

Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen?

Von

Dr. Oscar Hertwig,

o. Professor der Anatomie an der Universität Jena.

Hierzu Tafel IX.

Vor noch nicht Jahresfrist hat E. Pflüger zwei wichtige Abhandlungen¹⁾ veröffentlicht: „Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo“. In denselben hat Pflüger, wie schon aus dem Titel hervorgeht, sich das besondere Verdienst erworben, ein ganz neues Forschungsgebiet eröffnet zu haben. Am Froschei, welches seit Prevost und Dumas so oftmals eingehenden Untersuchungen über den Furchungsprocess gedient hat, hat er jetzt wieder eine Reihe ganz neuer und auf den ersten Blick sehr merkwürdiger Erscheinungen entdeckt und dadurch bereits eine Anzahl weiterer Arbeiten anderer Forscher hervorgerufen.

Wie Pflüger mit Recht bemerkt, haben die Eier der Batrachier für die Lösung gewisser principieller Fragen die werthvolle Eigenschaft, dass sie bei einer ziemlich beträchtlichen Grösse aus einer dunkel pigmentirten und aus einer hellen, weil unpigmentirten Hemisphäre, bestehen und in Folge dessen auch eine feste und leicht bestimmbare Eiaxe besitzen, welche man erhält, wenn man die Mitte der pigmentirten mit der Mitte der unpigmentirten Hälfte der Kugeloberfläche verbindet. Die Axe nimmt stets eine lothrechte Stellung ein, wenn Froscheier befruchtet und in Wasser gebracht werden, so dass die Gallerthülle quellen kann. Hier-

¹⁾ 1) E. Pflüger, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen. Archiv f. d. ges. Physiologie Bd. XXXI 1883.

2) Derselbe, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo. 2. Abhandlung. Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. XXXII 1883.

bei wird immer der Mittelpunkt der schwarzen Hemisphäre, nach oben gekehrt, daher er auch als oberer oder animaler Pol bezeichnet wird im Gegensatz zum Mittelpunkt der weissen Hemisphäre, dem unteren oder vegetativen Pol. Der Schwerpunkt des Eies fällt mithin nicht mit dem Centrum der Kugel zusammen, sondern ist mehr dem vegetativen Pole genähert. Zu der Eiaxe stehen die beiden ersten Furchungsebenen in einem gesetzmässigen und leicht erkennbaren Verhältniss. Sie sind ebenfalls genau lothrecht gestellt und schneiden einander unter rechtem Winkel in einer Linie, welche unter normalen Verhältnissen mit der Eiaxe zusammenfällt und Furchungsaxe genannt wird. So zerlegt sich das Ei durch die zwei ersten Theilungen in vier gleichgrosse Stücke, deren jedes mit einer schwarzen oberen und einer weissen unteren Hälfte versehen ist. Die dritte Theilungsebene bildet sich darauf genau in horizontaler Richtung aus, fällt aber nicht mit dem Aequator des Eies zusammen, sondern schneidet die Eiaxe in einiger Entfernung vom animalen Pole, so dass jetzt vier kleinere nach oben gelegene oder animale Zellen und vier grössere, zum Theil unpigmentirte, am vegetativen Pole symmetrisch gruppirte, vegetative Theilstücke entstanden sind.

Von diesem normalen Furchungsschema hat Pflüger höchst interessante Abweichungen durch experimentelle Eingriffe hervorrufen können. Er hat die nach der Befruchtung bald eintretende Drehung der Eier dadurch zu verhindern gesucht, dass er die letzteren mit ihrer klebrigen Schleimhülle einzeln auf Uhrschälchen festklebte und sie nur mit einem Tropfen besamten Wassers befruchtete. Da in Folge des geringen Wasserzusatzes die Gallerthülle nicht genügend quellen kann, bleibt sie dem Dotter fest aufliegen und hemmt das Rotiren desselben, ohne aber das Eintreten des Furchungsprocesses zu stören. Der Experimentator hat so ein Mittel in der Hand, um beim Aufkleben der Gallert-hülle oder später durch Verstellung der Uhrschälchen der Eiaxe jede beliebige Richtung zur Horizontalebene zu geben. Hierbei entdeckte Pflüger die auffallende Thatsache, dass auch in allen den Fällen, wo die Eiaxe keine lothrechte ist, doch die beiden ersten Furchungsebenen mit Constanz vertical gestellt sind, und er zog aus diesen Fundamentalversuchen, sowie aus einer Reihe sich anschliessender weiterer Beobachtungen den weittragenden Schluss, dass die Schwerkraft einen richtenden Einfluss auf die Zelltheilungen ausübt, dass „die schliessliche Richtung der Zelltheilung aus der Summe aller Wirkungen resultirt, welche die

Schwere in einer Reihe von Stunden auf den Zellinhalt ausgeübt hat.“ Er bezeichnet die von ihm entdeckten Thatsachen „als einen speciellen Fall eines allgemeineren noch unbekanntes Gesetzes, wonach die Schwerkraft die Organisation überhaupt beherrschen soll.“

Als ich die bedeutungsvollen Abhandlungen kennen lernte, wollte es mir auf Grund der Erfahrungen, welche ich über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der verschiedensten Thiere gesammelt hatte, fraglich erscheinen, ob die an sich ausserordentlich werthvollen Experimente nur die eine ihnen von Pflüger gegebene Deutung zulassen. Bei Gelegenheit einer Discussion, welche sich in unserer medicinischen Gesellschaft gleich nach dem Erscheinen der ersten vorläufigen Mittheilung von Pflüger entspann, sprach ich die Ansicht aus: es möchten die neu entdeckten Thatsachen sich wohl so erklären lassen, dass im Froschei sich Substanzen von verschiedenem specifischem Gewicht befinden, von welchen die eine normaler Weise mehr nach dem animalen Pol, die andere nach dem vegetativen Pole zu angesammelt ist, woraus sich das Bestreben der Eier ihre primäre Axe lothrecht zu stellen erklärt. Wenn nun die Eier in eine Zwangslage, wie es durch Pflüger geschehen ist, gebracht worden sind, werden sie zwar verhindert in der Dotterhaut zu rotiren, bis der excentrisch gelegene Schwerpunkt in die Ruhelage gekommen ist, aber desswegen ist noch keineswegs ausgeschlossen, dass nicht im Innern eine Verschiebung der verschiedenartigen Eibestandtheile an einander erfolgt, bis letztere wieder sich mehr oder minder an dem durch die Zwangslage bestimmten oberen Pole angesammelt und dadurch ein dem normalen Zustand ähnliches Gleichgewichtsverhältniss hergestellt haben. Zur Veranschaulichung meiner Ansicht wies ich auf das Hühnerei, an welchem die Keimscheibe auch den höchsten Punkt im Dotter einnimmt, mag das Ei gelagert werden wie es will. Die Heranziehung dieses Beispiels lag mir nahe. Lehrt uns doch eine vergleichende Betrachtung, dass die inäqual sich furchenden Eier, zu welchen das Froschei gehört, einen Uebergang bilden zu den meroblastischen Eiern der Fische, Vögel und Reptilien. Die bei ersteren am animalen Pole angesammelte Substanz entspricht der Keimscheibe, doch mit dem Unterschiede, dass die Sonderung des Bildungsdotters vom Nahrungsdotter hier schärfer durchgeführt, dort gleichsam noch mehr in Vorbereitung begriffen ist.

Ob die von Pflüger aufgestellte Hypothese, dass die Schwerkraft die Zelltheilung überhaupt beherrscht, richtig ist,

muss sich zeigen, so schloss ich weiter, bei der Theilung von solchen kugeligen Eiern, die aus gleichartigem Dottermaterial aufgebaut einen central gelegenen Schwerpunkt haben. An den Eiern der Echinodermen, welche diesen Bedingungen entsprechen, nahm ich mir vor eine derartige Prüfung durchzuführen, sobald sich mir dazu eine Gelegenheit bieten würde. Soweit mir aus meinen früheren Untersuchungen noch erinnerlich war, konnte hier die erste Theilungsebene die verschiedensten Stellungen zu einer lothrechten Axe einnehmen.

Noch ehe ich Gelegenheit hatte, mir hierüber wieder Gewissheit zu verschaffen, hat Born wenige Monate nach der Publication von Pflügers Abhandlungen gegen die in ihnen aufgestellte Hypothese Zweifel laut werden lassen und dieselben in einer Anmerkung in seinen „Beiträgen zur Bastardirung zwischen den einheimischen Anurenarten“ ausgesprochen¹⁾.

Born vermuthet, es möchten sich die von Pflüger mitgetheilten Thatsachen in der Weise erklären lassen, dass bei den in Zwangslage befindlichen Eiern der befruchtete Kern resp. dessen Umgebung als der specifisch leichtere Theil des Eiernern seinen Platz verändere und sich, soweit es die Consistenz der Eirinde erlaubt, dem höchsten Punkte der Eioberfläche nähere. Er versprach an den Froscheiern eine experimentelle Prüfung nach dieser Richtung im nächsten Frühjahr vorzunehmen, was jetzt auch geschehen ist. Während ich noch am Mittelmeer verweilte, hat Born bereits eine kurze Mittheilung²⁾ seiner Ergebnisse veröffentlicht. Aus ihnen geht in der That hervor, dass bei Eiern, die in Zwangslage gebracht werden, Verlagerungen im Eimaterial namentlich in Bezug auf den Kern eintreten, was sich zum Theil schon am Studium der Oberflächenveränderungen, hauptsächlich aber an Durchschnittsbildern erkennen lässt.

Gleichzeitig mit Born haben Roux und Rauber die Pflüger'sche Hypothese einer experimentellen Prüfung unterworfen.

¹⁾ G. Born, Beiträge zur Bastardirung zwischen den einheimischen Anurenarten. Arch. f. d. ges. Physiologie XXXII pag. 479—81.

²⁾ G. Born, Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Verhandlungen der medicinischen Section der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur. Lieferung vom 4. April 1884. Separatabdruck aus der Breslauer ärztlichen Zeitschrift Nr. 8.

