

¹ Deuxième Mémoire sur la Génération. Annales des Sc. nat. T. II. 1824.

² Atlas des Annales des Sc. nat. T. II, Pl. VI.

³ Die Metamorphose des Eies der Batrachier etc., MÜLLER's Archiv 1834.

⁴ Zweiter Brief an E. H. WEBER. MÜLLER's Archiv 1836.

rechten Winkel schneidet und sich ebenfalls über die untere Hälfte ausdehnt; dann spalten sich die beiden ersten Furchen und zugleich erscheint eine Querfurchen, welche rechtwinklig auf die beiden ersten steht. Sie theilt den Dotter nicht in zwei gleiche Hälften, da sie nicht in der Mitte, sondern dem oberen Pole näher liegt, als dem unteren. Jede der vier Massen, aus denen die obere Hemisphäre besteht, wird in der Folge durch eine eigene Furchen getheilt, die nicht aus dem Pole selbst, sondern in dessen Nähe entspringt und sich über die untere Hemisphäre fortsetzt, so dass nunmehr sowohl die obere als die untere Hemisphäre jede in acht Massen zerfallen. so jedoch, dass die der unteren viel größer sind.« Unter der Spaltung der beiden ersten Furchen versteht RUSCONI, wie man sicher an seinen Figuren erkennt, eine Brechungslinie, welche mit der von PRÉVOST und DUMAS abgebildeten ganz übereinstimmt.

In ähnlicher Weise beschrieb neuerdings F. GASCO¹ die Furchung von Triton alpestris und bemerkte, dass nicht bloß der obere, sondern auch der untere Pol eine Brechungslinie entwickle, die beide in gleicher Ebene gegen einander senkrecht liegen.

Die von REMAK und ECKER gegebenen Abbildungen haben sich die meiste Anerkennung erworben. Ihre Darstellung liegt den meisten Schemen zu Grunde, die aufgestellt werden, wenn es sich darum handelt, den Typus der Batrachierfurchen zu schildern. Es überrascht uns in diesem von den genannten Forschern aufgestellten Typus die große Regelmäßigkeit und Anzahl eigentlicher Längsfurchen, d. i. solcher, welche vom Pol ausgehen und in den Pol einmünden. REMAK² bespricht seine Abbildung mit folgenden Worten: »Die Furchen wurden, sobald sie sich gebildet hatten, auf der Kugel eingezeichnet und traten offenbar in Folge der mit dieser Untersuchung verbundenen, beständigen Umwälzung des Eies, mit der Regelmäßigkeit ein, die sich in der Zeichnung ausspricht. Das Eintragen der zahlreichen Furchen der letzten Stufen musste unterbleiben, um nicht die Zeit und Aufmerksamkeit der Beobachtung zu entziehen. VOGT bemerkt schon bei den Salmonen, dass diejenigen Eier am schönsten und regelmäßigsten sich entwickelten, welche er Behufs der Untersuchung unter dem Mikroskop mehrfach hin- und hergewälzt hatte. Bei Froschlaich, welcher mir während der Fur-

¹ Intorno alla storia dello sviluppo del Tritone alpestre. Genova 1880.

² Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. Atlas, p. XXVIII.

chung aus dem Freien gebracht wird, finde ich die regelmäßigsten Furchen. Bleibt dann der Laich ruhig stehen, so werden die späteren Furchen unregelmäßig. Die natürlichen Verhältnisse, unter welchen sich die Eier im Freien entwickeln, ließen sich vielleicht am besten nachahmen, wenn man dem Wasser, in welchem sich die Eier entwickeln, einen stetigen feinen Wasserstrahl zuführte und entsprechenden Abfluss gestattete, ähnlich wie dies bei der künstlichen Ausbrütung der Fische geschieht.«

Das ist nun offenbar eine sehr eigenthümliche Erklärung für das Auftreten so regelmäßiger Furchen, die an sich unwahrscheinlich ist und durch die Beobachtung leicht widerlegt werden kann.

Sehr verschieden von letzteren Angaben lautet denn auch M. SCHULTZE'S¹ in einer kleinen, wenig verbreiteten Festschrift gegebene Beschreibung. Der Text ist in lateinischer Sprache abgefasst; ich gebe die betreffenden Stellen wörtlich wieder. Er spricht sich in seiner wesentlich dem Studium des »Faltenkranzes« gewidmeten Schrift¹ über die der ersten Breitenfurche folgenden Vorgänge also aus: »*Quartum segmentationis vitelli stadium duobus novis sulcis directione meridionali incidentibus in adspetum prodire a viris doctis traditur Fieri potest, ut huius stadii sulci meridionales paribus intervallis dispositi, maxima cum regularitate in superiore ovi superficie ita appareant, ut in Fig. 11 depictum est, quam quidem figuram C. E. BAERIUS, A. ECKERUS, alii delineaverunt: multo tamen crebriores observavi formas minus regulares, haud vero plane diversas. Quarum quidem exempla, qualia animadverti, Fig. 10, 12, 14, 15 proposui. Quibus autem causis ac rationibus factum sit, ut modo haec modo illa appareret forma, mihi in obscuro est. Saepe inter omnia ex uno oviductu deprompta ova in hoc segmentationis stadio nullum reperi ovum, quod formam haberet ita regularem, Fig. 11 depictam. Quum vero ex ovis irregulariter segmentatis procreatos observavi pullos integros et sanos, segmentationem minus regularem quasi pathologicam et morbo quodam exortam habere non postum.*«

Hier sehen wir also schon einen ganz anderen Thatbestand sich geltend machen, als er dem üblichen Schema entspricht. Als seltene Ausnahme höchstens lässt M. SCHULTZE eine dritte und vierte reine Meridianfurche zu; selbst bei Massenuntersuchung bot sich ihm der Anblick jenes regelmäßigen Furchenschema wiederholt niemals dar.

¹ *Observationes nonnullae de ovorum ranarum segmentatione et.*, Bonnae 1863.

Es mag vielleicht Manchem etwas gesucht erscheinen, auf diese Dinge einen gewissen Werth legen zu sehen. Sie sind aber, wie sich alsbald herausstellen wird, nichts weniger als werthlos. Es begreift sich, dass eine minder genaue Beobachtung als diejenige von M. SCHULTZE war, darauf kommen musste, die Herstellung reiner Meridianfurchen für die Norm, die Abweichung dieser Furchen vom Pol dagegen als Abirring von der Norm zu halten. Es begreift sich eben so leicht, dass man auf diese äußeren und anscheinend nur eine ganz äußerliche Bedeutung beanspruchenden Dinge mit um so größerer Berechtigung achtlos sein zu dürfen glaubte, je mehr sich die Untersuchung auf die sogenannten inneren Furchungserscheinungen warf, die Kerntheilungsfragen die Forschung beschäftigten und mit der Aussicht auf höheren wissenschaftlichen Gewinn erfüllten. Folgen wir jedoch M. SCHULTZE noch eine kurze Strecke weiter.

Nach der Beschreibung zweier sogenannter unregelmäßiger Formen wendet er sich zu einer anderen dritten:

»Maxime singulare notabileque mihi videtur ovum ranae temporariae Fig. 15 delineatum, quod quartum iniiit segmentationis stadium. Sulci novissimi, corona plicarum exornati, directionem habent parallelam sulco meridionali primo vel secundo. Eadem est forma, quam PREVOST et DUMAS vulgarem descripserunt et delineaverunt, quam quidem vir illustrissimus C. E. BAERIUS, qui primus post PREVOSTIUM et DUMASIIUM de segmentatione ovorum ranarum accuratius disseruit, se nunquam reperisse affirmat. Quum nemo inter omnes Embryologos, qui postea de hac re scripserunt, mentionem ejus formae faciat, mirum videtur, me multa tali modo formata ova ranae temporariae observasse.«

Im folgenden Stadium sah M. SCHULTZE das soeben beschriebene Ei von zwei neuen Parallelfurchen eingenommen, welche jene ersteren rechtwinkelig kreuzten. Er erinnert zugleich daran, dass PRÉVOST und DUMAS dieselbe Form bereits gesehen hatten.

Der Litteraturkenntnis von A. GÖTTE¹ war M. SCHULTZE's Arbeit nicht entgangen, die er in folgender Weise würdigt: »Was nun zuerst das Äußerliche betrifft, so wurden zwei Typen des äußeren, das Ei überziehenden Furchennetzes bekannt: Nach PRÉVOST und DUMAS sollte es stets quadratische Maschen besitzen, nach v. BAER und

¹ Entwicklungsgeschichte der Unke p. 66.

REMAK würde die zierliche Zeichnung nur durch Meridian- und Breitenkreise entworfen. SCHULTZE löste den Widerspruch, indem er zeigte, dass sowohl beide Formen durch Verschiebungen und Gestaltveränderungen der einzelnen Dotterstücke in einander übergehen, als auch von Anfang an bald die eine bald die andere ausschließlich sich entwickeln könne. In der That wäre es bei den gegenwärtigen Kenntnissen von den Ursachen der Furchen und Theilungen wunderbar, wenn die Bewegungen der Centraltheile auch nur während der ersten Theilungen in absoluter Regelmäßigkeit vor sich gingen.«

Nach dieser Meinung würde M. SCHULTZE's Arbeit bereits die Lösung des Widerspruchs enthalten. Letzterer indessen stellt nur die Thatsache einer großen Verschiedenheit fest, während er die Angabe macht, über die Ursache selbst befinde er sich im Dunkeln. Vergegenwärtige ich mir ferner die in einer vor mir liegenden Zusammenstellung enthaltenen Figuren der verschiedenen Autoren, so macht mir deren Anblick eher den Eindruck einer geringen Bedeutung der äußeren sowohl als der inneren Verhältnisse der Furchung, wenn solche Extreme in der letzteren zum Ausdruck gelangen können und doch zu einer normalen Entwicklung des Embryo führen. Denn jene äußeren Verschiedenheiten sind natürlich nur der äußere Ausdruck innerer Verschiedenheit, die äußere Erscheinung dagegen nichts Selbständiges. Sind die inneren Verschiedenheiten, welche so extreme Formschwankungen der Furchung an dem Ei derselben Art bedingen, als das maßgebende Moment in dieser Erscheinung zu betrachten, so verdienen eben sowohl die inneren als die äußeren Verschiedenheiten offenbar einer sorgfältigen und eingehenden Erwägung. Sonst läuft der hohe Werth, welchen man bisher der Form der Furchung beilegen zu müssen glaubte, Gefahr, in seiner Berechtigung erschüttert, ja zertrümmert zu werden und es erhalten Diejenigen Recht, welche die Furchung sehr oberflächlich behandeln zu dürfen glauben.

Ich schließe diese historische Darstellung mit einer Bemerkung über SPALLANZANI's Kenntnis der Furchung.

An einer Stelle seiner historischen Übersicht gedenkt GÖTTE SPALLANZANI's und giebt von demselben an, dass er, wie aus seinen Worten hervorgehe, unzweifelhaft die Furchen auf Batrachier-eiern zuerst gesehen habe. SPALLANZANI¹ sagt indessen von den Eiern nur: »Ils ressemblent à de petits globes noirs qui paraissent ronds à l'oeil nud et avec une lentille faible; mais si on les obser-

¹ Expériences pour servir à l'histoire de la Génération, p. 36.

ves avec une forte lentille, on les voit sillonnés de quatre sillons qui se coupent à angles droits comme la peau à demi-ouverte des châtaignes ou des marrons.« SPALLANZANI sah hiernach nur die beiden ersten Längsfurchen, wie schon früher SWAMMERDAM die erste Längsfurche gesehen hatte.

Schon dieser kurze Überblick würde Grund genug zu der Anforderung enthalten, die Furchung des Batrachiereies einer erneuten Prüfung zu unterwerfen. Wodurch für mich selbst die Veranlassung dazu entstand, habe ich bereits angegeben. Auf dem bisherigen Wege der Untersuchung hat sich die Lösung selbst nur jenes Widerspruchs der Verschiedenheiten nicht ergeben. Die Berücksichtigung des letzteren ergibt sich uns indessen nur als eine beiläufige, nicht als die Hauptaufgabe. Möglicherweise behält das Wesentliche in jenen Verschiedenheiten unter allen Umständen sein Auffälliges. Bemerkenswerth, ja fast unglaublich ist dagegen das Verhältnis, wie lange es dauerte, bis nur das Vorhandensein einer solchen Variabilität der Furchung genügend konstatiert war. Um zu einem wirklichen Verständnis derselben zu gelangen, dazu hatte die vorausgehende Zeit die Grundlagen noch nicht geschaffen. Daher das langdauernde Herumirren und unsichere Tasten an der Sicherstellung einer an und für sich leicht zu konstatirenden Erscheinung. Es bedurfte eines gänzlich veränderten, über die Verengerung zur Einzelzelle hinausgehenden Gesichtspunktes, um sowohl diese Verschiedenheiten als die Furchung im Ganzen besser verstehen zu lernen.

Neue Beobachtungen über die Furchung des Froscheies.

Wenn man auf Grundlage der gegebenen Schilderung mit Recht behaupten kann, dass die inneren Verhältnisse der Zellen bei der Furchung des Batrachiereies gegenwärtig besser bekannt sind, als die äußeren Furchungserscheinungen, so liegt darin zwar eine gewisse Befriedigung, andererseits müssen es gerade die letzteren sein, welchen sich vor Allem unsre Aufmerksamkeit zuzuwenden hat.

Die zu untersuchenden Eier gelangten theils frisch zur Beobachtung, theils nach geschehener Härtung, zu welcher durchgehends Chromsäure von $\frac{1}{3}\%$ verwendet worden war. Alle bezüglichen Zeichnungen sind mit dem Prisma aufgenommen worden. Der unterhalb der sogenannten Äquatorial- oder ersten Breitenfurche gelegene Theil der Eifläche ist dunkel gehalten, so weit es sich um Aufnahmen vom oberen Pol aus handelt. Letzteren ist eine Ansicht der Fur-

chenkomplexe der zugehörigen unteren Eihälfte in der Regel beigegeben. Die beiden ersten sogenannten Meridian- oder Längsfurchen sind der leichteren Übersicht wegen in stärkeren Linien gehalten als die übrigen.

Den bekannten Angaben über die Beschaffenheit der ersten Längsfurche habe ich nichts hinzuzufügen. Sie liefert dem Nachdenken allerdings einige neue, auch für meine Aufgabe wichtige Momente, diese sollen jedoch erst am Schlusse dieses Abschnittes zur Sprache gebracht werden, während ich mich jetzt ausschließlich den Beobachtungen selbst zuwende.

Die zweite Längsfurche ist bekanntlich keine einfache, das Ei als Ganzes treffende Totalfurche, sondern sie besteht aus zwei Furchen, von welchen jede gesondert die zugehörige Hemisphäre theilt. Letztere beiden Furchen können sich je mit ihren einander zugewendeten Enden entweder treffen und dadurch eine fortlaufende Linie herstellen, oder ihre Enden münden nicht in einander ein, sondern schneiden auf die erste Längsfurche in einem größeren oder kleineren gegenseitigen Abstand ein. Durch die Gegenwart eines solchen Abstandes entsteht die häufigste Form einer Brechung der Furchen, wie sie an früherer Stelle genannt wurde; die Linie, welche den gegenseitigen Abstand der einander entsprechenden Furchenenden bezeichnet, heißt die Brechungslinie. Die Brechungslinie, ein sehr häufiges, jedoch nicht konstantes Vorkommnis dieser Stufe, kann auch auf andere Weise zu Stande kommen, nämlich durch Verschiebung der Blastomeren in solchen Fällen, welche ursprünglich keine Brechungslinie zeigten. So entsteht eine sekundäre Brechungslinie. Eine Brechungslinie bei der Viertheilung des Eies muss nicht nothwendig zur Ausbildung kommen; sie fehlt in seltenen Fällen, wie spätere Stufen zeigen. Der gewöhnliche Fall ist der, dass außer einer Brechungslinie des oberen Pols auch eine solche des unteren Pols primär oder sekundär zur Ausbildung gelangt. In der Regel steht alsdann die untere zur oberen Brechungslinie in paralleler Ebene senkrecht; sehr selten laufen beide einander parallel. Beides ist nicht ohne Einfluss auf die Gestalt der Blastomeren. Im ersteren Fall berühren die Blastomeren einander mit torquirten Spaltflächen, sie sind schraubenförmig gegen einander gewunden. Es giebt auch eine einfachere Art von Furchenbrechung, ohne Ausbildung einer Brechungslinie. Sie entsteht als Einbiegung einer Furche durch das Einschneiden einer anderen Furche an irgend einer Stelle ihres Verlaufs. Sie ist, wie die Verschiebungen,

bedingt durch die Protoplasmakontraktionen, welche die Theilung der Blastomeren veranlassen.

Folgende Figuren veranschaulichen die beschriebenen Verhältnisse:

In Fig. 21 und 26 Taf. XII zeigt sich die primäre Form der Brechungslinie (*b*). Auf die erste Längsfurche treffen die Furchen 2 und 3, welche die sogenannte zweite Längsfurche zusammensetzen, mit ihren Enden in gegenseitigem Abstand auf. Die so zu Stande gekommene Brechungslinie *b* besitzt zugleich nicht mehr vollständig ihre ursprüngliche Richtung; denn sie lag Anfangs in der Fortsetzung der Längsfurche (1). Die Ablenkung, welche sie zeigt, wurde offenbar hervorgebracht durch die entgegengesetzten Zugwirkungen der Protoplasmamassen, von welchen die Furchen 2 und 3 durch die vor sich gehende Theilung hervorgerufen wurden. Eine solche nachträgliche Ablenkung der Brechungslinie von ihrer ursprünglichen Richtung bildet die Regel. Sie fällt in das Gebiet der oben unterschiedenen einfachen Art von Furchenbrechung; hier tritt letztere doppelt auf, und zwar von entgegengesetzten Seiten her.

Fig. 22 zeigt einen Fall von fehlender, vielleicht nur bis dahin fehlender Brechungslinie.

In Fig. 23 ist nicht nur eine sehr große Brechungslinie vorhanden, sondern es ist zugleich ihre Ablenkung und die Verschiebung der Blastomeren an ihrem Ende angelangt. Zwei der Blastomeren berühren sich einander längs der Brechungslinie. Ihre oberen Enden erscheinen wie abgeschnitten. Die Spitzen der beiden anderen Blastomeren stehen um die Länge der Brechungslinie von einander ab. Es bedarf keiner weiteren Auseinandersetzung, dass auch die Verhältnisse der Winkel, die ursprünglich rechte oder nahezu rechte waren, durch die genannten Vorgänge eine Veränderung erfahren haben. Am unteren Pol zeigt dasselbe Ei ebenfalls eine starke Brechungslinie; doch ist ihre Richtung noch die ursprüngliche, eine Verschiebung der Blastomeren ist hier noch nicht eingetreten. Beide Brechungslinien stehen senkrecht auf einander.

In Fig. 24 sind beide Brechungslinien so eingezeichnet, dass gleichzeitig mit der oberen die untere Brechungslinie (punktirt) gesehen wird. Es ist leicht, sich hieraus die Gestalt der einzelnen Blastomeren und ihrer gewundenen Berührungsflächen zu entnehmen.

Fig. 25 ist für die häufige einfachste Art der Furchenbrechung ein Beispiel. Die beiden Furchen 1 und 2 erfahren durch die Entstehung der neuen Furche (3) eine Knickung in der Richtung der

neuen Furche: die beiden älteren Furchen nähern sich hiernach einander in Folge der Ursachen, welche die neue Furche ins Leben rufen.

Brechungen und Verschiebungen kommen, wie kaum zu bemerken nöthig, in ausgedehntester Weise während der Furchung der verschiedensten Thiere und in allen Stadien der Entwicklung vor. Es wird auf sie an späterer Stelle noch zurückzukommen sein.

Dieselben Erscheinungen der Brechungen und Verschiebungen, die schon mit der zweiten Furche ihren Anfang nehmen, sind natürlich auch von einem gewissen Einfluss auf die Richtung der späteren Furchen, so dass ihr Vorhandensein oder Fehlen, ihre stärkere oder geringere Ausprägung dem ganzen Furchungsbild bestimmte Züge aufdrückt.

Über die folgenden vier Furchen, welche in ihrem gegenseitigen Zusammenhang die 1. Äquatorial- oder Breitenfurche darstellen, habe ich keine neue Angabe zu machen.

Um so mehr ist der jetzt auftretende Furchencomplex, der meist unter dem Namen der dritten und vierten Meridian- oder Längsfurche geht, in der Lage, unsere Aufmerksamkeit zu fesseln. Kammen schon bisher Verschiedenheiten vor, welche besonders in der Gegenwart, der verschiedenen Größe oder dem Fehlen von Brechungslinien und Verschiebungen der Blastomeren ihren Ausdruck fanden, so überrascht uns nunmehr, über je größere Zahlen von Eiern die Untersuchung sich erstreckt, eine unerwartete Fülle von Verschiedenheiten zum Theil weitgehender Art. Es bedarf keineswegs der Prüfung großer Mengen von Eiern, um hier und da zerstreut ein anderes Bild wahrzunehmen. Alle die im Folgenden zu beschreibenden Formen, es sind deren zehn, sind aus etwa fünfzig genau untersuchten Eiern dieses Stadiums ausgewählt. Die übrigen vierzig Eier sind außerdem nicht entfernt unter sich alle übereinstimmend, sondern sie vertheilen sich in verschiedener Häufigkeit auf die Formen der mitgetheilten Gruppen, deren gradweise Abstufungen sie darstellen; oder sie geben überhaupt hier nicht aufgenommene Bilder. So gehe ich denn über zu der Beschreibung einzelner Formen.

Erstes Ei (Fig. 27).

Wie die folgenden vom Pol aus aufgenommen, zeigt uns dieses Ei ein sehr schönes und regelmäßiges Bild der Furchenvertheilung. Zwischen den beiden ersten, mit starken Linien in der Figur ausgezogenen Längsfurchen, wie sie der Kürze wegen im Folgenden genannt werden sollen, befindet sich eine Brechungslinie (*b*).

Zu letzterer steht die Brechungslinie des unteren Pols (Fig. 27 *b*) senkrecht. Die Breitenfurche zeigt zahlreiche Brechungen und die Anfänge der von ihr nach abwärts ziehenden Längsfurchenstrahlen. Das oberhalb der Breitenfurche gelegene, dem Beschauer zugekehrte Feld ist zusammengesetzt aus den dorsalen Flächen von acht Blastomeren. Beachten wir den Verlauf der jüngsten Furchen, die mit den Ziffern 1, 2, 3 und 4 bezeichnet sind, und ihr Verhältnis zu den vier früheren, großen Blastomeren, die von ihnen nunmehr getheilt worden sind, so sehen wir jede der vier neuen Furchen von der Breitenfurche ausgehen, nicht aber in den Pol selbst, ja nicht einmal in die Brechungslinie einschneiden. Sie münden vielmehr auswärts von derselben je in verschiedenen Schenkeln des alten Furchenkreuzes. Die vier neuen Furchen stellen zusammen die oberen Abschnitte der gewöhnlich sogenannten dritten und vierten Meridian- oder Längsfurchen dar. In Wirklichkeit sind es aber so wenig echte Längsfurchen, wie im Fall der Gegenwart einer Brechungslinie die beiden ersten. Immerhin kann man sie zur Unterscheidung von den Breitenfurchen und den später zu betrachtenden inneren oder concentrischen Furchen zu dem Längsfurchensystem rechnen, von dem sie zunächst als eine modificirte Form angesehen werden können. Beachtet man ihre Bahn genauer, so zeigen sie außer der ihnen nothwendig zukommenden sphärischen Krümmung oft sehr deutlich noch eine besondere Krümmung, wie in unserem Beispiel besonders die Furchen 1 und 4, über deren Bedeutung bei Gelegenheit der Beurtheilung der Beobachtungen noch ein Wort zu sagen sein wird. Zieht man die Oberflächen der vier alten Blastomeren in Betracht, so schneiden die vier neuen Furchen von ihnen vier im Allgemeinen dreiseitige Stücke ab, welche die außen gelegenen Zwischenräume zwischen den vier länglichen, von parallelen Seitenwänden begrenzten und an die Brechungslinie stoßenden übrigbleibenden Feldern einnehmen. Die acht Blastomerenflächen sind an Größe einander nicht völlig gleich, sondern schon der Augenschein belehrt, dass die Dreiecke den anderen im vorliegenden Fall etwas nachstehen.

Die vier neuen Furchen der unteren Eihälfte (Fig. 27 *b*) vermeiden ebenfalls die Einmündung in den Pol und die Brechungslinie in weitem Abstand. Ihr Eingreifen in das alte Furchenkreuz ist jedoch ein anderes, als in der oberen Eihälfte. Die Furchen 4 und 3 nämlich treten an je einen besonderen, die Furchen 1 und 2 dagegen an einen gemeinschaftlichen Arm des alten Furchenkreuzes heran, während der vierte unbetheiligt bleibt.

Zweites Ei (Fig. 28).

Das zweite Ei hat mit dem vorher betrachteten eine theilweise Ähnlichkeit der Furchenanordnung. Die beiden Brechungslinien stehen senkrecht auf einander. Die neuen Furchen 1, 2, 3 und 4 unterscheiden sich von den entsprechenden der Fig. 27 einmal dadurch, dass Furche 2 in die Brechungslinie mündet, während Furche 1 sich in Richtung und Ansatz wie vorher verhält. Dadurch, dass Furche 2 in die Brechungslinie mündet, statt wie am vorigen Ei in den nächsten Arm des alten Furchenkreuzes, wird letzterer für die Aufnahme einer neuen Furche frei; es ist die Furche 3, die ihn zur Einmündung wählt. Die Furche 4 nimmt den nächstfolgenden Arm des alten Furchenkreuzes ein, während dessen vierter Arm untheiligt bleibt.

Sehr regelmäßig ist die cirkumpolare Vertheilung der vier neuen Furchen der unteren Eihälfte (Fig. 28 *b*): sie erinnert durchaus an die Anordnung auf der oberen Hälfte des vorigen Eies.

Drittes Ei (Fig. 29).

Die obere Brechungslinie ist kurz, eine untere fehlt. Von den neuen Furchen verhält sich die Furche 1, 2 und 3 wesentlich entsprechend den beiden früheren Eiern, indem sie der Reihe nach je in einen verschiedenen Arm des alten Furchenkreuzes einmünden. Eine Ausnahme hiervon macht die Furche 4. Sie greift, obwohl in beträchtlichem Abstand, in dieselbe ältere Furche ein, wie 3. Eine der älteren Furchen bleibt darum untheiligt. Einzelne Blastomerenflächen übertreffen andere ansehnlich an Größe. In der Lagerung derselben drückt sich deutlich eine doppelte Symmetrie aus: die seitliche Symmetrie macht sich besonders dann sehr deutlich geltend, wenn die Furchen 1 und 3 als Achse angesehen werden.

In der unteren Eihälfte (Fig. 29 *b*) sind deren neue Furchen noch nicht in ihrer ganzen Länge ausgebildet. Sie dringen in beträchtlicher Polferne zur Hälfte in verschiedene ältere Furchen ein, zur anderen Hälfte in geringem Abstand gegen eine gemeinschaftliche ältere Furche, so dass eine der letzteren frei bleibt. Die entsprechende Bezifferung zu notiren wurde bei der Aufnahme übersehen.

Viertes Ei (Fig. 30).

Es ist eine obere Brechungslinie vorhanden, eine untere fehlt. Die Furchen 1 und 2 laufen zu einem gemeinsamen Arm des alten Furchenkreuzes, wodurch derselbe zweimal stark gebrochen erscheint.

Der gegenseitige Abstand ist indessen ein beträchtlicher. Die Furche 3 nimmt die frei gewordene Stelle ein. Der nächste Arm des alten Furchenkreuzes bleibt frei, in den folgenden läuft die vierte neue Furche ein. Der Größenunterschied der verschiedenen Blastomerenflächen ist ein beträchtlicher.

Die cirkumpolare Anordnung der vier neuen Furchen der unteren Eihälfte (Fig. 30 *b*) ist folgende. Ein Arm des alten Furchenkreuzes bleibt frei, ein anderer nimmt in verschieden weitem Abstand vom Pol die neuen Furchen 2 und 3 auf; die Furchen 1 und 4 laufen je in eine der beiden übrigen älteren Furchen ein.

Fünftes Ei (Fig. 31).

Es ist eine sehr große obere, eine nur wenig kürzere untere Brechungslinie (*b*) vorhanden, die zur ersten senkrecht steht. Stellen wir die Brechungslinie entsprechend derjenigen des in Fig. 1 abgebildeten ersten Eies auf, so trifft die neue Furche 1 nicht den linken, wie dort, sondern den rechten unteren Arm des alten Furchenkreuzes, das durch starke Brechungen eine stark verzerrte Form angenommen hat. Der linke untere Arm bleibt frei, während die Furchen 2 und 3 in einem mäßigen gegenseitigen Abstand in den linken oberen Arm einlaufen. Der rechte obere Arm ist frei wie der linke untere; in den rechten unteren Arm münden die neuen Furchen 1 und 4 in kurzem gegenseitigen Abstand ein. Es liegen also hier zwei freie und zwei doppelt von neuen Furchen beanspruchte Arme des alten Furchenkreuzes vor.

Die vier neuen unteren Furchen sind noch nicht vollständig ausgebildet und auf der Zeichnung nicht angegeben. Nur drei derselben treten bei der Polansicht schwach hervor. Eine derselben nimmt die Richtung gegen die Brechungslinie, die beiden anderen gegen eine gemeinsame ältere Furche.

