

Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies,

eine Theorie der Vererbung.

Von

Dr. Oscar Hertwig.

Als ich vor zehn Jahren an den Eiern der Echinodermen beobachtet hatte, dass bei der Befruchtung ein Samenfaden in das Ei eindringt und dass der Kopf desselben im Eiprotoplasma zu einem kleinen Kern wird, welcher allein dem Eikern entgegen wandert und mit ihm copulirt, drängte sich mir naturgemäss die Frage auf: was ist das Wesentliche beim Befruchtungsvorgang und welcher Stoff ist bei der Befruchtung der wirksame? In meiner Habilitationsschrift „zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies ¹⁾“ versuchte ich hierauf eine Antwort zu geben, indem ich in einer These die Theorie aufstellte: „Die Befruchtung beruht auf der Verschmelzung von geschlechtlich differenzirten Zellkernen.“

Dieser Satz schliesst zweierlei Behauptungen in sich ein, 1. dass die Kernsubstanz und nicht das Protoplasma der befruchtende Stoff ist, und 2. dass die Kernsubstanz als ein geformter, organisirter Bestandtheil zur Wirkung kommt, dass mithin die Befruchtung ein morphologischer Vorgang ist, welcher der Beobachtung direct zugänglich ist. Da nun mit der Befruchtung die Übertragung der Eigenschaften des Vaters auf das aus dem Ei entstehende Thier nothwendig verknüpft ist, lässt sich aus der aufgestellten Theorie noch die weitere, nahe liegende Folgerung ziehen, dass die Kernsubstanzen zugleich die Träger der Eigenschaften sind, welche von den Eltern auf ihre Nachkommen vererbt werden ²⁾. So schliesst die Befruchtungstheorie in der von mir gegebenen Fassung, wenn sie weiter durchgeführt wird, auch noch eine Vererbungstheorie in sich ein.

¹⁾ OSCAR HERTWIG, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morpholog. Jahrbuch. Bd. 1. 1875.

²⁾ Wie nahe es liegt, den Befruchtungsstoff zugleich auch als

Meine Ansicht, an welcher ich nach wie vor festhalte, hat Anfangs auf manchen Widerstand gestossen, und nur vereinzelte Stimmen sind laut geworden, welche ihr beipflichteten oder unabhängig von ihr Ähnliches vortrugen, wie eine kurze historische Darstellung ergibt.

Zunächst ist hier daran zu erinnern, dass HAECKEL schon im Jahre 1866 in seiner generellen Morphologie ¹⁾ aus Gründen, die bei dem ungenügenden Beobachtungsmaterial der damaligen Zeit sehr unbestimmter Natur sein mussten, den Satz ausgesprochen hat: „der innere Kern habe die Vererbung der erblichen Charactere, das äussere Plasma dagegen die Anpassung, die Accomodation oder Adaptation an die Verhältnisse der Aussenwelt zu besorgen.“

„Für diese Auffassung“, meinte HAECKEL „dürfte namentlich die bedeutende Rolle sprechen, welche der Kern allgemein bei der Fortpflanzung der Zellen spielt. Fast immer geht der Theilung des Plasma die Theilung des Zellkerns vorher, und die beiden so entstandenen Kerne wirken nun als selbständige Attractionscentra, um welche sich die Substanz des Plasma sammelt. Das Plasma dagegen ist von grösserer Bedeutung für die Ernährung der Zelle. Ihm scheint bei der Zellenvermehrung eine mehr passive Rolle zugetheilt zu sein und seine Hauptaufgabe scheint in der Zuführung des Nahrungs-Materials zum Kerne und in der Vermittelung des Verkehrs der Zelle mit der Aussenwelt zu liegen. Wenn wir demgemäss das Plasma vorzugsweise als den nutritiven, den Nucleus dagegen vorzugsweise als den reproductiven Bestandtheil der Zelle ansehen können und wenn wir dazu den im fünften Buche nachgewiesenen Zusammenhang einerseits zwischen der Ernährung und Anpassung, andererseits zwischen der Fortpflanzung und Erblichkeit in Erwägung ziehen, so werden wir mit Recht den Kern der Zelle als das hauptsächliche Organ der

den Vererbungsstoff aufzufassen, geht daraus hervor, dass KEBER, welcher im Jahre 1853 das Eindringen der Samenfäden in das Ei auf Grund falscher Beobachtungen gelehrt hat, damals schon den Ausspruch that: „die Ähnlichkeit der Kinder mit den Eltern muss vorzugsweise, wenn nicht ausschliesslich, materiell erklärt werden, weil in dem kindlichen Organismus nachweislich eine innige Vermischung der von beiden Eltern herstammenden Zellkerne stattgefunden hat.“ Ein kurzes Referat von KEBER's Arbeit „Über den Eintritt der Samenzellen in das Ei“ siehe in meiner Habilitationsschrift.

¹⁾ E. HAECKEL, Generelle Morphologie der Organismen. Bd. I Seite 288.

Vererbung, das Plasma als das hauptsächlichliche Organ der Anpassung betrachten können.“

Eine nähere Begründung und Ausarbeitung konnte diese Hypothese zu einer Zeit, wo die Kenntniss vom Wesen des Zellkerns noch eine sehr oberflächliche war, nicht finden, auch schlug HAECKEL später selbst einen Weg ein, der ihn von seiner Hypothese abführte, indem er den Kern in der Eizelle sich auflösen und diese auf ein Monerulastadium zurücksinken liess, in dem Moment, wo der Kern als Vererbungsorgan seine Rolle bei der Fortpflanzung hätte bethätigen müssen.