Roux³⁾ stellte den Versuch an, ob die Froscheier sich bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere noch entwickeln können. Er brachte gleich nach der Befruchtung das Beobachtungsmaterial in feuchte Watte verpackt auf einen Centrifugalapparat, dessen Umdrehungsgeschwindigkeit so regulirt wurde, dass die an ihm befestigten Eier während der Umdrehung die beliebig durcheinander gerichteten Anfangsstellungen ihrer Eiaxen beibehielten. Es zeigte sich, dass die Eier sich nicht minder gut und minder rasch entwickelten, als die unter normalen Bedingungen befindlichen; es wurde festgestellt, dass jetzt die erste Furchungsaxe immer, auch wenn die Objecte in der Gallerthülle fixirt worden waren, mit der Eiaxe zusammenfiel, dass die erste Horizontalfurchung mit wenigen Ausnahmen wie normal näher dem schwarzen Pole lag, dass die schwarzen, jetzt weder oberen noch unteren Zellen sich rascher theilten als die weissen und dass der Urmund normaler Weise am Rande der weissen und schwarzen Hemisphäre sich befand. Roux zieht hieraus mit Recht den Schluss, „dass die Schwerkraft nicht unerlässlich nöthig für die Entwicklung ist, dass ihr keine nothwendige richtende und die Differenzirung veranlassende Wirkung zukommt“, dass vielmehr „das befruchtete Ei alle zur normalen Entwicklung nöthigen gestaltenden Kräfte in sich selber trägt und producirt.“

Rauber²⁾ hat im Sinne von Pflüger Schwerkraftversuche an Forelleneiern angestellt. Wenn er dieselben mit eigens construirten versilberten Klammern fixirte und so lagerte, dass der Keim nach abwärts gerichtet war, so zeigte die Dotterkugel das Bestreben aus der umgekehrten Lage in die Normalstellung zurückzukehren. Dabei durchschritt der Keim, indem er die normale Lage zu gewinnen suchte, nicht etwa den Nahrungsdotter in kürzester Linie, sondern er machte eine peripherische Bewegung, es rotirte die ganze Eikugel innerhalb des zwischen ihr und der Eikapsel vorhandenen engen Zwischenraumes. Wenn man diesem Rotationsbestreben durch immer erneute Lagecorrecturen entgegen wirkte, so blieb eine normale Entwicklung aus. In einigen Fällen

1) Wilhelm Roux, Ueber die Entwicklung der Froscheier bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere.

Separatabdruck aus der Breslauer ärztlichen Zeitschrift. Nr. 6. 1884.

2) A. Rauber, Schwerkraftversuche an Forelleneiern.

Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig. 12. Febr. 1884.

bewahrte zwar der Keim als ganzes seine Form, war aber auf's seltsamste und nur in kleinen Strecken zerklüftet, in anderen Fällen dagegen bot er eine zerflossene dünne Schicht auf der Dotterkugel dar, ohne dass eine Spur von Furchung vorhanden war.

Rauber experimentirte auch mit der Centrifugalkraft und beobachtete, dass die Forelleneier sich im Centrifugalapparat so lagern, dass die Eiaxe wagrecht und zwar der Keim centripetal, der Nahrungsdotter centrifugal gerichtet ist, und dass sie sich in dieser Stellung ganz normal entwickeln. Rauber zieht aus diesen Experimenten den Schluss, dass die Schwerkraft auch durch die Centrifugalkraft ersetzt werden könne, dass aber eine richtende Kraft überhaupt vorhanden sein müsse, sei es diese oder jene, unter deren Einfluss die Entwicklung sich vollziehe.

Noch ehe die vorläufigen Mittheilungen von Born, Roux und Rauber erschienen waren, hatte ich während der Osterferien einen 6wöchentlichen Aufenthalt am Mittelmeer benutzt um neben anderen Untersuchungen die Pflüger'sche Theorie, wie ich es mir schon vor längerer Zeit vorgenommen hatte, an den Eiern der Echinodermen zu prüfen, welche für die Entscheidung der vorliegenden Fragen insofern wichtig sind, als sie einer äqualen Furchung unterliegen.

Die von mir zur Beobachtung gewählten Seeigeleier sind sehr klein, vollkommen durchsichtig und rein kugelig. Sie bestehen fast nur aus Protoplasma oder Bildungsdotter, der sehr kleine gleichmässig im Inhalt vertheilte Körnchen aufweist, während Dotterconcremente, Fetttropfen und dergl. ganz fehlen. Der befruchtete Kern kommt immer in den Mittelpunkt der Kugel zu liegen, in welchen wir auch wohl ohne Bedenken ihren Schwerpunkt verlegen dürfen, in Anbetracht der gleichförmigen Vertheilung und des gleichartigen Characters des Dottermaterials. Eine bestimmte Eiaxe lässt sich daher nicht unterscheiden, vielmehr dürfen wir annehmen, dass alle Axen einander gleichwerthig sind. Unmittelbar nach der Befruchtung hebt sich eine feine Membran von der Dotteroberfläche ab und lässt einen nicht unbeträchtlichen mit Flüssigkeit erfüllten Zwischenraum hervortreten, in welchem die Eikugel Rotationen unbehindert würde ausführen können.

Um die Eier während der Theilung unter dem Mikroskop zu beobachten, brachte ich eine grössere Anzahl nach vorgenommener Befruchtung in einen hängenden Wassertropfen an der Unterfläche eines Deckgläschens, mit welchem eine kleine feuchte Kammer

geschlossen wurde, so dass die Entwicklung viele Stunden ungestört vor sich gehen konnte. Der Apparat wurde dann auf dem Mikroskopisch ruhig stehen gelassen und die erste Theilung abgewartet, welche bei einer Zimmertemperatur von 14 Grad Reaumur etwa nach einer und einer halben Stunde erfolgte.

Da die Eier im hängenden Tropfen sowie in der weit abstehenden Dotterhaut ohne Hemmiss rotiren können, da ferner bei ihrer ausserordentlichen Kleinheit die Reibungswiderstände sehr gering sind, so musste es sich gewiss an solchen Objecten zeigen, ob die Schwerkraft eine richtende Wirkung auf die Zelltheilung ausübt. Von einer solchen aber war, um es gleich hervorzuheben, nichts zu bemerken. Schon auf dem Stadium, wo der faserig metamorphosirte Kern sich gestreckt und die am lebenden Object deutlich erkennbare Hantelfigur hervorgerufen hat, ist bei mittelstarken Vergrösserungen wie bei Zeiss D wahrzunehmen, dass die Axe der Kernspindel zwar häufig in der Horizontalebene liegt (Fig. 16 *c*), aber sehr oft auch alle möglichen Winkel mit derselben bildet. Nicht selten auch ist sie rein lothrecht gestellt, so dass dann die beiden Köpfe der Hantelfigur sich über einander befinden und sich bei mikroskopischer Untersuchung decken (Fig. 16 *b*). Dann sieht man, wenn man auf die Oberfläche des Eies einstellt, nur eine Strahlung, nur den einen Kopf der Hantel, und erst bei Senkung des Tubus gewahrt man die tiefer gelegene zweite, während die erste im mikroskopischen Bilde verschwindet.

Von der Stellung der Kernspindel, deren Lage am lebenden Objecte die Hantelfigur angibt, hängt es ab, in welcher Richtung später die Eikugel durch die Furchungsebene halbirt wird. Denn letztere schneidet immer die Axe der Kernspindel in ihrer Mitte unter rechtem Winkel. Wenn also die letztere in der Horizontalebene liegt, so muss die Furchungsebene später genau lothrecht stehen. Ist dagegen die Kernaxe lothrecht gestellt, so muss die Furchungsebene mit der horizontalen zusammenfallen. Schrägstellung der Kernaxe endlich bedingt in entgegengesetzter Richtung erfolgende Schrägstellung der Furchungsebene.

Demnach gestaltet sich nun auch das Resultat, wenn wir etwas später das Präparat nach erfolgter Theilung wieder untersuchen. Bei einem Theil der Eier sehen wir die Furchungsebene vertical gestellt, bei anderen unter allen möglichen Winkeln zur Horizontalebene schräg geneigt (Fig. 16 *a*), bei wieder anderen mit der Horizontalebene zusammenfallen, sodass (Fig. 16, *b*), da die Halb-

kugeln sich von oben gesehen decken, bei oberflächlicher Untersuchung das Ei wie ein ungetheiltes erscheinen kann.

Dasselbe Resultat erhält man, wenn die Prüfung in einer etwas anderen Weise vorgenommen wird. Man kann die befruchteten Eier, anstatt in den hängenden Tropfen zu bringen, auch in der gewöhnlichen Weise auf dem Objectträger mit einem Deckgläschen bedeckt untersuchen. Nur muss man dann das letztere, damit die unter ihm befindlichen Eier nicht gedrückt werden, mit entsprechend hohen Wachsfüsschen an den 4 Ecken versehen. Auch darf man die Eier erst eine Stunde vor Eintritt der Theilung unter das Deckgläschen bringen, da bei längerem Verweilen unter demselben sie theils durch mangelnden Zutritt von Sauerstoff, theils durch Verdunstung des Meerwassers geschädigt werden.

Die Eier der Echiniden lehren uns also, dass die Schwerkraft nicht schlechtweg einen richtenden Einfluss auf die Lage der Theilungsebenen thierischer Zellen ausübt, dass sie mithin auch keine Kraft ist, welche nach einem uns noch unbekanntem Gesetze die thierische Organisation in weitgehender, tief eingreifender Weise beherrscht, wie es Pflüger nach seinen Experimenten am Froschei wahrscheinlich zu machen versucht hat.