Sechstes Ei (Fig. 32).

Bei senkrechter Stellung der kleinen Brechungslinie (*b*) wendet sich die neue Furche 1 wie im vorbergehenden Ei gegen den rechten unteren Arm des älteren Furchenkreuzes, in weitem Abstand von dem Pol. Etwa in der Mitte dieses Abstandes nimmt derselbe Arm die von rechts kommende Furche 4 auf und erleidet in Folge dieser doppelten Einmündung eine zweimalige Brechung. Die neue Furche 2 geht nicht von der Breitenfurche aus, sondern von dem linken unteren Arm des alten Furchenkreuzes und zieht

in circumpolarer Richtung gegen dessen linken oberen Arm, den sie in weitem Abstand vom Pol erreicht. Derselbe Arm nimmt polwärts und in geringer Entfernung von der Mündung der Furche 2 die Furche 3 auf, die in gewöhnlicher Weise von der Breitenfurche ausgeht. Der rechte obere Arm bleibt frei. Die Furche 2 gehört hiernach zu dem System der Breitenfurchen. Sie verdankt einem Vorspringen späterer Furchen über gewöhnlich vorausgehende ihre Entstehung.

Die untere Eihälfte (Fig. 32 *b*) zeigt eine kleine, der oberen parallele Brechungslinie. Ihre neuen Furchen sind noch zu wenig polwärts vorgedrungen, als dass sich ihr Verhalten zum Pol sicher angeben ließe; sie sind darum nicht gezeichnet worden.

Siebentes Ei (Fig. 33).

Von den beiden Brechungslinien steht die eine auf der anderen senkrecht. Die neue Furche 1 mündet in geringer Entfernung von der oberen Brechungslinie in den rechten Arm des älteren unteren Furchenpaares. Der linke Arm bleibt frei, indem die Furche 2 den linken Arm des oberen Furchenpaares aufsucht. In denselben Arm mündet die Furche 3 und zwar in größerer Polferne. Die Furche 4 läuft dem unteren Rand des Blastomers 4 größtentheils parallel, geht indessen von der Grenze der Breitenfurchen gegen den rechten Arm des unteren Furchenpaares aus, um den rechten Arm des oberen Furchenpaares zu erreichen. Sie steht ihrer Bedeutung nach also in der Mitte zwischen einer Breiten- und Längsfurchen.

Das untere Furchennetz (Fig. 33 *b*) fällt dadurch auf, dass die neuen Furchen der unteren Eihälfte paarweise und nahe bei einander in zwei entgegengesetzte Arme des alten Furchenkreuzes entfernt vom Pol einlaufen.

Achtes Ei (Fig. 34).

Obere und untere Eihälfte entbehren der ersten Brechungslinien. In Form und Lage der Blastomeren stimmt dieses Ei mit dem dritten der beschriebenen nahezu überein. Eine rechte und linke Hälfte ist noch deutlicher zu unterscheiden als dort. Die Entstehung des Furchennetzes ist dagegen eine verschiedene, wie sich aus der Vergleichung der älteren Furchenkreuze ergibt. Diejenigen Furchen, welche im vorliegenden Ei die beiden ersten Längsfurchen darstellen, treten dort ihrem Haupttheile nach als neue Furchen auf. Es ist, als hätten die alten und neuen Furchen die Zeit ihrer Entstehung

vertauscht. Im Übrigen ist der Furchenverlauf der folgende. Die neue Furche 1 (die den übrigen mit dieser Ziffer bezeichneten nicht mehr entspricht) trifft in weitem Polabstand zugleich mit der von der entgegengesetzten Seite kommenden Furche 4 auf den unteren Arm des alten Furchenkreuzes; der obere, durch seine Kürze auffallende Arm bleibt frei. In den rechten und linken Arm laufen in weitem Abstand vom Pol die neuen Furchen 2 und 3 ein. Um das Furchennetz mit demjenigen der anderen Eier leichter zu vergleichen, kann man dem Ei auch eine solche Stellung geben, dass die hier mit 4 bezeichnete Furche zur neuen Furche 1 wird, die nun in den linken Arm des unteren älteren Furchenpaares einmündet. Die übrige Reihenfolge ergibt sich sodann leicht.

Am unteren Pol (Fig. 34 *b*) münden die neuen Furchen der unteren Eihälfte theils nahe zusammen (3 und 4) in eine ältere Furche ein, theils in verschiedene andere (1 und 2), so dass ein Arm des älteren Furchenkreuzes frei bleibt.

Neuntes Ei (Fig. 35).

Das Ei ist ein wenig auf die linke Seite rotirt. Das oberhalb der Breitenfurche gelegene Feld, welches die oberen Flächen von acht Blastomeren zeigt, besitzt ovale Form und verhalten sich Länge und Breite dieses Feldes in gerader Linie gemessen etwa wie 45 : 35. Brechungslinien fehlen an beiden Polen. Die neuen Furchen 1, 2, 3 und 4 schneiden sämmtlich auf die lange Achse oder den unteren und oberen Arm des alten Furchenkreuzes ein, die Furchen 1 und 4 konvergiren dabei leicht gegen den Pol hin. Sowohl diese beiden als auch das Furchenpaar 2 und 3 münden je an gleicher Stelle. Die Flächenausdehnung der vier oberen Blastomeren übertrifft diejenige der vier unteren, so dass die quere Achse das obere Feld in zwei nicht ganz gleiche Hälften theilt.

Ob durch die lange Achse in Wirklichkeit die zukünftige Längsachse des Embryo bezeichnet werde, wie es allerdings zunächst den Anschein hat, muss gleichwohl zweifelhaft bleiben. Durch Kontraktionen des Protoplasma, welche den Theilungen vorangehen, hervor gebracht, ist die ovale Form des oberen Feldes vielleicht bloß eine vorübergehende Erscheinung, welche sich bei der folgenden Theilung ausgleichen würde, sofern nicht selbst ein Umschlag in das Gegen theil eintritt und also die jetzige kleine Achse zur großen wird.

Das Furchenbild der unteren Eihälfte (Fig. 35 *b*) ist dadurch bemerkenswerth, dass deren neue Furchen, symmetrisch vertheilt und

in ansehnlichem Polabstand, sämmtlich auf eine einzige Längsfurche einschneiden, so dass die andere Längsfurche frei bleibt. Die Entfernung der Mündungsstellen zweier Furchen von einander ist ungefähr gleich dem Polabstand der beiden nächsten Mündungsstellen.

Zehntes Ei (Fig. 36).

Die Anordnung der Furchen entspricht im Wesentlichen derjenigen des vorigen Eies, nur ist die Furchenbrechung eine stärkere, während sie dem oberen Feld des vorigen Eies fehlt. Länge und Breite des oberen Feldes verhalten sich etwa wie 45 zu 42. Die querliegenden Arme der älteren Furchen schneiden wieder ein größeres oberes von einem kleineren unteren Feld ab. Die neuen Furchen 1 und 4 konvergiren leicht gegen den Pol. Es ist ein beträchtlicher Flächenunterschied verschiedener Blastomeren vorhanden.

Die untere Eihälfte (Fig. 36 *b*) zeigt Abweichungen vom vorigen Ei, indem die neuen Furchen 3 und 4 je in verschiedene Arme der alten Furchen einlaufen, während die Furchen 1 und 2 nahe bei einander an einem gemeinsamen Arm ihr Ende finden, so dass ein Arm frei ausgeht.

Als die beiden Haupttypen des Achtzellenstadiums der oberen Eihälfte möchte ich schon jetzt die in Fig. 27, 35 u. 36 gezeichneten Eier erwähnen. Ein Ei mit rein meridianem Verlauf der sogenannten dritten und vierten Meridianfurchen ist mir nicht vorgekommen. In Eiern solcher Art spricht sich ein dritter, ausnahmsweiser Typus aus.

Von späteren Stadien genügt es, zwei sich zunächst anschließende in Betrachtung zu ziehen.

Schon in Fig. 37 ist es nicht leicht, die vorhandenen 16 Blastomeren der oberen Eihälfte so zu ordnen, dass daraus die vorhergehende Stufe kenntlich wird. Noch größere Schwierigkeiten bietet die folgende Stufe. Von einem Ei dieser Stufe ist in Fig. 38 nur ein Theil der oberen Fläche gezeichnet worden. Die Oberfläche der einzelnen Zellen ist zumeist von 6 oder 5 Seiten begrenzt, während früher mehr die vier- und dreiseitige Form vorherrscht, wenn man von den kleineren Brechungen absieht. Letztere treten aber natürlich um so mehr als besondere Seiten hervor, je kleiner die Zellen mit zunehmender Theilung geworden sind.

Im Bisherigen war nur von solchen Furchen die Rede, welche auf der äußeren, und sobald sich eine Furchungshöhle ausgebildet hat, auch auf der inneren Oberfläche des Eies hervortreten. Indem

ich bezüglich der Verlaufsweise der erwähnten Furchen in der Substanz des Eies auf Fig. 40 hinweise, welche einen Meridianschnitt durch ein Ei wiedergiebt, dessen obere Hälfte in 8 Blastomeren gegliedert ist, gedenke ich noch jener anderen Art von Furchen, welche weder zur äußeren noch zur inneren Oberfläche empordringen. Es ist dies das concentrische System, das am Frosch zuerst von C. E. v. BAER beschrieben worden ist. Die Furchen, die ihm angehören, laufen mit der äußeren oder inneren Oberfläche parallel. Während die Decke der im Stadium der Fig. 40 bereits deutlichen Furchungshöhle anfänglich sonach aus einer einzigen Schicht von Zellen besteht, eben so auch ihr Boden, werden Decke und Boden durch das Auftreten concentrischer Furchen in ihren Zellen allmählich mehrschichtig. So lassen sich in Fig. 41, die einen Theil der Decke der Furchungshöhle auf dem Stadium der beginnenden Gastrula bei stärkerer Vergrößerung darstellt, drei Zellschichten unterscheiden. Drei Systeme von Furchen sind es also nach dem Vorausgehenden, welche zur Zerlegung des Froscheies in Anwendung gezogen wurden, das eine bestand aus Längsfurchen, das zweite aus Quersfurchen, das dritte aus concentrischen Furchen. Wenden wir uns nunmehr zu einer Beurtheilung dieser Furchensysteme.

Beurtheilung der Furchung des Frosches.

Schon die erste Furche, d. i. die durch sie ausgedrückte Zweitheilung des Eies übergiebt dem Nachdenken einen Stoff von schwer zu überwältigendem Inhalt. Was außen und innen bei der Entstehung derselben am Ei vor sich geht, war bereits Gegenstand der Erörterung. Ich denke hier auch nicht an die Vergrößerung der Oberfläche, die das Ei durch die erste, so wie die folgenden Furchen erfährt; sie wird uns später erst beschäftigen, wie überhaupt die Ursachen der Theilung. Es sind vielmehr zwei andere Fragen, die sich schon bei der ersten Furchung aufdrängen.

Die eine derselben bezieht sich auf das innere Verhältnis der beiden ersten Furchungskugeln zum Ei vor der Theilung, mit Rücksicht auf die beiderseitigen Kräfte; die andere bezieht sich auf eine andere Erscheinung, die ich mit dem Namen Segmentalattraktion bezeichnen will.

Was den ersten Punkt betrifft, so lässt er sich am besten in folgender Weise aufstellen: Ist es nicht seltsam, noch fragen zu

wollen: Bestimmt das Ei die beiden Furchungskugeln oder letztere das Ei? Bestimmt das Ganze die Theile oder die Theile das Ganze? Und dennoch hat es sich als nothwendig herausgestellt. Da wir wissen, dass die Theile vom Ganzen ihren Ausgang nehmen, das in sie übergeht, so wird man kaum Anstand nehmen können zu behaupten, das Ei bestimme die Theile. Und zwar geschieht dies nach Substanz und Struktur, Form und Größe, Lagerung der Theile und ihren Kräften. Mögen letztere quantitativ und qualitativ von jenen des ungetheilten Eies so frühzeitig schon in Etwas, sei dies nun mehr oder weniger, abweichen, ihre Bestimmung erhielten sie durch sämtliche Eigenschaften des ungetheilten Eies. Was aber für die beiden ersten Theile gilt, behält seine Geltung auch für alle folgenden Theile, die daraus hervorgehen. Nicht als ob alle Kräfte der späteren Gesamtheit der Theile schon sämtlich im Ei enthalten wären; es treten nach und nach Vermehrungen und Veränderungen der Kräfte ein, wie dies das Wachsthum und die chemische nebst der histologischen Gliederung mit sich bringt. Aber alle diese Eigenschaften erhielten ihre Bestimmung durch das Ei, d. i. durch das ursprüngliche Ganze. Das Ganze lieferte die Theile, nicht die Theile das Ganze. Letzteres setzte die Theile zusammen, nicht diese jenes. Als Additionsaufgabe betrachtet, setzen freilich auch die Theile das Ganze zusammen; aber mit einer solchen haben wir es hier nicht zu thun. Dies scheint klar zu sein und keiner weiteren Auseinandersetzung zu bedürfen. Indessen wird es erst im folgenden Abschnitt an der Zeit sein, die Nutzenwendungen davon zu ziehen, denn für gewöhnlich pflegte merkwürdigerweise das Umgekehrte behauptet zu werden.

Die erste Furche giebt auch Veranlassung zur Beachtung einer Erscheinung, die ich Segmentalattraktion nannte. Die beiden Hälften, obwohl ihr Substanzzusammenhang durchschnitten ist, sind sich einander nicht ganz fremd, sondern wirken noch auf einander ein. Der Repulsion der Massen, die zur Theilung führte, folgt eine Attraktion der getheilten Stücke auf dem Fuße, oder wofern bei verschiedenen Thieren nicht sogleich, so doch in diesem oder jenem Stadium der Furchung. Wer kennt nicht das innige Aneinanderschmiegen der Furchungskugeln, wobei zugleich in so vielen Fällen Verschiebungen der Theilstücke in geringerem oder sehr bedeutendem Umfang Platz greifen, die man eben oft nur auf eine Art Wahlverwandtschaft zwischen den einzelnen Theilen, hier auf Attraktion, dort auf Repulsion zurückführen kann! Auf den Einfluss der Eihaut

möchte ich hier nur einen sehr untergeordneten Werth legen, den Hauptwerth dagegen den anziehenden und abstoßenden Kräften der einzelnen Blastomeren beimessen. Wie könnte durch den Einfluss der Eihaut beim Frosch nur selbst eine so kleine Erscheinung erklärt werden, wie die zu einander senkrechte Stellung der beiden Brechungslinien an den Polen, sofern dieselben auf sekundärem Wege entstanden sind? Wohl haben wir in den Kontraktionen der sich theilenden Protoplasmastücke, in der Herstellung von Lücken in Folge von Theilungen zwei Faktoren, welche zusammen mit jenem dritten Faktor, der begrenzenden Eihaut, einen Theil der Verschiebungen der Blastomeren zu erklären vermögen. Aber auch ein vierter Faktor scheint mir in die Regelung der Beziehungen zwischen den einzelnen Furchungskugeln und in ihr Zusammenhalten bestimmend einzugreifen, ja möglicherweise hierbei die Hauptrolle zu spielen, es ist die Segmentattraktion. Früher oder später übernimmt die Ausscheidung von Kittsubstanzen, durch welche die Zellen in festere Verbindung treten, ihre Rolle. Ich hoffe über jene Erscheinung, für die bei Wirbelthieren und Wirbellosen schöne Beispiele in großer Zahl bekannt sind, an anderer Stelle ausführlicher zurückkommen zu können.

Über die Erscheinung der Brechungen bei der Furchung musste bereits oben bei Gelegenheit der Beschreibung der Furchungsbilder ausführlicher eingegangen werden, so dass ich mich, was die Art ihres Zustandekommens betrifft, hier damit begnügen kann, auf das dort Gesagte hinzuweisen. Ihr Einfluss auf die Form des Furchennetzes ist dagegen für das Folgende im Auge zu behalten und zugleich mit dem Furchennetz selbst zu betrachten.

Die große Mannigfaltigkeit, in welcher das für uns wichtigste der Furchungsstadien, dasjenige nämlich, welches die obere Hemisphäre in 8 Blastomeren getheilt zeigt, nachweislich der gegebenen Beschreibungen und Abbildungen in die Erscheinung tritt, bedarf, wie früher schon hervorgehoben worden ist, einer durchaus sorgfältigen Berücksichtigung. Ich betone noch, dass unter meinen Figuren diejenige gar nicht enthalten ist, welche als zum Typus der Batrachierfurchung gehörig am meisten bekannt ist. Es ist dies jene Form, bei welcher die Eikugel vier vollständige Meridiankreise an sich trägt, welche also beide Pole schneiden; hierzu kommt noch die Äquatoralfurche. Noch in meinem Programm musste ich die soeben angegebene Anordnung wohl oder übel zu einem meiner Ausgangspunkte wählen, indem ich mich auf die geläufigste Annahme

stützte. Seitdem ich aber genauer zusah, bin ich, wie erwähnt, jener Form überhaupt nicht begegnet. Es haben so ausgezeichnete Beobachter sie als vorhanden beschrieben, dass es mir nicht einfallen kann, sie überhaupt nicht anzuerkennen. Sie bildet jedoch entschieden die Ausnahme und zwar unter Umständen selbst eine seltene Ausnahme. Als Ausgangspunkt für unsere Beurtheilung des Furchen-netzes kann sie schon aus diesem Grunde nicht wohl dienen. Sie muss in dieser Beziehung zugleich als die ungünstigste Form bezeichnet werden und wird darum auch von mir zu diesem Zweck nicht verwendet werden.

Stellen wir uns also das Ei durch die erste Furche in zwei Hälften getheilt vor, lassen jede dieser Hälften sich wieder theilen und eine obere und untere Brechungslinie vorhanden sein oder fehlen. Jedes der vier vorhandenen Stücke theilt sich durch eine Querfurche wieder, wodurch die Äquatoralfurche zu Stande kommt. Obere und untere Hälfte bestehen jetzt aus je vier Theilen. Schon das überwiegend häufige Vorkommen einer Brechungslinie am Pol legt uns die Vermuthung nahe, der Pol werde als Durchschneidungspunkt für mehrere Furchen eher gemieden als gesucht. Auf das Deutlichste zeigen uns dies die nunmehr auftretenden vier neuen Furchen, die bei der Beschreibung der Furchenbilder mit den Ziffern 1, 2, 3 und 4 bezeichnet worden sind. Sie alle suchen den Pol zu vermeiden, nicht aber ihn zu gewinnen. Sie stellten sich mit ihrem polaren Ende sämtlich in Polferne auf, die wenigsten treffen selbst die Brechungslinie. Als Norm ergiebt sich hieraus also unzweifelhaft die Vermeidung des Pols und die Einmündung in ältere Furchen in Polferne.

Von dieser Normalstellung der neuen Längsfurchen aus ist es nun durchaus nicht schwer, alle vorkommenden Verschiedenheiten befriedigend zu erklären und von hier aus auch den Sinn der Normalstellung zu begreifen. Für die Beurtheilung kommen folgende Momente in Betracht.

Der Polabstand der oberen Enden der neuen Furchen ist nämlich einmal kein in seiner Größe bestimmt fixirter, sondern ein in gewissen, zumeist kleinen Grenzen schwankender. Nur höchst ausnahmsweise, wie dies auch M. SCHULTZE's Erfahrungen lehren, sinkt dieser Polabstand auf 0 oder in die Nähe von 0. Wird der Polabstand nur etwas Weniges größer, als die Norm ihn zeigt, dann ist Veranlassung gegeben zur Ausbildung jener merkwürdigen Form, welcher PREVOST und DUMAS zuerst begegneten und welche M. SCHULTZE darauf bestätigte. Auch ich begegnete ihr öfter: zwei der

gesehenen Fälle habe ich (in Fig. 35 und 36) abgebildet und beschrieben. Es verdient besonders hervorgehoben zu werden, was zu meiner Verwunderung M. SCHULTZE unterließ, dass dies jene Furchungsform ist, welche z. B. bei den Knochenfischen typisch erscheint. Wir werden ihr bei Betrachtung des *Gobius* wieder begegnen. Sie kommt außerdem vor bei Bryozoen, manchen Krustern.

Damit dieses an Knochenfische erinnernde Bild aus der Normalstellung der neuen Längsfurchen sich ergebe, ist nur noch erforderlich, dass erstens keine Brechungslinie sich ausbilde, und dass sodann ein anderes Moment berücksichtigt werde, welches die Ursache der meisten Mannigfaltigkeiten bildet. Wie die Betrachtung der Figuren lehrt, wechselt die Reihenfolge, in welcher die neuen Furchen an die schon vorhandenen treten, in gewissen Grenzen. Eine oder selbst zwei der älteren Furchenarme können von der Einmündung einer neuen Furche frei bleiben, während die andern Arme sich in die Aufnahme der neuen Furchen theilen. Das häufigere Vorkommnis bildet allerdings die Aufnahme einer neuen Furche von Seiten je eines verschiedenen Arms der älteren Furchen. Jenes Moment beruht hiernach, um es zunächst ganz äußerlich auszudrücken, in einer wechselnden Betheiligung der alten Furchen bei der Aufnahme der neuen.

So kann, um dies an einer Zeichnung deutlich zu machen, in Fig. 42a die neue Furche 2, ohne Änderung ihres Charakters zum Pol, auch jenen Verlauf nehmen, welchen die Ziffer 2' bezeichnet. Denkt man sich dasselbe Verhältnis auf der andern Hälfte der Figur, so entsteht die gesuchte Form. Fassen wir die Furchen 1, 2, 3 und 4 in das Auge, so haben wir das gewöhnliche Vorkommnis vor Augen. Aus der Berücksichtigung der Lage der punktierten Linien jener Figur zu den ausgezogenen ergibt sich aber weiterhin, dass in dem zu betrachtenden Fall nichts Anderes vorliegt, als ein Vorspringen späterer Furchen gegen frühere; dies würde der innere Ausdruck jenes Momentes sein. Dass in der That das Voreilen von Furchen zu den Momenten gehöre, welche die Mannigfaltigkeit des Furchennetzes bewirken, zeigt uns die verfrühte Gegenwart einer Breitenfurche in Fig. 32.

Wie weit sich indessen dieses Moment der vorzeitigen Furchen an der Ausbildung der vorhandenen Verschiedenheiten des Furchennetzes betheilige, lässt sich schwer mit Sicherheit bestimmen. So nahe es liegt, auch in solchen Fällen an seine Wirksamkeit zu denken, in welchen der Polabstand der neuen Furchen ein etwas

geringerer ist, als in dem Fall der Fig. 34, so würden doch fernere Untersuchungen nöthig sein, dies zu beweisen.

Mit Zuhilfenahme der einzelnen Momente, wobei ich also jenes der verschiedenen Betheiligung der alten Furchen als ein besonderes, einstweilen theilweise unerklärtes Moment mit bestehen lassen muss, ist es möglich, nicht allein die vorhandenen Fälle auf einfache Verhältnisse zurückzuführen, sondern auch eine große Menge von Furchungsbildern vorauszubestimmen, die ferner noch zur Beobachtung gelangen können.

Bei unserer gegenwärtigen Kenntnis der Kernteilungsfiguren, überhaupt der inneren Zustände sich theilender Zellen, ist es ferner durchaus nicht schwer, sich für jeden einzelnen der beschriebenen Fälle die Lage der karyokinetischen Figuren zu vergegenwärtigen oder auch an Schnitten sichtbar zu machen. Wollte man nun behaupten, die Verschiedenheiten der Lage der karyokinetischen Figuren bedingten die Verschiedenheiten der Theilung, so kann man dem zwar beistimmen, aber die Frage ist eben auch hier, wodurch jene Verschiedenheiten dieser ihrer Lagen bedingt werden. Konstruirt man sich ein Schema ihrer Lage für die wichtigsten Formen des Furchen-netzes, so erkennt man hieraus, dass im äußersten Fall eine Schwankung des Winkelbetrages um 45^o vorhanden ist. In der Mehrzahl der Fälle ist dagegen die Schwankung, wie sich auf Grund der gemachten Angaben von selbst ergibt, eine weit geringere. Gehen wir von der Mittelstellung (Normalstellung) aus (Fig. 42 *b, m*), so beträgt die Schwankung von dieser Ausgangsstellung höchstens nur zwischen 20 und 25^o.

Ein Anderes ist es nun, die Ursachen dieser Schwankungen zu ergründen. Bei einer Berücksichtigung der Aufeinanderfolge der neuen Furchen in unseren Figuren, zumal der regelmäßigen und häufigsten Verhältnisse in Fig. 27 und 28, kann man sich kaum der Vermuthung erwehren, es möchten die in den Blastomeren neu entstehenden Centren eine Fernwirkung auf einander haben, so dass das Centrenpaar des einen Blastomers auf die Stellung des Centrenpaares in den angrenzenden Blastomeren eine richtende Wirkung ausübt. Aber warum ist die Gleichgewichtsstellung der neu entstehenden Centren alsdann eine so verschiedene? Es bleibt nichts Anderes übrig, als anzunehmen, dass ein Bestehen der Fernwirkung vorausgesetzt, eine Gleichgewichtslage innerhalb der angegebenen Grenzen möglich sei. Es ist zugleich einleuchtend, dass diese Wirkungen unter den Begriff der Segmentalattraktion fallen.

Nach Beachtung der in der Furchung des Frosches bemerkbaren Mannigfaltigkeit bleibt insbesondere noch die Frage zu erledigen, welcher Inhalt sich in der Flucht der neuen Furchen vor dem Pol ausspreche. Sehr häufig beschreiben die Furchen noch einen besonderen Bogen, um in Polferne in eine der älteren Furchen einzumünden; ein Blick auf die verschiedenen Figuren zeigt dies deutlich. Die Erscheinungen am unteren Pol sind hierin ganz übereinstimmend mit jenen des oberen Pols. Thatsächlich wird durch dieses Verhalten einmal die Form der Blastomeren geändert, indem ihr polares Ende statt der außerdem vorhandenen sehr starken Zuspitzung eine Abstumpfung erfährt: dasselbe gilt natürlich eben so von den Winkeln, die aus polaren sämtlich oder zum Theil zu cirkumpolaren Winkeln werden. Während jene schon im Stadium der Achttheilung der oberen Eihälfte bei rein meridianer Stellung der Furchen spitze Winkel von 45° bilden würden, sehen wir in Folge der Flucht vor dem Pol eine Annäherung oder Erreichung von rechten Winkeln bewerkstelligt. Begünstigend nun für die Einmündung einer neuen Furche in eine ältere unter rechtem Winkel kommt in Betracht der besondere Kurvenverlauf, den viele Furchen, abgesehen von der ihnen nothwendig zukommenden sphärischen Krümmung, besitzen. Genauere Messungen habe ich zwar auszuführen versucht, indessen stoßen dieselben schon in Folge der so außerordentlich verbreiteten und oft sehr bedeutenden Brechungen auf einen unüberwindlichen Widerstand. Dass aber in der That eine mit der gemachten Angabe übereinstimmende Wirkung durch den Polabstand, welchen die Furchen bei ihrer Einmündung nehmen, so wie durch die besondere Krümmung der Furchen erzielt werden müsse, lehrt der Augenschein. Andererseits ist gewiss, dass nicht alle auf diesem Wege erreichten Winkel wirklich rechte sind, sondern nur minder spitze, als sie im anderen Falle gewesen sein würden. Es kann hier also oft nur von einer Annäherung an rechte Winkel die Rede sein. Dass auch bei den äquatorialen und (inneren) konzentrischen Furchen eine annähernd oder völlig rechtwinkelige Durchschneidung der Substanz stattfindet, ist bekannt (s. Fig. 40 und 41) und hiermit erledigt sich vorläufig unsere Betrachtung über die Furchensysteme des Frosches.

Ich füge zur Vergleichung mit entsprechenden Vorkommnissen bei den Pflanzen ein Bild der Wurzelkappe von *Equisetum* (s. Taf. XIV, Fig 72) und eine Scheitelansicht des Haarköpfchens von *Pinguicula vulgaris* (Fig. 71) bei. Man erkennt die älteren

Scheidewände (*B*) mit ihrer Brechungslinie, so wie eine Anzahl neuer Wände (*A*), welche unter rechtem Winkel in die älteren einmünden.