Neuerdings hat SACHS¹⁾ eine der meinigen ähnliche Ansicht in seinem Lehrbuch der Pflanzenphysiologie geäußert in folgenden kurzen auf Seite 943 und 945 enthaltenen Sätzen: „Die neuesten Untersuchungen von SCHMITZ, STRASBURGER, ZACHARIAS u. A. führen zu dem Resultat, dass der Befruchtungsstoff in der Kernsubstanz, dem Nuclein der männlichen Zelle, zu suchen sei“ und später: „Was durch die Zoospermien in die Eizelle hineingetragen wird, ist das Nuclein; denn man darf glauben, dass die einzige Bedeutung der nicht aus Nuclein bestehenden Cilien eben nur die von Bewegungsorganen ist.“

Endlich heisst es an einer dritten Stelle: „Als Hypothese kann man einstweilen die Annahme festhalten, dass das Nuclein der beiden Geschlechtszellen nicht von gleicher Beschaffenheit sei und dass das Nuclein der männlichen Zelle also doch etwas anderes in die Eizelle hineinträgt, als was dieselbe schon besitzt. In dieser unvollkommenen Form müssen wir einstweilen das hier kurz behandelte Problem liegen lassen.“

Einen von dem meinigen mehr oder minder abweichenden Standpunkt hinsichtlich der Aufgabe, welche die verschiedenen Substanzen der Zelle bei der Befruchtung erfüllen, haben STRASBURGER, VAN BENEDEN, HENSEN u. A. eingenommen.

STRASBURGER²⁾ beobachtete bei den Schwärmosporen von *Acetabularia* und in anderen ähnlichen Fällen, dass „die vorderen, farblosen Stellen und die andern sich entsprechenden Theile der Körper mit einander verschmelzen.“ Er erweiterte daher in seiner Schrift über Befruchtung und Zelltheilung die von mir ausgesprochene Ansicht: die Befruchtung beruhe allgemein auf der Copulation zweier Kerne, indem er noch hinzufügte, dass „eine

¹⁾ J. SACHS, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, pag. 943, 945.

²⁾ E. STRASBURGER, Über Befruchtung und Zelltheilung. 1878. Seite 75—77.

Coopulation auch zwischen den übrigen gleichwerthigen Bestandtheilen der Spermatozoen und des Eies vor sich gehe.“ Nach STRASBURGER'S Befruchtungstheorie, welche er für das ganze organische Reich aufstellt, sind es „die gleichwerthigen Theile beider Zellen, die sich bei der Befruchtung vereinigen.“

In einer späteren Schrift hat STRASBURGER¹⁾ seine Ansichten ein wenig modificirt, insofern er jetzt der Thatsache mehr Rechnung trägt, dass bei den Spermatozoen der Cryptogamen und der Thiere die Reduction des Zellplasma sehr weit geht und der Kern schliesslich fast allein nur übrig bleibt. Zwar hält er auch für diese Fälle seine oben referirte Befruchtungstheorie, weil sie so klare Stützen bei vielen Algen finde, noch aufrecht, aber er legt „der Reduction des Protoplasma und der Verstärkung des Zellkerns, wie sie bei den Spermatozoen der Cryptogamen und der Thiere erfolgt sei, eine tiefere Bedeutung bei.“ Er lässt die Kerne in Beziehung zur Bildung der Eiweissstoffe stehen. Da nur auf letzteren die Existenz der Organismen basire, so findet er es begreiflich, dass „es auf die Stärkung des Zellkerns bei der Befruchtung vornehmlich ankommen könne.“

Ebensowenig wie STRASBURGER kann sich VAN BENEDEN²⁾ entschliessen, das Nuclein als die allein befruchtende Substanz anzuerkennen, obwohl er demselben die Hauptrolle zuertheilt.

„Il est certain“, heisst es an einer Stelle seines kürzlich über *Ascaris megaloccephala* erschienenen Buches, „que le zoosperme apporte dans le vitellus non seulement un noyau, mais aussi du protoplasme. Rien n'autorise à affirmer que le rôle du protoplasme spermatique est secondaire dans la fécondation; mais j'ai signalé quelques faits qui permettent de douter de l'importance de l'apport protoplasmique.“

An einer zweiten Stelle sagt v. BENEDEN: „La fécondation implique essentiellement une substitution, c'est à dire, le remplacement d'une partie de la vesicule germinative par des éléments nucléaires provenant du zoosperme, et peut-être aussi d'une portion du protoplasme ovulaire par du protoplasme spermatique.“

HENSEN³⁾ endlich legt zwar ebenfalls auf die Kernverschmelzung das Hauptgewicht, meint aber, dass jedenfalls neben der

1) ED. STRASBURGER, Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. 1882, pag. 250—252.

2) E. VAN BENEDEN, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. 1883, pag. 397—404.

3) HERMANN, Handbuch der Physiologie Bd. VI. HENSEN, Physiologie der Zeugung pag. 127.

Kernmasse des Zoosperms auch protoplasmatische Substanz in das Ei eingehe, was zu vernachlässigen kein Grund vorliege.“

Auch noch in anderen Beziehungen herrschen bedeutsame Meinungsverschiedenheiten. Wie ich später noch im Einzelnen zeigen werde, wird darüber gestritten, ob die befruchtende Substanz nur in organisirtem oder auch in gelöstem Zustand zur Wirkung komme, ob die Befruchtung ein rein physiologischer oder zugleich auch ein morphologischer Vorgang sei. Ferner ist die Frage, welche Rolle die Kernsubstanz bei der Vererbung spiele, kaum ernstlich berührt worden.

Es erscheint mir daher bei dem Zuwachs, welchen unsere Kenntniss von der Zelle und dem Kern im letzten Jahrzehnt erfahren hat, als eine zeitgemässe und lohnende Aufgabe, das Problem der Befruchtung und Vererbung einer eingehenden kritischen Erörterung zu unterwerfen. Hierbei will ich die Gründe auseinandersetzen, welche mich jetzt mehr wie früher an der vor 10 Jahren aufgestellten Befruchtungstheorie festhalten lassen; zugleich werde ich auch die Theorie nach den verschiedenen Richtungen hin noch weiter auszubauen versuchen.

Das vorliegende Problem gliedert sich in drei Theile, welche in drei Capiteln besprochen werden sollen.