Mit diesem negativen Ergebniss ist selbstverständlich die Frage, welche durch Pflüger auf die Tagesordnung gestellt worden ist, in keiner Weise erledigt. Es tritt daher jetzt an uns die Aufgabe heran, von unserem Standpunkt aus zu versuchen, ob zur Zeit eine Antwort auf die aufgeworfene Frage gegeben werden kann. Dies soll den Gegenstand für den zweiten Theil unserer Abhandlung bilden. In demselben werden wir nach den Ursachen zu forschen haben, durch welche die gesetzmässige Aufeinanderfolge der ersten Furchungsebenen in den thierischen Eiern und ihre in vielen Fällen nachweisbare gesetzmässige Orientirung im Raume hervorgerufen wird; und weiterhin werden wir im Anschluss daran zu prüfen haben, wie die durch experimentelle Eingriffe am Froschei erzielten abnormen Furchungserscheinungen zu erklären sind. Zu diesem Zwecke wollen wir uns aber nicht auf die Untersuchung der Eier von Frosch und Seeigel beschränken. Da ein Einzelfall besser verständlich wird, wenn er in seinem Zusammenhang mit der Gesamtheit gleichartiger Erscheinungen dargestellt wird, wollen wir die Gesamtheit der Erscheinungen, welche sich in den thierischen Eizellen vor und nach der Befruchtung abspielen, soweit es nothwendig ist, in das Auge fassen. Wir werden finden, dass hier ein ausgedehntes und werthvolles Be-

obachtungsmaterial vorliegt, durch dessen Heranziehung und Verwerthung ich zur Klärung der zu lösenden Aufgabe beizutragen hoffe.

Zur Erleichterung der Uebersicht wollen wir dasselbe in 4 Abschnitten besprechen. Von diesen handelt der erste über die Vertheilung der Dotterbestandtheile in der ungetheilten Eizelle. Der zweite Abschnitt wird sich mit der Lage des Kerns im thierischen Ei beschäftigen. In einem dritten Abschnitt wird dann auseinander gesetzt werden, wie von der Lage des Kerns und der Vertheilung des Dottermaterials die Richtung der ersten Furchungsebenen in gesetzmässiger Weise bestimmt wird, im vierten Abschnitt endlich haben wir auf die abnormen Furchungserscheinungen einzugehen. Die auf diesem Wege erzielten Ergebnisse werden wir in einem fünften Abschnitte zusammenfassen.

I. Abschnitt.

Ueber die Vertheilung der verschiedenen Dotterbestandtheile in der ungetheilten Eizelle.

Bekanntlich sind die Eier im Thierreich von einer ausserordentlich verschiedenen Grösse und Beschaffenheit. Bei einigen Arten so klein, dass sie kaum noch mit unbewaffnetem Auge als Pünctchen erkannt werden, erreichen sie bei andern Arten einen im Vergleich zu ersteren riesig zu nemenden Umfang wie in der Classe der Vögel und Reptilien. Gleichwohl haben wir es hier wie dort nur mit einem einfachen Elementartheil, nur mit einer einfachen einkernigen Zelle zu thun. Die verschiedene Grösse und Beschaffenheit der Eier aber hängt davon ab, dass in das Protoplasma der Zelle, hier mehr, dort minder, in mannichfach wechselnder Beschaffenheit Reservestoffe abgelagert werden, welche die Bestimmung haben, allmählich während der embryonalen Theilungsprozesse zur Ernährung der Embryonalzellen aufgebraucht zu werden. Die beiden nach Aussehen und Bestimmung verschiedenen Eibestandtheile hat man als Bildungsdotter und Nahrungsdotter unterschieden, wobei man unter ersterem das active Zellplasma versteht. Je kleiner die Eier sind, umsomehr bestehen sie fast durchweg aus Bildungsdotter, wie z. B. die Eier der Echinodermen; je mehr sie an Grösse zunehmen, umsomehr wächst in gleichem Maasse der Reichthum des Nahrungsdotters, der aus Eiweissplättchen, -schollen, und -kügelchen, aus Fettkörnchen

und -Tropfen zusammengesetzt ist. In der Vertheilung dieses Materiales lässt sich eine gewisse gesetzmässige Erscheinung nicht verkennen. Wenn die Eier klein und nur mit Spuren von Nahrungsdotter versehen sind, so ist derselbe meist gleichmässig im Eihalt vertheilt. In Folge dessen fällt der Schwerpunkt — wir wollen uns hier nur mit solchen Eiern beschäftigen, die, wie es ja fast durchweg der Fall ist, Kugelgestalt haben — mit dem Centrum der Kugel zusammen. Im Wasser wird ein solches Ei alle möglichen Lagen einnehmen können, da in Bezug auf die Schwerkraft sich alle seine Axen gleichartig verhalten. Das Ei ist homaxon.

Als Beispiel verweise ich auf die Eier der meisten Echinodermen. An ihnen wüsste ich, nachdem die Richtungskörper hervorgeknospt und von der Oberfläche abgefallen sind (Figur 4) nicht wie es möglich wäre, an irgend einem Merkmal eine Eiaxe vor den übrigen besonders zu kennzeichnen.

Eine besondere Eiaxe wird nun um so deutlicher unterscheidbar, je mehr der Dotterreichthum wächst, da sich jetzt gewöhnlich auch in einem entsprechenden Maasse eine Ungleichheit in der Materialvertheilung ausbildet.

Wir sehen, wie an der Oberfläche einer Eihälfte sich die eigentlich active protoplasmatische Substanz relativ frei von Nahrungskörnchen erhält, während in der entgegengesetzten Eihälfte der Nahrungsdotter immer massenhafter angehäuft wird. Dies kann so weit gehen, dass, wenn die Dotterkörner und Schollen eine ansehnliche Grösse erreichen und dicht aneinander gepresst sind, die protoplasmatische Substanz zwischen ihnen nur noch in Form feinerer Scheidewände oder auf dem Durchschnitt in Form eines zarten Netzwerks bestehen bleibt (Fig. 1—3). Somit sind jetzt an der Eikugel in Folge der verschiedenartigen Vertheilung der beiden Dottersubstanzen zwei ungleichmässig entwickelte und leicht erkennbare Pole entstanden, 1) der formative oder animale Pol (*A*), an welchem sich der Bildungsdotter in mehr oder minder reichem Maasse ansammelt, und 2) der durch seinen Dotterreichthum ausgezeichnete vegetative Pol (*V*). Aus der ursprünglich homaxonen ist jetzt eine monaxone Eiform entstanden. Bei dieser hat sich gleichzeitig auch der Schwerpunkt verändert. Denn wenn man Eier, welche die eben beschriebene Beschaffenheit in ausgeprägter Weise zeigen, in Flüssigkeiten bringt und auf ihre Gleichgewichtslage untersucht, ist stets der animale Pol nach oben gerichtet; die Eiaxe nimmt eine lothrechte Stellung ein, der Schwerpunkt ist ein

excentrischer, indem er aus dem Centrum auf der Eiaxe mehr oder minder nach dem vegetativen Pole zu verschoben worden ist. Wir können daraus schliessen, dass im allgemeinen dem Bildungsdotter ein geringeres specifisches Gewicht zukommt als dem Nahrungsdotter. Nirgends tritt wohl diese Thatsache auffälliger hervor, als bei den Eiern der Vögel, bei denen der Bildungsdotter in Form einer Scheibe dem Nahrungsdotter aufliegt. Man mag ein Hühnerei drehen und wenden, wie man will, es wird die Keimscheibe stets und sofort in aller kürzester Zeit die höchste Stelle der Kugel einnehmen.

In manchen Thierstämmen, wie z. B. bei den Mollusken, kann man bei Vergleichung verschiedener Arten verfolgen, wie sich allmählich der Gegensatz zwischen animalelem und vegetativem Pole immer schärfer ausprägt.

Bei den relativ kleinen Eiern der Tellerschnecken (Fig. 15) ist, wie wir der Arbeit von Rabl entnehmen, eine deutliche polare Differenzirung ausgeprägt, indem der animale Pol und die animale Hälfte des Keimes von kleinen, der vegetative Pol und die vegetative Hälfte von groben Dotterkörnchen eingenommen werden. Im auffallenden Lichte erscheint daher der animale Pol weisslich, der vegetative gelb. Eine scharfe Grenze zwischen beiden existirt jedoch nicht; vielmehr gehen sie unmerklich und continuirlich in einander über.

Bei den Heteropoden und Pteropoden markirt sich der Gegensatz zwischen animalelem und vegetativem Eipol schon schärfer, so namentlich bei *Cymbulia* (Fig. 1 u. 2). Hier sammelt sich an erstem eine Scheibe von fast ganz homogenem Protoplasma an, in welchem der grosse Furchungskern eingebettet ist. Der Gegensatz wird um so auffallender, als der vegetative Haupttheil des Eies aus besonders grossen Dotterkörnern zusammengesetzt ist.

Die Endstufe des Sonderungsprocesses wird dann bei den Cephalopoden erreicht, deren voluminöser gewordene Eier dem meroblastischen Typus angehören. Hier hat sich am äussersten Pole eine Scheibe von Bildungsdotter (wie bei *Cymbulia*) abgesondert; während aber bei letzterer noch das ganze relativ kleine Ei sich theilt, bleibt der Furchungsprocess bei den Cephalopoden bloss auf den Bildungsdotter beschränkt, der dotterhaltige Haupttheil des Eies aber bleibt ungetheilt, weil die Kräfte des spärlich vorhandenen activen Protoplasma gleichsam nicht ausreichen, um das allzu massenhaft angesammelte passive Dottermaterial zu bewältigen und in kleinere Stücke zu zerlegen.

Im Stamme der Wirbelthiere bilden die Eier der Amphibien ausser denjenigen der Cyclostomen und Ganoiden einen Übergang zu den meroblastischen Eiern der Fische, Reptilien und Vögel. Auch ist hier in ähnlicher Weise wie bei den Mollusken demonstrirbar, dass sich allmählich bei einigen Arten am animalen Pole Protoplasma reichlicher ansammelt, und dass sich dieses bei anderen Arten zu einer Keimscheibe absondert, an welcher sich allein der Furchungsprocess abspielt. Bei Fischen, Reptilien und Vögeln entwickelt sich überall eine deutlich gesonderte Keimscheibe; bei den Amphibien aber macht sich am animalen, durch seine Pigmentirung characterisirten Pole eine reichlichere Protoplasmaansammlung, welche man erwarten sollte, nicht sofort bemerkbar. Auf mikroskopischen Durchschnitten scheinen die Dotterplättchen in der ganzen Eimasse gleichmässig vertheilt zu sein; nur sind sie, wie Will¹⁾ bemerkt, am dunklen Eipol von der geringsten Grösse. Gleichwohl weisen verschiedene andere Umstände darauf hin, dass die animale Eihälfte der Amphibien die protoplasmareichere ist und insofern der Keimscheibe meroblastischer Eier, wie z. B. des Hühnerciers entspricht. Man darf dies schliessen 1) aus dem eigenthümlichen Verlauf des Furchungsprocesses, der rascher erfolgenden Theilung der animalen Zellen, und 2) aus dem verschiedenen specifischen Gewicht der dunklen und der hellen Hemisphäre. Die erstere ist, wie aus Versuchen von Roux und Born (loco cit.) hervorgeht, schon vor der Befruchtung die leichtere.