Ein Überblick

über die an der Furchung des Frosches gemachten Erfahrungen führt zu folgenden Sätzen:

- 1) Das postovariale Wachsthum des Eies bildet keinen Gegensatz zum ovarialen Wachsthum, sondern eine Fortsetzung desselben. Es ist eine innere Kontinuität in der gesammten Entwicklung des Individuum vorhanden. Jene Kontinuität spricht sich aus in der radialen Struktur des ovarialen Eies und der aus ihm hervorgegangenen Theilstücke.
- 2) Das Ganze bestimmt die Theile, nicht letztere das Ganze. Nichts zeigt dies deutlicher als die Furchung. Das Ei bestimmt die aus ihm hervorgehenden Theile nach Substanz und Struktur, Form und Größe. Lagerung und Kräften. Was für die ersten Theilstücke gilt, gilt auch für die folgenden. Sie wirken sämmtlich nach der aus dem Ganzen herrührenden Bestimmung. Dies ist der Fall, so sehr auch das Ei durch sein Wachsthum eine Vermehrung und theilweise Änderung seiner Kräfte erfährt. Das Ganze (das befruchtete Ei) setzt die Theile zusammen und bestimmt die Kräfte, nicht die Theile das Ganze.
- 3) Es ist Veranlassung vorhanden, zwischen den einzelnen Blastomeren eine Art von Wahlverwandtschaft anzunehmen. Sie wirken auf einander durch Anziehung oder Abstoßung. Erstere tritt in den Vordergrund. Man kann die Gesamtheit der hierhergehörigen Erscheinungen daher unter dem Namen Segmentalattraktion zusammenfassen.
- 4) Bei der Furchung des Frosches und der meisten anderen Thiere spielen Brechungen der Furchen und Verschiebungen der Blastomeren eine große Rolle. Die einfachste Art der Furchenbrechung entsteht so, dass eine neue Furche in eine ältere einmündet: die Stelle der Einmündung erfährt dabei eine Knickung gegen die neue Furche. Ursache ist die Protoplasmakontraktion, die zur Theilung führt. Schon bei der zweiten (Doppel-) Furche des Froscheies pflegt eine doppelseitige Knickung der ersten Furche stattzufinden, wodurch eine Brechungslinie entsteht. Dasselbe gilt für

den unteren Pol. Beide Brechungslinien stehen in parallelen Ebenen meist senkrecht gegen einander. Brechungslinien können auch durch einfache Verschiebung der Blastomeren erzeugt werden.

- 5) Das übliche Schema der Batrachierfurchung bedarf einer Korrektur. Die zahlreichen Meridianfurchen des Schema passen nur auf eine seltene Ausnahme, entstellen aber das Gesetzliche der Erscheinung. Die sogenannten dritten und vierten Längsfurchen sind vielmehr dadurch ausgezeichnet, dass sie den Pol fliehen, statt ihn zu suchen. Der Polabstand der oberen Enden der Längsfurchen ist das Gesetzmäßige; er schwankt in gewissen Grenzen, kann aber so groß werden, dass dadurch Parallelfurchen zu den ersten Längsfurchen entstehen. So kommt eine Furchung zu Stande, wie sie bei den Knochenfischen etc. die Regel bildet. Von der Normalstellung jener Furchen aus gerechnet, beträgt die Schwankung höchstens 20—25 Grad nach der einen oder anderen Seite.
- 6) Die Einmündung der Längsfurchen in Polferne hat den Erfolg, die polaren Enden der Blastomeren abzustumpfen, die Einmündungswinkel der Furchen aber annähernd oder vollständig aus spitzen zu rechten Winkeln umzugestalten. Unterstützend wirken hierbei die besonderen Krümmungen, welche außer der sphärischen die Furchen häufig erkennen lassen.
- 7) Außer dem System der modificirten Längsfurchen, welcher Name hier seines Alters wegen beibehalten wird, kommen noch die sogenannten Breitenfurchen und concentrischen Furchen, wovon letztere im Inneren der Substanz parallel der Oberfläche verlaufen, in Betracht. Alle diese Systeme stehen zur Oberfläche und unter sich selbst mehr oder weniger genau rechtwinkelig geneigt.
- 8) Die große Mannigfaltigkeit des Furchennetzes, welches Eier im Stadium der Achttheilung der oberen Eihälfte überraschend erkennen lassen, kann auf wenige Grundlagen zurückgeführt werden, nämlich
 - a) auf verschiedenen Polabstand der Längsfurchen,
 - b) auf vorzeitige Entstehung späterer Furchen,
 - c) auf eine schwankende Betheiligung älterer Furchen an der Aufnahme neuer.

So lässt sich eine sehr große Zahl von Furchennetzen vorausbestimmen, welche an verschiedenen Eiern des Frosches noch zur Beobachtung gelangen können, ohne dass der wesentliche Charakter des Furchennetzes dadurch eine Veränderung erlitte.

- 9) Beurtheilt man die Verschiedenheiten des Furchennetzes von den Stellungen der karyokinetischen Achsen aus, so gewinnt es den Anschein, als ob die neu entstehenden Centren eines Blastomers auf diejenigen der angrenzenden Blastomeren einzuwirken vermögen und die Richtung ihrer Achsen beeinflussen. Findet eine solche Fernwirkung von Blastomer zu Blastomer, die eine besondere Erscheinung der Segmentalattraktion bilden würde, wirklich statt, so geben jene Maße, welche die Schwankung bezeichnen, die Ausdehnung an, innerhalb welcher ein Gleichgewichtszustand der neu entstehenden Centren erreicht werden kann.
- 10) Was die Vergleichung der Furchungserscheinungen am Froschei mit pflanzlichen Bildungen betrifft, so ist aus einer überaus großen Zahl von Beispielen etwa die Scheidewandbildung in der Wurzelkappe von Equisetum, in dem Embryo von Orobanche etc. zu erwähnen.

B. Zur Furchung von Petromyzon.

Der Wunsch, mehrere frühe Stadien von Petromyzon untersuchen zu können, um aus dem erhaltenen Ergebnis meine am Frosch gewonnenen Erfahrungen zu erweitern, ging durch das dankenswerthe Entgegenkommen von befreundeter Seite in Erfüllung. Unter den betreffenden Eiern, die theils in Chromsäure, theils in Alkohol gehärtet worden waren, befanden sich mehrere im Stadium der Zweitheilung; es folgen dann solche mit Viertheilung. Nun aber ist leider eine Lücke vorhanden, die erst durch ein vorgeschrittenes Blastulastadium unterbrochen wird. Das Vorhandene ist aber genügend, um sowohl Anhaltspunkte gewinnen zu lassen, die für einen Anschluss an meine Darstellung der Furchung des Frosches sprechen, als auch einige andere streitige Punkte sicher zu stellen. Ich zähle die erhaltenen Ergebnisse der Reihe nach auf.

- 1) Bei der Zweitheilung zerfällt das Ei nicht beständig in zwei gleiche Hälften, sondern, wie dies schon CALBERLA angab,

manchmal in leicht ungleiche Hälften. Die Umdrehung des Eies ändert an dieser Erscheinung für dieselbe Hälfte nichts. Auf Tafel XIV, Fig. 60 ist ein solches Ei mit dem Prisma gezeichnet. Letzteres Ei ist ein solches von *Petromyzon fluviatilis*, das in Chromsäure gehärtet war.

- 2) Ein Unterschied in den Größenverhältnissen der einzelnen Furchungskugeln spricht sich hier und da noch deutlicher im Vierzellenstadium aus und bleibt dieser Unterschied ebenfalls bei der Umdrehung des Eies für dieselben Zellen bestehen. Zwei Beispiele, die in Fig. 61 und 62 gezeichnet sind, lassen das Größenverhältnis deutlich erkennen. Fig. 62 stammt von einem Ei des *Petromyzon Planeri*, Fig. 61 von *Petromyzon fluviatilis*. Beide Figuren sind mit derselben Vergrößerung (36:1) gezeichnet, doch ist jenes mit Alkohol, dieses mit Chromsäure und Alkohol behandelt. In letzterem liegt das größere Element oben, im ersteren seitlich, wenn beiden Eiern eine gleiche Stellung gegeben wird. Es soll damit nicht behauptet werden, dass dies ein beständiger oder charakteristischer Unterschied zwischen beiden Species sei.
- 3) Im Vierzellen-Stadium zeigen sowohl die Eier von *Petromyzon fluviatilis*, als auch diejenigen von *P. Planeri* eine deutliche Brechungslinie (*b*); die Brechungslinie des unteren Pols hatte, sofern sie überhaupt gut ausgeprägt war, eine senkrechte Stellung zu der des oberen.
- 4) Auffallend waren mir ferner die konstanten und zahlreichen Furchenbrechungen späterer Stadien. Es tritt diese Erscheinung sehr deutlich in den Figuren 63 und 65 hervor. Erstere stellt ein weiter gefurchtes Ei in dorsaler, letztere dasselbe Ei in ventraler Ansicht dar. Wenn schon die obigen Figuren der Viertheilung mit den von M. SCHULTZE 1855 gegebenen Abbildungen nicht mehr übereinstimmen, so ist dies noch mehr der Fall mit diesem späteren Stadium. Nichts erinnert hier an jene durchlaufenden Meridianfurchen und Äquatoralfurchen, wie sie die in jeder anderen Beziehung so treffliche Arbeit von M. SCHULTZE enthält. Seine Abbildungen von der Furchung des *P. Planeri* können aber nur als eine schematisirte Darstellung gelten, wie dieselbe auch vom Frosch seither üblich war, in Bezug auf welchen M. SCHULTZE später (1866) die richtigen Verhältnisse erkannte. Schon die Gegenwart einer Brechungslinie im Vierzellenstadium lässt schließen,

dass die nächsten Theilungen sich in ähnlicher Weise vollziehen werden, wie dies vom Frosch und vom Wassersalamander (*RUSCONI*) nunmehr feststeht.

- 5) Aus welcher Zahl von Zellen die in der Furchung vorangeschrittene obere Eihälfte im vorliegenden Stadium (Fig. 63) bestehe, lässt sich der unscharfen Grenzen wegen nicht sicher angeben. Die Zählung ergibt etwa 16 Zellen als Bestand des kleinzelligen Feldes, das von einem Kranze etwas größerer Zellen zunächst umschlossen wird. Die Zellen jenes Feldes sind nicht alle gleich groß. Zwei Zellen von länglicher Form, die in gerader Linie neben der Mitte des Feldes liegen, lassen durch eine ihre Länge halbirende Einschnürung erkennen, dass sie am Abschluss der Protoplasmatheilung stehen. Die ventrale Ansicht desselben Eies (Fig. 65) zeigt an der Stelle des Pols eine ansehnliche Zelle gelagert (*c*), welche von fünf sie an Größe noch etwas übertreffenden Nachbarzellen begrenzt wird. In die zwischen jenen fünf Zellen befindlichen Furchen treten von außen und oben sofort andere Zellen mit zugespitzten unteren Enden ein, so dass jene Furchen sich dorsalwärts in zwei Äste gabeln. Von durchlaufenden Meridianfurchen kann also nicht die Rede sein. Die in jedem Beobachter übrigens fast konstant hervortretende Neigung, ein Ei sich durch totale Furchen beständig weiter zerlegt zu denken, bedarf ihrer Eigenthümlichkeit halber noch einer Bemerkung. Es ist, als ob sich darin trotz ihrer Unrichtigkeit dennoch ein tieferer Sinn unbewusst ausspreche, jener nämlich, dass das Ei als Ganzes die Furchung beherrsche. In der That drückt jene unbewusste Methode der Zerlegung diesen Sinn auf das Einfachste aus.

Eine Seitenansicht desselben Eies giebt Fig. 64. Die Art und Weise, in welcher die Zellen überall, wo die Gelegenheit sich bietet, in Räumen zwischen den Enden zweier anderer Zellen sich einkeilen, so dass nach allen Richtungen zickzackförmig gebrochene Furchen entstehen, findet sich hier aufs schönste ausgeprägt.

- 6) In mehrfacher Hinsicht belehrend erscheinen meridiane Schnitte durch Eier derjenigen Stufe, die so eben geschildert wurde (Fig. 46). Die Substanz des Eies, das im Innern eine ansehnliche Furchungshöhle birgt, deren Decke nur etwa ein Dritttheil der Mächtigkeit des Bodens besitzt, ist durch eine

große Zahl radialer Spalten, die den Zellenzwischenräumen entsprechen, aufs schönste gegliedert. Die senkrechte Stellung der Spalten zur Oberfläche tritt dabei sehr klar hervor. Da die meisten nichts Anderes sind als die in ihrer vollständigen Tiefe sich uns darbietenden zahlreichen Breitenfurchen, so ergiebt sich für deren richtige Auffassung hier ein treffliches Beispiel. Ein ähnliches Bild aus etwas früherer Stufe lieferte M. SCHULTZE von P. Planeri, das ich seiner Bedeutung und der Vergleichung wegen der obigen Abbildung beifüge (Fig. 67). Auf der rechten Seite der vorhergehenden Figur tritt eine fast horizontal streichende Furche in leichtem Bogen gegen eine andere, von unten nach oben und innen gerichtete Furche, statt wie letztere und die übrigen direkt in die Furchungshöhle zu münden. Es erinnert dies Verhältnis ganz an zahlreiche oberflächliche Furchenbilder vom Frosch, die oben mitgetheilt wurden. Ein schmales Element der Decke der Furchungshöhle ist durch eine concentrische Furche in zwei Zellen getheilt worden.

Das entsprechende Bild vom Frosch bei minder vorgeschrittener Substanzzerklüftung giebt Taf. XII Fig. 40.

Es bedarf kaum der Erwähnung, dass, wie die vorhergehenden, so auch die von Petromyzon gegebenen Abbildungen sämtlich von möglichst sorgfältigen Prisma-Aufnahmen herrühren.

Aus diesen Abbildungen, ihrer Beschreibung und Beurtheilung ergiebt sich sonach, so weit überhaupt das vorhandene Material es gestattet, eine wesentliche Übereinstimmung mit den Verhältnissen, wie ich dieselben vorher vom Frosch geschildert habe.

C. Über die Furchung von *Gobius*¹.

Meine Untersuchung über die Furchung des *Gobius*-Eies steht im Dienst derselben allgemeinen Fragen über die Entwicklung des Protoplasma, wie die vorausgehenden Objekte. Sie wählt aus dem großen Umfang, welchen das Gebiet der Furchung besitzt, nur die-

¹ Den Besitz dieser *Gobius*-Eier verdanke ich meinem Freunde und Kollegen CARL CHUN, am zoolog. Institut zu Leipzig, welcher dieselben während seines ersten Aufenthaltes in Neapel zu sammeln Gelegenheit hatte. Ich unterlasse es nicht, ihm hierfür an dieser Stelle freundlichen Dank zu sagen.

jenigen Theile aus, welche zu jener Aufgabe in Beziehung stehen. Sie will kein Bild entwerfen von der Gesamtheit der Furchungserscheinungen bei den Knochenfischen und sucht nicht auf die Lösung jener zahlreichen, an und für sich wichtigen Specialfragen hinzuwirken, welche die Forschung gegenwärtig bei den Knochenfischen vorzugsweise in Anspruch nehmen. Nichtsdestoweniger hat sich eine große Menge von Schnittpräparaten als nothwendig herausgestellt, welche sich über die verschiedensten Stadien theils dieses, insbesondere anderer Knochenfische erstrecken. Hier Alles ausscheidend, was meiner nächsten Aufgabe fern liegt, hoffe ich bei anderer Gelegenheit das hier Übergangene nachholen zu können.

Die Furchung der Knochenfische wurde aus dem Grunde in den Bereich dieser Untersuchung gezogen, weil sie, abgesehen von der meroblastischen Art des Eies, in mehrfacher Hinsicht zu dem Ei des Frosches im Gegensatze steht. Die Furchung des Frosches musste von Anfang an als das wichtigste Objekt für die Erreichung des vor dem Auge schwebenden Zieles betrachtet werden. Im Gegensatze hierzu durfte auch ein solches Objekt neuer Prüfung nicht entgehen, welches die ungünstigsten Aussichten erwarten ließ. Beide mussten gegen einander abgewogen werden. Es hätten noch andere Formenkreise Anschluss finden können. Alle anderen stehen aber dem ohnedies schon so außerordentlich weit verbreiteten Formenkreis des Frosches näher oder lassen sich leichter an denselben in den hier wichtigsten Beziehungen anschließen, als jener der Knochenfische.

Die mir zu Gebot stehenden Eier des *Gobius pisc.* umfassen sämtliche Stadien der Furchung. Sie sind theils in Pikrinschwefelsäure, theils in Osmiumsäure oder Chromsäure und Alkohol gehärtet worden. Ein Theil wurde der Behandlung mit salpetersaurem Silber unterworfen und gab eine Reihe höchst zierlicher Bilder.

Erstes Ei (Fig. 43).

Fig. 43 zeigt nahezu in oberer Polansicht ein Ei, an dessen Keimhügel die erste Furche sichtbar ist. An diesem Ei tritt eine deutliche Ungleichheit beider Hälften des Keimhügels hervor. Der obere Rand der Figur entspricht zugleich dem Außenrand des Keimhügels. Die Wölbung des letzteren ist stark konvex, was an der Zeichnung nicht bemerkt wird. An anderen Eiern desselben Stadiums ist die Ungleichheit beider Hälften geringer oder fehlt.

Zweites und drittes Ei (Fig. 44 und 45).

In beiden Figuren sind Eier dargestellt, deren Keim zwei neue Furchen enthält, die auf der älteren, hier in horizontaler Richtung laufenden, senkrecht stehen. Die beiden oben gelegenen Zellen stehen gegen die unteren an Ausdehnung zurück, in geringem Grade in Fig. 44, in auffallenderem Grade in Fig. 45. Beide Eier sind mit salpetersaurem Silber behandelt worden. In Fig. 44 tritt in Folge dessen eine eigenthümliche Silberzeichnung in der Polgrube auf, die auch an anderen, eben so behandelten Eiern desselben oder späterer Stadien fast beständig beobachtet wird. Der Silberfaden der ersten Furche läuft nahezu durch die ganze Ausdehnung des Keims ungebroschen hindurch und lässt nur die äußersten Randtheile frei. Die Silberfäden der beiden folgenden Furchen lenken in der Nähe der ersten Furche in starkem Bogen, ohne eine Verdickung zu erfahren, nach entgegengesetzten Seiten in die Richtung der ersten Furche um und fließen mit dem Silberfaden der letzteren zusammen. Sie halten sich dabei an die Ränder der Polgrube. Weist dieses Bild, das ganz typisch, wie gesagt, in den meisten Präparaten wiederkehrt, was man aus der Bedeutung der Silberfäden schließen sollte, auf die Gegenwart von Flüssigkeitsströmen in jenen besonderen Bahnen hin? Ich will die Frage hier nicht weiter erörtern.

Viertes, fünftes und sechstes Ei (Fig. 46, 47 und 48).

Der Keim von Fig. 46 erscheint in acht Zellen zerlegt. Er hat die Form eines Rechtecks mit abgerundeten Ecken. Die Längenausdehnung verhält sich zur Quere etwa wie 33 : 25. Das Ei war in Osmiumsäure gehärtet worden. Die Längsfurche zeigt mehrfache Brechungen. Die vier oberen Blastomeren besitzen zusammen eine etwas geringere Flächenausdehnung, als die vier unteren. Jedes einzelne Blastomer hat seine Hauptausdehnung in querer Richtung. Bringt man die Brechungen in Wegfall, so stehen die queren Furchen senkrecht auf der Längsfurche. Das langgestreckte Ei der Fig. 45 bekundet durch seine Form eine Übergangsstellung in das vorliegende Stadium. In Folge dieser Längsstreckung, welche auf Kontraktion des Protoplasma beruht, ist auch das Verhältnis der neuen Furchen 1—4 zum Keimrand ein anderes, als es ohne diese Längsstreckung vorliegen würde. Die Winkel, welche die neuen Furchen zum Außenrand des Keimes bilden, erfahren dadurch eine bedeutende Vergrößerung, eine Annäherung an rechte, wie es eben die rechteckige Form des ganzen Keimes mit sich bringt.

Die neuen Furchen 1—4 erscheinen als Parallelfurchen zu der ersten Furehe. Sie erinnern in dieser Anordnung und überhaupt im Verhalten des ganzen Keimes lebhaft an die obere Eihälfte des Frosches, wenn letztere die auf Taf. XII Fig. 35 und 36 abgebildete Form und ihr Furchennetz besitzt. Es ist die Analogie eine gewiss überraschende und bereits oben gewürdigt worden. Die entsprechende Form des Furchennetzes beim Frosch kann man nicht als Ausnahme, immerhin aber als ein selteneres Vorkommnis betrachten gegenüber jener, in welcher der Polabstand der oberen Enden der neuen Furchen ein geringerer ist. Was nun bei dem Frosch ein selteneres Vorkommnis, erscheint hier und überhaupt bei den Knochenfischen als Regel. Man kann dem zufolge auch behaupten, die neuen Parallelfurchen des Knochenfischkeimes sind in ihrer Beziehung zum Frosch so aufzufassen, dass die Gewinnung eines großen Polabstandes ihrer polaren Enden bei ihnen zur Norm geworden ist.

Die Beobachtung der bedeutenden Längsstreckung des Keims bei der Achttheilung machte schon RUSCONI am Ei von *Tinea*. Ich gebe die betreffende zierliche Abbildung in Fig. 52 wieder.

Nicht selten wölbt sich die gestreckte, einmal der Länge, dreimal der Quere nach zerklüftete Platte in stark gekrümmtem Bogen über den unterliegenden Theil des Eies hinweg (s. Fig. 47). Der letztere, den Nahrungsdotter bildend, wölbt sich, wie Schnitte lehren, entsprechend in die Höhlung der Keimplatte vor und berührt dieselbe meistens an allen Punkten.

Ein Silberbild dieser Stufe, in ihrem Übergang zur folgenden, gewährt Fig. 48. Die einzelnen Silberlinien haben die oben erwähnten Formverhältnisse und zeigen einen eigenthümlichen Wechsel in der Richtung ihrer Einmündungstrecken. Sämmtliche quere Silberlinien lassen einen mehr oder minder breiten Saum des Keimes frei.

Siebentes und achttes Ei (Fig. 49 und 50).

Nicht in allen Fällen besteht das Furchennetz dieses Stadiums durchgehends aus rechtwinkelig sich kreuzenden Linien. Ausnahmsweise kommt auch eine Furehe vor, welche einen mehr radialen Verlauf gegen den Mittelpunkt des Keims, den Keimpol, besitzt. Einen solchen Fall sehen wir in Fig. 49. Die neue Furehe 1 hat den regelmäßigen Verlauf, die Furehe 2 aber wendet sich vom Keimrand, von dem sie entspringt, gegen den Mitteltheil der ersten Keimfurehe, ohne letztere schon ganz zu erreichen. Die Furchen 3 und 4 sind wieder Parallelfurchen der gewöhnlichen Art.

Der vorliegende Keim ist breiter als die vorher erwähnten derselben Stufe. Er steht auf dem Übergang zur folgenden Stufe, auf welcher die Theilung der quergestreckten Blastomeren schon vollendet ist.

Der in Fig. 50 gezeichnete Keim hat etwas verwickeltere Verhältnisse. Es ist fraglich, ob man den Keim, welcher der vorausgehenden Figur zu Grunde liegt, der radialen Furche wegen schon für einen pathologischen halten darf. Leider ist der weitere Verlauf der Entwicklung nicht bekannt. Den Keim Fig. 58 aber wird man ohne Weiteres für einen pathologischen erklären. Der Unterschied vom vorhergehenden beruht indessen nur darauf, dass in ihm statt einer radialen Furche deren zwei zur Ausbildung gelangt sind. So entstehen Zweifel an der Pathologie desselben. Die linke Hälfte des Keims verhält sich normal; auch die vier Blastomeren der rechten Hälfte erscheinen äußerlich durchaus rein und unverletzt. In der Beurtheilung dieses Keims schiebe ich die Veranlassung der bestehenden Modifikation ausschließlich dem radialen Verlauf der neuen Furche 3 zu. Sie schnitt auf den polaren Theil der alten Furche *a* ein. So entstand ein keilförmiges Blastomer *k*. Nachfolgende Kontraktionen des Keims mussten nun nicht allein den oberen Theil der alten Furche *b* dislociren, sondern eben so, doch in geringerem Grade, die rechts gelegene Hälfte der alten Furche *a*. Hätten die Furchen 1 u. 2 ebenfalls radialen Verlauf gewonnen, so würde eine Form des Furchennetzes entstanden sein, welche bei dem Frosche die Regel bildet. Ein solcher Fall könnte wohl einmal zur Beobachtung gelangen. Es ist auch nicht abzusehen, warum nicht einmal die Furchung des Fisches der des Frosches ähnlich werden könne, da wir doch wissen, dass die Furchung des Frosches die des Fisches nachahmen kann, ohne in pathologische Endformen auszulaufen (Fig. 35 und 36).

Neuntes und zehntes Ei (Fig. 51 und 53).

Das Ei ist mit Osmiumsäure gehärtet worden. Der Keim zeigt 16 Blastomeren, welche in ihrer Gesamtheit eine nahezu quadratische Platte bilden. Die vier mittleren, von einem Kranze von Randzellen umsäumten Stücke springen in diesem, wie in anderen, doch nicht in allen Fällen über die umgebende Fläche hügelartig vor und unterscheiden sich von den Randzellen auch durch eine etwas hellere Färbung. Diese Übertagung kann einen sehr auffälligen Grad annehmen, so dass jene vier Zellen, zumal bei Seitenansicht des Eies

(Fig. 53), wie ein besonderes Gebilde erscheinen. Denn sie erscheinen gleich Abschnürungsprodukten des übrigen Keims. In späteren Stadien verschwindet diese Erscheinung wieder, der Hügel tritt zurück, zahlreichere Centralzellen treten auf, diese aber sind ihrerseits immer umsäumt von einer flachen Randschicht, als einem Rest der ursprünglichen Randschicht, von der sich neue Zellen abgeschnürt und den vier ersten Centralzellen beigeesellt haben. Auf diese Weise kommt es bei *Gobius*, so viel ich aus meinem Material auf Grund von Schnittserien ersehen kann, zur Bildung jener Schicht, die als Plasmodium, *Couche intermédiaire*, sekundäres Entoderm etc. bekannt ist. Eine vom Beginn der Furchung an als untere Keimschicht auftretende kernhaltige Protoplasmamasse, welche z. B. bei den Salmoniden so deutlich als Plasmodium des Keimes, oder sagen wir als primäres Entoderm auftritt, fehlt meinen Präparaten über *Gobius*.

Man konnte daran denken, dass unterhalb des erwähnten Hügels sich eine mächtige Höhle befinden werde. Dies ist jedoch nicht der Fall, der Nahrungsdotter drängt sich kuppenförmig vor bis nahe zur Unterfläche des Keimes, wie Schnitte lehren; oder er berührt die Unterfläche des Keimes vollständig.

Elftes Ei (Fig. 54).

Die Figur stellt ein Ei mit weiter durchfurchtem Keim dar, welches zur Umwachsung des ovalen Nahrungsdotters sich anschickt. Die Randschicht (*r*) besteht aus einer einfachen Lage deutlicher Zellen, deren Seiten sämtlich in der Richtung von Meridianen verlaufen. Aus der früheren mehr quadratischen Begrenzung dieser Randschicht (s. Fig. 59) ist nunmehr eine kreisförmige Begrenzung, aus den sich kreuzenden Reihen von Parallelfurchen sind, was insbesondere die Randschicht betrifft, Meridian- oder Längsfurchen geworden. Eine Unterscheidung der früheren Furchen am übrigen Keim ist nicht mehr möglich. Die Zellen besitzen, von der Oberfläche betrachtet, fünf- und sechsseitige Begrenzungslinien. Ihre Außenflächen springen mit leichter Wölbung über die Gegenden der vorhandenen Furchen vor.

Zwölftes Ei (Fig. 55).

Eier der vorher beschriebenen Stufe, in meridiane Schnitte zerlegt, geben Bilder, wie das hier vorliegende. Der Keim ist in der Mitte dreischichtig, schärft sich gegen den Rand hin zu, zeigt hier nur zwei Zellenlagen und läuft mit einer einzigen Zellenlage, der

Randschicht (*r*) aus. Der Keim hebt sich in diesem Falle vom Nahrungsdotter leicht ab und giebt so Veranlassung zur Bildung einer flachen Höhle. Eine eigentliche Furchungshöhle im Innern des Keims kommt bei *Gobius* nicht vor. Eben so fehlt hier, wie erwähnt, das unter dem gefurchten Theil des Keims in anderen Eiern von Knochenfischen sich hinerstreckende Plasmodium; es ist vorläufig durch die Randschicht (*r*) vertreten. Den Ursprung des Plasmodium hier weiter zu verfolgen, ist nicht meine Absicht. Das Vorkommen ausgedehnter Plasmodien bei den Knochenfischen hat aber allerdings zu meiner Aufgabe einen innigen Bezug und aus diesem Grunde muss ihrer an dieser Stelle gedacht werden. Fig. 57 zeigt uns ein frühes Stadium des Plasmodium vom Lachs. Unterhalb des durchfurchten Theiles des Keimes erstreckt sich eine mächtige Lage ungefurchten, zur Zeit noch mit spärlichen Kernen versehenen Protoplasmas (*Pl*). Diese Lage ist in der Mitte am dicksten, läuft randwärts schmal zu und überragt mit diesem Theil ein wenig den durchfurchten Theil des Keims. Unterhalb dieser Lage befindet sich der Nahrungsdotter des Eies, zwischen dessen kugelige Elemente nur schmale Fortsätze des Protoplasma eindringen. Es würde unrecht sein, dieses Plasmodium nicht zum Keim zu rechnen, weil es nicht gefurcht, d. i. in Abschnitte zerlegt ist. Die geläufige Ansicht geht allerdings dahin, dasselbe nicht zum Keim zu rechnen, sondern diesem als etwas Fremdes gegenüber zu stellen. Gleichwohl ist dieses Plasmodium nichts Geringeres, als der nicht gefurchte Theil des Keimes selbst, dessen anderer Theil in Abschnitte zerlegt wurde. Der nicht gefurchte Theil ist eine einzige, mit vielen Kernen versehene Zelle. In unserer Figur befindet sich zwischen beiden Theilen des Keimes eine kleine, nicht etwa durch den künstlichen Ausfall einer Zelle hervorgebrachte Höhle (*H*), vielleicht die Furchungshöhle. Theils auf Grund seines Verhältnisses zu der Höhle und dem überliegenden gefurchten Keimtheil, theils in Folge seiner späteren Leistungen gebührt dem Plasmodium des Keims wohl auch der Name primäres Entoderm. Von der Höhle aus dringt ein mit größeren Körnchen versehener Fortsatz keulenförmiger Art (*L*) in das Plasmodium eine gewisse Strecke weit vor. Diese Bildung erinnert auf den ersten Blick ein wenig an die Latebra der Vögel, so viele sonstige Verschiedenheiten vorhanden sind. Zahlreiche Körnchen finden sich im Innern.