Im ersten Capitel ist der Nachweis zu führen, dass die Kernsubstanz allein der Befruchtungsstoff ist, welcher die Entwicklung anregt. Im zweiten Capitel werde ich die verschiedenen und zahlreichen Gründe zusammenstellen, welche sich dafür geltend machen lassen, dass der befruchtende Stoff oder die Kernsubstanz zugleich auch der Träger der Eigenschaften ist, welche von den Eltern auf ihre Nachkommen vererbt werden. Im dritten Capitel wird sodann auf Grund der im ersten und zweiten Abschnitt gewonnenen Erfahrungen auf das Verhältniss einzugehen sein, in welchem Protoplasma und Kern der Zelle zu einander stehen.

Erstes Capitel.

Die Kernsubstanz ist der Befruchtungsstoff.

Es soll der Satz bewiesen werden, dass:

„die Kernsubstanz der Befruchtungsstoff ist, welcher die Entwicklungsprocesse erregt.“

Hierfür spricht meiner Meinung nach: 1. der ganze Verlauf

des Befruchtungsprocesses selbst, 2. die Modification, welche der Vorgang bei solchen Eiern erleidet, die vor beendeter Reife, das heisst, vor oder während der Bildung der Richtungskörper, befruchtet werden, 3. die Thatsache, dass häufig die embryonale Entwicklung sich in ihren Anfangsstadien nur in einer Vervielfältigung des Kerns äussert.

1. Was den ersten Punct anbetrifft, so ist gleich hervorzuheben, dass sich die Befruchtung überall im Thierreich in wesentlich derselben Weise vollzieht.

Ein Samenfaden dringt in die Oberfläche des Dotters ein, hier bildet sich sein Kopf in ein kugeliges Kernchen um, das allmählich durch Aufnahme von Kernsaft etwas anschwillt und sich vom contractilen Faden ablöst. Wie nun früher der Samenfaden das Ei aufgesucht hat, so wandert jetzt der Spermakern in gerader Richtung dem Eikern entgegen, welcher sich gleichfalls, wenn auch viel langsamer, in Bewegung setzt. Beide Kerne, durch den Dotter einander entgegen strebend, treffen sich nach einiger Zeit, legen sich fest zusammen, platten sich mit den Berührungsf lächen gegenseitig ab und verschmelzen nach einiger Zeit zu dem Keimkern.

Die unmittelbare Folge hiervon ist gewöhnlich der sofortige Eintritt der embryonalen Theilung. Auch diese beginnt wieder mit Veränderungen des Keimkerns, an welche sich dann erst in zweiter Linie Veränderungen des Protoplasma anschliessen.

Eine Analyse dieses Vorganges lehrt auf das Unzweideutigste, dass das Eindringen eines Samenfadens in das Ei an sich zur Befruchtung noch nicht genügt, sondern gleichsam nur die Einleitung oder der erste Schritt zu derselben ist. Die Verschmelzung der Substanz eines Spermatozoon mit der Eirinde ist nicht im Stande, auch nur irgend einen Entwicklungsprocess anzuregen; stets ist für das Zustandekommen der Befruchtung eine Reihe von Erscheinungen unerlässlich, welche sich im Innern des Dotters zwischen dem nucleinhaltigen Theil oder dem Kopf des Samenfadens und dem Eikern vollziehen. Unterbleibt die Kernverschmelzung aus irgend einer störenden Ursache, so unterbleibt nothwendiger Weise auch die Eifurchung.

Lehrreich ist hierfür eine Beobachtung, welche uns AUERBACH¹⁾ in seinen organologischen Studien mittheilt. Bei *Ascaris nigrovenosa* konnte er einmal beobachten, „dass die beiden Kerne

1) LEOP. AUERBACH, Organologische Studien. Heft II, pag. 217.

einander verfehlten. Sie drangen, von seitlich verschobenen Anfangspunkten ausgehend, gegen die Mittelgegend des Eies vor, zogen aber hier bei einander vorüber, ohne sich zu berühren, und jeder derselben drang bis weit hinein in die entgegengesetzte Eihälfte vor. Bald darauf starben die beiden Kerne ab, indem sie zackig und scharf contourirt wurden, womit die Weiterentwicklung des Eies definitiv sistirt war“.

Das Eine ist also über allen Zweifel erhaben — worin mir übrigens auch alle Forscher, welche den Vorgang genauer verfolgt haben, zustimmen werden — dass die Kernsubstanz ein Befruchtungsstoff ist. Nur fragt sich jetzt, ob ausser ihr auch noch dem Protoplasma eine solche Bedeutung zuzuerkennen ist.

Hier liegt nun der Sachverhalt so, dass, wenn das Spermatozoon in das Ei eingedrungen ist, wir von der Geissel, welche wohl schliesslich mit dem Dotter verschmilzt, auch nicht irgendwelche wahrnehmbare Einwirkung auf die Entwicklung der Eizelle ausgehen sehen. Wenn wir uns bei unseren Deutungen allein an das Wahrnehmbare halten wollen, so können wir mit Recht nur das Eine sagen, dass die Geissel ein Bewegungsorgan ist und die Aufgabe hat, den Spermakern mit dem Ei in Berührung zu bringen. Die Annahme dagegen, dass die Geissel zugleich auch ein Befruchtungsstoff ist, würde vollständig aus der Luft gegriffen sein.

Noch mehr offenbart sich die befruchtende Wirkung des Kerns in den Fällen, wo die Samenfäden in die Eizellen vor Abschluss ihrer vollständigen Reife eindringen, wie bei den Nematoden, Hirudineen, den Mollusken und anderen. Am Klarsten zeigen dies wohl die Nematoden, über welche die schönen Untersuchungen von VAN BENEDEN ¹⁾ und NUSSBAUM ²⁾ handeln. Hier bleiben die grossen Samenkörper, welche die Gestalt einer Spitzkugel haben, längere Zeit nach ihrem Eindringen ganz unverändert in ihrer ursprünglichen Gestalt in der Eirinde liegen. Trotz ihres Eindringens kann der embryonale Entwicklungsprocess noch nicht beginnen, weil der Eikern, mit dem der Spermakern verschmelzen muss, noch nicht gebildet ist. Dies geschieht erst nach dem Hervorknospen der Richtungskörper; alsdann geht auch der eingedrungene Samenkörper als solcher zu Grunde, der Spermakern setzt sich in Be-

¹⁾ E. VAN BENEDEN, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation etc. 1883.