Unbefruchtete Froscheier, wenn sie in Wasser gebracht werden, drehen sich, bis dass die Eiaxe lothrecht steht. „Nur geschieht diese Drehung viel langsamer als bei den befruchteten. Während diese verlagert nur wenige Minuten brauchen, um den dunklen Pol nach oben zu richten, dauert es, bis alle unbefruchteten Eier in einer Schale mit Wasser sich vollkommen gedreht haben, oft 5—6 Stunden.“ Ferner hat Roux gefunden, dass „auch Froscheier, welche noch nicht in den Uterus übergetreten waren, und noch der Gallerthülle entbehrten, ja selbst noch ganz unfertige Eier des Eierstocks von erst der halben Grösse der Norm die Drehung zeigten, sobald sie in eine Flüssigkeit von geeignet hohem specifischem Gewichte, um darin schwimmen zu können, gebracht wurden. Durch Kochen abgetödtete Eier verlieren diese Eigenschaft nicht. Wenn solche aus der Gallerthülle, sofern solche schon vorhanden, ausgelöst und in eine als Vehiculum verwendete

¹⁾ Will, Über die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insecten. Zoologischer Anzeiger 1884 Nr. 167.

Mischung von Wasserglas und Wasser gelegt wurden, drehten sie sich mit dem schwarzen Pole nach oben und kehrten nach jeder künstlichen Umwendung in ihre alte Lage rasch zurück.“ Wenn wir aus einem geringeren specifischen Gewicht auf eine reichlichere Protoplasmaansammlung am animalen Pole der Amphibieneier schliessen, werden wir wohl kaum einen Fehlschluss thun, da wir in zahlreichen Fällen direct sehen können, wie das eine durch das andere bedingt wird.

Der Vertheilung des Dottermaterials in den Eizellen ist schon oftmals nach verschiedenen Richtungen hin Beachtung geschenkt worden. So hat Balfour¹⁾ vor kurzem dieselbe zur Classification der Eier benutzt, indem er 3 Typen unterscheidet, einen alecithalen, telolecithalen und centrolecithalen. Alecithal nennt er Eier mit geringer gleichmässig vertheilter Menge von Nahrungsdotter und aequaler Furchung, telolecithal sind Eier mit polarer Differenzirung in Folge der Ansammlung der Dotterkörner am vegetativen Pol, beim centrolecithalen Typus endlich ist das Dottermaterial, wie wir es sehr häufig bei den Arthropoden beobachten, im Centrum angesammelt und von einer mehr oder minder dicken Schicht feinkörnigen Protoplasmas, dem Keimblastem Weismanns, ringsum gleichmässig eingehüllt.

Schon vor Jahren hat Jäger²⁾, worauf Rauber aufmerksam macht, die Dottervertheilung mit der Schwerkraft in Beziehung gebracht. Er meint, dass unter dem Einfluss der Erd-Schwere eine Sortirung der Keimprotoplasmabestandtheile in leichtere und schwerere stattfindet, und nennt diesen Process die geocentrische Differenzirung der Eier, die unterscheidbar werdende Eiaxe aber nennt er die geocentrische. Jäger vergleicht das Keimprotoplasma, welchem er einen hohen Wassergehalt zuschreibt, einer Flüssigkeit, in welcher sich bei ruhigem Stehen die darin suspendirten Theile genau in der Ordnung ihres specifischen Gewichts geocentrisch differenziren. Den geocentrischen Differenzirungsprocess betrachtet er als einen sehr bedeutungsvollen und er misst ihm einen so weitgehenden Einfluss auf alle Entwicklungsvorgänge zu, dass er zu dem Schluss kommt: die Befruchtung ist weder die einzige, noch die allgemeinste Entwicklungsursache, sondern die geocentrische Differenzirung des Dotters durch die Erdschwere ist nicht

¹⁾ Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Bd. I 1880.

²⁾ G. Jäger, Zoologische Briefe. XVII. Brief pag. 384—391.

bloss ebenso nöthig, sondern sie ist auch die allgemeinste Entwicklungsursache, die in manchen Fällen (Parthenogenesis) völlig ausreicht, aber in der Mehrzahl der Fälle durch die Wirkung der Befruchtung unterstützt werden muss“. Jäger ist zu der Überzeugung gelangt, dass die Schwerkraft der Zeit nach und auch dem Rang nach die erste morphogenetische Kraft bei der Ontogenese ist.

Dieser Anschauung, sowie überhaupt dem Versuch Jägers, die Entstehung telolecithaler Eier einzig und allein aus dem Einfluss der Schwerkraft zu erklären, bin ich nicht in der Lage beizustimmen. Wie eine Prüfung aller Thatsachen lehrt, kann es sich hier nicht bloss um eine einfache mechanische Erscheinung handeln, um eine Sortirung verschieden schwerer Theile nach ihrem specifischen Gewicht etwa nach der Weise wie eine Mischung von Wasser und Oel sich in zwei Lagen sondert. Wenn auch selbstverständlich von vornherein zugegeben werden muss, dass die Eisubstanzen von verschiedenem Gewichte unausgesetzt der Einwirkung der Schwerkraft unterworfen sind, so braucht deswegen eine Sortirung nach dem Gewicht doch nicht stattzufinden, solange noch andere Kräfte in der Eizelle wirksam sind und die Anordnung der Theile bestimmen. Solche Kräfte aber sind in jeder Zelle vorhanden. Nicht nur ist das Protoplasma eine mit complicirten Kräften ausgestattete organisirte Substanz, sondern es finden auch zwischen ihr und dem Kern Wechselbeziehungen statt, durch welche die Dotterkörner verhindert werden können, eine ihrer Schwere entsprechende Lage einzunehmen.

Durch Thatsachen lässt sich dieses beweisen. Eine Keimscheibe tritt erst an den reifen und befruchteten Eiern der Fische auf, an den Ovarialeiern, obwohl diese dasselbe Protoplasma und dasselbe Dottermaterial enthalten, fehlt sie, indem die Theile noch scheinbar gleichmässig im Ei vertheilt sind. Warum hat hier die Schwerkraft, welcher das Ei im Ovarium doch ebenso gut unterworfen ist, nicht auch eine Sortirung des verschieden schweren Materials zu Stande gebracht? Warum verweilt bei den unreifen Eiern der Thiere das Keimbläschen, obwohl es, aus flüssigeren Theilen bestehend, specifisch leichter ist, in der Mitte des Dotters und steigt erst bei Beginn der Eireife an die Oberfläche empor? Warum sammelt sich bei den dotterreichen Eiern der Arthropoden der Bildungsdotter nicht als Scheibe an der Oberfläche an, sondern umbüllt ringsum den central gelegenen Dotter?

Solche Beispiele, die sich leicht vermehren lassen, sind Finger-

zeige, dass ausser der Schwere noch andere, sogar wirkungsvollere, in den Eisubstanzen selbst gelegene Kräfte die Anordnung der Theile bestimmen. Wir sind hier sogar in der Lage, zwei in der Eizelle sich abspielende Entwicklungsprocesse anzuführen, durch welche ganz offenbar die Entstehung teleocithaler Eier, wenn nicht ausschliesslich bedingt, so doch wenigstens in hohem Grade gefördert wird, ich meine 1) die Bildung der Richtungskörper und 2) den Befruchtungsact.

1) Bei dem Process, welchen ich in einer andern Arbeit ¹⁾ als die Reifung des Eies bezeichnet habe, rückt das Keimbläschen aus seiner centralen Lage heraus und nach der Oberfläche des Eies empor und zwar wandert es nach dem animalen Pole, wenn ein solcher schon vorher ausgeprägt war; ist dies aber nicht der Fall, so wird diejenige Stelle der Eioberfläche, zu welcher der Kern emporsteigt, zum animalen Pole umgebildet. Während der Wanderung löst sich das Keimbläschen auf und lässt aus einem kleinen Theil seines Inhalts, aus seinen activen Kernbestandtheilen die Richtungsspindel entstehen, welche einen in Theilung begriffenen Kern vorstellt. Wie nun schon im Allgemeinen der Kern einen Mittelpunkt für Protoplasmaansammlungen abgibt, so gilt dies noch viel mehr für den sich theilenden Kern; denn seine beiden Pole, die Spindelenden, verhalten sich wie 2 Attractionscentren, um welche sich das Protoplasma aus der Umgebung anhäuft. Die Richtungsspindel kommt daher auch bei Eiern mit gröberem Dotterkörnern alsbald in eine Menge von homogenem Protoplasma zu liegen, welches um die beiden Spindelenden radiär zu zwei Strahlenfiguren angeordnet ist und aus dem Bereich des Kerns die Dotterconcremente gleichsam herausgedrängt hat. Mit dem Kern resp. mit der Spindel geräth nun diese Protoplasmaansammlung an die Eioberfläche, an den animalen Pol, an welchem bald durch einen Knospungsprocess die beiden Richtungskörperchen oder Richtungszellen hervorsprossen.

Namentlich bei den Eiern der Mollusken lässt sich gut verfolgen, wie auf diese Weise erst während der Eireife eine Protoplasmaansammlung am animalen Pole entsteht (Fig. 15, Fig. 1 u. 2). In anderen Thierstämmen wird bei Untersuchung der Reifeerscheinungen an nahrungsdotterhaltigen Eiern in Zukunft noch besonders darauf zu achten sein, in wie weit die Bildung eines animalen Poles durch das Emporsteigen des Kerns und das Hervorknospen der Richtungskörper beeinflusst wird.