Über die Abkunft des Plasmodium hat kürzlich C. K. HOFFMANN¹

¹ Zur Ontogenie der Knochenfische, Amsterdam 1881.

sich ausführlich ausgesprochen. In dieser Beziehung ihm zustimmend, bestreite ich dagegen die Berechtigung, das Plasmodium, wie auch er es thut, als Nichtkeim dem Keim gegenüber zu stellen; nur den gefurchten Theil des Keims glaubt dieser Forscher als Keim betrachten zu dürfen. Denn abgesehen von dem Fehlen der Zerlegung in Abschnitte besitzt das Plasmodium Alles, was auch dem zerlegten Theil des Keimes zukommt, Kerne und Protoplasma. Jener Mangel an Zerlegung ist außerdem nur ein transitorischer, wenn auch verhältnismäßig lange dauernder. Endlich ist auch das Plasmodium am Aufbau des Körpers betheilt. Auf die Zerlegung in Abschnitte ist also kein so großes Gewicht zu legen, als eine befangene Neigung es zu thun gewöhnt ist. So gut der nicht zerlegte Theil eines Apfels doch auch einen Apfeltheil darstellt, eben so gut ist das Plasmodium ein echter Theil des Keims und er wäre es, selbst wenn er von jeder Leistung ausgeschlossen werden würde. Der gesammte Keim der Knochenfische zerfällt hiernach in einen cellulären und in einen plasmodialen Theil, während eines ausgedehnten Entwicklungszeitraums.

Das Plasmodium besitzt anfänglich seine größte Dicke in der Mitte. Sehr frühzeitig aber verschiebt sich die Masse in centrifugaler Richtung, so dass ein dünner Mitteltheil und ein gewulsteter Randtheil zur Ausbildung gelangt. Das Plasmodium verhält sich hierin ähnlich dem cellulären Theil des Keims, ja es geht ihm der Zeit nach in dieser Erscheinung voran. Gar nicht selten indessen bemerkt man nach geschehener Ausbildung des verdickten Randtheils noch in dem dünnen Mitteltheil einen verdickten Pfropf plasmodialer Beschaffenheit gegen den Nahrungsdotter vordringen, einen Rest der ursprünglichen Anlage.

Die Kernvermehrung geschieht anfänglich, wie ich am Lachskeim entsprechend den Angaben von HOFFMANN an andern Eiern finde, nach dem Typus der indirekten Kerntheilung. Es sind die gewöhnlichen karyokinetischen Figuren zu beobachten; Kerne und Theilungs-Figuren sind im Übrigen klein. Später wachsen die Kerne zu den bekannten großen Bildungen heran und erreichen die mannigfaltigsten Formen. Von runden und ovalen Elementen abgesehen, sind noch spindelförmige, gelappte, selbst verästelte Formen zu unterscheiden. Am eigenthümlichsten sind die letzteren und können sich die Fortsätze verschiedener Kerne mit einander verbinden. Die so umgewandelten Kerne theilen sich nicht mehr durch Karyokinese, sondern durch einfache Abschnürung und Sprossenbildung. Ich muss

dies daraus entnehmen, dass es mir in späteren Stadien nie gelang, trotz eifrigen Nachsuchens, die bekannten karyokinetischen Figuren wahrzunehmen, während viele erhaltenen Bilder für das Auftreten der direkten Theilung und Sprossenbildung sprechen.

Seltsamerweise sind diese Kerne von mehreren Seiten als Zellen in Anspruch genommen worden. Verästelte Kerne giebt es auch anderwärts, und da es nicht schwer ist, die früheren Zustände dieser Bildungen und ihren allmählichen Übergang in andere Formen aufzufinden, so können gar keine Zweifel an der Kernnatur derselben mehr bestehen.

Über die Kerntheilungs-Figuren des cellulären Keimtheils habe ich noch zu bemerken, dass die Elemente der Kernplatte vom Lachs und Forelle während der Furchung nicht selten in globulären Formen auftreten. Es ist eine Gruppe von Bläschen, statt einer Gruppe von Schleifen oder Körnern vorhanden. Die Bläschen können zusammenhängen oder auch von einander isolirt sein. Das Stadium der Karyokinese, in welchem sie auftreten, ist dasjenige der schon weit aus einander gewichenen Kernplattenhälften; im Stadium der Kernplatte selbst habe ich nur Körner oder kurze Fäden gesehen; die Bläschen gehen demnach aus letzteren allmählich hervor. Trifft man auf Schnitten die Bläschen allein, so glaubt man einen maulbeerförmigen Kern oder eine Gruppe von Kernen vor sich zu sehen, bis eine genauere Prüfung uns belehrt, dass wir umgewandelte Kernplattenelemente vor uns haben. Sie stellen innerhalb einer Zelle endlich einen einzigen neuen Kern dar, der die Spuren seiner Entstehung aus einzelnen Bläschen oft noch deutlich in seiner ausgebuchteten Form an sich trägt. Eine Erläuterung dieser Verhältnisse giebt Fig. 57 und 58.

Worauf sich unsere Aufmerksamkeit ferner noch am Keim des Gobius (Fig. 55) zu richten hat, das ist die gewölbeartige Lagerung der Blastomeren, insbesondere der äußeren und inneren Schicht des Keims. Mit anderen Worten: die Substanz des Keims zeigt sich besonders deutlich in ihren Grenzschichten radial gegliedert; die Schichten selbst zeigen die concentrische Gliederung an. So haben sich also in den gegenwärtig vorliegenden Merkmalen der Randschicht des Keims, in Verbindung mit der fortschreitenden Zerklüftung des übrigen Keims allmählich Verhältnisse herausgebildet, deren genauere Würdigung uns alsbald zu beschäftigen haben wird. Anfangs unüberwindlich scheinende Schwierigkeiten entgegenstellend nahm der spröde Stoff auch bei den Knochenfischen schließlich ver-

traute Formen an, wie sie vorausgesetzt werden mussten. Mit diesen Formen ausgestattet, eilt der Keim seinen späteren Stadien rastlos zu. In diesen werden wir ihm in der Folge noch begegnen. Zuerst aber liegt es uns ob, die Vergleichung zwischen der Furchung des Gobius und derjenigen des Frosches genauer, als es bis jetzt geschehen konnte, aufzunehmen.

D. Vergleichung der Furchung des Gobius mit der des Frosches.

Die Furchung des Gobius stimmt, wie schon erwähnt, in Bezug auf die Verwendung verschiedener Furchensysteme zur Zerklüftung der Substanz mit den von den übrigen Knochenfischen bekannten Verhältnissen überein. Unter einem Furchensystem verstehe ich eine zusammengehörige Gruppe von solchen Furchen, welche in ihren wesentlichen geometrischen Beziehungen zu dem Ei mit einander übereinstimmen.

Die verschiedenen, bei den Knochenfischen in Anwendung gebrachten Systeme können nur theilweise als dieselben bezeichnet werden, die am Ei des Frosches untersucht worden sind. Es sind deren bei letzteren drei, das System der Längenfurchen, das der Breiten- und das der concentrischen Furchen. Nicht alle drei Systeme lassen sich bei Gobius nachweisen. Hier ist es eine Scheibe, bei den Amphibien aber eine Kugel, welche der Zerklüftung unterliegt. Man könnte denken, dass hierin der alleinige Grund enthalten sei, der den Unterschied bedinge. Indessen ist dies nicht der Fall, da in andern Fällen bei sich furchenden Scheiben Breitenfurchen, auf die es nämlich hier ankommt, zur Ausbildung gelangen. Die Ursache des Mangels an Breitenfurchen bei den Knochenfischen ist vielmehr in der besonderen Anordnung des Längsfurchensystems zu erblicken, welche Breitenfurchen entbehrlich macht. Wir sehen die Richtigkeit dieser Annahme dadurch bestätigt, dass diejenigen Fälle von Furchung der oberen Eihälfte des Frosches, welche genau den Typus der Knochenfische nachahmen, ebenfalls in der ganzen Ausdehnung des nachahmenden Theils der Breitenfurchen völlig entbehren.

Nach KUPFFER¹ würde zwar auch bei Knochenfischen eine Äquatorialfurchung vorkommen. Es ist dies jene Einschnürung, welche das Plasmodium von dem sich furchenden Theil des Keims scheidet. Was aber den sich furchenden Keim betrifft, so fehlen ihm die

¹ Laichen und Entwicklungsgeschichte des Ostseeherings.

Breitenfurchen aus dem angegebenen Grunde überall, wo jene besondere Anordnung der Längsfurchen stattfindet.

Worin diese besondere Anordnung besteht, wurde bereits bei der speciellen Schilderung aus einander gesetzt; es bedarf also hier nur einer kurzen Zusammenfassung. Die beiden ersten Furchen des Knochenfisch-Eies, von welchen die zweite sich bekanntlich aus zwei Furchen zusammensetzt, durchkreuzen einander rechtwinkelig und zwar liegt der Mittelpunkt, der Keimpol, oft deutlich excentrisch. Die folgenden Furchen treten in der Form sogenannter Parallelfurchen auf, die einen parallel der ersten, die andern parallel der zweiten Furche. Jede einzelne der Parallelfurchen ist wieder aus besondern Furchen zusammengesetzt. Es ist aus früheren Bemerkungen klar, dass hier Veranlassung zu Brechungen der Furchen gegeben ist, die denn auch nicht ausbleiben, in der Regel aber keine hohen Werthe annehmen. Die beiden Reihen von Parallelfurchen durchkreuzen sich und die beiden ersten Furchen ihrer Lage gemäß also ebenfalls rechtwinkelig. Jenseits desjenigen Stadiums, in welchem der Keim in 16 Blastomeren getheilt ist, lassen sich so regelmäßig durch die ganze Länge oder Breite des Keims durchlaufende Furchen nicht mehr nachweisen, sondern die anscheinenden Totalfurchen werden, wie man sich ausdrückt, unregelmäßig.

Welche Bedeutung kommt nun zunächst jenen Parallelfurchen zu? Berücksichtigt man die den Parallelfurchen vorausgehenden karyokinetischen Figuren in ihrem gegenseitigen Lagenverhältnis zu den vier vorhandenen Blastomeren, so ist dies Lagenverhältnis einer Beobachtung von C. K. HOFFMANN an dem Keim von Julis zufolge¹ ein anderes, als man es zu finden erwarten möchte. Die Längsachsen der vier auf gleicher Ausbildungsstufe befindlichen Kernspindeln stehen hier nämlich senkrecht zu dem Mittelpunkt der Keimoberfläche und parallel der letzteren; sie haben also tangentielle Richtung. Nach geschehener Zelltheilung haben nichtsdestoweniger die nunmehr vorhandenen acht Blastomeren die den Knochenfischen gewöhnliche Lage; doch konvergiren die vier neuen Parallelfurchen mehr als gewöhnlich gegen die Mitte der Keimoberfläche.

Die Kernspindeln der acht Blastomeren sind mit ihren langen Achsen radial angeordnet. Die einzelnen Theilungsebenen dieser Kernspindeln aber entsprechen keineswegs der wirklichen Lage der in der Folge aufgetretenen Furchen. Denn vier central gelegene

¹ Zur Ontogenie der Knochenfische. Taf. IV Fig. 4 u. 5.

Zellen sind umgeben von einem fast radial aufgereihten Kranze der übrigen 12 Zellen.

Bezieht man dagegen die Parallelfurchen auf die schon vorhandenen älteren Furchen, so giebt uns der Frosch mit seinen analogen Fällen hierüber deutlichen Aufschluss. Wir haben in den Parallelfurchen Längsfurchen mit großem Polabstand der polaren Enden zu erblicken. Dieser Polabstand kann ausnahmsweise bei den Knochenfischen sich verringern: die betreffende Furche geht dann in eine der beim Frosche gewöhnlichen modificirten Längsfurchen über. Der Polabstand der beim Frosche üblichen Längsfurchen kann sich hier und da etwas vergrößern; es tritt der Knochenfischtypus beim Frosch auf. Man kann also die Parallelfurchen der Knochenfische und Batrachier als Längsfurchen mit großem Polabstand betrachten, eine Auffassung, die durch das oben erwähnte Lagenverhältnis der karyokinetischen Achsen wesentlich unterstützt wird.

Zwei sich kreuzende Reihen von Parallelfurchen bringen nun dieselbe Wirkung auf die Zerklüftung der Substanz hervor, wie zwei Reihen von Furchen, die aus Meridian- und Äquatoralfurchen bestehen. Man erkennt dies am deutlichsten, wenn man die Meridianfurchen an beiden Polen in Gedanken so weit aus einander zieht, dass sie einander parallel werden. Wir haben alsdann in diesen letzteren eine Reihe von parallelen Furchen, eine zweite Reihe, welche die andere unter rechtem Winkel kreuzt, in den Äquatoralfurchen. Hat man also bereits zwei sich unter rechten Winkeln kreuzende Reihen von parallelen Furchen, so brauchen wir keine Äquatoralfurchen mehr, es genügen jene. Wollte man auf Grund dieses Verhältnisses behaupten, die eine von den beiden parallelen Furchenreihen der Knochenfische (und hier und da der Batrachier) gehöre dem Meridian- oder Längssystem, die andere aber dem Äquatorial- oder Breitensystem an, so wäre dieser Meinung vom Standpunkt des Erfolges aus nichts entgegen zu halten.

Das konzentrische System von Furchen, das zu betrachten nur noch übrig bleibt, ist beiden Formen, den Knochenfischen und Batrachiern gemeinsam. Man vergleiche in dieser Beziehung die Fig. 55 u. 57, Taf. XIII, vom Gobius und Lachs und Fig. 41, Taf. XII, vom Frosch. Allen diesen Systemen von Furchen kommt die wichtige Eigenschaft zu, sich unter einander in rechten Winkeln zu durchschneiden. Selbst da, wo der Zulassung dieser Eigenschaft nach den früheren litterarischen Angaben die meisten Schwierigkeiten entgegenstanden, bei den bisher als reine Meridianlinien irrthümlich aufge-

fassten Längsfurchen des Frosches, ergab sich in der nachgewiesenen Polflucht der oberen Enden der Längsfurchen eine Richtung auf dasselbe Ziel. Es fehlte andererseits nicht an Ausnahmen; so münden die seltneren Parallelfurchen der oberen Eihälfte des Frosches ursprünglich mit etwa 45° Neigung in die erste Breitenfurchen ein.

Bis hierher handelte es sich vor Allem um die Beziehungen der verschiedenen Furchensysteme unter sich selbst. Man ist auf den ersten Blick gern geneigt, diesen Beziehungen den Vorrang bei der Betrachtung der Furchen einzuräumen. Aber es giebt noch andere, nicht minder wichtige Beziehungen der Furchen: abgesehen von der inneren Bedeutung der Furchen überhaupt, welche erst im nächsten Abschnitt zur Untersuchung kommen wird, giebt es nämlich noch unverkennbare Beziehungen der Richtung der Furchen zur Oberfläche des sich furchenden Körpers. Man ist auf diese Beziehungen zuerst bei den Pflanzen aufmerksam geworden; insbesondere waren es junge Pflanzenorgane und Embryonen, welche auf das Vorhandensein jener Beziehungen aufmerksam machten. Bei den Pflanzen ist die rechtwinkelige, Schneidung der Oberfläche eine, wenn nicht durchgreifende, so doch äußerst weit verbreitete Thatsache. Wie verhalten sich in dieser Richtung die Thiere? Bestehen bei den Thieren übereinstimmende Verhältnisse? Bleiben wir zunächst bei den sich furchenden Eiern, um allseitige Klarheit zu gewinnen.

Die Richtung der vorhandenen Furchen zur Oberfläche des Eies oder Keimes lässt sich theils aus der Betrachtung der Furchen von der Oberfläche aus, theils an Objekten ansehen, die den inneren Verlauf der Furchen in der Substanz des Eies oder Keimes erkennen lassen, also an durchsichtigen Objekten, insbesondere an Schnitten, die den Verlauf der Furchen offen legen. Es bedarf keiner Erwähnung, dass die concentrischen Furchen, da sie ausschließlich im Innern verlaufen, hier nicht in Frage kommen.

Ich will nun das Hauptergebnis gleich voranstellen, um mich darauf zu dem Einzelnen zu wenden. Es lassen sich, was die Beziehungen der Furchen zur Oberfläche des sich furchenden Körpers betrifft, zwei Grundsätze aufstellen: Der eine lautet dahin, dass bei den Thieren die rechtwinkelige Richtung der Furchen zur Oberfläche des Eies oder Keimes eine außerordentlich häufige Erscheinung bildet. Diese Richtung ist jedoch keine ganz ausschließliche, indem hier und da an demselben Objekt unterlaufend oder an verschiedenen Eiern von Anfang an andere Winkel als rechte, wie es scheint insbesondere solche von 45° , zur Verwendung kommen können.

Der zweite Grundsatz ist der, dass, wenn auch (anfänglich oder mit unterlaufend) andere Richtungen der Furchen zur Oberfläche als rechtwinkelige zur Anwendung gelangten, während des Verlaufs der Furchung und während des weiteren Aufbaues des embryonalen Körpers die rechtwinkelige Richtung der Furchen zur Oberfläche durchaus in den Vordergrund der Erscheinung tritt. Ja eine solche Korrektur der Winkel, um mich so auszudrücken, folgt der ersten nicht rechtwinkelligen Anlage selbst unmittelbar und überraschend auf dem Fuße, wovon zahlreiche Beispiele vorliegen.

Das Ziel der Untersuchung geht, wie nunmehr deutlicher hervortritt, darauf aus, Gesetze der Substanzzerklüftung des Körpers aufzusuchen. Es genügt nicht, die Substanzzerklüftung des Körpers einfach als ein Gegebenes zu betrachten, die Formen der einzelnen Zellen mit verschiedenen Hilfsmitteln darzustellen und zu beschreiben. Wohl jedem Mikroskopiker fielen seit alter Zeit gewisse, beständig wiederkehrende Anordnungsweisen der Zellen in den verschiedensten Organen und Geweben auf. Die Erfahrung hatte ihm gezeigt, dass diese Formen der Anordnung so wenig Zufälliges enthielten, dass er mit einem ziemlichen Grade von Sicherheit selbst Vorausbestimmungen allgemeiner Art an fremden Objekten geben konnte, sofern er dieselben nur als Ganzes vor Augen hatte. Schließlich gewöhnte man sich daran, etwas immer Wiederkehrendes als etwas ganz Selbstverständliches zu halten, das keiner weiteren Erklärung bedürftig sei. Einer Erklärung werth scheint in dieser Verfassung merkwürdigerweise zwar eine etwa wahrgenommene Ausnahme, nicht aber die Regel. So hält man es auch ganz von demselben Gesichtspunkte aus durchaus nicht mehr für befremdlich, ein Organ aus Zellen zusammengesetzt zu finden; man fordert vielmehr eine Erklärung für nicht aus Zellen zusammengesetzte Körper, Organe oder Organeile, z. B. für Plasmodien. Ganz in derselben Weise nahm man also auch die Zellenanordnung in den Organen und Geweben schließlich als etwas Selbstverständliches an, oder man begnügte sich mit der beständigen Wiederfeststellung durch die Nadel, chemische Mittel und das Mikrotom, ohne nach weiteren Gesetzen zu fragen. Am weitesten war man entfernt von einer Würdigung der Form der Zellenanordnungen fertiger Organe oder des ganzen Körpers in Bezug auf ihren Zusammenhang mit dem Ausgangspunkt aller Zellenanordnungen in der Furchung.

Wenden wir uns nunmehr im Einzelnen zu jenen Beziehungen der Richtung der Furchen zur Oberfläche des sich furchenden Körpers,

so gewähren uns am Ei des Frosches und Neunauges ausgeführte Meridianschnitte den gesuchten Aufschluss. Längs- und Breitenfurchen sehen wir in den hierzu gehörigen Figuren 40 und 41, Taf. XII, so wie 66 und 67, Taf. XIV in zum Theil bekannter, aber nicht gewürdigter Weise eine senkrechte Richtung zur Oberfläche oder von ihr weg zur Furchungshöhle einschlagen. Die Kurvenform, die an den längeren Furchen zum Vorschein kommt, erhält so auf einmal auch hier Gewicht und Bedeutung. Es verhält sich damit ähnlich, wie mit jenen besonderen Krümmungen der Furchen auf der Oberfläche des Froscheies, auf die schon oben Rücksicht genommen worden ist.

Dass das quadratische Furchennetz des Keimes der Knochenfische ebenfalls in senkrechter Richtung in die Tiefe dringe, ergibt sich besonders instruktiv an solchen Stellen eines Objectes, in welchen die Furchen theilweise in Kurven verlaufen.

Völlige Rücksichtslosigkeit gegen den Keimrand beobachtet dagegen anscheinend der Verlauf der Parallelfurchen der Knochenfische. Es verhält sich mit ihnen ähnlich, wie mit der Einmündung der entsprechenden Parallelfurchen bei dem Frosche in die erste Äquatorialfurchen. Sie münden bei den Knochenfischen in den Rand der Keimscheibe, der ja als ein Theil der Oberfläche zu gelten hat, bei dem Frosch, so oft überhaupt Parallelfurchen hier vorkommen, in die erste Äquatorialfurchen, in Folge ihrer parallelen Lage zu den ersten Furchen allerdings nicht rechtwinkelig ein. Es wurde aber oben bereits hervorgehoben, dass die Form des in Furchung begriffenen Keimes eine wechselnde sei, wechselnd mit den Theilungsstadien. Der Keim streckt sich in einer zu den betreffenden Parallelfurchen senkrechten Richtung in die Länge und verschmälert sich zugleich; quer auf die Länge erfolgt jetzt die Theilung. Er zieht sich zusammen und streckt sich aus in umgekehrter Richtung, bevor die kreuzenden Parallelfurchen erscheinen. Man könnte hier also mit Grund der Ansicht sein, die Oberfläche komme in diesen Fällen den Furchen selbst entgegen. Sogar bei dem Frosch ist eine Annäherung an dieses Verhältnis zu bemerken und weiß man doch auch schon von der ersten Furche sowohl der Batrachier- als auch anderer Eier, dass derjenige Durchmesser in seiner Ausdehnung steigt, senkrecht auf welchen die Theilung stattfinden wird.

Sicher ist, dass durch diesen Vorgang bei den Knochenfischen der Winkel, welchen eine Parallelfurche zum Keimrand erreicht, sich abstumpft, indem derselbe, ohne jenen Vorgang etwa 45° betragend, nunmehr einem rechten mindestens bedeutend näher gebracht wird.

Man vergleiche in dieser Hinsicht die Figuren 46 bis 51. Taf. XIII, von Gobius. Zahlreiche andere Fälle zeigen den letzteren ganz ähnliche Beziehungen zur Oberfläche. So wurde oben der radialen Anordnung von 12 peripheren Zellen und 4 central gelegenen Zellen bei Julis gedacht. Ein schönes Beispiel solcher Art liefern uns ferner die Bryozoen. Von mehreren Abtheilungen derselben entwirft JULES BARROIS¹ ein Bild, welches von hohem Interesse ist. Ich kann nicht umhin, die Grundzüge desselben hier zu schildern. Die ersten Furchen bei den chilostomen Bryozoen sind zwei Meridianfurchen, welche das gesammte Ei in 4 gleiche Zellen zerlegen. Hierauf folgt eine äquatoriale Furchung: sie giebt zwei Reihen über einander gelagerter Zellen den Ursprung. Es folgen nun, wie bei den Knochenfischen, Parallelfurchen. Die beiden ersten Parallelfurchen sind solche der ersten Meridianfurchung: obere und untere Eihälfte wird davon betroffen. So entstehen 16 Zellen. Die beiden nächsten Parallelfurchen sind solche der zweiten Meridianfurchung. Dadurch sind 32 Zellen zur Ausbildung gekommen. Fig. 59a, Taf. XIII, stellt das 16-Zellenstadium, Fig. 59b das 32-Zellenstadium dar. Bis dahin ist also die Ähnlichkeit mit den Knochenfischen, was das quadranguläre Furchenetz und die Gestaltänderungen des Keimes betrifft, eine große. In dieser Ordnung bleiben jedoch die Zellen nicht lange, sondern sowohl in der oberen als unteren Hälfte treten Veränderungen auf. Es genügt, auf eine Ansicht der aboralen Hälfte aufmerksam zu machen, die sehr merkwürdige Verschiebungen zu Gunsten einer rechtwinkeligen Aufstellung der Zellen erkennen lässt (Fig. 59c). Während also vorher nur eine theilweise Beziehung der Furchung zur Oberfläche in einer vorausgehenden Streckung des Eies zu erkennen war, tritt dieselbe unmittelbar nach geschehener Theilung in aller Vollkommenheit zu Tage.

Hiermit ist schon ein Beispiel gegeben für die Herausbildung einer rechtwinkeligen Sekundärstellung der Furchen zur Oberfläche aus einer primär überhaupt nicht oder nur annähernd rechtwinkeligen Anordnung. In ähnlicher Weise verhält es sich aber auch in unseren früheren Beispielen, so weit eine primär rechtwinkelige Schneidung der Oberfläche fehlte oder nur annähernd vorhanden war. Die auf diesen Punkt ausgehende Untersuchung eines gleichfalls noch in der Furchung begriffenen Knochenfischkeimes (Fig. 55, Taf. XIII) gewährt

¹ Recherches sur l'Embryologie des Bryozoaires. Lille 1877. — Mémoire sur la Métamorphose des Bryozoaires. Ann. des sc. nat. Zool. 1879—1880.

hierüber bejahenden Aufschluss. Die sekundäre Einstellung der angrenzenden Furchen auf dem Keimscheibenrand ist eine rechtwinkelige geworden.

Was die Stellung der Furchen unter sich selbst auf späteren Entwicklungsstufen als den Furchungsstadien betrifft, so geben Oberflächenbilder der massenhaft entwickelten Furchenbrechungen wegen keinen Aufschluss mehr. Eine Berücksichtigung der Achsen, welche die karyokinetischen Figuren neben einander gelegener Zellen besitzen, weist mit Bestimmtheit auf das Bestehen rechtwinkliger Beziehungen der Furchen unter sich selbst hin. Eine größere Zahl von Objekten, die auf dieses Verhältnis untersucht wurden, sind auf Taf. XI (Fig. 13, 14, 15, 19), so wie Taf. XIII (Fig. 55 und 58) abgebildet.

Auf ein interessantes Beispiel des Einflusses der Oberfläche auf die Furchung möchte ich nicht unterlassen noch aufmerksam zu machen. Zwar, wie es scheint, nicht beständig, aber doch unter nicht näher bekannten Umständen theilt sich das langgestreckte Ei von *Sarcoptes cati*, wie LEYDIG abbildete, durch zwei einander parallele Querfurchen zuerst in drei Theile (Fig. 73. Taf. XIV). Es erinnert dies Bild lebhaft an die ersten Furchungsstadien der Eizelle von *Sphaerocarpus terrestris* bei den Pflanzen, deren K. GOEBEL erwähnt.

Welches ist in späteren Stadien, als den bisher von uns untersuchten, das Bild der Furchenstellung? Behält es seinen Charakter bei oder zeigt es Veränderungen? Auf diese, mit Nothwendigkeit sich aufdrängende Frage wird der folgende Abschnitt einzugehen haben.

Rückblick auf Frosch und Knochenfisch.