²⁾ MORITZ NUSSBAUM, Über die Veränderungen der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung. Archiv für mikroskopische Anatomie 1884.

wegung, die Kernverschmelzung erfolgt, die embryonale Entwicklung beginnt.

Mit Recht unterscheidet daher VAN BENEDEN¹⁾ das Eindringen des Samenfadens als einen besonderen Act von der eigentlichen Befruchtung; er findet diesen Act in mancher Hinsicht vergleichbar der Einführung des Samens in die Geschlechtsorgane eines Weibchens und er wendet demgemäss, um die Einführung des männlichen Elements in den Körper des Eies zu bezeichnen, das Wort „Copulation der Geschlechtsproducte“ an. Es copuliren also zwei vollständige Zellen mit einander, aber nur die Kerntheile befruchten, indem sie den Entwicklungsprocess anregen.

Hierfür sprechen drittens noch die Erscheinungen, welche wir bei den Eiern vieler Arthropoden beobachten. Im ersten Abschnitt der embryonalen Entwicklung theilt sich allein der Keimkern successive in eine grosse Zahl von Tochterkernen, während der Dotter relativ unverändert und ungetheilt bleibt. Die Befruchtung hat hier zunächst nichts anderes bewirkt als eine Vermehrung der Kernsubstanz und eine Individualisirung oder Zerlegung derselben in zahlreiche Centren.

Es lassen sich noch andere Gesichtspuncte für die These, welche wir an die Spitze des ersten Capitels gestellt haben, geltend machen; dieselben finden aber besser ihre Besprechung im folgenden zweiten Abschnitt.

Zweites Capitel.

Die befruchtende Substanz ist zugleich auch Träger der Eigenschaften, welche von den Eltern auf ihre Nachkommen vererbt werden.

Um die vorstehende Behauptung näher zu begründen, gehen wir am besten von dem auf Erfahrung beruhenden Satz aus: Alle auf geschlechtlichem Weg erzeugten Organismen ähneln im Allgemeinen beiden Eltern gleich viel, indem sie von Beiden Eigenschaften geerbt haben. Wir dürfen, wie es von Seiten NÄGELI'S²⁾ geschehen ist, aus dieser Thatsache schliessen, dass die Kinder von Vater und Mutter gleiche Mengen wirksamer

¹⁾ E. v. BENEDEN loco cit. pag. 138—39.

²⁾ C. v. NÄGELI, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884, pag. 109.

Theilchen empfangen, welche Träger der vererbten Eigenschaften sind. „Spermatozoon und Ei muss man sich“, um mit PFLÜGER¹⁾ zu reden, „nothwendiger Weise als zwei im Wesentlichen gleichartige, eine neue Einheit zeugende Potenzen denken.“

Wir wollen jetzt sehen, wie sich zu dieser theoretischen Annahme einer Aequivalenz der wirksamen Keimstoffe die Thatsachen stellen.

Nur bei den allerniedrigsten Organismen gleichen sich die beiderlei Geschlechtszellen, wie die schwärmenden Gameten von *Acetabularia*, indem sie in ihrer Gestalt und in ihrer Grösse übereinstimmen. Sie liefern die Fälle, auf welche STRASBURGER seine Befruchtungstheorie, dass sich Kern mit Kern, Protoplasma mit Protoplasma vereinige, gegründet hat.

Von diesen wenigen Fällen abgesehen, lehrt uns ein Überblick über das Organismenreich, dass die copulirenden Geschlechtszellen einander ausserordentlich ungleichwerthig an Grösse, Gestalt und chemischer Zusammensetzung sein können und dass im Allgemeinen diese Ungleichwerthigkeit von den niederen zu den höheren Organismen zunimmt. Es werden schliesslich die Samenfäden von einer ganz ausserordentlichen Kleinheit im Verhältniss zu den grossen Eiern, so dass sie in besonders extremen Fällen kaum den hundert Millionsten Theil der letzteren oder sogar noch viel weniger ausmachen.

Wir sehen somit, dass zwei an Masse ganz verschiedene Elemente die gleiche Vererbungspotenz besitzen. Es fragt sich, wie ist diese Thatsache mit dem Satz, der den Ausgangspunct unserer Erörterung bildet, in Einklang zu bringen.

Hier können zwei Hypothesen aufgestellt werden. (Siehe auch NÄGELI loco cit.) Entweder müssen wir annehmen, dass der männliche Keimstoff in demselben Maasse, als er an Quantität geringer ist, eine grössere Wirksamkeit als der weibliche Keimstoff hat, oder wir müssen zu der zweiten Hypothese greifen, dass die Geschlechtszellen aus verschiedenen Stoffen bestehen, von welchen die einen in Bezug auf die Vererbung wirksam, die anderen unwirksam sind, und dass die bedeutende Grössenzunahme der Eier auf Ansammlung unwirksamer Theile beruht.

Die erste Alternative können wir gleich fallen lassen, da sie Unterschiede in der Wirksamkeit gleichwerthiger Substanzen vor-

1) PFLÜGER, Untersuchungen über Bastardirung der anuren Batrachier und die Principien der Zeugung pag. 563.

aussetzt, wie sie im organischen Leben sonst nicht vorkommen, und so werden wir denn die zweite Annahme näher zu prüfen und zu dem Zwecke mit einer Analyse der Geschlechtsproducte zu beginnen haben.