¹⁾ O. Hertwig, Beiträge zur Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morphol. Jahrbuch. Bd. I. 1875.

2) Als einen zweiten Factor, welcher auf eine schärfere Sonderung des Bildungs- und Nahrungsdotters hinwirkt, führte ich den Befruchtungsact an. Sowie nämlich der Samenfaden in das Ei eingedrungen ist und der Spermakern sich mit dem Eikern verbunden hat, wird der aus der Verschmelzung neu entstandene Furchungskern zu einem in Wirksamkeit tretenden Kraftcentrum in der Zelle, um welches sich in radiärer Richtung die Plasmatheilchen gesetzmässig anordnen. Es entsteht vorübergehend eine Sonnenfigur, deren Centrum der Kern ist.

In kleinen alecithalen Eiern — um die Balfour'sche Nomenclatur zu gebrauchen — äussert sich die vom central gelegenen Kern ausgehende Kraftwirkung in der gesammten Eisubstanz in dem Maasse, dass alle Plasmatheilchen vom Centrum bis zur Kugeloberfläche radiär gerichtet werden. In Folge dessen müssen auch die passiven Dotterkörnchen im Plasma sich zu radiären Reihen zusammendrängen. (Fig. 4.)

Bei den grösseren telolecithalen Eiern wird vom befruchteten Kern nur das in seiner Umgebung gelegene Dottermaterial beeinflusst. Da nun der Kern sich stets in der Nähe des animalen protoplasmareichern Poles befindet, bewirkt er hier, wenn er durch die Befruchtung in Wirksamkeit tritt, dass in seiner Umgebung sich das Protoplasma noch mehr concentrirt, und dass die Dotterkörner aus der animalen Eihälfte zurückweichen. So nimmt, wie ein Vergleich von Fig. 1 u. 2 lehrt, bei *Cymbulia* die Menge des Bildungsdotters nach der Befruchtung zu und zeigt gleichzeitig auch eine veränderte scheibenförmige Anordnung. Desgleichen ist es von den Eiern vieler Knochenfische bekannt, dass erst in Folge der Befruchtung eine deutlich wahrnehmbare Keimscheibe sich bildet und schärfer vom Nahrungsdotter absetzt.

Dadurch dass der Befruchtungsvorgang, wie die angeführten Beispiele beweisen, auf die reichlichere Ansammlung des Bildungsdotters am animalen Pol einwirkt, wird er gleichzeitig auch den Unterschied im specifischen Gewicht zwischen animaler und vegetativer Eihälfte steigern. So erkläre ich es mir, dass, wie allgemein angegeben wird, die befruchteten Froscheier sich energischer und rascher drehen als die unbefruchteten¹⁾. So beantworte ich

¹⁾ Roux brachte die Froscheier mit ihrer Hülle in eine Flüssigkeit von geeignet hohem specifischem Gewicht, um sie schwimmend zu erhalten. Er wollte erkennen, ob der Umstand, dass die befruchteten Eier sich in ein bis fünf Minuten innerhalb der Gallerthülle umdrehen, während die unbefruchteten Eier ebenso vieler Stunden dazu

zugleich eine Frage, welche Rosenbach¹⁾ in der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur aufwarf bei Gelegenheit einer Discussion, welche sich an den Vortrag von Born anknüpfte. „Da sich die Froscheier — äusserte Rosenbach — vor der Befruchtung, wenn auch viel langsamer als nach der Befruchtung drehen, so kann an den geschilderten Vorgängen nicht die Schwerkraft den alleinigen Antheil haben, sondern es müssen in Folge der Befruchtung noch andere Vorgänge eintreten, welche jene schnellere Drehung des Eies bewirken. Es kann dies entweder dadurch geschehen, dass Flüssigkeit durch die Gallerthülle in das Ei tritt, was wohl nicht wahrscheinlich ist, oder es muss das eintretende Spermatozoon gewisse vitale Vorgänge in dem Eie hervorrufen, welche uns noch unbekannt sind.“

Dass letztere Alternative die richtige ist und welcher Art die durch die Befruchtung hervorgerufenen vitalen Vorgänge sind, glaube ich hier klar gezeigt zu haben.

II. Abschnitt.

Ueber die Lage des befruchteten Kerns im thierischen Ei.

Die Lage des befruchteten Kerns ist im thierischen Ei, wie mir scheint, eine streng gesetzmässige und wird hauptsächlich durch zwei Factoren bestimmt, 1) durch die äussere Form, welche das Eimaterial angenommen hat und 2) durch die Art und Weise, wie Bildungsdotter und Nahrungsdotter in der Zelle vertheilt sind.

Fassen wir zunächst die kugelig geformten Eier in das Auge.

Bei Eiern des alecithalen Typus, welche, wie es bei den Echinodermen der Fall ist, weniger und gleichmässig vertheilten Dotter besitzen, stellt sich der Kern nach der Befruchtung genau in

benöthigen, in Verschiedenheiten des unbefruchteten und des befruchteten Eies beruhe. Es zeigte sich, dass jetzt befruchtete und unbefruchtete Eier sich beide innerhalb weniger Secunden drehten und fest einstellten. Es schien, dass die befruchteten Eier dabei noch ein wenig rascher, im Mittel etwa in sechs, die unbefruchteten im Mittel in zehn Secunden ihre feste Einstellung nach grösster Entfernung von der Gleichgewichtslage erreichten.

¹⁾ Verhandlungen der medic. Section der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur. Sitzung vom 4. April 1884 pag. 12.

das Centrum der Zelle und wird hier zum Mittelpunkt einer strahligen Anordnung des Protoplasma, welche sich bis an die Oberfläche des Eies ausdehnt. Im telolecithalen Typus dagegen nimmt der Kern niemals eine centrale Lage ein. Je mehr sich eine Sonderung in eine protoplasmareichere und in eine dotterreichere Eihälfte vollzieht, um so mehr giebt der Kern seine ursprüngliche centrale Stellung auf und wandert nach dem animalen Pole empor, also in entgegengesetzter Richtung vom Schwerpunkte, welcher an der Eiaxe nach abwärts steigt.

So findet man beim Froschei, wo die Sonderung noch weniger ausgesprochen ist, den Furchungskern stets oberhalb der Aequatorialebene, bei reifen Molluskeneiern wie bei *Cymbulia* liegt er ganz in der homogenen Protoplasmaansammlung des animalen Poles, bei meroblastischen Eiern hat man ihn in der Substanz der Keimscheibe, also gleichsam in der Rindenschicht der stark vergrösserten Eizelle aufzusuchen. Hier ist er in das Centrum der Scheibe wie bei den Eiern der Echinodermen in das Centrum der Kugel eingebettet.

Entsprechenden Verhältnissen begegnen wir bei oval geformten Eiern. Ist in ihnen der Nahrungsdotter gleichmässig vertheilt, so wird die Lage des Kerns durch den Mittelpunkt der die beiden Pole verbindenden Längsaxe bestimmt, wofür ich als Beispiel die Eier der Nematoden anführe. Dieses Lageverhältniss erfährt auch dann keine Aenderung, wenn der Dotter sich im Centrum ansammelt und nach aussen von einer gleichmässigen Rindenschicht homogenen Protoplasmas umhüllt wird. Auch dann bleibt der Kern im Centrum, im Nahrungsdotter, liegen, wahrscheinlich, weil keine Stelle der Rindenschicht vor der anderen durch eine reichlichere Ansammlung von Protoplasma bevorzugt ist. Die Folge ist: Eintretende Kerntheilung ohne anschliessende Zelltheilung. Dagegen wird sofort ein Lagewechsel des Kerns hervorgerufen, sowie sich der Dotter an einem Pole des ovalen Körpers concentrirt. Als Beispiel diene das Ei eines Anneliden, der *Fabricia*, welches in Haeckels *Gastraeathorie*¹⁾ beschrieben und abgebildet ist. Hier sehen wir den Kern auf der Längsaxe des Eies nach dem protoplasmareicheren Pole verschoben. Daher wird später die Furchung eine inaequale, in eine kleinere protoplasmatische und in eine grössere dotterreichere Zelle.

¹⁾ Haeckel, die *Gastrula* u. die Eifurchung der Thiere. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. IX.

In derartigen und ähnlichen Befunden offenbart sich uns nun ohne Zweifel ein gesetzmässiges Wechselverhältniss zwischen Kern und Protoplasma. Dasselbe glaube ich in wenigen Worten richtig zu bezeichnen, wenn ich sage: Der Kern, von welchem auf das Protoplasma Kraftwirkungen ausgehen, wie die strahlenförmige Anordnung der Plasmatheilchen um ihn lehrt, sucht stets die Mitte seiner Wirkungssphäre einzunehmen.

III. Abschnitt.

Ueber das Gesetz, durch welches der Verlauf der ersten Furchungsebenen bestimmt wird.

Die im ersten und zweiten Abschnitt dargestellten Verhältnisse geben uns eine Grundlage ab für das Verständniss und die Beurtheilung der Zelltheilungen. Dieselben beginnen mit Veränderungen des Kerns. Während dieser ursprünglich ein einheitliches Kraftcentrum mit gesetzmässig bestimmter Lage vorstellt, bilden sich einige Zeit vor Beginn der Eitheilung zwei getrennte und einander entgegengesetzte Kraftcentra an ihm aus. Es geht der Kern zuerst in eine ovale, dann spindelige Gestalt über, wobei die Kraftcentra, um welche sich die Plasmatheilchen in 2 Strahlenfiguren anordnen, wie Eisenfeilspähne um die Spitzen eines Magneten, an die Pole des ovalen und die Spitzen des spindeligen Körpers zu liegen kommen.

Eine Linie, welche die beiden Kraftcentra verbindet, wollen wir als die Kernaxe bezeichnen. Sie ist wichtig, da durch sie auch die Lage der Theilungsebene bestimmt wird. Denn letztere muss erstere immer senkrecht und rechtwinklig schneiden. Es ist daher a priori richtiger, anstatt nach der Ursache für die Richtung der Theilungsebene nach der Ursache, von welcher die Stellung der Kernaxe abhängt, zu forschen, da diese die andere bedingt.