Aus den über die Furchung des Gobius und ihre Vergleichung mit derjenigen des Frosches gemachten Angaben lässt sich entnehmen:

- 1) Die erste Furche theilt den Keim von Gobius häufig, doch nicht beständig, in zwei ungleiche Hälften. Deutlicher tritt die Ungleichheit hervor im Stadium der Viertelung.
- 2) Der Keim streckt sich, bevor er sich theilt, senkrecht zur Theilungsrichtung. Dies gilt vom Beginn der Theilung bis zum Ende der Parallelfurchenbildung.
- 3) Das Furchennetz des Gobius weicht von demjenigen anderer Knochenfische nicht ab. Die Parallelfurchen können aufgefasst werden entweder als Längsfurchen mit großem Pol-

abstand der polaren Enden, oder man kann die eine Reihe derselben betrachten als Längs-, die andere kreuzende Reihe als Breitenfurchen. Man vergegenwärtigt sich dies Verhältnis am einfachsten so, dass man Meridianfurchen an ihren polaren Enden bis zum Betrag des Durchmessers aus einander zieht. Zusammen mit den Äquatorialfurchen haben wir alsdann das dem Furchennetz der Knochenfische entsprechende Bild.¹

- 4) Die Parallelfurchen bilden bei den Knochenfischen die Regel; bei dem Frosch bilden sie in der oberen Eihälfte zwar kein ausnahmsweises, immerhin ein seltneres Vorkommnis. Umgekehrt kommen in seltenen Fällen beim Knochenfisch Längsfurchen vor, wie sie beim Frosch die Regel bilden.
- 5) Nicht sowohl das Plasmodium der Knochenfische bedarf der Erklärung für seine Gegenwart, als der gefurchte Theil des Keimes. Doch ist Ersteres gleichfalls ein Theil des Keimes.
- 6) Ihrer Aufgabe entsprechend, das Ei oder den Keim nach den drei Richtungen des Raumes zu zerklüften, kreuzen sich die verschiedenen Furchensysteme, zu welchen außer den genannten noch das konzentrische kommt, unter sich in der Regel rechtwinkelig. Doch kommen Ausnahmen vor.
- 7) Außer der Richtung, welche die einzelnen Furchensysteme unter sich selbst besitzen, kommt noch in Betracht ihre Richtung zur Oberfläche des sich furchenden Körpers, sei es des ganzen Eies oder des Keimes.
- 8) Auch die Oberfläche des Eies oder Keimes wird zumeist rechtwinkelig von den Furchen getroffen, doch giebt es eine Reihe von Ausnahmen, zu welchen die Knochenfische gehören, bei welchen ein Theil der Furchen die Oberfläche (den Keimscheibenrand) in einem spitzeren Winkel trifft. Eben dahin gehören solche Fälle vom Frosch, in welchen die obere Eihälfte Parallelfurchen entwickelt. Hier kommen Winkel von etwa 45° zum Vorschein. Eine gewisse Kompensation und eine dem rechten sich annähernde Größe der Winkel wird durch die bereits erwähnte Ausdehnung des Keimes der Knochenfische in einer senkrecht zur späteren Furche laufenden Richtung hervorgebracht.
- 9) In jenen Fällen, in welchen eine primäre rechtwinkelige Stellung der Furchen zur Oberfläche fehlt, stellt sie sich im

Verlauf der Entwicklung, meist sehr frühzeitig und schon während der Furchung her, so dass sie als das eigentliche Ziel zu betrachten ist. Die Hervorbildung rechtwinkliger Richtung der Furchen zur Oberfläche aus anderer Stellung kann unter Umständen durch plötzliche Lagenveränderung der Zellen erfolgen. Ein interessantes Beispiel dieser Art bilden manche Formen von Bryozoen. Auch bei dem Frosch und den Knochenfischen tritt frühzeitig das Einlenken in die normale Lage ein.

- 10) Unter einem Furchensystem ist eine Gruppe zusammengehöriger Furchen zu verstehen, welche in ihren wesentlichen geometrischen Beziehungen zum Ei oder Keim unter einander übereinstimmen.

V. Wachstum und Zerlegung der Substanz.

Stellt man einem Botaniker, welcher den neueren Erfolgen der wissenschaftlichen Botanik auf dem weiten Gebiet der Zellenlehre nicht fremd oder zurückhaltend gegenüber steht, die Aufgabe, in eine Fläche oder einen Körper von gegebenem Umriss, der dem natürlichen Umriss irgend welcher junger Pflanzentheile entsprechen soll, das Zellengefüge vorausbestimmend einzuzeichnen, so wird derselbe, geleitet durch die Kenntnis der Gesetze der Fächerung des Innenraumes, die Form des Zellengefüges principiell richtig anzugeben vermögen. Um an einigen Beispielen bestimmter darzulegen, in welcher Weise sich eine solche Aufgabe gestaltet, habe ich auf Taf. XIV einige Umrissformen von Flächen der erwähnten Art beigelegt (Fig. 65 u. 69), die eine den Umriss einer Parabel, die andere denjenigen einer Hyperbel darstellend.

Ein Botaniker befindet sich solchen Flächen gegenüber ungefähr in derselben Lage, wie gegenwärtig ein Osteologe gegenüber der Anordnung der Substanz der Knochen. Kennt der letztere nur die Form des Knochens und seine Beanspruchung, so vermag er nach HERMANN MEYER'S schönen Entdeckungen das innere Gerüst desselben durch Konstruktion vorauszubestimmen. Es ist klar, dass hier wie dort nicht sowohl auf der Möglichkeit der Ausführung oder auf der thatsächlichen Leistung jener Vorausbestimmung der Werth der Sache beruht, sondern in den Begriffen, welche dem Verfahren zu Grunde liegen.

Mit Absicht füge ich in die erwähnten Figuren 65 und 69 das zugehörige Zellennetz nicht ein, indem das Nachdenken, welches diese einfachen Umrisse veranlassen, mit Gewalt zu der Frage hindrängt, ob nicht auch für die Zellengliederung der Thiere, und wären es zuerst nur ihre Anfangsstufen, sich Gesetze auffinden lassen werden, zu der Frage, ob nicht auch bei den Thieren Gesetze der Substanzzerklüftung, der Zellenanordnung vorhanden sein müssen. Setzen wir den Fall, dieselben Figuren seien Umrisslinien zelliger Organe von Thieren: in welchen Formen würde das Zellgerüst alsdann erscheinen? Nehmen wir statt dieser Figuren andere Begrenzungen, wie sie jungen Thierorganen, jungen Thieren selbst entsprechen: welche Form wird dem Zellgerüst zukommen? Aus der Form der Substanzzerklüftung in Zellen, so wie aus ihrem Verhältnis zum Umriss, als der äußersten Grenze des dem betreffenden Theil oder dem Thiere selbst zukommenden Wachsthums, müssen sich, wenn überhaupt, Gesetze der Substanzzerklüftung ableiten lassen.

Bevor wir weiter gehen, ist es am Platze, den einschlagenden botanischen Untersuchungen die gebührende Aufmerksamkeit zu schenken. Da ich bereits in einem früher erwähnten Aufsatz eine Übersicht der bis dahin vorliegenden Arbeiten botanischen Inhalts gegeben habe, so kann ich mich hier, um Wiederholungen zu vermeiden, in allen Dingen kürzer fassen, die dort schon berührt worden sind: und was selbst einige neuere Arbeiten betrifft, so können selbstverständlich nur deren wesentliche Ergebnisse hier in Betracht kommen, während ich in Bezug auf Einzelheiten auf sie selbst verweisen muss. Einige ältere Ansichten, die am genannten Ort nicht erwähnt worden sind, finden ihrer Bedeutung wegen zugleich hier ihre Stelle.

Nach SCHLEIDEN ist immer schon in jeder vorausgehenden Zelle die Bedingung enthalten, dass sich die neu entstehenden Zellen in einer bestimmten Richtung anordnen. Die Theilungsrichtung beruht nach ihm hiernach auf der Individualität der Zelle. Die Form aller Pflanzen im Ganzen dagegen beruht nach ihm, seiner ausdrücklichen Angabe zufolge, auf ihrer Zusammensetzung aus Zellen. Ausgenommen hiervon sind nur die einzelligen Pflanzen. Die Individualität des Ganzen ist im pflanzlichen Organismus zurückgesetzt gegen die des Elementarorganismus. »Die ganze Pflanze scheint nur für und durch das Elementarorgan zu leben.« SCHLEIDEN unterscheidet ferner noch zwischen der Anordnung der neu entstandenen Zellen

und ihrer verschiedenen Ausdehnung durch die Ernährung. Er nimmt an, dass die verschiedene Ausdehnung der Einzelzellen fast immer schon durch die Anordnung der Zellen gegeben sei. Da nun die Anordnung der neu entstehenden Zellen von den Einzelzellen bestimmt wird, so verlegt er die Ursachen der Formbildung in die Einzelzellen und betont ihre Selbständigkeit.

NÄGELI¹ suchte die Annahme zu begründen, dass schon in der ursprünglich rundlichen Zelle der ganze daraus hervorgehende Organismus vorgebildet sei. Da die Verschiedenheiten der Organe in Gestalt, Größe und Bau fast ausschließlich von dem Verlauf der Zellenbildung abhängen, so sind nach ihm die Angelpunkte, um welche sich wesentlich die morphologische Beschaffenheit der Pflanzen dreht. vorzüglich in der Frage enthalten, welche Zellen sich theilen und in welcher Richtung die Theilung stattfindet. Das Leben eines pflanzlichen Organs erklärt er dem entsprechend für die Summe der Lebensbewegungen aller Elemente, welche in jedem Entwicklungsstadium dasselbe zusammensetzen. Während also NÄGELI mit dem zweiten Theil seiner Sätze sich an SCHLEIDEN anschließt und dessen Ausführungen weiter ausbildet, geht er mit der Aufstellung der Ansicht, in der ursprünglich rundlichen Zelle sei der ganze Organismus der Pflanze vorgebildet, über SCHLEIDEN hinaus. Dass der Ausdruck »vorgebildet« kein Missverständnis erregen könne, bezeichnet er den Ausgangspunkt sofort in seiner wirklichen Gestalt; dies ist die rundliche Zelle.

Den Reigen der Arbeiten, welche die Form des ganzen Organes als bestimmend für die Lagerung der einzelnen Theile, der Zellen, erblicken, eröffnete HOFMEISTER². Er hatte bemerkt, dass die Stellung der Scheidewände durch das vorausgehende Wachstum des Organes bestimmt werde. So gelangt er dazu, in dem Wachstum der Einzelzellen eine Funktion des Gesamtwachsthums zu erblicken. Auch die Wandrichtung erschien hiernach als eine Funktion des Gesamtwachsthums. Hieraus entspringt für ihn der Begriff einer »Fächerung« des Innenraumes eines Pflanzentheiles. Die Erreichung gewisser Formen ordnet nach ihm sowohl die Volumzunahme der Einzelzellen des Vegetationspunktes als auch die Form der Scheidewandbildung. Letztere vollziehe sich in einer zur Richtung des

¹ Die Bewegung im Pflanzenreich. Heft II der »Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik«.

² Lehre von der Pflanzenzelle.

stärksten vorausgegangenen Wachsthum der Zellen senkrechten Stellung. Die senkrechte Stellung der Scheidewände trete besonders da auffallend hervor, wo die Grenzlinien von Kurven dargestellt seien.

In diesen Anschauungen von HOFMEISTER sind mehr in der Gestalt von Ahnungen und Zielpunkten als in grundlegender und beweisender Form auftretende Anfänge der berühmten Untersuchungen von JULIUS SACHS enthalten, deren Ergebnisse derselbe in mehreren Arbeiten niedergelegt hat¹. Es sind insbesondere die Kegel-schnitte, welche SACHS zur leichteren Darstellung seiner Principien als Formgrundlagen auswählt. Die Grundlage seiner Lehre ist ausgedrückt in seinem Princip der rechtwinkligen Schmeidung der Wände des Urmeristems unter sich selbst und mit der Umfassungswand. Abweichungen sind ihm nicht unbekannt und als Störungen gedeutet. Das Wachsthum erklärt er für das Bedingende, die Fächerung als das Sekundäre, Bedingte. Der mit so viel Verwirrung und Unklarheit bisher einhergehende Begriff des Scheitelzellenwachsthum gelangte auf dem genannten Grundsatz fortentwickelt sofort zu sinnvoller Klarheit. Die Individualität der Zelle musste naturgemäß vor der Form des ganzen Organs, welche durch das Wachsthum erreicht wird, zurücktreten in die Rolle eines bestimmten, nicht aber eines bestimmenden Körpers.

In einer anerkennenden Kritik der Untersuchungen des erwähnten Botanikers spricht sich über den zuletzt geäußerten Gedanken in geistreicher Weise DE BARY² folgendermaßen aus: »Die Pflanze bildet Zellen, nicht die Zelle bildet die Pflanzen.« In der von SCHLEIDEN begründeten Hegemonie der Zelle erblickt DE BARY die Quelle eines Fehlers. Dieser bestehe darin, dass in den meisten Lehrbüchern der Botanik von der Zelle ausgegangen werde, nicht von der Pflanze.

In einem interessanten Aufsatz über die Embryologie der Archegoniaten pflichtet GOEBEL³ der Auffassung, das Wachsthum sei das Primäre, die Scheidewandbildung das Sekundäre, mit folgenden Worten bei: »Das principiell Wichtige ist auch hier wieder, dass die Gestalt des wachsenden Organs, speciell des Embryo es ist, welche die Anordnung seiner Zellenwände bestimmt, denn hier (Targionia)

¹ Über die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen (Würzburger Verhandlungen Bd. XI. Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg. Bd. II. Hft. 1 n. 2. Ferner: »Stoff und Form«, Arbeiten des bot. Inst. Bd. II. Hft. 3.

² Botanische Zeitung, 1879, p. 222.

³ Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg. Bd. II. Heft 3.

wie bei *Sphaerocarpus* hat der Embryo langgestreckte Gestalt, nicht weil er durch Querwände wächst, sondern es treten Querwände auf, weil der Embryo eine langgestreckte Gestalt hat.«

Aus der Untersuchung von S. SCHWENDENER¹ »über die durch Wachsthum bedingte Verschiebung kleinster Theilchen in trajektorischen Curven« ist hier das Folgende hervorzuheben. Das Wachsthum durch Intussusception geschieht durch allmähliche Einlagerung von Substanz und Wasser zwischen die Micellen der schon vorhandenen Masse. Damit verknüpft sich erstens eine Anordnung der kleinsten Theilchen in parallel zur Umrisslinie verlaufende Schichten, zweitens eine Reihenbildung in einer die Schichten rechtwinkelig kreuzenden Richtung. Dies bleibt auch dann richtig, wenn das Organ aus Zellen zusammengesetzt ist, die hier gleichsam die sichtbaren Raum- oder Flächenelemente darstellen, auf welche die in Rede stehende Anordnung sich überträgt. Das Bestreben der Substanz, neue Theilchen zwischen die vorhandenen einzulagern, könne zwar nach allen Richtungen des Raumes wirksam sein und sogar in jeder beliebigen ein relatives Maximum erreichen. Für die mechanische Betrachtung aber müsse es immer gestattet sein, die sämtlichen Kräfte in zwei Gruppen von Komponenten zu zerlegen, von denen die einen radial, die anderen tangential orientirt sind. Wenn nun in Wirklichkeit die Elemente sich in Schichten und radiale Reihen ordnen, so erscheine auch die Annahme, dass die das Wachsthum bedingenden Kräfte einerseits in der Tangentialebene der Schichten, andererseits in der dazu rechtwinkelligen radialen Richtung thätig seien, als die einzig naturgemäße. Nimmt man auf dieser Grundlage stehend an, ein Komplex konzentrischer Schichten besitze in der zu ihrem Verlauf senkrechten Richtung ein Wachsthumbestreben, das nach einer Richtung sein Maximum erreicht und nach beiden Seiten abnimmt, dann muss der Parallelismus der Schichten in Folge dieses einseitig geförderten Wachsthum's nothwendig gestört werden. Es ergibt sich aber zugleich daraus, dass die radialen Reihen, von welchen man ausging, in orthogonale Trajektorien übergehen. Die Raumtheilchen bewegen sich hiernach während des Wachsthum's in orthogonal-trajektorischen Kurven. Die Wirklichkeit ergab weitgehende Übereinstimmungen mit diesen Voraussetzungen; eine große Zahl derselben hatten ja SACHS' Arbeiten bereits an die Hand gegeben. SCHWENDENER hebt nun noch eine größere Reihe regelmäßiger Kurvensysteme nebst

¹ Monatsbericht der k. Akademie d. W. zu Berlin vom April 1880.

den dazu gehörigen orthogonalen Trajektorien speciell hervor, mit besonderer Beachtung derjenigen Fälle, welche an botanische Vorkommnisse lebhaft erinnern. Das sich hierin aussprechende Gesetz kann man also das Trajektoriengesetz des Wachsthums nennen.

Mit dieser Untersuchung hat sich SCHWENDENER das Verdienst erworben, den Standpunkt von SACHS, der das ganze Organ gegenüber seinen Theilen in den Vordergrund gerückt hatte, nicht allein zu bestätigen, sondern auch analytisch zu begründen. Doch auch SACHS beruhigte sich nicht auf dem Punkte, zu dem er gelangt war. Er wendete sich zur Erforschung der letzten Ursachen des Wachsthums und wurde begreiflicherweise in der Verfolgung dieses Weges zum Stoff als der materiellen Grundlage des Wachsthums geführt. Er unterscheidet darum blatt-, wurzel-, fruchte-, archegonienbildende Substanzen, welche aus einfacher Grundlage allmählich hervorgehen; in diesen Substanzen erblickt er die Bedingung der Ausbildung der genannten Organe und vertheidigt neuerdings seine Auffassung gegenüber verschiedenen Einwendungen.

Eine mehr vermittelnde Stellung zwischen den beiden Standpunkten, von welchen der eine das Hauptgewicht auf die Einzelzelle, der andere auf das ganze Organ legt, nimmt eine neue Arbeit von WESTERMAIER¹ ein. Als bestimmende Momente kommen nach dem letzteren in Betracht:

a) Die Individualität der Zelle. Ungeachtet der Gleichartigkeit des Gesamtwachsthums, so weit sich dasselbe in der Form der Scheitelregion ausspricht, ist nämlich in bestimmten Fällen z. B. Marattiwurzel, verglichen mit Wurzeln anderer Gefäßkryptogamen doch eine konstante Verschiedenheit in der Anordnung der Zellen in Vegetationspunkten zu beobachten. Der Einfluss der äußeren Form genügt also nicht zur Erklärung dieser Erscheinung: die Individualität der Zelle kann nicht aufgegeben werden. In den Segmenten der Scheitelzelle von *Dictyota* tritt konstant zuerst eine mediane Wand auf, in anderen Fällen bei ähnlicher Form eine excentrisch gestellte Wand.

b) Mechanische Ursachen, welche in Druckwirkungen bestehen. Dieselben rühren her von dem Kontakt der seitlichen Organe oder bestimmter Gewebepartien und pflanzen sich nach verschiedenen Seiten fort. So bestimmen Druckverhältnisse, welche von den die

¹ Über die Wachstumsintensität der Scheitelzelle und der jüngsten Segmente. PRINGSHEIM'S Jahrbücher der wissensch. Botanik. Bd. XII. Heft 4.

Scheitelzelle umgebenden Zellen herrühren, die schließliche Lage der auftretenden Segmentwände der Scheitelzelle.

c) Die Form des Organs, das Gesamtwachsthum. Den Einfluss dieses Momentes hält jedoch WESTERMAIER für nicht streng beweisbar, obwohl er naturgemäß und zusagend erscheine. Bei geschlossenen Meristemflächen allerdings scheine die Einzelzelle ihre Individualität wenigstens zum Theil aufzugeben zu Gunsten der betreffenden Form des Ganzen.

Gegen die Annahme des alleinigen Einflusses der äußeren Form des Organs auf die Zerlegung desselben spricht ferner eine Zusammenstellung von LEITGEB, der mehrere Beispiele aufführt, in welchen jugendliche Wandungen nicht senkrecht auf einander treffen.

So fand auch STRASBURGER unter Anderem bei der Entstehung der Endospermzellen im Embryosack von *Caltha palustris* schon die eben auftretenden Zellenplatten in schiefen Winkeln gegen einander geneigt.

Dies ist der gegenwärtige Stand der Frage über die Beziehungen der Scheidewände zur Oberfläche in jugendlichen Pflanzenorganen. Wir erkennen, es sind Ausnahmen vorhanden in der primär rechtwinkeligen Schneidung der Oberfläche durch die Scheidewände. Es wird damit ein Satz bestätigt, zu dessen Wahrnehmung auch unsere Untersuchung an dem in der Furchung begriffenen Ei der Thiere geführt hatte. Man muss indessen auch bei den Pflanzen unterscheiden zwischen einer Primärstellung und einer Sekundärstellung der Scheidewände. Macht man diesen Unterschied, so fallen für die Primärstellung mechanische Momente, die in Form von Druckwirkungen auftreten, hinweg. Sekundär dagegen kann Druck und eben sowohl Zug alterirend auf die Primärstellung einwirken, auf Scheidewände also, die bereits gebildet sind. Für die Erzeugung der Primärstellung der Scheidewände können dagegen verantwortlich gemacht werden: Die Oberfläche eines Organs oder Organtheils und die Substanz desselben, oder, wie WESTERMAIER letzteres Moment mit einem, wie mir scheint, weniger zutreffenden Worte bezeichnet, die Individualität der Zelle; denn zur Individualität der Zelle gehört auch ihre Oberfläche.

Es sei hier zunächst die Vergleichung des Pflanzen- und Thierkörpers mit einem complicirten Gebäude gestattet. Meinem Arbeitsplatze gegenüber, jenseits einer größeren Gartenanlage, erstreckt sich ein mächtiges Fabrikgebäude und bietet sich meinem Standpunkt in voller Front dar. Seiner besonderen Bestimmung entsprechend zeigt

es bei einer würdigen Einfachheit des Stils doch eine beträchtliche Gliederung schon in seiner äußeren Gestalt. Es ist der Hauptsache nach aus verschiedenfarbigen Ziegelsteinen in vollendeter Weise aufgeführt. Der Unterbau besteht aus Granit. Gewölbbildung ist an Fenstern und Thoren sehr reich vertreten. Zu den Fenstergewölben ist Ziegel, zu den Thorgewölben Sandstein verwendet. Die Entfernung des Gebäudes ist gerade groß genug, um dem Beschauer den höchst wohlthuenden Anblick des Ganzen zu gewähren, gleichzeitig aber auch die einzelnen Steine noch unterscheiden zu lassen.

Gar oft, während ich über meinen Gegenstand nachdachte, richteten sich meine Blicke auf jenen Bau, der mich so deutlich als ein Zellenbau ansprach und, so viel er vermochte, mit seinen zahlreichen und großen, in ihren Zierbogen gleichwie mit Augenbrauen versehenen Fenstern seinerseits herüberzuschauen schien.

Man könnte nun daran denken, wenn dieser Bau zu beurtheilen wäre, in der Erfüllung dieser Aufgabe von den einzelnen Steinen auszugehen und zu versuchen, aus deren Zusammenfügung allmählich das Ganze zu gewinnen. Ein Bauherr aber wird, ohne die Einzelsteine zu vernachlässigen, sofort mit den vorliegenden großen Flächen und Wänden, mit den vorhandenen Gewölben, Pfeilern und Balkengerüsten rechnen, welche in einander greifen, um durch ihre, nach einem bestimmten Plan vollzogene Verbindung das Ganze herzustellen. Die einzelnen Bausteine, die sich aus guten Gründen mit den Oberflächen und unter sich überall rechtwinkelig schneiden, mit theilweiser Ausnahme des in halbeyklopischer Form ausgeführten Unterbaues, kommen als solche hier nur in so weit in Betracht, als das vorhandene Material die Herstellung des Ganzen beeinflusst und gewisse unumgängliche Bedingungen auferlegt.

Man hat ferner den Organismus nicht selten mit einer Dampfmaschine verglichen. Man könnte nun zwar jedes einzelne Glied der wirklichen Dampfmaschine aus mosaikartig in einander gefügten kleinsten Theilchen herstellen. Das geschieht jedoch nicht, sondern, so weit das vorhandene Material und der Zweck es gestattet, werden die einzelnen Glieder als Ganze hergestellt.

Gegenüber einem pflanzlichen oder thierischen Organismus ist die Entstehung jener Vergleichsobjekte allerdings eine gerade entgegengesetzte, so weit man nicht den Plan der letzteren für das Ganze halten muss. Die wirkliche Entstehung der Vergleichsobjekte ist die, dass aus einzelnen Theilen ein Ganzes zusammengesetzt wird. Die Entstehung jener Organismen aber ist die, dass ein bereits vor-

handenes Ganzes während seines Wachstums sich in einzelne Theile zerlegt.

Doch wenden wir uns nunmehr zu den thierischen Organismen!

Welches sind die Ursachen, welche sich für die Erzeugung der Primär- und Sekundärstellungen der Furchen oder allgemeiner der Theilungsflächen bei den Thieren wahrscheinlich machen lassen? Sehen wir zu, wie sich die bis jetzt hervorgetretenen Anschauungen der Forscher auf animale Gebiet denselben Fragen gegenüber verhalten, welche soeben mit Bezug auf die Pflanzen uns beschäftigt haben. Die Anschauungen der Botaniker lassen drei Gruppen erkennen. Die eine betonte die Individualität der Zelle, die andere das Ganze, sei es Organ oder Pflanze als das bestimmende Moment des Einzelnen; die dritte nimmt eine vermittelnde Stellung ein. Welche Richtungen haben sich im Laufe der Zeit entwickelt in den bezüglichen Untersuchungen über das Thierreich?

SCHWANN¹, dasselbe Princip in der feineren Zusammensetzung der Thiere feststellend, welches von SCHLEIDEN für die Pflanzen nachgewiesen worden war, fasst gleich SCHLEIDEN die Einzelzellen des Organismus als das Bestimmende des letzteren auf. »Der gleiche Elementarorganismus ist es, der Thiere und Pflanzen zusammensetzt!« Wer könnte sich der mächtigen Wirkung entziehen, welche dieser Satz auszuüben berufen war? Er bezeichnet mit wenigen Worten die Bahn, auf welcher sich die mikroskopische Untersuchung der Thiere und des Menschen seitdem unaufhaltsam fortbewegte. Er wirkte in dem schwierigsten der Naturreiche erlösend aus drohender Zersplitterung, klärend in beängstigender Verworrenheit. Es ist nothwendig, einen Blick zu werfen auf die Zustände der präcellulären Forschungsperiode, um dies zu begreifen. So drang denn, froh der gewonnenen Leuchte in dem Labyrinth der Thierwelt, die Forschung tiefer und tiefer in die Kenntniss der einzelnen Bausteine der Organismen ein.

Es ist bekannt, was SCHWANN Zellentheorie genannt wissen wollte. Es ist die Entwicklung des Satzes, »dass es ein allgemeines Bildungsprincip für alle organischen Produktionen giebt und dass die Zellenbildung dieses Princip ist, so wie die aus diesem Satze hervorgehenden Folgerungen«. Den Elementartheilen schreibt er ein selbständiges Leben zu. »Wir müssen überhaupt den Zellen ein selbst-

¹ Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Thiere und Pflanzen. Berlin 1839.

ständiges Leben zuschreiben. d. h. die Kombination der Moleküle, wie sie in den einzelnen Zellen vorhanden sind, reichen hin, die Kräfte frei zu machen, durch welche die Zelle im Stande ist, neue Moleküle anzuziehen. Der Grund der Ernährung und des Wachstums liegt nicht in dem Organismus als Ganzem, sondern in den einzelnen Elementartheilen, den Zellen.« Es ist ferner bekannt, dass die ersten Begründer der Zellenlehre weder eine zutreffende Kenntnis von der wirklichen Entwicklung der Zelle hatten, noch auch den Begriff der Zelle ausreichend zu bestimmen vermochten, so dass in der Folge bedeutende Modifikationen nach beiden Richtungen sich vollzogen haben. Die ursprüngliche Lehre war die freie Zellenbildung. Diese Lehre hat sich zwar in neuester Zeit wieder einige Geltung erobert, im Vordergrunde der Thatsachen steht dagegen der VIRCHOW'sche Satz *Omnis cellula e cellula*. Für SCHWANN war seine Theorie der freien Zellenbildung sofort die Veranlassung, auch das anorganische Reich zur Vergleichung heranzuziehen. Denn er verglich die Zellenbildung mit der Krystallisation, behauptend, die Zelle könne aufgefasst werden als ein imbibitionsfähiger Krystall.

Die gewichtigsten Einwände gegen letztere Lehre erhob H. LOTZE¹. Er hält dafür, dass man zwar nicht jede einzelne Zelle, wohl aber den Keim mit einer Krystallisation vergleichen könne. Das Ei und das Samenkorn nennt er einen organischen Krystall. »Der Krystallbildung entspricht die Keimbildung. Wie dort homogene Theilchen aus einer Flüssigkeit sich zu einer Gestalt zusammenthun, in der sie, wenn nicht in dem Gleichgewicht der Ruhe, so doch in dem einer in sich zurückkehrenden Bewegung stehen, so vereinigen sich in dem Keime eine Anzahl heterogene organische Bestandtheile zu einem System, das ebenfalls lange Zeit hindurch sich in einem Gleichgewicht seiner Verbindung erhält. Das Ei oder das Samenkorn ist der organische Krystall.«

Es ist von Interesse, noch von einigen anderen Anschauungen dieses Forschers Kenntnis zu nehmen. LOTZE konnte sich nicht für die Idee begeistern, dass die Zelle eine unvermeidliche Form bilde, durch welche der bildende Process bei der Zusammensetzung größerer Bautheile des Körpers oder verwickelter Gestalten stets seinen Weg nehmen müsste. Er betrachtet die Zelle weder als den ersten Schritt des gestaltbildenden Processes, noch für eine Form, die der Natur

¹ Mechanik der Gestaltbildung. In: Allgemeine Physiologie des körperlichen Lebens. Leipzig 1851.

eines organischen Stoffes eben so einfach entspräche, als die Krystallgestalt der chemischen Qualität eines unorganischen Körpers. Die Zelle ist ihm keineswegs eine Urform, die für organische Substanzen eine Art natürlicher Gestalt wäre und er erklärt es für einen neuen und motivlosen Mysticismus, wenn man in der Form der Zelle ein geheimnisvolles und allgemeingültiges Symbol des Organismus erblicke und wenn man diese sehr häufige Form als eine überall nothwendige betrachte.