Eier und Samenfäden bestehen in der That aus verschiedenen morphologischen und chemischen Theilen. Beiden gemeinsam sind Kernstoff und Protoplasma; dazu gesellen sich beim Ei noch eine Summe in das Protoplasma eingelagerter Stoffe, die als Körnchen, Kügelchen, Plättchen oder Schollen erkennbar entweder aus Fett oder Eiweiss oder einem Gemenge beider bestehen. Auf der Anwesenheit letzterer beruht hauptsächlich die bedeutende Grössenzunahme der Eizelle. Über sie wird eine Meinungsverschiedenheit nicht existiren und man wird allgemein zugeben, dass sie zu den unwirksamen Keimstoffen zu rechnen sind, welche erbliche Eigenschaften nicht übertragen können.

Das Vorkommen solcher Dotterbestandtheile in dem Ei, ihr Fehlen in dem Spermatozoon erklärt sich daraus, dass sich im Organismenreich die männlichen und die weiblichen Geschlechtszellen von gleichen Ausgangspunkten aus nach verschiedenen Richtungen hin entwickelt haben. Die Eizellen haben ihre Beweglichkeit eingebüsst und an Grösse zugenommen, indem sich in ihrem Protoplasma Reservestoffe, die später beim Eintritt der Entwicklungsprocesse aufgebraucht werden sollen, abgelagert haben. Die Spermazellen dagegen sind, um den Copulationsact zu ermöglichen, beweglich und klein, weil frei von allen Reservestoffen, geblieben. Die einen sind umgebildet in Anpassung an die Ernährung des nach der Befruchtung sich entwickelnden Embryo, die anderen im Interesse der zu vollziehenden Befruchtung.

Wenn wir nun aber auch von dem Nährmaterial ganz absehen, so sind Ei- und Samenzelle noch immer nicht gleichwerthig hinsichtlich der Menge ihrer übrigen Bestandtheile. Denn schon die protoplasmatische Substanz einer grossen Eizelle beträgt nach Abzug aller Dottereinschlüsse ausserordentlich viel mehr als die Gesamtsbstanz eines Spermatozoon. NÄGELI¹⁾ unterscheidet daher zwei verschiedene Arten von Protoplasma, eine Art, welche in gleichen Mengen in der Ei- und in der Samenzelle vorhanden ist und die erblichen Eigenschaften überträgt, und eine zweite Art, welche im Ei in grossen Mengen angehäuft ist und in welcher sich vorzugsweise die Ernährungsprocesse abspielen. Die

1) C. v. NÄGELI loco cit. pag. 20—30.

erstere bezeichnet er als Idioplasma, die zweite als Ernährungsplasma. Die Nothwendigkeit, diese beiden Substanzen zu unterscheiden, begründet NÄGELI in folgender Weise:

„Idioplasma und gewöhnliches Plasma“ — sagt er — „habe ich als verschieden angegeben, weil mir dies der einfachste und natürlichste Weg scheint, um die ungleichen Beziehungen der Plasmasubstanzen zu den erblichen Anlagen zu begreifen, wie sie bei der geschlechtlichen Fortpflanzung deutlich werden. An die befruchtete und entwicklungsfähige Eizelle hat die Mutter hundert- oder tausendmal mehr Plasmasubstanzen, in denselben aber keinen grösseren Antheil an erblichen Eigenschaften geliefert als der Vater. Wenn das unbefruchtete Ei ganz aus Idioplasma bestände, so würde man nicht begreifen, warum es nicht entsprechend seiner Masse in dem Kinde wirksam wäre, warum dieses nicht immer in ganz überwiegendem Grade der Mutter ähnlich würde. Besteht die spezifische Eigenthümlichkeit des Idioplasma in der Anordnung und Beschaffenheit der Micelle, so lässt sich eine gleich grosse Erbschaftsübertragung nur denken, wenn in den bei der Befruchtung sich vereinigenden Substanzen gleichviel Idioplasma enthalten ist, und der überwiegende Erbschaftsantheil, der bald von der Mutter, bald vom Vater herkommen soll, muss dadurch erklärt werden, dass bald in der unbefruchteten Eizelle, bald in den mit derselben sich vereinigenden Spermatozoiden eine grössere Menge von Idioplasma sich befindet. Bestehen die Spermatozoiden bloss aus Idioplasma, so enthalten die nicht befruchteten Eizellen bis auf 999 Promille nicht idioplasmatisches Stereoplasma.“

Idioplasma und gewöhnliches Plasma sind für NÄGELI nur aus theoretischen Speculationen gewonnene Begriffe. Er lässt es dahin gestellt, ob dieselben sich auf bestimmte mit dem Mikroskop unterscheidbare Substanzen anwenden lassen. Ich werde gleich zeigen, dass dies der Fall ist, und zwar, dass die Kerne der Sexualproducte den Anforderungen, welche die NÄGELI'sche Hypothese stellt, vollkommen genügen.

Die kleine Verdickung, welche als Kopf des Samenfadens bezeichnet wird, besteht, worin jetzt wohl alle Forscher einer Meinung sind, aus einer ziemlich consistenten Substanz, welche nicht nur die charakteristischen Kernreactionen darbietet, sondern auch, wie FLEMMING neuerdings bewiesen hat, sich aus dem Kern der Samenmutterzelle ableitet.

Desgleichen sind alle reifen Eier mit einem Kern versehen, welcher von dem Kern des unreifen Eies oder dem Keimbläschen

verschieden und von einer sehr geringen Grösse ist. Dass ein solcher stets vorhanden ist und dass von der Eizelle überhaupt niemals ein kernloser Zustand durchlaufen wird, habe ich ¹⁾ an den Eiern von *Nephelis*, *Asteracanthion* und anderen Objecten zu beweisen gesucht, nachdem ich dafür schon vorher in meiner Habilitationsschrift: *Über die Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies*, eingetreten war.

Trotzdem die Eier im Thierreich an Volum so ausserordentlich variiren und an Reichthum des Protoplasma und des Dotters im höchsten Maasse schwanken, erscheint der Eikern doch überall von ziemlich gleicher Grösse und hat bei einem mit unbewaffnetem Auge kaum sichtbaren Ei nur wenig geringere Durchmesser, als zum Beispiel in einem reifen Froschei, in welchem er von mir an feinen Durchschnitten bei sorgfältiger Durchmusterung mit starken Vergrösserungen als winziges Bläschen entdeckt worden ist ²⁾.