Für die Stellung der Kernaxe finde ich denselben Factor Ausschlag gebend, von welchem wir im 2ten Abschnitt schon die Lage des Furchungskerns beherrscht gesehen haben, nämlich die Form und das Massenverhältniss des im Ei gleichmässig oder ungleichmässig vertheilten Protoplasma. Ich formulire gleich den Satz, welchen ich durch Beispiele noch weiter zu erhärten haben werde, in folgender Weise:

An dem Furchungskern bilden sich die zwei vor jeder Theilung auftretenden Kraftcentra in der Richtung der grössten Protoplasmaansammlungen der Zelle.

Zur Veranschaulichung und zum Beweis dieses Satzes wüsste ich kein besseres Beispiel anzuführen, als die höchst interessanten Erscheinungen, welche Auerbach¹⁾ an den Eiern zweier Nematoden, der *Ascaris nigrovenosa* und des *Strongylus auricularis* beobachtet hat.

Das Nematodenei hat eine ovale Gestalt, so dass zwei Pole an ihm zu unterscheiden sind, welche bei der Befruchtung eine entgegengesetzte Rolle spielen. An dem einen Pole nämlich, welcher der Keimstätte des Eischlauches zugewendet ist, bilden sich die Richtungskörper und entsteht der Eikern, an dem anderen, nach dem Uterus-Ausgang zu gelegenen Pol dagegen findet die Befruchtung und das Eindringen eines Spermatozoon statt, hier erscheint der Spermakern.

Beide Kerne wandern dann unter gleichmässiger Grössenzunahme und in gerader Richtung, welche mit der Eiaxe zusammenfällt, auf einander zu, treffen sich in der Mitte der Eiaxe, nachdem sie zu zwei ziemlich ansehnlichen Bläschen angewachsen sind, legen sich fest zusammen und platten sich an den Berührungsflächen ab. Die abgeplattete Berührungsfläche fällt anfänglich mit der Queraxe des Eies zusammen. Aber nur vorübergehend. Es erfolgt jetzt ein ausserordentlich interessantes Phänomen.

„Das Kernpaar fängt an — ich beschreibe hier mit Auerbachs eignen Worten — sich zu drehen, und zwar um eine Achse, welche, die Berührungsfläche halbirend, auf der Längsachse des Eies senkrecht und im comprimierten Ei auch auf dem Objectglase immer senkrecht steht. Die anfänglich quer liegende Berührungsfläche bildet successive einen immer kleineren Winkel mit der Längsaxe des Eies. Nach ungefähr 12 Minuten beträgt dieser Winkel 45 Grad und nach einem etwa ebenso grossen Intervall befindet sich die Berührungsstätte in der Längsaxe des Eies. Damit hat diese rotatorische Bewegung, welche eine ganz constante Erscheinung ist, ihr Ende erreicht. Die Richtung, in welcher die Drehung unter dem Mikroskope erfolgt, ist verschieden, bald im Sinne eines Uhrzeigers, bald im entgegengesetzten“.

1) L. Auerbach, Organologische Studien. Zweites Heft. Zur Charakteristik u. Lebensgeschichte der Zellkerne. Breslau 1874.

Gleich nach vollendeter Drehung strecken sich die conjugirten Kerne in der Weise, dass die Kernaxe in der Abplattungs- und Verschmelzungsfläche liegt. Dabei erscheinen mit zunehmender Deutlichkeit an den Polen der Kernaxe, welche die Attractionscentren sind, zwei Strahlenfiguren im Protoplasma. Wenn dann später die Theilung erfolgt, so schneidet die Theilungsebene rechtwinklig die Kernaxe, welche zugleich in der Richtung der Eiaxe liegt.

Was hat die Rotationsbewegung des Kernpaares zu bedeuten? Für dieselbe bietet sich nach meiner Meinung nur in folgender Weise eine befriedigende und erschöpfende Erklärung. Von der Substanz der conjugirten Kerne ist je die Hälfte für einen Tochterkern bestimmt, was nach den schönen Untersuchungen von *Beneden's*¹⁾ sich sogar bis in Einzelheiten verfolgen lässt. Dies ist nur möglich, wenn das Kernpaar halbirt wird durch eine Ebene, welche ihre Berührungsfläche rechtwinklig schneidet. Folglich müssen sich an zwei opponirten Punkten der letzteren die Attractionscentren entwickeln. Nun trifft ursprünglich die Berührungsfläche des männlichen mit derjenigen des weiblichen Kerns in einer Querebene des Eies zusammen, da beide von den Eipolen aus in gerader Richtung sich entgegen gewandert sind. Folglich müssten auch die Attractionscentren des sich theilenden Kerns in die Querebene zu liegen kommen und hieraus würde sich wieder ergeben, dass auch die erste Theilungsebene das Ei der Länge nach halbiren müsste. Es würde bei dieser Stellung der Kernaxe die Durchfurchung mit der grössten Arbeit verbunden sein, da in unmittelbarer Nähe der Attractionscentren nur die kleinsten Protoplasamengen gelegen, dagegen die an den Polen befindlichen Hauptmassen der Wirkungsphäre des Kerns mehr entrückt wären.

Ein derartiges für die Theilung denkbar ungünstiges Verhältniss wird nun dadurch abgeändert; dass nach unserer Theorie dem Protoplasma und Kern, indem sie wechselseitig auf einander einwirken, die Fähigkeit zukommt, ihr Lageverhältniss zu reguliren. Die durch den Befruchtungsverlauf bedingte Ausgangsstellung des copulirten Kernpaares, welche eine für die Theilung durchaus unzweckmässige ist, ändert sich, sowie sich an ihm die 2 Attractionscentra ausbilden. Dieselben werden durch Rotation so eingestellt, dass sie in der Richtung der grössten Protoplasma-

¹⁾ *Van Beneden*, Recherches sur la maturation de l'œffécondation et division cellulaire. 1883.

ansammlungen zu liegen kommen, wodurch die Kernaxe mit der Eiaxe zusammenfällt. Daher die Nothwendigkeit des von Auerbach entdeckten interessanten Rotationsphänomens. Durch dasselbe geräth die grösste Ansammlung des Protoplasma in die Nähe der beiden Wirkungssphären des Kerns, während sich in der Gegend der Theilungsebene die geringste Menge desselben befindet.

Bei ungleichartiger Vertheilung des Protoplasma und Nahrungsdotters im ovalen Eikörper, wie ich ihn oben von Fabricia beschrieben habe, ist die Kernspindel excentrisch gelagert und dem protoplasmatischen Pole genähert. In Folge dessen entstehen zwei ungleich grosse Theilproducte.

Sehen wir nun, ob dieses Princip auch in anderen Fällen den Ausschlag giebt, indem wir die Eier mit äqualer, mit inäqualer und partieller Furchung der Reihe nach untersuchen.

In kugligen Eiern mit gleichmässig vertheiltem Dottermaterial und central gelagertem Kern verhalten sich alle Durchmesser gleichwerthig und würde sich daher die Kernaxe auch in jeden beliebigen Durchmesser einstellen können. Doch muss ich hier die neue Möglichkeit noch zugeben, dass die Austrittsstelle der Richtungskörper die Bildung der ersten Theilungsebene beeinflusst. Bei den Echiniden ist dies schwer festzustellen, da die Richtungskörper schon im Ovarium gebildet und bald ganz abgestossen werden. Jedenfalls aber tritt nach vollzogener Zweitheilung eine Beschränkung in den möglichen Kernstellungen ein. Weil jetzt die Theilungsproducte Halbkugeln sind und als solche kürzere und längere Durchmesser besitzen, kann die Kernaxe nur in einen der letzteren zu liegen kommen. Niemals sehen wir, dass sich der Kern mit seiner Axe senkrecht zu der plauen Fläche der Halbkugel streckt, und dass die zweite Theilungsebene der ersten parallel verläuft. Ein solches Furchungsschema findet sich nirgends realisirt. Stets lagert die Kernachse horizontal zur Grundfläche der Halbkugel in einem der vielen hier möglichen Längsdurchmesser. Die zweite Theilungsebene muss daher mit Nothwendigkeit die erste rechtwinkelig schneiden. Die Theilungsstücke müssen Quadranten sein.

In den vier Quadranten endlich ist den Kernen nur eine einzige mögliche Stellung in der Richtung des einzigen Längsdurchmessers der Zelle gerade so wie in den ovalen Eiern der Nematoden angewiesen. Die im dritten Cyclus gebildeten Theilungsebenen müssen daher rechtwinklig die zwei zuerst entstandenen schneiden.

So erfolgen nach unserem Princip die einzelnen Theilungsstadien mit ihren verschiedenen so regelmässig zu einander angeordneten Ebenen aus einer inneren Nothwendigkeit ohne Zuhilfenahme von aussen einwirkender Kräfte.

Auch die Eier mit inäqualer und partieller Furchung setzen jetzt keine Schwierigkeiten einer Erklärung entgegen. Bei den inäqualen Eiern hat sich, wie oben gezeigt wurde, die active protoplasmatische Substanz, welche zugleich die specifisch leichtere ist, am animalen und oberen Pole sei es in Form einer Halbkugel oder einer Scheibe angesammelt und hat dadurch auch den Kern gezwungen, seine centrale mit einer excentrischen Lage zu vertauschen. Zwischen Kern und protoplasmatischer Scheibe findet dem Massenverhältniss entsprechend eine stärkere Wechselbeziehung statt als zwischen ihm und der im Dotter spärlicher vertheilten Plasmasubstanz. Die Stellung des Kerns, wenn er sich zur Theilung anschickt, wird daher durch die horizontal ausgebreitete Plasmascheibe bedingt. Die Kernaxe wird also jetzt nicht mehr wie bei den Eiern der Echinodermen jeden beliebigen Durchmesser der Eikugel einnehmen können, sondern sich dem animalen Pole genähert horizontal stellen. In der Horizontalebene selbst aber kann sie, wenn die Protoplasmaansammlung einer kreisrunden Scheibe entspricht, nach einem der vielen möglichen Längsdurchmesser orientirt sein. Die erste Theilungsebene kann jetzt einzig und allein eine verticale, vom animalen nach dem vegetativen Pole gerichtete sein, wobei sie mit der geocentrischen Axe zusammenfällt.