Die Einzelzellen dagegen zur Erklärung des Ganzen entschieden in den Vordergrund stellen sehen wir HARTING¹. Er war bestrebt, einerseits für dikotyle Gewächse, andererseits für den menschlichen Körper die Gesetze zu entwickeln, nach welchen die Gewebelemente Betreffs ihrer Zahl und Größe im Wachsthum fortschreiten. Denn nur auf diesem Wege konnte nach seiner Ansicht Aufschluss erlangt werden über die Wachstumsgesetze der einzelnen Organe und somit des ganzen Körpers. Er unterschied zwei Klassen von histologischen Elementen: 1) solche, welche sich von ihrem ersten Auftreten bis zur völligen Ausbildung nicht oder nur sehr unbedeutend vergrößern; 2) solche, deren Durchmesser sich stets vergrößern. Die Vermehrung der Zahl derselben findet sich nur während des Fötuslebens, während nach der Geburt besonders die Vergrößerung der einzelnen Elemente in das Gewicht fällt. Das Wachsthum der Gewebe der ersten Reihe geht dagegen wesentlich durch Vermehrung der Elemente vor sich.

In derselben Richtung bewegt sich eine Untersuchung von HERMANN und LEONARD LANDOIS², indem dieselben aus der Bestimmung der Zahl und Größe der Elementarbestandtheile den Gesamtbau von Organen und Körpern abzuleiten bemüht sind.

Weit über diese Anfänge hinaus geht CHARLES S. MINOT's Untersuchung³ über das Wachsthum als eine Funktion von Zellen. Es lässt sich nicht verkennen, dass auf dem von den zuletzt erwähnten Forschern eingeschlagenen Wege sich schöne Ergebnisse erzielen lassen und bin ich weit entfernt, dies leugnen zu wollen. Insbesondere würde ich dies erwarten von einer ferneren Verfolgung der MINOT'schen Methode, auf welche ich an dieser Stelle aufmerk-

¹ Recherches micrométriques sur le développement des tissus et des organes du corps humain. Utrecht 1845.

² Zeitschrift für wissensch. Zoologie, XV, 307.

³ Growth as a function of cells. Proc. of the Boston Society of Nat. History, Vol. XX, March 5, 1879.

sam machen möchte. Die neueste Äußerung über das Verhältnis der elementaren zu den ganzen Organismen stammt von R. VIRCHOW¹. Seine Schilderung des Eindrucks, welchen die neu erstandene Zellenlehre auf die jüngere Generation von Forschern ausübte, giebt uns ein deutliches Bild jener verflossenen Tage. Von den neuen Lehren, so äußert sich VIRCHOW, war alsbald die ganze Atmosphäre erfüllt, dadurch wurden die Jüngeren frühzeitig genöthigt, cellular zu denken. Er gedenkt dabei JOH. MÜLLER's, welcher den neuen Gedanken alsbald den vollsten Eingang in seine Lehre gab und ihnen auch in der Pathologie Boden zu verschaffen gesucht hatte. In Würdigung der SCHLEIDEN-SCHWANN'schen Betonung des selbständigen Lebens der Zellen bemerkt er schließlich: »Dies ist der alte Gedanke von einem Eigenleben der Theile, in strengere wissenschaftliche Form gekleidet. Dieser Gedanke bildet nunmehr das sichere Fundament unserer Anschauungen vom Leben.«

Es wurde soeben die Aufnahme der neuen Lehre von Seiten JOH. MÜLLER's berührt. In der That spricht sich dieser hervorragende Forscher in seinem Lehrbuch der Physiologie folgendermaßen aus: »SCHWANN's Entdeckungen gehören zu den wichtigsten Fortschritten, welche je in der Physiologie gemacht worden. Sie begründen erst eine bisher unmöglich gewesene Theorie der Vegetation und Organisation.« Nichts bezeugt besser die Stärke des Eindrucks der neuen Lehre, wenn wir bedenken, dass derselbe Forscher wenige Jahre zuvor einen Aufsatz über Organismus und Leben mit den bekannten Worten KANT's eingeleitet hatte: »Die Ursache der Art der Existenz bei jedem Theile eines lebenden Körpers ist im Ganzen enthalten, während bei todtten Massen sie jeder Theil in sich selbst trägt.«

Ich schließe diese historische Übersicht mit den Worten KÖLLIKER's²: »Was die (histologische) Wissenschaft seit SCHWANN bis auf unsere Tage noch leistete, war zwar von der größten Bedeutung für die Physiologie und Medicin und zum Theil auch von rein wissenschaftlichem Standpunkte aus von hohem Werthe, in so fern als manches von SCHWANN nur Angedeutete oder kurz Besprochene, wie die Genese der Zelle, die Bedeutung der Zellmembran und des Zellkerns, die Lehre vom Zelleninhalte, die Entwicklung der höheren

¹ THEODOR SCHWANN; ein Nachruf von R. VIRCHOW. Dessen Archiv, 1852, Bd. LXXXVII.

² Handbuch der Gewebelehre.

Gewebe, die chemischen Verhältnisse derselben etc., weiter fortgebildet wurde, allein alles dieses war doch nicht der Art, dass es um einen namhaften Schritt weiter, zu einem neuen Abschnitte geführt hätte. Dieser Stand der Gewebelehre wird so lange dauern, als es nicht gelingt, um ein Wesentliches weiter in die Tiefe des Baues der lebenden Wesen zu schauen und auch die Elemente zu erfassen, aus denen das, was wir jetzt noch für einfach halten, zusammengesetzt ist.«

Wenn wir aus diesem kurzen Überblick, der sich leicht erweitern ließe, die entschiedene Überzeugung gewinnen, dass auf animalen Gebiet sich von Anfang an eine einzige Richtung unentwegt behauptet hat und fortfährt in ihrer Stellung zu verharren, indem sie den Schwerpunkt auf die einzelnen Elemente legt, das Ganze des Organismus durch letztere bestimmt sein lässt, und die Selbständigkeit der Einzelemente hervorhebt; wenn wir sehen, mit welchem Erfolge auf dieser Bahn seither weiter gearbeitet worden ist, müsste es nicht bedenklich, ja schädlich erscheinen, auch nur den Versuch zu machen, eine solche Bahn zu verlassen? Wird es nicht gerathener sein, auch fernerhin dieser Bahn treu zu bleiben, statt von dem Einzelement anscheinend sich abzuwenden? Gewiss müsste dies bedenklich erscheinen, doch ist es leicht, bei der wirklichen Lage der Sache völlige Beruhigung zu fassen. Denn es handelt sich keineswegs um ein Abwenden von dem Einzelement, wohl aber um eine richtigere Erkenntnis seines Wesens und seiner Bedeutung. Es handelt sich nicht um eine Befreiung von der Zelle, wohl aber von dem Zellenbanne und der Misskennung des Ganzen gegenüber seinen Theilen; es handelt sich um eine Zurückführung der Zelle in die ihr zukommende Bedeutung und um eine Verstärkung der wissenschaftlichen Stellung des Ganzen.

Worauf alles Vorausgehende hinausdrängt, sei also nunmehr im Einzelnen dargelegt.

1) Das Verhältniss des Ganzen zu den Theilen.

Zuerst ist zu behaupten, das Ganze bestimme die Theile, und nicht umgekehrt. Denn der fertige Organismus ist nichts Anderes als das in gesetzmäßiger Weise gewachsene und zerlegte (befruchtete) Ei. Die Bestimmung der Art des Wachsthums ist im Ei enthalten, eben so die Bestimmung seiner Zerlegung. Das (befruchtete) Ei ist aber das Ganze im jugendlichsten Zustand. Die beiden ersten

Furchungskugeln, in die es sich zerlegt, haben Alles, was sie sind, von ihrem Ausgangspunkt, dem Ei. Wie die beiden ersten Theile, so sind auch alle folgenden bestimmt nach den Gesetzen, mit welchen sie ihre erste Bahn antraten. Betrachten wir die Furchung des Eies bis zu irgend welcher Entwicklungsstufe hinaus, so wird die Richtigkeit jenes Satzes, das Ganze bestimme die Theile, jeden Augenblick hervorleuchten. Wer den umgekehrten Satz aufstellt, vergisst, bis zur Furchung und zum Ei zurückzugehen, oder verkennt dasselbe vollständig. Sonst wird er bestätigen, das Ganze sei im Jugendzustand vor allen Theilen vorhanden. Dass es sich nicht um ein Additionsexempel der Theile zum Ganzen drehe, wurde bereits früher bemerkt. Denn zwar machen beide ersten Furchungskugeln zu einer gewissen Zeit das Ganze aus, in so fern das Ganze aus seinen Theilen besteht, aber die beiden Furchungskugeln bestimmen nicht das Ei, das in sie überging, sondern letzteres bestimmte vielmehr jene und eben so alle folgenden und zwar nach allen Richtungen. Als solche seien hier hervorgehoben die Substanz und Struktur, Form und Größe, Lagerung und Kräfte (Ernährung, Theilung etc.). Das Ganze existirt in Wirklichkeit nicht außerhalb der Theile, in die es überging; letztere alle aber tragen nach allen erwähnten Richtungen die Bestimmung durch das Ei in sich und wirken gemäß dieser Bestimmung. Aber selbst die Unabhängigkeit einzelner Theile gegenüber den übrigen Theilen ist nur in bedingtem Maße anzuerkennen. Sie verhält sich sehr verschieden bei verschiedenen Geschöpfen. Auf je höherer Stufe ein Organismus steht, um so stärker ist die Bedingtheit, um so geringer die Unabhängigkeit des einen Theils von den übrigen. Ich sage mit Absicht, von den übrigen, nicht von dem Ganzen. Denn das Ganze ohne jenen Theil ist selbst nur mehr ein Theil. Und was die Ernährung und das Wachstum eines Elementartheils betrifft, so vollziehen sich diese in bestimmter und zugetheilte Weise, aber nicht deshalb, weil er ein Elementarorganismus ist, sondern weil dem gesammten Protoplasma jene Eigenschaften zukommen, von dem er ein Theil ist.

In zweiter Reihe ist der Versuch zu machen, ein acelluläres Wachstum vor sich gehen zu lassen.

2) Acelluläres Wachstum und die Zerklüftung der Substanz.

Betrachtungen über das Protoplasma bildeten den Ausgangspunkt dieser Abhandlung; sie kehrt mit diesem Versuche wieder zu dem

Protoplasma zurück. Wohl sind wir über seine physikalischen und chemischen Eigenschaften nicht so vollständig im Klaren, als es wünschenswerth wäre. Mehrere seiner Eigenschaften, insbesondere Lebenseigenschaften, kennen wir indessen mit hinreichender Genauigkeit. Lässt sich doch selbst aus den Verhältnissen seiner primären Struktur mit einiger Wahrscheinlichkeit schließen, seine molckuläre Zusammensetzung sei eine radiale. Wollten wir nun abwarten mit fernerer biologischen Untersuchungen, bis für die molekuläre Struktur erreicht sein wird, wohin sich die Wünsche erstrecken, so wäre das gewiss ein sehr verfehltes Verfahren. Benutzen wir vielmehr, was wir gegenwärtig bereits besitzen, um damit weiter vorwärts zu dringen.

Zu den am deutlichsten wahrnehmbaren und ersten Lebenseigenschaften des Protoplasma gehört seine Fähigkeit des Wachsthum; wir sehen letzteres vor unseren Augen vor sich gehen und können die Massenzunahme, die das Protoplasma dabei erfährt, bestimmen. Mögen die feineren Vorgänge bei der Intussusception und Apposition, die bei diesem Wachstum eine Rolle spielen, für uns zum Theil auch noch im Dunkeln liegen, die Thatsache selbst steht fest, so wie auch die Protoplasmastruktur in wichtigen Beziehungen bereits bekannt ist, an welche das fernere Wachstum anknüpft.

Es gibt in Wirklichkeit ein Wachstum des Protoplasma ohne Ausstattung des letzteren mit einem Kern. Bedienen wir uns dieses von der Natur dargebotenen anucleären Wachsthum, um die Bedingungen möglichst zu vereinfachen. Schalten wir also in Gedanken den Kern der ersten Furchungskugel aus, lassen der letzteren aber ihre übrigen Kräfte. Wir haben alsdann eine protoplasmatische Kugel vor uns, wie sie ein holoblastisches Ei ohne Kern darstellen würde. Die erste auffallende Veränderung, welche wir an dieser Kugel bei ihrer weiteren Entwicklung wahrnehmen, ist ein Serumerguss in das Innere der Kugel, der mit Kontraktionen des Protoplasma einbergeht. Jener Serumerguss, der zur Entstehung der Keimhöhle Veranlassung gab, ist im Wesentlichen ein trophisches Phänomen, eine Ausscheidung gleich der einer Drüse. Anfänglich nur klein, kann diese Höhle allmählich an Größe zunehmen, bis die relative Form der Fig. 75 Taf. XIV erreicht ist, die eine solche protoplasmatische Kugel im optischen Längsschnitt darstellt. Die eine Wand der Höhle ist etwas dünner als die andere, die Höhle liegt also etwas excentrisch. Aus dieser Stufe der Blastula geht unter Resorption der

ergossenen Flüssigkeit, unter fortgesetztem Wachstum des Protoplasma und unter Einstülpung der verdickten Wand die Gastrula hervor, die keiner Zeichnung bedarf. Ihr folgt durch eine neue dorsoventrale Einstülpung oder Faltenbildung die Stufe der Neurula, um sie mit kurzem Wort zu bezeichnen. Sie ist gekennzeichnet durch die Ausbildung des Medullarrohrs. So ist unser acelluläres Wesen bereits im Besitz der wichtigsten Organe, eines Darmrohrs, eines Neuralrohrs, einer Hautdecke, und es wäre natürlich leicht, dasselbe in Gedanken auf die höchsten Stufen der Formbildung zu erheben. Was die Stufe der Gastrula betrifft, so konnten wir dieselbe auf einem mechanisch noch einfacheren Weg entstehen lassen, nämlich durch eine concentrisch die Blastula theilende Spaltung ihrer Substanz; es ist dies die delaminirte Gastrula, gegenüber der invaginirten. Es besteht ferner kaum ein Grund, über die Stufe der Gastrula oder Neurula noch hinauszugehen; denn mit ihnen sind die grundlegenden Stadien bereits erreicht. Was noch erreicht wird, ist Fortentwicklung auf der gegebenen Grundlage, keine Auslöschung derselben; dieselbe Formgrundlage ist also noch in den spätesten Stadien erhalten. Auch das Mesoderm hat sich mittlerweile als ein laterales Faltenpaar des Urdarms entwickelt, die Chorda dorsalis als eine mediane Falte desselben Organs. Fig. 76 zeigt uns den Querschnitt durch den Embryo eines solchen Stadiums, Fig. 77 den Querschnitt durch ein etwas späteres Stadium, in welchem die Mesodermfalten und die Chorda sich vom Darmrohr bereits getrennt haben und zu selbständigen Organen geworden sind. Gliederung in Elementartheile so wie Kerne derselben fehlen diesen Figuren von Embryonen¹.

Nicht vergeblich wurde dieser Gestaltungsprocess der Protoplasmaugel in Gedanken verfolgt. Denn leichter, als es ohnedies geschehen konnte, werden wir dadurch zu Wahrnehmungen nach mehreren Richtungen veranlasst. Gewiss wäre es wünschenswerth, denselben Process in real-experimenteller Weise zu verfolgen. Es musste daran gedacht werden, den Kern in großen Zellen, z. B. in den Furchungskugeln der ersten Stufen des Frosches, am lebenden Objekt zu eliminiren. Man konnte den Kern durch eingeführte Nadeln zu zerstören suchen; oder man konnte ihn mit einer Stichspritze, die in das Innere der Zelle eingeführt war, extrahiren. Den

¹ Es sind die Umrisszeichnungen einiger von HATSCHER kürzlich über die Entwicklung des Amphioxus gelieferten Figuren.

Kern zu treffen ist durchaus ausführbar. Aber nicht allein die Hüllen des Eies, sondern auch das Protoplasma desselben erfährt dadurch Verwundungen. Immerhin würde sich bei fortgesetzter Übung auf diesem Wege ein Erfolg erzielen lassen. Über Anfänge von Versuchen dieser Art bin ich jedoch noch nicht hinausgekommen.

Zeigt uns zwar schon das Schicksal des unbefruchteten Eies das Ergebnis an, so ist jener in Gedanken vollzogene Gestaltungsprocess des Protoplasma ohne Kern, ohne Zellengliederung durchaus nicht werthlos. Er gestattet vielmehr nach den wichtigsten Seiten hin eine erfolgreiche Verwerthung.

Beachten wir zuerst, welches der Erfolg auf die Struktur des Protoplasma wäre, wenn demselben der Kern und seine Theilungen auch nur bis zur Stufe der Blastula (Fig. 75) fehlen würden. Die kernlose Protoplasmakugel, von der wir ausgingen, hatte, wie es der Wirklichkeit entspricht, radiale Struktur. Im Innern, ein wenig excentrisch, entwickelte sich die Keimhöhle. Welches wäre nun die Struktur des Protoplasma der Blastula? Offenbar würde dasselbe eine radiale Struktur derselben Art behalten, mit derselben Centrirung, die der soliden Protoplasmakugel zukam. Um einen Vergleich zu gebrauchen, würde die Wand der nunmehrigen Hohlkugel radial gestreift sein, etwa wie die Zona pellucida eines Säugthiereies etc. (s. Fig. 56 *a*). Es wäre keine Veranlassung vorhanden, dass eine andere Struktur, eine andere Centrirung Platz greifen sollte. Sehen wir aber zu, wie im Gegentheil die Struktur des Protoplasma der wirklichen Blastula beschaffen ist, so erblicken wir hier keine einfache radiale Struktur des Ganzen, sondern eine Menge radialer Strukturen (s. Fig. 56 *b*); wir erblicken keine einfache Centrirung mehr, sondern eine vielfache und eben so viele radiale Protoplasmastrukturen. Der Gegensatz zeigt sich auch deutlich, wenn wir das bekannte Bild der erwähnten Zona pellucida vergleichen mit jener Figur, welche einen Schnitt durch ein in Furchung begriffenes Gobius-Ei darstellt (Taf. XIII Fig. 55). Mutatis mutandis erblicken wir die vielen Centrirungen der wirklichen Blastula im Gegensatz zu jener kernlosen Blastula. Der Unterschied ist also ein sehr bedeutender.

In Fig. 55 findet sich außer der Gegenwart von Kernen auch eine Zellengliederung vor. Es lässt sich aber auch der Fall denken, dass die Substanz unserer Blastula (Fig. 75) zwar in gewissen Abständen Kerne besäße, aber keine Substanzgliederung in Zellen sich ausgeprägt hätte. Fälle dieser Art zeigt uns die Wirklichkeit. Ich erinnere nur an das mächtige, entodermale Plasmodium der Knochen-

fische. Für uns würde sich hiermit also eine Blastula auf der Stufe des Plasmodium ergeben.

Auch der andere Fall ist in Erwägung zu ziehen, wenn die Protoplasmakugel sich zwar im Besitz eines ersten Kerns befunden, dieser Kern aber sich nicht ferner getheilt, sondern von einer Stelle aus seines Amtes gewaltet haben würde. Gewiss wäre eine solche mit einem einzigen ungetheilten Kern ausgerüstete Protoplasmakugel im Vortheil gegenüber einer kernlosen, indessen auf der Blastulastufe des Embryo bedeutend im Nachtheil gegen jenes Plasmodium. Den Fall übergehend, in welchem die zur Blastula sich ausbildende Protoplasmakugel sich in mehrere kernlose Gewölbestücke getheilt haben würde, verweilen wir schließlich bei der Struktur der wirklichen Blastula, die mit kernhaltigen Zellen ausgerüstet ist. Es kommt hierbei zu dem Früheren noch etwas hinzu und dieses Hinzukommende ist die Substanzzerlegung in gewisse Raumtheile. Das Protoplasma liebt gewisse Raumtheile und geht über bestimmte, bei verschiedenen Thieren indess in weiten Grenzen schwankende Raumtheile nicht hinaus, ohne neue Gliederung oder Theilung einzugehen. So wächst das Protoplasma des ovarialen Eies zu ansehnlicher Mächtigkeit heran, gliedert sich aber darauf in bestimmter Weise in eine, mit weiterem Wachstum immer zunehmende Zahl von einzelnen Raumtheilen. Durch diese Gliederung wird vor Allem eine bedeutende Oberflächenvergrößerung hervorgebracht, woran bekanntlich LEUCKART zuerst erinnerte. Mit dieser Gliederung geht Hand in Hand eine Auflösung des einfach centrirten Protoplasma in ein solches mit vielfacher Centrirung, indem jedes einzelne Raumelement mit einem Kern ausgestattet wird. Die Auflösung der einfachen Centrirung bedeutet aber für die Struktur eine Auflösung der einfachen radialen Struktur in zahlreiche radiale Strukturen, die in gesetzmäßiger Weise zu einem Ganzen verbunden sind. Oberflächenvergrößerung und Multicentrirung verschaffen aber dem wachsenden Protoplasmakörper außerordentliche Vortheile. Mit fortschreitendem Wachstum, wie LEUCKART zeigte, vergrößert sich die Oberfläche nur im Quadrat, die Masse dagegen im Kubus. »Wenn die Oberfläche, welche für die Aufnahme und Absonderung von großer Bedeutung ist, den Ansprüchen der Masse genügen soll, so ist dadurch ein Moment gegeben für Neubildung von Fläche.« Ja man kann schon die Streckungen, welche das Protoplasma vor der Theilung ausführt, das Hervortreiben von Buckeln etc. unter den Gesichtspunkt des Bedürfnisses nach Oberfläche stellen. Eine Ver-

größerung der Oberfläche des Protoplasma gewährt auch die Entstehung der Keimhöhle, die Umwachsung des Nahrungsdotters durch den Keim und alle jene bekannten Faltenbildungen, Einstülpungen, Ausstülpungen, die der fernere Verlauf der Entwicklung mit sich bringt. Die freien Oberflächen von Zellenkomplexen gestatten einen unmittelbaren Stoffverkehr mit der Umgebung; doch auch zwischen den Spaltflächen an einander stoßender Zellen stellen sich schon frühzeitig besondere, flächenhaft verbreitete oder kanalartige Räume her, welche dem Stoffverkehr zu dienen bestimmt sind. Auf dem schon beschriebenen Querschnitt durch den in Furchung begriffenen Keim des Gobius ist beispielsweise eine größere Zahl von Lücken zwischen den Zellen auf ein derartiges Ursaftlückensystem zu beziehen. In schönster Ausbildung zeigt sich ein Saftspaltensystem bekanntlich zwischen den Epidermiszellen späterer Stufen, wobei nicht ausgeschlossen ist, dass ein besonderer radialer Befestigungsapparat der Zellen gleichzeitig zur Ausbildung gelangt.

Wirkt auf diese Weise die Oberflächenvergrößerung günstig ein auf den Ablauf der stofflichen Vorgänge, so verhält sich weiterhin die radiale Struktur des Protoplasma selbst als die günstigste für den Stoffverkehr im Innern der Zelle. Dort sind die intercellularen hier die intracellularen Einrichtungen auf das Vortheilhafteste beschaffen, um einen raschen, allseitigen, tiefdringenden Stoffaustausch zu ermöglichen. Durch die radiale oder gerüstförmige Anordnung des Protoplasma ergeben sich ebenfalls in radialen Richtungen oder in den Gerüstlücken verlaufende Zugstraßen für centripetalen und centrifugalen Verkehr. Wie für die Zufuhr, so stellen auch für die Abfuhr die radialen Wege die kürzesten Vermittler dar.

Ein weiterer Gewinn, der durch die Zellengliederung des Protoplasma erreicht wird, ist gleichfalls im Bereich der stofflichen Vorgänge gelegen. Er ist enthalten in der Erleichterung der chemischen und histologischen Gliederung des wachsenden Protoplasma. Das Protoplasma wächst nicht bloß an Umfang, sondern es gliedert sich auch nach der chemischen und histologischen Seite hin. Schon die Ausführung einer chemischen und histologischen Gliederung innerhalb der weiten Grenzen, welche diesen Vorgängen gezogen sind, bedingt eine gewisse Zerfällung der Substanz und musste zu etwas Analogem führen, wie wir es in der Zellzerlegung des Protoplasma vor uns sehen.

Als ein besonderer Gewinn, der in Folge der Zellzerlegung dem wachsenden Protoplasma erwächst, ist noch zu erwähnen die mit der-

selben einhergehende Lockerung der Substanz für den einen, Festigung für den anderen Zweck. Beispiele für Lockerung sehen wir viele im Bereich des mittleren Keimblattes, doch nicht ausschließlich: denn in ihm geschehen auch diejenigen Vorgänge, welche zur Erreichung größter intercellulärer Festigung führen: es sei hier nur an Blut und Knochen erinnert. Große Festigkeit in früher Zeit der Entwicklung erhält besonders das Ektoderm. Beides hängt zusammen mit der Substanzzerlegung des Protoplasma in kleinere Raumtheile, zwischen welchen, und seien sie gleich auf Kosten des Protoplasma hervorgegangen, Bildungen zur Anlage kommen, die in dem einen Falle große Festigkeit ausgedehnter Bezirke bewirken, während das Protoplasma selbst, in Lücken eingeschlossen, doch nicht abgeschlossen, seine Lebensfähigkeit, Weichheit und Struktur bewahrt. Die Zellengliederung besitzt also auch einen architektonischen Werth, der sich schon in den frühesten Perioden der Entwicklung, in welchen Faltenbildung etc. von so hervorragender Wichtigkeit ist, sehr deutlich ausspricht.

Aus dem Angegebenen lässt sich erkennen, dass die Frage an das Protoplasma in anderer Weise zu stellen sei, als es gewöhnlich geschieht. Man erstaunt über acelluläres Protoplasma und über Plasmodien, nicht über Zellen. Mit Unrecht; die Zellzerlegung ist es, die unsere Verwunderung in Anspruch nehmen muss. Acelluläres Protoplasma, Plasmodium ist der einfachere Zustand, sie erregen unser Nachdenken in geringerem Grade, sie haben nicht mehr, sondern minder Auffallendes. Wir haben dagegen allen Grund, die Zelle gewissermaßen nach ihren Ausweisen, nach ihrer Berechtigung zu fragen. Welches ist die Berechtigung ihres Daseins? Wozu bedarf es überhaupt der Zellen?

Das Vorausgehende giebt die Antwort nach den am stärksten hervorleuchtenden Richtungen hin. Die Zelle ist ein kernhaltiger Raumtheil des Protoplasma. Bei mehrzelligen Wesen zerlegt sich das Protoplasma während seines Wachsthumms in eine mehr oder minder große Menge solcher Raumtheile zur leichteren Erfüllung seiner Aufgaben, als wenn dasselbe eine kompakte, unzerlegte Masse darstellen würde. Die Gründe der Substanzzerlegung in bestimmte Raumtheile, Zellen, erblicke ich also in dem Gewinn, den eine Oberflächenvergrößerung, Multicentrirung, die Erleichterung chemischer und histologischer Gliederung, die Erzielung größerer Festigung oder Lockerung für den Bestand und die Funktionen des Protoplasma gewährt. Außerdem würde eine Zerstückelung der Substanz, wie wir sie vor uns sehen, nicht stattfinden. Wir erkennen wohl noch nicht alle

Gründe der Substanzzerlegung. Wie viel sie aber zu leisten vermöge, ergibt schon die Namhaftmachung der erwähnten. Das Ganze, das wachsende Gesamtprotoplasma, tritt bei dieser Betrachtungsweise sehr lebhaft in den Vordergrund der Erscheinung und die Substanzerlegung sinkt auf den Werth eines Hilfsmittels für jenen Gesamtkörper herab, zur Erreichung seiner Zwecke. In gewissen Fällen, in gewissen Protoplasmaabständen selbst höher organisirter Wesen bedarf es mindestens zeitweise einer besonderen Zerlegung in bestimmte Raumtheile nicht; so ergibt sich das Plasmodium. In anderen Fällen ist selbst ein Kern entbehrlich, wir haben alsdann das kernlose Protoplasma. Was bedeutet nun also der Kern? Das Dasein desselben kann nur mit trophischen Leistungen zusammenhängen. Schon oben, in dem Abschnitt, der den Kern betrachtete, wurde diese Ansicht als die wahrscheinlichste geltend gemacht. Wir kommen hier von anderer Seite auf diese Ansicht zurück. Centrirung des Protoplasma, Regulirung von Diffusionsströmen werden hier vor Allem in das Auge zu fassen sein. Vielleicht kommt eine Fähigkeit, gewisse Substanzen umzubilden, hinzu.

So wurde denn die kernlose Protoplasmakugel auf ihrer Entwicklung zu einer Blastula, Gastrula etc. verfolgt, der Werth und das Wesen der Substanzzerklüftung, damit aber auch die Bedeutung der Zelle und ihr Verhältnis zum Gesamtkörper an jenen Schemen, verglichen mit der Wirklichkeit, abgeleitet. Zu dem Process der Überführung der einen Form in die andere ist noch das Folgende nachzutragen. Um die Überführung der einen in die andere Form vor sich gehen zu lassen, wurden stillschweigend einige Voraussetzungen gemacht, die einer Rechtfertigung bedürfen. Auch hier ist es wieder der Organismus als Ganzes, der den Einzeltheilen Gestalt und Gesetz giebt und sie als das Bedingte, nicht umgekehrt als das Bedingende kennzeichnet.