Im Vergleich zum kernhaltigen Theil des Spermatozoon ist zwar der Eikern etwas grösser, enthält aber trotzdem wohl nicht viel mehr feste Kernsubstanz, weil seine Masse durch einen grösseren Gehalt an Kernsaft eine geringere Consistenz darbietet. Es wird dies durch Erscheinungen bewiesen, die sich bei der Befruchtung selbst abspielen.

Bei den meisten thierischen Eiern nämlich wächst nach dem Eindringen des Samenfadens der ursprünglich kleine Spermakern, während er zu dem weiblichen Kern hinwandert, zu derselben Grösse wie dieser an, wahrscheinlich durch Aufnahme von Kernsaft, so dass schliesslich beide vor ihrer Verschmelzung einander vollständig gleichwerthig sind. Das beobachten wir bei Würmern (*Nematoden*, *Hirudineen*, *Chaetognathen*) bei allen Mollusken und bei Wirbelthieren (*Säugethieren* und *Amphibien*).

In seltneren Fällen sind die beiden geschlechtlich differenzirten Kerne, wenn sie sich unter einander verbinden, verschieden gross, wie bei den Eiern der Seeigel; doch besteht hier augenscheinlich der kleinere Spermakern, wenn wir aus seinem Verhalten gegen Osmiumsäure und Farbstoffe Schlüsse ziehen dürfen, aus einer dichteren Substanz, so dass wir trotz der Grössenverschiedenheit eine Aequivalenz der festen, wirksamen Bestandtheile annehmen dürfen.

¹⁾ OSCAR HERTWIG, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Theil II. *Morphol. Jahrbuch* Bd. III. 1877. Theil III. *Morphol. Jahrbuch* Bd. IV. 1878.

²⁾ OSCAR HERTWIG, Beiträge etc. *Morphol. Jahrb.* Bd. III. 1877.

Auch habe ich schon in einer früheren Arbeit ¹⁾ an Beispielen beweisen können, dass die verschiedene Grösse des Spermakerns wesentlich bedingt wird durch den Zeitpunkt, in welchem die Befruchtung erfolgt, ob sie vor oder während der Entwicklung der Richtungskörper der Eizelle geschieht, oder erst nachdem diese bereits gebildet sind.

Bei *Asteracanthion* habe ich sogar auf experimentellem Wege durch Veränderung des Zeitpunctes der Befruchtung die Grösse des Spermakerns direct beeinflussen können. Wenn das Spermatozoon in den Dotter eindringt, ehe Richtungskörper und Eikern schon vorhanden sind, so muss der Spermakern bis zum Eintritt der Verschmelzung längere Zeit im Dotter verweilen und schwillt mittlerweile zu derselben Grösse wie der Eikern an. Wenn letzterer dagegen nach Abschnürung der Richtungskörper schon vor der Befruchtung seine endgültige Beschaffenheit erlangt hat, so verweilt der Spermakern als selbständiger Körper nur kurze Zeit im Dotter, da er gleich nach seinem Eindringen schon die Verschmelzung eingeht. Er bleibt dann klein, wahrscheinlich weil er sich in diesem Falle nicht in demselben Maasse wie sonst mit Kernsaft hat durchtränken können.

Noch mehr als die angeführten Thatsachen sprechen für die Aequivalenz von Ei- und Spermakern die Beobachtungen, welche in diesem Jahre VAN BENEDEN ²⁾ über den Befruchtungsvorgang von *Ascaris megalcephala* veröffentlicht hat. Durch sorgfältigste Untersuchung hat der belgische Forscher zeigen können, dass die beiden gleich grossen Kerne, wenn sie sich nach ihrer Aneinanderlagerung zur Spindel umbilden, regelmässig vier Schleifen hervorgehen lassen, von welchen zwei von dem Chromatin des Eikerns, die zwei andern vom Chromatin des Spermakerns abstammen. Bei der Furchung spalten sich die vier Schleifen und vertheilen sich in gesetzmässiger Weise so, dass jede Tochterzelle zwei männliche und zwei weibliche Schleifentheile erhält. Nach diesen wichtigen Beobachtungen liefern also Ei- und Spermakern nicht allein gleiche Substanzmengen dem Furchungskern, sondern vertheilen sich auch noch weiter gleichmässig auf die Abkömmlinge desselben.

Desgleichen ist auch ein besonderes Gewicht auf das von mir entdeckte und seitdem vielfältig bestätigte Gesetz zu legen, dass

¹⁾ OSCAR HERTWIG, Beiträge zur Bildung, Befruchtung etc. Theil III. Morph. Jahrb. Bd. IV. 1878 pag. 171.

²⁾ E. v. BENEDEN, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation etc. 1883 pag. 382.

die normale Befruchtung, welche eine regelmässige Entwicklung anregt, stets nur durch ein einziges Spermatozoon ausgeführt wird.

Ich glaube, den Namen Gesetz hier anwenden zu dürfen. Denn die Beobachtungen, nach denen im Innern des Eies bald nach Vornahme der Befruchtung stets nur zwei Kerne in Verschmelzung gesehen werden, sind ausserordentlich zahlreiche, sie sind von den verschiedensten Forschern, wie AUERBACH, BÜTSCHLI, SELENKA, v. BENEDEN, FLEMMING etc. in übereinstimmender Weise gemacht worden und erstrecken sich fast über alle Abtheilungen des Thierreichs. Desgleichen wird für die phanerogamen Pflanzen angegeben, dass nur ein Pollenschlauch befruchte.

In allen mir bekannten Fällen, in denen man mehrere Spermakerne mit dem Eikern wirklich hat verschmelzen sehen, war das Ei nicht mehr vollkommen lebenskräftig.