Durch den ersten Theilungsact erhalten wir zwei Halbkugeln, die aber aus einem protoplasmareicheren und einem protoplasmaärmeren Quadranten zusammengesetzt sind. Dadurch ist die Kernaxe in ihrer Stellung wieder fest bestimmt. Sie muss mit der Längsaxe des protoplasmatischen Quadranten, mit welchem bei der Zelltheilung die stärkere Wechselbeziehung stattfindet, zusammenfallen, also wieder horizontal liegen. Die zweite Furchungsebene muss lothrecht stehen und die erste rechtwinkelig schneiden. Dadurch entstehen 4 durch verticale Theilungsebenen getrennte Furchungsstücke.

In einem Quadranten eines äqual sich furchenden Eies fällt die Axe des Kernes, wie wir früher gesehen haben, mit der Längsaxe des Quadranten bei der Theilung zusammen. Hieraus sowie aus dem Umstand, dass bei inäqualen Eiern die 4 Quadranten zwei ungleichwerthige Pole besitzen, einen protoplasmatischen leichteren,

nach oben gerichteten und einen vegetativen, schwereren, nach abwärtsgekehrten, ergibt sich wieder eine genaue Orientirung der Kernaxe, sie ist der lothrechten parallel, der Kern liegt aber nicht wie bei äqualen Eiern im Mittelpunkt des Quadranten, sondern ist dem animalen Pole wegen seiner reicheren Protoplasmaansammlung genähert; die dritte Theilungsebene wird eine horizontale, fällt aber nicht mit dem Aequator der Eikugel zusammen, sondern ist nach dem animalen Pol mehr oder minder verschoben. So entsteht ein protoplasmareicheres aber kleineres und ein protoplasmärmeres aber grösseres Theilproduct.

Auf die Verhältnisse der partiellen Furchung näher einzugehen dürfte überflüssig sein, da sie sich in der eben entwickelten Weise gleichfalls erklären lassen, wie denn die partielle Furchung auch nur eine weitere durch grössere Dotteransammlung und Sonderung veranlasste Modification der inäqualen Furchung vorstellt.

Zum Schlusse dieses Abschnittes noch einige Worte über die Orientirung der Furchungsebenen im Raume, welche sich nach dem Vorausgeschickten jetzt von selbst ergibt. Während bei den alecithalen Eiern die Furchungsebenen im Raume die verschiedensten Lagen einnehmen können, wie mein Versuch mit den Seeigel-eiern gelehrt hat, gewinnen sie im telolecithalen Typus mit der Entstehung einer geocentrischen Axe eine genaue Orientirung in der Weise, dass die 2 ersten Furchen vertical verlaufen, die dritte Furche horizontal. Die Einstellung in der lothrechten und horizontalen wird um so genauer sein müssen, je mehr sich der Gegensatz zwischen animalen leichterem und vegetativem schwererem Pole ausgeprägt hat. Diese gesetzmässige Orientirung der Furchungsebenen, welche man einer directen Wirkung der Schwerkraft auf die Zelltheilung zugeschrieben hat, erklärt sich jetzt in einfachster Weise daraus, dass im telolecithalen Typus die active Protoplasmasubstanz am animalen Pole scheibenförmig in horizontaler Richtung ausgebreitet ist und dass schon hierdurch die Stellung der Furchungsspindel und der ersten und der folgenden Theilungsebenen regulirt ist.

IV. Abschnitt.

Erklärung der von Pflüger beobachteten abnormen Furchungs-Erscheinungen.

Jetzt setzen auch die von Pflüger beobachteten abnormen Furchungserscheinungen einer Erklärung keine Schwierigkeiten mehr entgegen.

Wenn die Froscheier in Zwangslage gebracht und so verhindert werden, im Ganzen zu rotiren, um die ihrem Schwerpunct entsprechende Lage einzunehmen, dann werden sich, wie auch Rauber an Forelleneiern direct gesehen hat, im Inneren der Kugel Umlagerungen der verschiedenen Substanztheile von geringerer und grösserer specifischer Schwere vollziehen, damit wieder eine neue Gleichgewichtslage herbeigeführt werde. Der Kern mit der sich um ihn ansammelnden protoplasmatischen Substanz wird wegen seiner geringeren specifischen Schwere immer bestrebt sein nach der höchsten Stelle des Eies hinaufzurücken in ähnlicher Weise, wie am Hühnerei die Keimscheibe sich stets nach oben lagert.

Born hat diesen Vorgang an Froscheiern, die sich in Zwangslage befanden, direct beobachtet und constatirt, dass der Kern bei Eiern, die im Theilungsstadium stehend geschnitten wurden, meist unter der höchsten Stelle des Eies liegt. Doch weiche ich in der Erklärung insofern von ihm ab, als er für die Veränderungen nur den Kern wegen seiner geringeren specifischen Schwere verantwortlich macht, während nach meiner Meinung auch das Protoplasma dabei eine Rolle spielt und zwar in der Weise, dass zwischen ihm und dem Kern Wechselwirkungen stattfinden. Zum Beleg meiner Ansicht weise ich noch einmal darauf hin, dass an protoplasmatischen alecithalen Eiern der befruchtete Kern weit entfernt davon eine oberflächliche Lage einzunehmen, sogar nach dem Centrum der Zelle hinwandert und sich hier einstellt.

Bei dieser Erklärung könnte es auffallend erscheinen, dass sich die unter abnorme Bedingungen gebrachten Froscheier äusserlich so wenig verändern. Warum findet, kann man fragen, nicht auch eine andere Anordnung der pigmentirten Rindenschicht in der Weise statt, dass sie nach aufwärts steigt?

Auch hier muss ich auf den schon früher einmal erörterten Punkt aufmerksam machen, dass es sich in den Erscheinungen, welche Gegenstand dieses Aufsatzes bilden, nicht bloss um einfache mechanische Verhältnisse, um eine Anordnung verschieden

schwerer Theile nach ihrem specifischen Gewicht handelt, sondern dass hierbei auch andere auf die Organisation einwirkende Factoren zu berücksichtigen sind. Wie ich schon in den vorhergehenden Capiteln den einen Punkt betont habe, dass zwar die Keimscheibe und überhaupt die animale Hälfte aller telolecithalen Eier der specifischen Schwere folgend sich nach oben richte, dass aber die Sonderung einer protoplasmareicheren leichteren von einer dotterreicheren schwereren Schicht von der Bildung der Richtungskörper und vom Befruchtungsact beeinflusst werden, so muss ich auch hier wieder darauf hinweisen, dass bei den in Zwangslage gebrachten Eiern die Umlagerung der Substanzen von verschiedenem specifischem Gewicht unter dem Einfluss der Befruchtung und der Zelltheilung vor sich geht.

Nach dem Befruchtungsact und während der Theilung ist eben der Kern ein Kraftcentrum, welches umordnend auf die Plasmatheile der weiteren und fernerer Umgebung einwirkt. Die Plasmasubstanzen sind daher zwischen den Dotterplättchen in Bewegung begriffen. Dies wird es begünstigen, dass Kern und benachbartes Protoplasma auch eine ihrer specifischen Schwere entsprechende Stellung dem Dotter gegenüber einnehmen, während entferntere Partien des Eimateriales ihre ursprüngliche Anordnung mit grösserer Zähigkeit beibehalten.

Organische Processe so complicirter Natur bedürfen, um sich abspielen zu können, eines gewissen Zeitmaasses. Pflüger hat bei seinen Versuchen festgestellt, dass die Zeit, während welcher die Schwere in einer bestimmten Richtung auf den Zellinhalt einwirkt, auf das Endresultat von wesentlichster Bedeutung ist. Die Schwere wirkt nicht nur in den Momenten, wo sich die Zelltheilungen vollziehen, sondern sie beeinflusst continuirlich die Organisation, so dass die schliessliche Richtung der Zelltheilung aus der Summe aller Wirkungen resultirt, welche die Schwere in einer Reihe von Stunden auf den Zellinhalt ausgeübt hat. Pflüger führt zum Beweis folgendes Beispiel an: Wenn man einige Minuten vor Eintritt der zweiten Furchung das Ei verlagert, so dass die Furchungsaxe jetzt irgend einen Winkel mit der Richtung der Schwerkraft macht, so tritt die zweite Furchung genau so ein, als ob das Ei keine Veränderung seiner Lage erfahren hätte. Dann kann die Ebene der 2. Furchung jeden beliebigen Winkel mit der Richtung der Schwerkraft machen. „Hieraus folgt, dass die Arbeit, welche die Schwere in der Zeit von 2 Stunden im Ei verrichtet hat, nicht mehr beseitigt werden kann, dadurch, dass man dieselbe

Kraft nach Ablauf der 2 Stunden im anderen Sinne auf kurze Zeit wirken lässt.“ Nach unserer Erklärung kann in der kurzen Zeit Kern und Protoplasma keine den veränderten Verhältnissen entsprechende neue Stellung gewinnen.

In derselben Weise erklärt sich auch der Versuch von Roux. Wenn man befruchtete Froscheier in einen langsam rotirenden Centrifugalapparat bringt, wodurch der Schwerpunkt derselben ständig verlagert wird, so bildet sich die erste Furchungsebene wie bei normal sich entwickelnden Eiern. Bei wechselnder Einwirkung der Schwere können die verschiedenen Eisubstanzen keine neue Anordnung eingehen, daher behalten sie die ursprüngliche bei und entwickeln sich dementsprechend. Wird dagegen der Centrifugalapparat so rasch rotirt, dass die Schwerkraft durch die Centrifugalkraft aufgehoben und übercompensirt wird, dann stellen sich wie Roux und Rauber übereinstimmend gezeigt haben, die Eier mit dem vegetativen Pol centrifugal ein, d. h. bei continuirlicher Einwirkung der Centrifugalkraft haben die Eisubstanzen Zeit sich während der Entwicklung ihrer specifischen Schwere gemäss, der Dotter centrifugal, Protoplasma und Kern centripetal umzulagern.