Damit jene Protoplasmakugel in eine Gestalt auslaufen könne, wie sie der Gastrula, Neurula und den Folgestadien entspricht, ist vor Allem dem Protoplasma nicht bloß die Fähigkeit eines Wachstums, sondern die Fähigkeit eines ungleich vertheilten Wachstums zuzuschreiben. Denn wäre das Wachstum ein in allen Theilen gleiches, so würde aus der Kugel nie eine andere Form, als die der Kugel, ungeachtet allen Wachstums hervorgehen können. Das der Protoplasmakugel zukommende Wachstum ist also ein ungleichförmiges, um mich eines Ausdruckes von LOTZE zu bedienen. Soll aber dieses ungleichförmige Wachstum zu einer geordneten Gestalt

führen, wie die Gastrula, Neurula etc. sie besitzt, so muss jenes ungleichförmige Wachstum in den verschiedenen Achsenrichtungen bestimmt vertheilt sein: es könnte sonst nicht zu einem Gegensatze von Kopf und Schwanz, von Rücken und Bauch, von links und rechts kommen. Ich folge auch hier wiederum den klaren und scharfsinnigen Auseinandersetzungen von LOTZE¹: Damit also diese Unterschiede während des Wachstums hervortreten können, muss nach jenem Forscher in dem Keim eine Anordnung getroffen sein, welche sich als eine »Asymmetrie in der zukünftigen Längsachse«, ebenfalls als »Asymmetrie in dorsoventraler Richtung«, aber als »Symmetrie in seitlicher Richtung« ausspricht. Eine dorsoventrale und vielleicht schon longitudinale Asymmetrie spricht sich in unserer Blastula, deren Umrisse, wie angegeben, der Wirklichkeit entsprechen, entschieden aus; die eine Wand der Blase ist dieker als die andere; die Darmanlage schon an der Blastula kenntlich. Aber es ist klar, dass schon in der Vorstufe, in dem befruchteten Ei, die Anlage zu jenen Asymmetrien und zur seitlichen Symmetrie enthalten sein muss. Wer dächte nun nicht an den Kern, d. h. seine Lage in der Protoplastmakugel, außerdem aber auch an Protoplasmaunterschiede in der Substanz der Kugel selbst? Es liegt nahe zu denken, dass der ventrale Theil der Protoplastmakugel ein etwas anders beschaffenes körnerreicheres Protoplasma enthalte, als der dorsale Theil des Eies. Eben so ist nichts wahrscheinlicher, als dass der Kern des befruchteten Eies eine leicht excentrische Stellung einnehmen wird, so dass durch seine Lage die späteren Asymmetrien und die Symmetrie bereits angedeutet würden. Auch in diesem Sinne kann man also von einer Centrirung des Protoplasma durch den Kern sprechen und bildet darum das hier Gesagte eine Ergänzung zu dem vorher über die muthmaßliche Rolle des Kerns Mitgetheilten.

Noch ist nicht Alles erschöpft, was über das Wachstum des Ganzen und das Verhältnis der Einzeltheile zu dem wachsenden Ganzen zu sagen ist. Um über diesen schwierigen Gegenstand Klarheit zu erlangen, wurde zuerst an dem sich furehenden Ei der Nachweis zu liefern gesucht, das Ganze bestimme die Theile. In zweiter Reihe war das acelluläre Wachstum einer radial angelegten Protoplastmakugel unser Ausgangspunkt, um die Bedeutung

¹ Man hat allerdings kürzlich den Versuch gemacht, die Darstellungen von LOTZE als unklar und verschwommen zu bezeichnen. Allein ich fürchte sehr, der auf LOTZE gerichtete Pfeil habe sich bereits gegen den Schützen selbst gewendet.

des cellulären Wachstums, überhaupt aber das Wesen der Substanzzerklüftung und der damit gesetzten Bildung von Zellen besser er-messen zu lernen. In dritter Reihe sodann sind es die Richtungen der Zerlegung, welche in Betracht gezogen werden müssen. Es kann keiner Frage unterliegen, dass von dieser Seite aus auf das Wesen der Zelle ein neues Licht fallen müsse. Die Zelle ist nicht bloß ein Raumtheil des Protoplasma, sondern ein durch gewisse Spaltrichtungen bestimmter Raumtheil des Protoplasma.

3) Die Richtungen der Zerklüftung.

Wird Jemand schon von vorn herein geneigt sein können, anzunehmen, die in dem wachsenden Protoplasmakörper vor sich gehenden Richtungen der Zerlegung seien ganz regelloser, ungeordneter Art? Jedermann wird weit bestimmter vermuthen, dass, wie die Zeit der Zerlegung gesetzlich geordnet ist, so auch die Richtung der Zerlegung gewissen Gesetzen gehorchen werde. So wichtig es ist, über diesen Punkt sich genügende Klarheit zu verschaffen, eben so große Schwierigkeiten stellen sich dieser Absicht entgegen. Ein großer Theil des im vorbergehenden Abschnitt behandelten Materials an sich furchenden Eiern hatte ausschließlich die Aufgabe, durch möglichst sorgfältige, mit der Kenntnis des Zieles ausgeführte Untersuchungen die Grundlagen herzustellen, auf welchen es gestattet wäre, sicher weiter zu bauen. Die nächsten Schlüsse sind schon bei jener Gelegenheit gezogen worden. Allein die Aufgabe ist eine größere, als es nach jenen ersten Angaben scheinen konnte. Über das Verhältnis der verschiedenen Spaltrichtungen unter sich selbst und zu den begrenzenden Oberflächen, seien es äußere oder innere, sind an jener Stelle bereits bestimmte Angaben gemacht worden. Sie beziehen sich wesentlich auf Eier, die in der Furehung begriffen sind. Es wurde hervorgehoben, dass eine rechtwinkelige Stellung der einzelnen Spaltrichtungen, welche die verschiedenen Dimensionen des Raumes einhalten, sowohl in Bezug auf sich selbst, als in Bezug auf die Oberfläche eine außerordentlich häufige und Jedem sofort in die Augen fallende Erscheinung sei; es wurde indessen dabei bemerkt, dass, was die Primärstellung der Spalten betrifft, sowohl in Bezug auf sich selbst, als in Bezug auf die Oberflächen entschiedene Ausnahmen vorkommen. Letztere konnten sich in einer gewissen Rücksichtslosigkeit selbst an Objekten einstellen, welche im Großen und Ganzen die rechtwinkelige Stellung der Spalten bevorzugen (Frosch). An anderen Objekten vernachlässigte die Primärstellung

der Spalten fast durchgehends die rechtwinkelige Beziehung zum Keimrand, während die Spalten unter sich selbst strenge oder annähernd rechtwinkelige Kreuzung beobachteten (Knochenfische). Die Sekundärstellung der Spalten zeigte dagegen in allen Fällen merkwürdigerweise das deutlich ausgesprochene Bestreben, die bisher etwa vernachlässigte rechtwinkelige Beziehung zur Oberfläche herzustellen. Der Übergang in eine rechtwinkelige Sekundärstellung konnte sogar wie mit plötzlicher Bewegung und ohne Mitwirkung neuer Spaltungen erfolgen.

Wenden wir uns zu späteren Stadien, als den bisher untersuchten, ja zum erwachsenen Zustande selbst, so bedarf es fast nur eines aufmerksamen Blickes in unsere histologischen Handbücher und auf deren Figuren oder noch besser auf die Präparate selbst, um es zur Gewissheit werden zu lassen, dass die rechtwinkelige Stellung der Spalten zur Oberfläche ein mit außerordentlicher Beständigkeit wiederkehrendes Vorkommnis sei. Seien die Oberflächen solche, welche ektodermale, entodermale oder mesodermale Bildungen begrenzen, mit überraschender Beharrlichkeit nehmen die Spalten eine rechtwinkelige Stellung zur Oberfläche ein. Sind die Zellenlager mehrschichtig geworden, die obersten Lagen, wie in der Epidermis abgeplattet, so hindert dies die Betrachtung keineswegs; es bedarf nur eines Blickes auf die tiefste Zellenlage, um sich von jener Stellung zu überzeugen. Das Epithel der neuralen Hohlräume, des gesammten Darmkanals nebst seinen Drüsen, des urogenitalen Apparates etc. lassen das Gesuchte deutlich hervortreten. Die Schichten der Gehirnwand lassen sich ihrem Ursprung nach vergleichen mit den Schichten der Epidermis. Letztere werden hervorgebracht durch konzentrische Theilungen der tiefsten Epidermisseichten, worüber nach den Befunden von PFITZNER und meinen eigenen Wahrnehmungen irgend ein begründeter Zweifel ferner nicht bestehen kann. Das Medullarrohr, gleichen Keimblattes wie die Epidermis, entwickelt seine verschiedenen Schichten auf analoge Weise wie die Epidermis die ihrigen¹. Die verschiedenen Zellenfolgen der grauen Hirnrinde des

¹ Über das Dickenwachsthum der Gehirnwand angestellte Untersuchungen führen mich zu folgenden Ergebnissen:

1) Das Dickenwachsthum der Gehirnwand ist nicht von deren Flächenwachsthum abzuleiten, sondern ist ein selbständiges, was die Schichtenfolge der Zellen der grauen Rinde betrifft.

2) Auf Querschnitten durch das Gehirnröhr gelangen zahlreiche Kernspindeln zur Beobachtung, welche mit ihrer Längsachse senkrecht zur Oberfläche stehen, außerdem solche, welche ihr parallel laufen. Beide Gruppen finden sich zerstreut in sämmtlichen Schichten der Gehirnwand und erstrecken sich hier-

Menschen lassen bekanntlich eine zur gewundenen Oberfläche senkrechte Richtung erkennen. In früheren Perioden, in welchen die Gehirnrinde noch keine Windungen besitzt, sondern sich glatt ausbreitet, ist die konzentrisch-radiale Anordnung der Zellen, der Form der Oberfläche entsprechend einfacher, doch ebenfalls bemerklich. Man kann hiernach z. B. in der Hirnstruktur, wie in der Epidermis, sämtliche Furchensysteme wieder auffinden, welchen das Ei seine erste Zerfällung verdankt. Mit anderen Worten: Alle embryonalen Zwischenstadien arbeiten mit denselben Furchensystemen, welche die erste Substanzerklüftung vollzogen haben.

Aus dem Angegebenen geht hervor, dass es auf Grundlage der Kenntnis der Gesetze der Substanzerklüftung umgedreht auch möglich sein muss, nicht allein an Embryonen, sondern auch an erwachsenen Körpern deren histologische Gliederung in den wesentlichen Ver-

nach von der mesodermalen Oberfläche des Gehirns bis zur Außenfläche, die den Centralkanal begrenzt. Eine Prädilectionsschicht fehlt und unterscheidet sich hierdurch die Medullarplatte von dem Hornblatt, in welchem eine solche (die tiefste Schicht) vorhanden ist neben äußeren Exklusionsschichten. Es liegen dieser Angabe Bilder zu Grunde, welche Kerntheilungsfiguren im Stadium der Äquatorialplatte bis zu solchen der Tochtersterne enthalten, Bilder also, die nicht missdeutet werden können. Lässt sich überhaupt ein Überwiegen von karyokinetischen Figuren erkennen, so nehmen sie im Allgemeinen gegen die mesodermale Oberfläche hin zu. Im Besonderen aber können die Verhältnisse Komplirungen erfahren. Dies entsteht dadurch, dass an einem bestimmten Objekt Kerntheilungsfiguren z. B. in den äußeren Schichten der Hirnwand fehlen oder nur sehr spärlich vorhanden sind, während die inneren Schichten reichlich damit ausgestattet erscheinen. In einem anderen Objekt aber fehlen umgekehrt Kerntheilungsfiguren der inneren Schichten der Hirnwand, während die äußeren Schichten solche in großer Zahl besitzen. Diese Befunde führen zu dem Schluss, dass die Kern- und Zelltheilung in den verschiedenen Schichten der Hirnwand nicht nothwendig gleichzeitig, sondern auch ungleichzeitig ablaufen kann. Im Übrigen bestimmt sich die Ziffer der Zelltheilungen in den verschiedenen Schichten der Gehirnwand aus der in einem bestimmten Bezirk vertretenen Zellenzahl des erwachsenen Gehirns. Aus der erwähnten Eigenthümlichkeit ungleichzeitiger Kerntheilung erklärt sich wohl auch die Möglichkeit verschiedener Ergebnisse von Seiten verschiedener Beobachter auf einfache Weise. Denn zeitweiliger Mangel kann leicht als Exklusion einerseits, als Prädilektion andererseits gedeutet werden.

3) Horizontalschnitte zeigen in der Längsrichtung des Medullarrohrs gelegene Kernspindeln und sind auch hier wiederum sämtliche Schichten an der Theilung beteiligt.

4) Es lassen sich also im Ganzen drei Kern- und Zelltheilungsebenen erkennen, obwohl dabei hier und da eine gewisse Verschiebung der karyokinetischen Achsen aus der Normalen nach dieser oder jener Seite hin nicht ausgeschlossen ist.

hältnissen voranzubestimmen, wenn man nur die Form der totalen Oberfläche desselben kennt. Schon Linien, welche den totalen Umriss darstellen, geben der Vorausbestimmung eine sichere Grundlage. Nicht was man in populärer Weise Umrisslinien nennt, kann hier gemeint sein, sondern der aus der Entwicklung sich ergebende totale Umriss. Solche Umrisse sind auf Tafel XIV enthalten. Für Jeden, welcher der bisherigen Darstellung folgte, kann es nicht schwer sein, die Substanzgliederung in allen bezüglichen Figuren dieser Tafel principiell richtig anzugeben. Denken wir uns ferner den medianen Längsschnitt einer jungen Batrachierlarve, etwa das in GÖTTE'S Atlas der Entwicklung von Bombinator in Fig. 38 gezeichnete Stadium. Dass in der Epidermis dieses Längsschnittes von Bombinator, dessen Umrisslinien vollständig vorliegen, zwei Schichten vorkommen, von welchen die eine abgeplattete Elemente besitzt; dass die Dotterzellenmasse mehrschichtig ist, überhaupt also der Grad der Ausbildung des concentrischen Furebensystems, lässt sich am Umriss allerdings eben so wenig ermessen, als die Werthe des Abstandes der einzelnen Spalten von einander. An dem einen Organ oder Organsystem ist die Zerklüftung der Substanz eine weitergehende, die einzelnen Raumtheile der Substanz kleiner als an dem anderen; eben so bei verschiedenen Thieren an dem gleichen Organ. Dies lässt sich wohl am einfachsten erklären aus dem verschiedenen Grad des Bedürfnisses der Organe und Thiere. Im Innern der Dotterzellenmasse scheint eine große Unordnung der Elemente vorzuliegen, wenn wir den Längsschnitt einer jungen Batrachierlarve zu Rathe ziehen. Die Ursache hiervon liegt zum großen Theil an Furechenbrechungen; die wirkliche Gliederung ist nachweisbar (dies zeigen karyokinetische Figuren; s. Fig. 14, Taf. XI) eine rechtwinkelige.

Was man für den wirklichen Umriss eines höheren Thierkörpers zu halten habe, ist nach dem soeben Bemerkten klar. Der Umriss ist anzulegen auf Grundlage der Form der Gastrula, dem äußern Umriss ist desshalb der innere hinzuzufügen. An jener Figur denke man sich nur der größeren Deutlichkeit wegen den Gastrulamund noch offen, so dass man die Fortsetzung des äußeren Umrisses in denjenigen des Darm- und Neuralrohrs erkennen kann. Der wirkliche oder totale Umriss eines erwachsenen höheren Thieres ist also eine äußerst complicirte Erscheinung; er dringt aus der äußeren Oberfläche und den inneren Haupttröhren in alle Ausführungsgänge der kleinen und großen Drüsen, bis zu deren letzten Verzweigungen.

Bevor ich mich der Frage nach den Ursachen und der Bedeutung der rechtwinkligen Form der Substanzzerklüftung und ihrer Abweichungen zuwende, ist es am Platze, einiger Substanzstrukturen zu gedenken, welche ebenfalls in überraschender Weise rechtwinklige Durchkreuzungen der Bestandtheile erkennen lassen. Das eine der hier zu erwähnenden Gebilde ist der Knochen, dessen wirksame Bestandtheile in Form kleiner Balken und Platten nach den Linien maximalen Zuges und Druckes angeordnet sind und sich einander rechtwinklig durchschneiden. Die Verhältnisse sind zu bekannt, als dass es gestattet wäre, bei ihnen zu verweilen. Es handelt sich hier nicht um celluläre Durchschneidung, sondern um Bestandtheile, welche aus ganzen Komplexen von Zellen und Intercellularsubstanz bestehen. Eine befriedigende Erklärung ihres Zustandekommens ist schwer. Anderer Art wieder ist der folgende Fall. In Fig. 74, Taf. XIV, ist das Bild eines Querschliffes von dem Stamm eines Bryozoon, *Adeona* (LAMOUROUX) wiedergegeben¹. Die Reihen von Zoözien sind ringsum von Kalklagen umgeben. Die Zoözien der Platte senden aus ihrer nach außen liegenden breiten Seite sehr feine chitinöse Röhren aus, welche die Kalksalze absondern. Diese Chitindröhren sind an den übrigen Theilen der Platte ganz kurz, werden aber da, wo ein Ast sich bilden soll, allmählich länger. In demselben Maße wird auch die abgesonderte Kalkschicht, die sonst auf der Platte nur ganz dünn ist, hier sehr viel dicker, so dass sie die Zoözien vollständig bedeckt. Wo der so gebildete Ast, der in der Regel stielrund und auf beiden Außenflächen der Platte hochgewölbt ist, seine größte Dicke besitzt, besteht die denselben bildende Kalkmasse aus mehreren über einander liegenden concentrischen Schichten, gleich als ob die Kalkabsonderung in Absätzen vor sich gegangen wäre, vielleicht periodisch ganz geruht hätte, indem sich zwischen den Schichten keine Lücken zeigen. Der Lauf der von den Zoözien ausgehenden feinen Röhren lässt sich an der Schlifffläche bis zur Oberfläche des Astes verfolgen. Von den Röhren bemerkt KIRCHENPAUER, dass dieselben im Allgemeinen zwar senkrecht in die Höhe steigen, aber nicht ganz gerade, sondern mit einer leichten Biegung. Auf Fig. 74 sind nicht alle Röhren, sondern in größeren Zwischenräumen nur ein Theil derselben angegeben.

Was die Beurtheilung dieser Figur betrifft, so erinnert dieselbe

¹ Nach KIRCHENPAUER, Über die Bryozoengattung *Adeona*. Abhandl. d. naturw. Ver. zu Hamburg, Bd. VII, Abth. 1, Taf. III Fig. 13.

in der Anordnung der Schichten und der sie durchsetzenden Strahlen durchaus an einen von JUL. SACHS gelieferten Querschnitt von *Aristolochia siphon* und ist wohl auch dieselbe Erklärung für das Zustandekommen der rechtwinkligen Durchschneidung zulässig. Auf eine einfache geometrische Grundlage gebracht zeigt Fig. 74 die Linien eines Systems von Ellipsen, welches durch zwei Systeme von Hyperbeln rechtwinklig durchschnitten wird.

Wesentlich übereinstimmende Spaltung zeigt das nebenan (Fig. 70) gezeichnete Bryozoen-Ei, aus einem etwas späteren Furchungsstadium als das in Fig. 59, Taf. XIII dargestellte, welches außerdem die gleichen Grundzüge erkennen lässt.

Welches sind nun die Ursachen und Wirkungen der besonderen Formen, insbesondere der rechtwinkligen Form der Substanzzerlegung? Was bedingt die nicht rechtwinklige Form der Zerlegung? So leicht es war, Ursachen und Wirkungen einer Substanzzerlegung im Allgemeinen aufzufinden, so schwer ist es, die Ursachen bestimmter Formen der Zerlegung zu erkennen. Für die Auffindung der ersteren diene uns die Verfolgung des acellulären Wachstums einer Protoplastmakugel. Auch für letzteren Zweck bietet sich uns derselbe Weg als ein Hilfsmittel dar. Außerdem ist der Akt der Spaltflächenbildung selbst in Erwägung zu ziehen. Es liegt in der Natur der Sache, dass einige jener Momente, welche oben bei der Betrachtung der Ursachen und Wirkungen der Substanzzerlegung im Allgemeinen zur Sprache kommen, auch für die Untersuchung der besonderen Form der Zerlegung wiederkehren.

Fragen wir uns also bei Betrachtung der Fig. 75, Taf. XIV, welche Ursache ausfindig gemacht werden könne für das Zustandekommen einer rechtwinkligen Substanzzerlegung der protoplasmatischen Blastula, so wird Jedem diese Form als die natürlichste und einfachste, in diesem Falle auch den kürzesten Weg darstellende, erscheinen. Es verhält sich damit eben so, wie mit der Furchung des Eies selbst; wenn einmal dieser Körper überhaupt zerlegt werden sollte, so konnte dies nicht einfacher und natürlicher geschehen, als nach den verschiedenen Richtungen des Raumes, in dem das Ei zunächst in zwei Hälften sich spaltete, jede dieser Hälften wieder etc., so dass eine rechtwinklige Zerlegung die einfachste Folge war. Auch bei unserer Blastula also ist die rechtwinklige Lage der Spaltrichtungen die einfachste Lage.

Die erwähnte Richtung ist hier aber nicht bloß die einfachste der denkbaren, sondern ihre Ausbildung hängt ferner auch zusammen

mit dem natürlichen Akt der Substanzzerreißung, welcher zur Herstellung von Spaltflächen führt. Denken wir uns die Platte der Fig. 56b mehrfach durch Kerne centriert, wie es daselbst geschehen ist, so wird der Akt der folgenden Protoplasmatheilungen, wenn nicht besondere Verhältnisse alterierend einwirken, rechtwinkelig zu den Oberflächen gestellte Zerreißungsflächen hervorbringen. Dieser Fall gehört in der That zu denjenigen, welche am häufigsten zur Beobachtung gelangen.

In dritter Linie kommt sodann dieselbe Spaltrichtung in Frage als diejenige, welche für die Kanalisation des Protoplasma, für den Stoffverkehr zwischen den an einander stoßenden Spaltflächen zweier Zellen den zweckmäßigsten Weg bezeichnet.

Viertens kommt noch in Betracht die Festigkeit der Verbindung zwischen den Zellen. Wie bei einem Gewölbe die rechtwinkelige Stellung der Gewölbstücke die meiste Gewähr giebt für die Festigkeit desselben und einem Ausweichen der Elemente vorbeugt, so ist dies auch hier der Fall. Die zahlreichen Brechungen der Furchen, die das Oberflächenbild stören, sorgen für Verstärkung der unter 3 und 4 erwähnten Momente, ohne der rechtwinkelige Stellung zu den Oberflächen zu schaden.

So viel scheint sich mir ungezwungen zu ergeben für die Erklärung der rechtwinkeligeu Schneidung.

Nun treten aber andere Fälle auf, in welchen eine rechtwinkelige Schneidung durch andere Winkel ersetzt wird, sei es dass die Oberfläche, oder dass die Furchen unter sich selbst in Betracht kommen, wie oben im Einzelnen aus einander gesetzt worden ist. Ist eine Änderung in der Stellung der karyokinetischen Achsen die Ursache, oder, ohne eine solche Änderung, einfach eine veränderte Beschaffenheit des Protoplasma? Mag das Eine oder Andere der Fall sein, sicher ist es nothwendig, einen Einfluss der Substanz (Protoplasma, Kern) auf die Spaltrichtung anzuerkennen. WESTERMAIER bezeichnet dies als einen Einfluss der Individualität der Zellen; ich zog indessen schon oben jenen Ausdruck vor, da er meines Erachtens eine richtigere Vorstellung giebt. Man kann nun allerdings, wenn man will, alle jene vier Punkte, welche geltend gemacht wurden, unter den Einfluss der Substanz stellen. Da jedoch bei Punkt 1, 2, 3 und 4 die Oberfläche wesentlich mit in Betracht kommt, so bezeichne ich dieselben als Oberflächenmomente. Von der Substanz im Besondern hängt es dann also ab, ob die Zerreißung nicht in einer

senkrecht zur Oberfläche oder einer Furche gerichteten Linie, sondern in einer andern Richtung erfolgt.

Auf den Einfluss der Substanz ist es ferner auch zu beziehen, wenn bei gleicher Oberfläche zweier Körper eine irgend verschiedenartige Zerlegung stattfindet. Hierher gehören z. B. der Einfluss des Nahrungsdotters, Unterschiede zwischen der thierischen und pflanzlichen Furchung etc.

Schwieriger ist es, eine Erklärung für das Zustandekommen nachträglicher Korrekturen der Spaltrichtung in solchen Fällen zu finden, in welchen ohne das Eingreifen neuer Spaltungen eine solche Korrektur zu Stande kommt. Es scheinen einfach Protoplasmakontraktionen für Verschiebungen solcher Art verantwortlich gemacht werden zu können.

Das Verhältnis des Ganzen zu den Theilen, die Substanzzerlegung und die Richtung dieser Zerlegung ist hiermit betrachtet. Es bleibt übrig, über das Verhältnis der Form des Wachsthum zu der Form der Zerlegung des Protoplasma Betrachtungen anzustellen.

4) Die Form des Wachsthum und die Zerklüftung des Protoplasma.

Nicht bloß das ovariale und befruchtete Ei, sondern auch seine Theilstücke besitzen radiale Struktur. Anders ausgedrückt, geht die Fortsetzung der Substanzzerlegung einher mit einer Fortsetzung der radialen Struktur. Aus einem einfach centrirten Körper wird ein vielcentrirter. Diese Sätze wurden schon früher in Betracht gezogen. Welche Nutzenanwendung ergibt sich aus ihnen für das Wachstum? In dieser Beziehung wurde bei früherem Anlass mindestens so viel betont, dass zwischen dem ovarialen und postovarialen Wachstum keine Diskontinuität vorhanden sei. Dass das radiale Wachstum auf alle Fälle sich mindestens so weit hinaus in der Entwicklung des Individuums erstreckt, als die primäre Protoplasmastruktur vorhanden ist, ergibt der Augenschein. Die sekundären Protoplasmastrukturen, die auf Grundlage der radialen Struktur sich hervorbilden, treten aber erst relativ spät auf, zu einer Zeit, da der Embryo selbst in seinen bleibenden Organanlagen schon einen beträchtlichen Weg zurückgelegt hat. Es ist bekannt, dass die radiale Struktur auch in den sekundären Protoplasmastrukturen eine bedeutende Rolle spielt; sie ist selbst größer, als man anzunehmen pflegte.

Bleiben wir bei unseren bisherigen Beispielen, so nehmen wir

bei der embryonalen Entwicklung des Frosches und des Fisches, überhaupt der meisten Thiere, ein Vorwiegen des Flächenwachsthum gegenüber dem Dickenwachsthum wahr. Ein Vergleich des Eies oder Keimes mit der Gestalt des fertigen Thieres ergibt dasselbe Verhältnis. Als größte Dicke des Thieres den Abstand zwischen der hinteren Darmwand und der Rückenhaul annehmend, erkennen wir die vorwiegende Größe des Längen- und Breitenwachsthum nur um so deutlicher.

In Bezug auf die Oberfläche der ungefurchten Eikugel oder des ungefurchten Keimes betrachtet würde dieses überwiegende Flächenwachsthum nun als ein tangenciales Wachsthum anzusehen sein. Auf die Struktur des gefurchten Eies oder Keimes bezogen ist aber bemerkenswertherweise jenes Flächenwachsthum in Wirklichkeit ein radiales. Denn die Struktur der einzelnen Elemente ist eine radiale und es ist auf ihrer Grundlage dem Ei oder Keim gestattet, durch radiales Wachsthum in die Fläche zu wachsen. Eine Erwägung der Struktur und Wachsthumverhältnisse des gefurchten Knochenfischkeimes Fig. 55 Taf. XIII zeigt dies mit aller wünschenswerthen Deutlichkeit. Das Ei und der Keim wachsen also postovarial durch radiales Wachsthum nicht bloß in die Dicke (zu derjenigen Zeit und an jenen Orten, wo überhaupt ein Dickenwachsthum vor sich geht), sondern auch in die Länge und Breite. Es ist dabei durchaus nicht nothwendig, dass dieses radiale Wachsthum nach allen Richtungen gleichmäßig vor sich gehe, sondern es geht ungleichmäßig, mit jenen Abstufungen in den verschiedenen Dimensionen vor sich, wie die longitudinale und dorsoventrale Asymmetrie und die seitliche Symmetrie der ersten Anordnung es mit sich bringt und nothwendig macht. Hieraus ergibt sich der Werth der Multicentrirung des wachsenden Protoplasma für das Wachsthum mit aller Deutlichkeit.

Während nun der gesammte Protoplasmakörper in Folge seiner Vielcentrirung radial in die Länge, Breite und Dicke wächst und das Maß dieses Wachsthum nach der vorhandenen zweifachen Asymmetrie und einfachen Symmetrie sich abstuft, macht auch die Substanzzerklüftung sich dem allgemeinen Wachsthum anschließende Fortschritte. Sie vollzieht sich dabei senkrecht auf die Ausdehnungsrichtungen des wachsenden Protoplasmakörpers. Diese senkrechte Richtung ist entschieden die herrschende, wie sich aus den vorhergehenden Betrachtungen ergibt. Die Herstellung neuer Centra hält in der Regel gleichen Schritt mit der Zerklüftung.

Doch können auch Zerklüftungen unterbleiben, Centrirungen fortschreiten, wie das Plasmodium der Knochenfische an die Hand giebt.

Nichts zeigt deutlicher als das ovariale Ei, dass das Wachsthum das Primäre, die Zerlegung das Sekundäre und Bedingte sei.