Allerdings wird von manchen Forschern auch die Befruchtung durch mehrere Samenfäden für normal gehalten.

SCHNEIDER ¹⁾ gibt solches sogar für die viel untersuchten Eier der Echinodermen an, ist aber alsbald von NUSSBAUM ²⁾, v. BENEDEN ³⁾ und EBERTH ⁴⁾ mit Entschiedenheit berichtigt worden.

Andere Forscher, wie BAMBEKE ⁵⁾, KUPFFER ⁶⁾ etc. lassen in die dotterreichen Eier der Amphibien und Cyclostomen mehrere Samenfäden eindringen. Aber selbst wenn wir dies zugeben, ist damit noch keine Ausnahme von der Regel geschaffen. Denn das Eindringen des Spermatozoon in das Ei ist, wie schon oben gesagt, gleichsam nur die Einleitung zum Befruchtungsact, vollzogen ist derselbe erst nach eingetretener Kernverschmelzung. Für die Amphibien und Cyclostomen müsste daher erst noch der Nachweis geführt werden, dass sich mit dem Eikern nun auch wirklich mehrere Spermakerne verbinden. Das ist aber nicht geschehen, dagegen ist für das Froschei sogar die Verschmelzung zweier

¹⁾ A. SCHNEIDER, Das Ei und seine Befruchtung. Breslau 1883.

Derselbe, Über Befruchtung. Zoologischer Anzeiger 1880. pag. 252.

²⁾ M. NUSSBAUM. Über die Veränderungen der Geschlechtsproducte. loco cit.

³⁾ E. v. BENEDEN loc. cit. pag. 407.

⁴⁾ C. J. EBERTH, Die Befruchtung des thierischen Eies. Fortschritte der Medicin Nr. 14.

⁵⁾ BAMBEKE, Recherches sur l'embryologie des Batraciens 1876.

⁶⁾ KUPFFER, Über active Betheiligung des Dotters am Befruchtungsacte bei *Bufo variabilis* und *vulgaris*. München 1882. 4. Math. phys. Cl.

Kerne von mir nachgewiesen worden¹⁾. Zu demselben Resultat ist neuerdings auch BORN²⁾ bei Untersuchung des Froscheies gelangt.

Alle Thatsachen sprechen somit dafür, dass normal nur ein Spermatozoon befruchtet; es liegt kein Grund vor, die Möglichkeit einer Befruchtung durch mehrere Samenfäden anzunehmen, wie es HENSEN³⁾ in seinem Artikel über die Physiologie der Zeugung auf Grund der vorliegenden Literatur noch glaubte thun zu müssen. Auch nach dieser Richtung ergibt sich eine Aequivalenz der von mütterlicher und väterlicher Seite gelieferten Bestandtheile, indem sich stets eine männliche mit einer weiblichen Zelle zur Hervorbringung einer neuen Individualität verbindet.

Bis jetzt ist unsere Argumentation allein von der Aequivalenz der männlichen und weiblichen Anlagen ausgegangen. Es lassen sich aber auch direct Gründe dagegen vorbringen, dass der contractile Faden des Spermatozoon eine Vererbungspotenz besitze. Derselbe besteht nämlich nicht aus einfachem Protoplasma, wie der protoplasmatische Körper des Eies, sondern ist ein Plasma-product, er ist, wie die Muskelfibrille, ein zu einem bestimmten Arbeitszweck angepasstes und umgewandeltes Plasma. Von einer Substanz aber, welche Anlagen der Eltern auf das Kind übertragen soll, werden wir annehmen müssen, dass sie sich noch in einem ursprünglichen, histologisch undifferenzirten Zustand befindet. Von diesem Gesichtspunct aus betrachtet kann der contractile Faden des Spermatozoon, wie auch SACHS jetzt annimmt, nur die einzige Bedeutung eines Bewegungsorgans haben, welches die Aufgabe hat, den allein befruchtenden Kernstoff mit der Eizelle in Berührung zu bringen.

Durch die vorausgegangenen Erörterungen glaube ich zum Wenigsten sehr wahrscheinlich gemacht zu haben, dass das Nuclein die Substanz ist, welche nicht allein befruchtet, sondern auch die Eigenschaften vererbt und als solche dem Idioplasma NÄGELI's entspricht.

NÄGELI und ich sind also auf ganz verschiedenen Wegen zu demselben Ziel gelangt. Während jener durch theoretische Erwägungen allein geleitet den Begriff Idioplasma geschaffen hat,

¹⁾ OSCAR HERTWIG, Beiträge zur Bildung, Befruchtung etc. Morph. Jahrb. Bd. III. 1877.

²⁾ BORN, Über die inneren Vorgänge bei der Bastardbefruchtung der Froscheier. Breslauer ärztliche Zeitschrift. Nr. 16. 1884.

³⁾ HENSEN, Handbuch der Physiologie Bd. VI. Artikel: Zeugung.

und daher auch vom Idioplasma, welchem er eine netzförmige Structur zuschreibt, nicht aussagen kann, wo es im Ei und im Samenfadon zu suchen ist, bin ich von Beobachtungsthatsachen ausgegangen. Wir haben theoretische Erwägungen an sie anknüpfend gesehen, dass Alles das, was NÄGELI zur Charakteristik des Idioplasma gebraucht, für die Kernsubstanz zutrifft. In ihr haben wir einen vom Ernährungsplasma unterscheidbaren Eiweisskörper kennen gelernt, der in kleinen aber etwa aequivalenten Mengen im Ei und Samenfadon vorhanden ist und bei der Befruchtung sich zu einer gemischten Anlage verbindet.

Von der männlichen und weiblichen Kernsubstanz lehrt uns die Beobachtung ausser ihrer Aequivalenz noch eine weitere sehr wichtige Eigenschaft, auf welche NÄGELI aus theoretischen Gründen gleichfalls geführt worden ist; ich meine die Eigenschaft, dass sich das Nuclein vor, während und nach der Befruchtung in einem organisirten Zustand befindet.