Zum Beweis für die Richtigkeit seiner Theorie, dass die Schwerkraft einen richtenden Einfluss auf die Theilungsebene ausübe, führt Pflüger auch aus dem botanischen Gebiete Beobachtungen von Leitgeb¹⁾ und Sadebeck²⁾ über die Entwicklung von Marsilia an. Wurden die Sporen derselben in eine Lage gebracht, dass ihre Längsaxe mit der Horizontalen zusammenfiel, so zeigte sich eine Einwirkung der Schwerkraft ganz deutlich in der Weise, dass die erste Scheidewand oder die Basalwand unter allen Umständen horizontal war, also auf der Richtung der Schwerkraft senkrecht stand. Dann entwickelte sich die Wurzel stets aus der Erdwärts gekehrten Hälfte.

Auf eine Erklärung dieser Erscheinung kann ich, da mir eigene Erfahrungen fehlen, nicht eingehen. Auf jeden Fall aber können wir aus den Angaben der Botaniker schliessen, dass wir es hier nur mit einem speciellen Fall indirecter Einwirkung der

¹⁾ Leitgeb, Zur Embryologie der Farne. Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien. Mathemat. naturw. Classe. Bd. LXXVII 1878.

²⁾ Sadebeck, Handbuch der Botanik, herausgegeben von Schenk 1881 pag. 210. Die Originalabhandlung stammt aus dem Jahre 1879.

Schwerkraft, nicht mit einem allgemeinen Gesetz, demzufolge die Schwerkraft auf die Zelltheilung einwirkt, zu thun haben. So bemerkt Leitgeb, dass auch bei Aufhebung der Schwerkraft die Sporen von Marsilia sich theilen und dass dann horizontal fixirte Sporen bei langsamer Rotation um eine horizontale Axe ihren Cotyledo nach verschiedenen Richtungen orientirt zeigen, gerade so wie in den von Roux an Froscheiern angestellten Versuchen. Nicht zu vergessen ist endlich die Stellung, welche Leitgeb selbst zu der uns hier beschäftigenden Frage in der ein Jahr später erschienenen Arbeit ¹⁾ über Entwicklung der Farne einnimmt.

Einerseits opponirt er gegen zu weit gezogene Folgerungen Sadebecks hinsichtlich der Rolle, welche die Schwerkraft bei der Entwicklung der Farne spielen solle; andererseits sucht er durch genaues Studium der Polypodiaceen, einer Familie der Farne, den empirischen Beweis zu führen, „dass die Anlage der Organe am Embryo der Polypodiaceen nur durch seine Lage im Prothallium und Archegon bestimmt werde und von der Schwerkraft durchaus unabhängig sei.“ „Wenn nämlich das Prothallium mit seiner Längsaxe vertical steht, so liegen die beiden Theilungshälften des Embryo **über** einander, bei horizontaler Prothalliumlage aber **neben** einander.“ „Die mitgetheilten Beobachtungen“ heisst es weiter im Schlusspassus der Abhandlung von Leitgeb“, zeigen unwiderleglich, dass eine Beeinflussung der Organanlage am Embryo durch die Schwerkraft nicht stattfindet. Auch Sporenaussaaten, welche bei langsamer Rotation um eine horizontale Axe und in gleicher Weise bei rascher Rotation gezogen wurden und die es bis zur Embryobildung gebracht hatten, ergaben keine anderen Resultate; in allen Fällen war die Lage der Organe gegen einander und in Bezug auf das Prothallium (und Archegon) durchaus normal.“

¹⁾ Leitgeb, Studien über Entwicklung der Farne. Sitzungsberichte der k. Akad. der Wissens. zu Wien. (Mathemat. naturw. Classe Bd. LXXX 1879.

V. Abschnitt.

Zusammenfassung der Resultate.

Wenn wir jetzt zum Schluss das zusammengestellte Beobachtungsmaterial vergleichend überblicken, dann müssen wir die Frage, welche für uns den Ausgangspunkt gebildet hat, welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen aus, in einem entgegengesetzten Sinne beantworten, als es von Pflüger und Rauber geschehen ist. — An sich übt die Schwerkraft keinen directen Einfluss auf die Theilung der Zellen aus. Ebenso wenig beherrscht sie nach einem allgemeineren noch unbekanntem Gesetz die Organisation. Die erste Theilungsebene kann bei den äqualen Eiern der Echiniden die verschiedensten Stellungen zu einer lothrechten Axe zeigen; daher nimmt die Entwicklung der Froscheier, wie Roux gezeigt hat, ungehindert auch dann ihren Fortgang, wenn die localisirte Wirkung der Schwere durch die langsame Umdrehung der Eier aufgehoben wird.

Bei gleichmässiger Beschaffenheit der Zellsubstanz sucht der Kern eine centrale Lage einzunehmen; setzt sich dagegen die Zelle aus einer dotterreicheren und einer protoplasmareicheren Partie zusammen, so ändert der Kern insofern seine Stellung als er mehr in das Bereich der protoplasmareicheren Partie rückt.

Die Richtung und Stellung der Theilungsebenen hängt in erster Linie von der Organisation der Zellen selbst ab; sie wird direct bestimmt durch die Axe des sich zur Theilung anschickenden Kerns. Die Lage der Kernaxe aber steht wieder in einem Abhängigkeitsverhältniss zur Form und Differenzirung des ihn umhüllenden protoplasmatischen Körpers.

So kann in einer Protoplasmakugel, wenn sie sich zur Theilung anschickt, die Axe des central gelagerten Kerns in der Richtung eines jeden Radius zu liegen kommen, in einem eiförmigen Protoplasmakörper dagegen nur in den längsten Durchmesser. In einer kreisrunden Protoplasmascheibe liegt die Kernaxe parallel zur Oberfläche derselben in einem beliebigen Durchmesser des Kreises, in einer ovalen Scheibe dagegen wieder nur im längsten Durchmesser.

Aus diesen in der Organisation der Zelle selbst gegebenen Factoren allein lässt sich die Richtung und gesetzmässige Auf-

einanderfolge der ersten Furchungsebenen bei sich theilenden Eiern bestimmen.

In vielen Fällen übt hierbei die Schwere einen indirecten Einfluss auf die Orientirung der Furchungsebenen im Raum aus, nämlich überall da, wo sich in einer Zelle Substanzen von verschiedener specifischer Schwere von einander gesondert und in einer schwereren und leichteren Schicht über einander angeordnet haben. Bei vielen Eiern wird eine derartige Anordnung bei der Reife, in Folge der Bildung der Richtungskörper und in Folge des Befruchtungsprocesses, herbeigeführt. Das Ei erhält dann eine bestimmte Axe mit animalelem und vegetativem Pole, eine Axe, welche durch die Schwere lothrecht gerichtet werden muss. Dadurch aber muss auch die erste Furchungsebene nothwendiger Weise lothrecht stehen. Denn bei den geocentrisch differenzirten Eiern ist die leichtere protoplasmatische Substanz als Halbkugel oder Scheibe am animalen Pole der Eiaxe angehäuft und liegt horizontal ausgebreitet der Dotterhälfte auf. In der horizontalen Keimscheibe aber muss nach dem oben formulirten Gesetz auch die Kernaxe sich horizontal einstellen, die Furchungsebene daher eine verticale werden. In allen diesen Fällen wirkt die Schwerkraft nur insofern und gleichsam indirect ein, als bei Eiern mit animalelem und vegetativem Pole die Eiaxe unter ihrem Einfluss lothrecht gerichtet wird.

Ferner findet bei polar differenzirten Eiern, wenn sie in eine von der Norm abweichende Zwangslage gebracht werden, unter dem Einfluss der Schwere, sowie unter dem Einfluss der bei der Befruchtung und Zelltheilung sich abspielenden inneren Vorgänge, eine theilweise Umlagerung der Substanzen von verschiedener Schwere und Dignität statt.

Tafelerklärung.

Fig. 1. Ei von *Cymbulia Peronii* vor der Bildung des zweiten Richtungskörpers mit Spindel. Copie aus Fol. Etudes sur le développement des Mollusques. Paris 1875. Taf. VIII. Fig. 1.

Fig. 2. Ei von *Cymbulia Peronii* mit befruchtetem Eikern. Copie nach Fol. l. c. Taf. VIII. Fig. 3.

Fig. 3. Ei von *Cymbulia Peronii* vor der Zweitheilung. Copie nach Fol. l. c. Fig. 5.

Fig. 4. Ei eines Seeigels mit befruchtetem Kern.

Fig. 5. Ei eines Seeigels auf dem Stadium vor der Zweitheilung.

Fig. 6. Ei von *Fabricia*. Copie nach Haeckel. Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Taf. XXIV. Fig. 92. Jenaische Zeitschrift Bd. IX. 1875.

Fig. 7. Ei von *Fabricia*. Zweigetheilt nach Haeckel. l. c. Taf. XXIV. Fig. 93.

Fig. 8—11. Eier von *Ascaris nigrovenosa* im Moment der Befruchtung. Copie nach Auerbach. Organologische Studien. 2tes Heft.

Fig. 12. Centrolecithales Ei. Schema.

Fig. 13. Centrolecithales Ei mit Keimblastem.

Fig. 14. Ei der Tellerschnecke in Zweitheilung. Nach Rabl. Entwicklung der Tellerschnecke. Taf. XXXII. Fig. 2. Morphol. Jahrbuch. Bd. V.

Fig. 15. Ei der Tellerschnecke in Bildung des zweiten Richtungskörpers begriffen. Nach Rabl l. c. Taf. XXXII. Fig. 1.

Fig. 16. Seeigeleier in Furchung.

Fig. 17. Aequales Ei vor der Viertheilung.

Fig. 18. Ei mit äqualer Furchung in Zweitheilung.

Fig. 19. Meroblastisches Ei in Zweitheilung.

Fig. 20. Ei mit inäqualer Furchung in Zweitheilung.

Fig. 21. Ei mit inäqualer Furchung vor der Achttheilung.

Anmerkung. Die Figuren 1, 2, 3, 14 und 15 sollen als Schemata dienen und sind daher mit den entsprechenden Kernmodifikationen versehen worden.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1885

Band/Volume: [NF_11](#)

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

Artikel/Article: [Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? 175-205](#)