Dass der wachsende Protoplasmakörper des Eies die Zerlegung und Centrirung seiner Substanz bestimme, nicht aber die Theile das Ganze, tritt ebenfalls gerade an der gegenwärtigen Stelle auf das deutlichste hervor.

Der werdende Organismus ist hiernach ein nach bestimmten Richtungen sich ausdehnender, nach den verschiedenen Dimensionen des Raumes sich zerklüftender und in gesetzmäßiger Weise chemisch und histologisch sich differenzirender Protoplasmakörper.

Man kann natürlich entsprechend der Wirklichkeit und auf Grundlage der Erfahrung ferner behaupten, dass die Zerklüftung schon ursprünglich in der Form von trajektorischen Flächennetzen vor sich gehe oder sich nachträglich als solche Form darstelle.

Was ergibt sich aus alle Dem für die Bedeutung der Zelle? Man muss hier unterscheiden zwischen einzelligen und mehrzelligen Organismen. Jene ersteren sind den Mehrzelligen im Ganzen zu homologisiren. Die einzelligen haben bloß eine Umfassungsfläche; die vielzelligen haben eine Umfassungsfläche und Zerklüftungsflächen.

Bei den einzelligen Organismen ist die Zelle das Ganze, ein centrirter Protoplasmakörper. Bei den Vielzelligen ist die Zelle ein centrirter, von bestimmten Spaltflächen begrenzter Raumtheil des Gesamtprotoplasma.

Dass das ungefurchte Ei der vielzelligen Thiere in seiner Bedeutung einem einzelligen Wesen entspricht, ist ohnedies allseitig angenommen. Jene Spaltflächen sind in vielen Fällen schon ursprünglich, in anderen nachträglich, solche trajektorischer Art. In jungem Zustande aus ihrer Nachbarschaft befreit, neigt die Zelle der rundlichen Form zu. Im Zellenverband erfährt sie durch Brechungen, Seitendruck etc. schon frühzeitig Modifikationen ihrer Form. Mannigfaltiger noch werden ihre Formveränderungen mit der Ausbildung der sekundären Protoplasmastrukturen.

Es steht nichts im Wege eum grano salis mit H. LOTZE den Keim einem Krystall zu vergleichen, der einem weiteren Wachsthum entgegengeht. Die Zellen erscheinen dann gleich Theilen jenes

(radialen) Krystals, die durch die Blätterdurchgänge bestimmt werden.

Eine Zusammenfassung des wesentlichen Inhalts des letzten Abschnittes führt zu folgenden Sätzen:

- 1) Zur Beurtheilung des Wachstums und der Zerlegung eines Protoplasmakörpers ist es zweckmäßig, neben Beispielen aus der anorganischen Natur solche aus dem Bereich der bildnerischen Thätigkeit des Menschen zu vergleichen.
- 2) Über das Verhältnis der Pflanzenzelle zum Organ oder zur Pflanze selbst haben sich im Laufe der Zeit dreierlei Auffassungen entwickelt. Die eine stellt das einzelne Element in den Vordergrund; die andere lässt die Zelle durch das Ganze bestimmt werden; die dritte nimmt eine Mittelstellung ein. Die zoologische Forschung verlegt mit SCHWANN den Schwerpunkt ausschließend auf das einzelne Element des Organismus und lässt den letzteren durch die Zellen bestimmt werden.
- 3) Für beide organische Reiche kann indessen der Satz durchgeführt werden, das Ganze bestimme die Theile nach Substanz und Struktur, Form und Größe, Lagerung und Kräften (Ernährung, Theilung etc.). So geschieht die Ernährung des Einzelelementes in bemessener Weise, aber nicht desshalb, weil der einzelne Theil ein Elementarorganismus ist, sondern weil dem gesammten Protoplasmakörper jene Eigenschaft zukommt, von dem das einzelne Element ein Theil ist.
- 4) Zur Erkennung der Ursachen und Zwecke der Zerlegung eines wachsenden Protoplasmakörpers in einzelne Raumtheile ist es förderlich, zuerst ein acelluläres Wachstum, worauf die Natur selbst uns hinweist, zu substituiren.}
- 5) Auf diesem Wege erkennt man, dass durch die Zerlegung eines Protoplasmakörpers in einzelne Raumtheile a) die Oberfläche eine bedeutende Vermehrung erfährt, womit für die trophischen Vorgänge die größten Vortheile verbunden sind; b) aus einem einfach centrirten Körper ein vielecentrirter hergestellt wird; c) aus einer einzelnen radialen Struktur zahlreiche radiale Strukturen hervorgehen. d) Die chemische und histologische Gliederung erfährt durch jene Zerlegung theils eine Erleichterung, theils ist sie als ursächliches Moment der Zerlegung zu betrachten; e) der Aggregatzustand erfährt

durch die Zerlegung eine Änderung, zur Lockerung oder zu nachfolgender größerer Festigung.

- 6) In diesen Momenten kann man die Gründe erblicken, aus welchen es überhaupt zur Bildung von Zellen kommt, da außerdem die wachsende Substanz einer Zerlegung in einzelne Raumtheile nicht bedürfte.
- 7) Die Richtung, in welcher die Zerlegung erfolgt, ist keine zufällige, sondern ebenfalls normirt. Sie ist abhängig theils von der Oberfläche des sich zur Zerlegung anschickenden Körpers, theils von der Substanz des letzteren. Letzteres Moment erklärt es, warum bei gleicher Oberfläche eine verschiedenartige Zerlegung eintreten kann, sei es bei Thieren oder bei Pflanzen.
- 8) Die rechtwinkelige Richtung der Furchen zur Oberfläche ist als die einfachste von allen anzuerkennen, in so weit sie den kürzesten Weg darstellt; sie ist die günstigste Form für die Kanalisation des Protoplasmakörpers und leistet am meisten für die Festigkeit eines Zellenkomplexes; sie hängt endlich unmittelbar zusammen mit dem natürlichen Vorgang der Substanztrennung bei der Zelltheilung. Kennt man die wirkliche (gastruläre) Oberfläche eines erwachsenen Organes und schließlich eines ganzen erwachsenen Thierkörpers, so kann man auf Kenntnis der Gesetze der Substanzzerklüftung umgedreht auch die Form seiner cellulären Zerklüftung principiell richtig vorausbestimmen.
- 9) Die Fortsetzung der radialen Struktur vom Ei auf seine Theilstücke ist von Wichtigkeit für die ferneren Wachsthumsvorgänge. Sie ermöglicht nämlich, dass selbst das Flächenwachsthum auf radialem Wege vor sich gehe.
- 10) Nichts zeigt deutlicher als das ovariale Ei, dass das Wachsthum das Primäre, die Theilung das Sekundäre, Nachfolgende ist.
- 11) Der werdende Organismus ist ein nach bestimmten Richtungen im Wachsthum sich ausdehnender, nach den verschiedenen Ausdehnungen des Raumes sich zerklüftender, in gesetzmäßiger Weise chemisch und histologisch sich gliedernder Protoplasmakörper.
- 12) Bei den einzelligen Wesen ist die Zelle das Ganze, ihnen entspricht das ungefurchte Ei. Bei den vielzelligen Organis-

men ist die Zelle ein centrirter (kernhaltiger), von bestimmten Flächen begrenzter Raumtheil des Gesamtprotoplasma. Als ein solcher erscheint ursprünglich auch das Ei.

Leipzig, im März 1882.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XI.

Protoplasma und Kern.

- Fig. 1. Gerüstförmiges und radial angeordnetes körnchenhaltiges Protoplasma von Pflanzenzellen.
- Fig. 2. Reifendes Ei aus dem Ovarium der Feldmaus (Schnittpräparat. $330/1$) mit vacuolenhaltigem trabeculärem Protoplasma.
- Fig. 3. Eifollikel einer Froschlarve zur Zeit der Metamorphose. $330/1$.
- Fig. 4. Junger Eifollikel eines Triton cristatus. $330/1$.
- Fig. 5. Junger Follikel eines Taubenovarium. $330/1$.
- Fig. 6. Kern eines jungen Eifollikels von Alligator lucius, mit angrenzendem Protoplasma. Der centrale Theil des Kerns ist trabeculär angeordnet, der periphere enthält kugelförmige Nucleolen in einfacher Schicht. $330/1$.
- Fig. 7. Der größere Theil desselben Kernes im Oberflächenbild.
- Fig. 8. Junger Eifollikel einer Forelle mit zahlreichen wandständigen Nucleolen und feinem Binnengerüst. $330/1$.
- Fig. 9. Furchungskugel von Gobius pisc. Schnittpräparat. $450/1$.
- Fig. 10. Kern eines Eies von Anguilla fluv. ($330/1$) mit zerstreuten kleineren und größeren Kugelnucleolen.
- Fig. 11. Kern eines jungen Eies vom Kaulbarsch, mit peripherischen, zumeist verästelten, zahlreichen Plättchennucleolen. Oberflächenbild. $330/1$.
- Fig. 12. Ein gleicher Kern im Medianschnitt. *P*, Plättchennucleolen; *V*, ein Nucleolus mit Vacuole; *L*, zapfenförmiger Fortsatz eines Nucleolus.
- Fig. 13. Zwei Furchungskugeln von Gobius pisc., mit Kernspindel etc. $450/1$.
- Fig. 14. Zwei Dotterzellen eines Froschembryo im Stadium der Gastrula, mit Kertheilung. $330/1$.
- Fig. 15. Zellengruppe aus der Amnionzone des Ektoderm eines Entenembryo von zwei Tagen, mit Kertheilungen. $330/1$.
- Fig. 16. Ektodermzelle des Schwanzes einer jungen Froschlarve in Kertheilung, mit Andeutung einer Zellplatte. $150/1$.
- Fig. 17. Zellen des Ektoderm der Keimscheibe des Hühnchens, in der Nähe des Primitivstreifens. $330/1$.
- Fig. 18. Epidermis der Fingerhaut eines erwachsenen Menschen. $330/1$.

- Fig. 19. Stück des einschichtigen Theiles der Keimblase (1,5 mm Durchmesser) des Kaninchens, mit zahlreichen Kerntheilungsfiguren. ³³⁰/₁.
- Fig. 20. Stück des Entoderm der Area embryonalis derselben Keimblase.

Tafel XII.

Furchung des Froscheies (*Rana esculenta*). ³⁰/₁.

- Fig. 21. 1, erste Längsfurche; 2 und 3, die beiden Hälften der zweiten Längsfurche; *b*, Brechungslinie. Obere Polansicht.
- Fig. 22. Ei derselben Stufe ohne Brechungslinie. *P*, Polgrübchen.
- Fig. 23. Sehr große Brechungslinie des oberen Pols.
- Fig. 24. Schema der Furchenanordnung im Stadium der Viertheilung des Eies, mit beiden in parallelen Ebenen auf einander senkrechten Brechungslinien. Die Furchenabschnitte der oberen Eihälfte sind mit ausgezogenen, die der unteren Eihälfte mit punktirten Linien ausgeführt. Die Furchungskugeln berühren sich mit torquirten Flächen.
- Fig. 25. Zur Erläuterung der Furchenbrechung. 1, 2, die älteren Furchen; 3, die neuentstandene Furche. Die punktirten Linien zeigen die Lagerveränderung der Furchen an.
- Fig. 26, wie Fig. 21.
- Fig. 27. Die gewöhnliche Form der Furchenanordnung im Stadium der Achtheilung der oberen Eihälfte. Obere Polansicht. Der unterhalb der Äquatorialfurche gelegene Eitheil ist in der Figur dunkel gehalten. Die älteren Furchen sind durch starke Linien kenntlich gemacht. 1, 2, 3 und 4, die neuen Furchen. *b*, Brechungslinie.
- Fig. 28—36. Verschiedene Formen des Furchennetzes im Stadium der Achtheilung der oberen Eihälfte.
- Fig. 37. Obere Ansicht eines Eies mit 16 Zellen in der oberen Eihälfte.
- Fig. 38. Oberflächenbild der Zellen des oberen Feldes einer späteren Furchungsstufe. Gleiche Vergrößerung wie bei den vorausgehenden Figuren.
- Fig. 39. Äußere Form der Zellen des oberen Feldes einer späteren Furchungsstufe.
- Fig. 40. Medianschnitt eines Eies mit acht Blastomeren der oberen Hälfte. *F*, Furchungshöhle. *A*, Äquatorialfurche.
- Fig. 41. Decke der Furchungshöhle im Stadium der beginnenden Gastrula. ¹⁵⁰/₁.
- Fig. 42 *a*. Zur Erläuterung der Verschiedenheiten des Furchennetzes im Stadium der acht Zellen des oberen Feldes.
- Fig. 42 *b*. Die Lagerverschiedenheiten der karyokinetischen Achsen in dem Achtzellenstadium der oberen Eihälfte. *M*, Mittelstellung.

Tafel XIII.

Zur Furchung von *Gobius piscatorum* und *Salmo salar*.
Der Keim ist hell, der Nahrungsdotter dunkel gehalten.

- Fig. 43. Die erste Furche theilt den Keim in zwei neben einander liegende, etwas ungleiche Hälften. ³⁴/₁.

- Fig. 14. Viertheilung des Keimes, Silberbild, eigenthümlicher Verlauf der Silberfäden.
- Fig. 45. Der Keim unmittelbar vor dem Auftreten der ersten Parallelfurchen.
- Fig. 46. Der Keim mit den ersten Parallelfurchen. Osmiumpräparat.
- Fig. 47. Seitenansicht eines Eies derselben Stufe.
- Fig. 48. Silberbild derselben Stufe.
- Fig. 49. Ungewöhnliches Furchungsbild eines Keimes derselben Stufe. 1, 2, 3 und 4, die vier jüngsten Furchen; unter diesen hat die Furche 2 radialen Verlauf, ähnlich der entsprechenden Stufe des Froscheies.
- Fig. 50. Ungewöhnliches Furchungsbild derselben Stufe. a, b, die älteren Furchen; 1, 2, 3 und 4, die neuen Furchen.
- Fig. 51. Der Keim mit dem zweiten Parallelfurchenpaar. Die vier mittleren Zellen sind etwas heller an Farbe und ragen über den umgebenden Kranz von 12 Zellen hügelartig hervor. Osmium.
- Fig. 52. Das Vier- und Achtzellenstadium von *Tinea* nach RUSCONI.
- Fig. 53. Seitenansicht eines Eies der Stufe von Fig. 51; r, Randschicht des Keimes.
- Fig. 54. Späteres Furchungsbild. Die äußersten Zellen (r) umsäumen den übrigen Keim in Radialstellung.
- Fig. 55. Medianschnitt durch den Keim der Stufe von Fig. 54. Pikrinschwefelsäure, Hämatoxylin. r, Randschicht. $60/1$.
- Fig. 56 a u. b. Zur Erläuterung der Verhältnisse des einfach- und mehrfachcentrirten Protoplasma.
- Fig. 57. Medianschnitt durch einen in Furchung begriffenen Lachskeim. Unterhalb des gefurchten Theils des Keimes liegt der ungefurchte Theil desselben oder das Plasmodium (Pl) des Keimes. II, eine kleine, zwischen dem gefurchten und ungefurchten Theil des Keims gelegene Höhle; K, Kerne des Plasmodium; N, Nahrungsdotter; L, eine Art Latebra. Chromsäure. $60/1$.
- Fig. 58. Eine Kernspindel des Lachskeimes bei stärkerer Vergrößerung. Die Elemente der Kerntonne haben globuläre Form.
- Fig. 59 a, b, c. Drei Furchungsstadien von Bryozoen (nach J. BARROIS).

Tafel XIV.

Furchung von Petromyzon. Theilung der Substanz im Allgemeinen.

- Fig. 60. Ei von *Petromyzon fluvi.* nach der ersten Theilung. b, Brechungslinie. $36/1$.
- Fig. 61. Vierzellenstadium von *Petromyzon fluvi.*
- Fig. 62. - - - Planeri.
- Fig. 63. Obere Polansicht einer späteren Furchungsstufe von *Petromyzon fluvi.*
- Fig. 64. Seitenansicht desselben Eies.
- Fig. 65. Untere Polansicht desselben Eies. c, die an der Stelle des unteren Pols gelegene Zelle.

- Fig. 66. Ei derselben Stufe (*Petrom. fluv.*) auf dem Medianschnitt. *F*, Furchungshöhle.
- Fig. 67. Dessgleichen von *P. Planeri*, nach M. SCHULTZE.
- Fig. 68 u. 69. Eine von einer Parabel und eine von einer Hyperbel begrenzte Fläche, zur Erläuterung der Form der Substanzerklüftung in Fig. 70 und folg.
- Fig. 70. Furchungsbild von *Lepralia unicornis*, nach J. BARROIS.
- Fig. 71. Scheitelansicht des Haarköpfchens von *Pinguicula vulgaris*, nach J. SACHS.
- Fig. 72. Wurzelkappe von *Equisetum*, nach NÄGELI und LEITGER. *A*, Antiklinen, *R*, Radialen.
- Fig. 73. Furchungsbild von *Sarcoptes cati*, nach LEYDIG.
- Fig. 74. Querschliff durch den Stamm von *Adcona*, nach KIRCHENPAUER.
- Fig. 75—77. Verschiedene Entwicklungsstufen eines Wirbelthiers (*Amphioxus* nach HATSCHEK) ohne Substanzerklüftung gezeichnet.

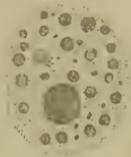


Fig. 10

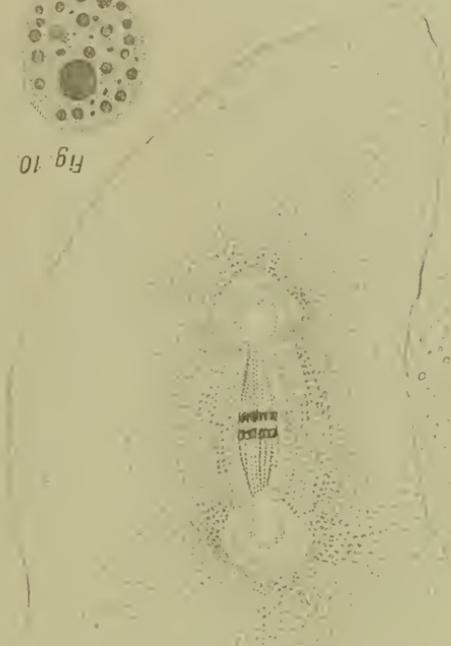


Fig. 13

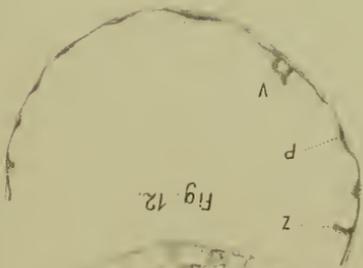


Fig. 12

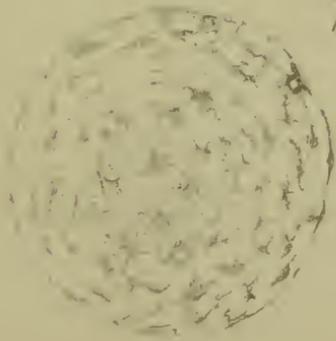


Fig. 11



Fig. 7



5.





Fig. 21.

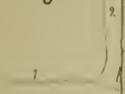


Fig. 27b.

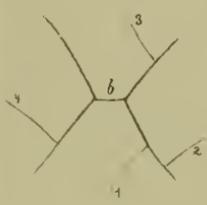


Fig. 27.

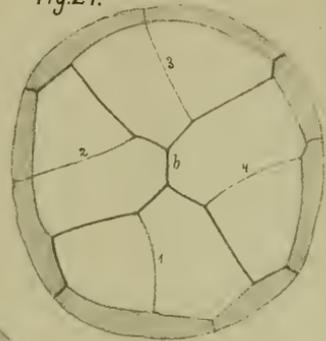


Fig. 28.



Fig. 32.

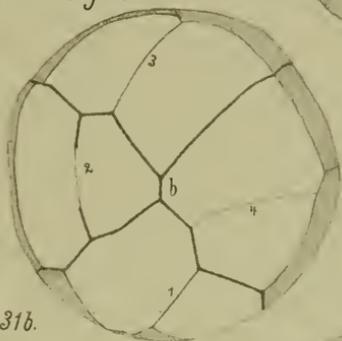


Fig. 32 b.

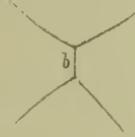


Fig. 31b.

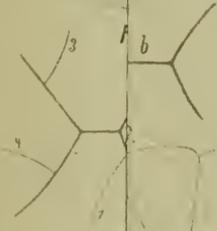


Fig. 37.

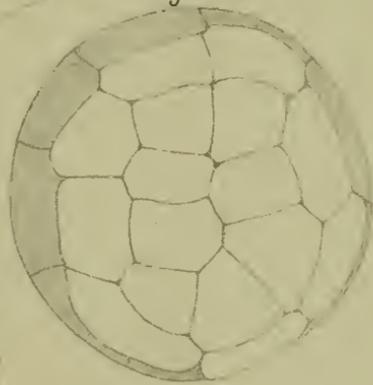


Fig. 33.

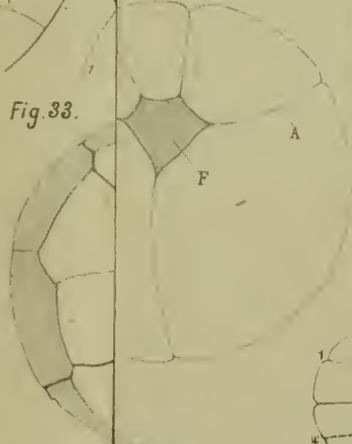


Fig. 39.



Fig. 42.

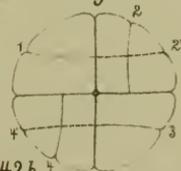


Fig. 38.

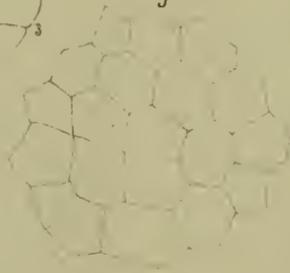


Fig. 42b.



Fig.



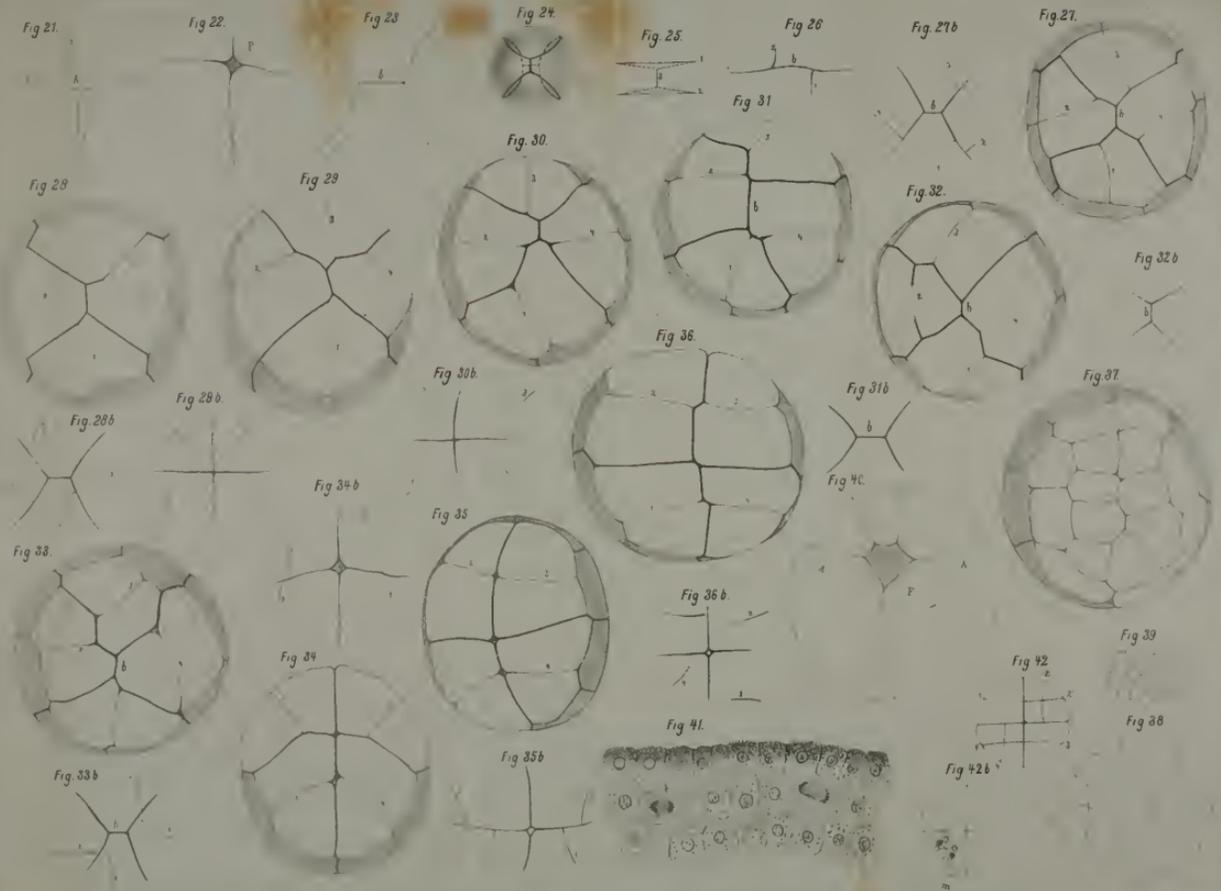


Fig 43



Fig. 48.



Fig. 53.

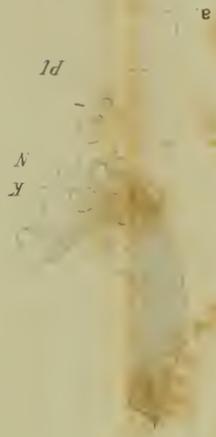


Fig. 55.

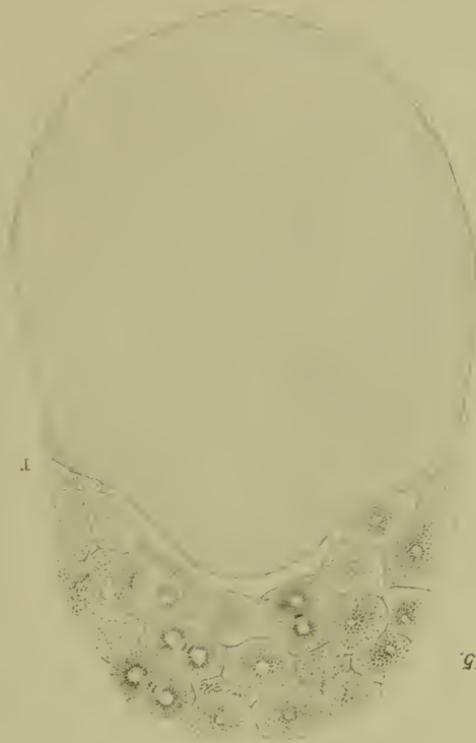


Fig. 56.



Fig 47



Fig 43



Fig 44



Fig 45



Fig 46



Fig 47



Fig 48



Fig 49



Fig 50

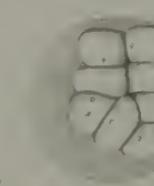


Fig 51



Fig 52



Fig 55



Fig 53



Fig 54



a

b

Fig 52

Fig 58



Fig 57



pl
x
x

Fig. 60.



Fig. 64.

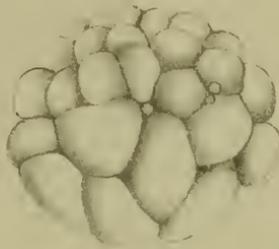


Fig. 69.



Fig. 70.

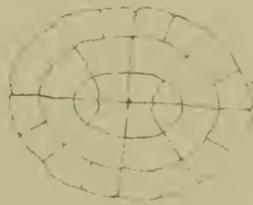


Fig. 74.

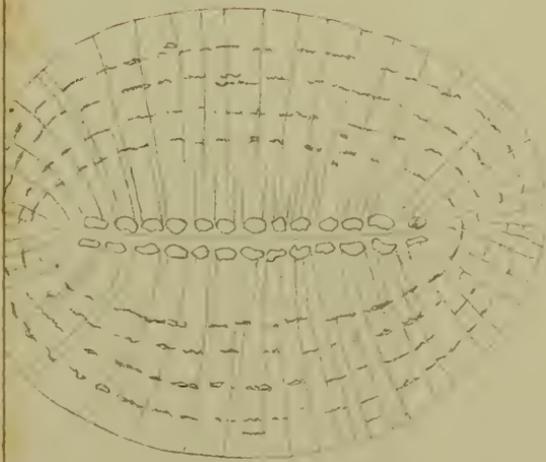


Fig. 60.



Fig. 61.



Fig. 62.



Fig. 63.



Fig. 64.



Fig. 65.



Fig. 66.



Fig. 67.



Fig. 68.



Fig. 69.



Fig. 70.



Fig. 75.



Fig. 77.



Fig. 68.



Fig. 74.

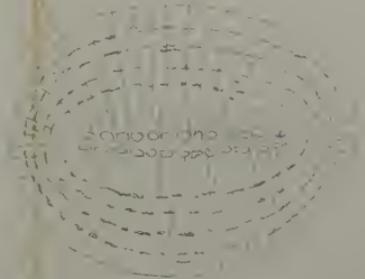


Fig. 72.



Fig. 73.



Fig. 71.