Bereits in meinen Abhandlungen über die Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies habe ich den Nachweis zu führen gesucht, dass die Befruchtung nicht nur ein chemisch physicalischer Vorgang, wie die Physiologen meist anzunehmen pflegten, sondern gleichzeitig auch ein morphologischer Vorgang ist, insofern ein geformter Kerntheil des Spermatozoon in das Ei eingeführt wird, um sich mit einem geformten Kerntheil des letzteren zu verbinden.

Da die Frage eine allgemeinere Tragweite hat, zur Zeit aber noch nicht als nach allen Richtungen geklärt betrachtet werden kann, wollen wir hier auf dieselbe ausführlicher eingehen.

Zwei entgegengesetzte Ansichten stehen sich auf diesem Gebiete gegenüber, eine Ansicht, welche zuerst auf Grund von Beobachtungen von mir scharf formulirt worden ist und nach welcher die Befruchtungsstoffe als morphologische Theile, das heisst, im organisirten Zustand wirken sollen, und eine zweite Ansicht, nach welcher eine Auflösung und eine Neu-Organisation der Befruchtungsstoffe stattfinden soll.

Theoretische Gründe sowohl als auch Beobachtungen sind für jede dieser Ansichten von verschiedenen Seiten in das Feld geführt worden.

Gehen wir zuerst auf die theoretischen Erwägungen ein, welche PFLÜGER, HENSEN und NÄGELI angestellt haben.

PFLÜGER hat sich vor einem Jahre gegen die Erhaltung der

Kernsubstanz als solcher ausgesprochen. In seinen Untersuchungen über Bastardirung der anuren Batrachier bezeichnet er die Zeugung als „einen physiologischen Vorgang, bei dem es sich um die specifischen Wirkungen der Molecüle und Atome auf einander handelt, welche unabhängig von dem Aggregatzustande sind, also einem allgemeinen morphologischen Gesetz nicht unterthan sein müssen. Man werde für die Zeugung vielleicht niemals eine anatomische Definition finden, weil es principiell keine geben könne.“

PFLÜGER setzt voraus, dass „wenigstens in gewissen Perioden flüssiger Aggregatzustand der zeugenden Stoffe, weder Zellsubstanz noch Kern, sondern werdender Urstoff vorhanden sei“. Der neue Kern sei mit einem Worte kein morphologisches Derivat des alten Kerns; die organisirte Substanz des jungen Kerns leite sich direct von nicht organisirter, das heisst, gelöster Materie ab, krystallisire gleichsam aus ihr heraus. Die freie Zellbildung hält PFLÜGER für eine philosophische Nothwendigkeit.

Anders urtheilen HENSEN und NÄGELI.

Ersterer¹⁾ bezeichnet meine Auffassung der Befruchtung als eine glückliche. „Sie vertiefe unsere Kenntniss von dem Befruchtungsvorgang, indem sie zu den bisher nur in Betracht gezogenen chemischen und physicalischen Momenten noch hinzufüge das für die Lebenserscheinungen (und die Vererbung) so bedeutsame morphologische Moment, dass nämlich die Materie in bestimmter Formung mitwirke“. Er fügt hinzu, dass damit auch alle neueren Erfahrungen über die wichtige Rolle, welche der Kern bei der Zelltheilung spiele, sogleich für die Befruchtungslehre zur Geltung kommen.

Von anderen Voraussetzungen ausgehend, wird NÄGELI²⁾ in seinem neuesten Werk „die mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre“, zu einem gleichen Ergebniss geführt. Es erscheint ihm als „eine physiologische Unmöglichkeit, dass eine Befruchtung durch eindringende gelöste Stoffe erfolgen könne. Solche können nur zur Ernährung dienen, aber nicht Eigenschaften übertragen. Zwischen den Vorgängen bei der Befruchtung und der Ernährung bestehe ein grosser Unterschied. Bei letzterer sei es eben vollkommen gleichgültig, woher das Eiweiss, durch welches das Kind wächst, stamme, ob von der Mutter, von der Amme, von

¹⁾ HENSEN, Handbuch der Physiologie. Bd. VI. Artikel: Zeugung pag. 126.

²⁾ C. v. NÄGELI, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884 pag. 109—111 und 215—220.

der Kuhmilch etc., wiewohl diese Nahrungsmittel wegen ihrer Mischung mehr oder weniger zuträglich sein können. Diese Stoffe werden eben in gelöstem, also unorganisirtem Zustand dem Organismus einverleibt. Das Asparagin- oder Peptonmolecül, selbst das Eiweissmolecül des männlichen Befruchtungstoffes, habe nichts voraus vor jedem anderen Asparagin, Pepton oder Eiweissmolecül, sowenig als das Thonmolecül von einer zerbrochenen griechischen Vase irgend etwas mehr wäre als das Thonmolecül von einem ganz gewöhnlichen Backstein.“

Die Vererbung specifischer Eigenschaften bei der geschlechtlichen Fortpflanzung lässt nach NÄGELI nur die eine Erklärung zu, dass die Anlagen bloss durch feste (unlösliche), nicht durch gelöste Stoffe übertragen werden. NÄGELI nennt diese Stoffe, vermöge der eigenartigen und complicirten Anordnung fester Theilchen oder Micellen, das Idioplasma und lässt in dasselbe unter dem Einfluss der bereits vorhandenen, festen Theilchen sich die neu eintretenden gelösten Substanzen einordnen. Nur eigenthümliche Gruppen von Micellen können sich nach seiner Ansicht als Anlagen bewähren und die plastischen Bildungen hervorbringen, in welche sich die Anlagen entfalten.

An einer anderen Stelle ¹⁾ heisst es: „Wenn die Anordnung der Micellen die specifischen Eigenschaften des Idioplasma begründet, so muss das letztere eine ziemlich feste Substanz darstellen, in welcher die Micellen durch die in dem lebenden Organismus wirksamen Kräfte keine Verschiebung erfahren und in welcher der feste Zusammenhang bei der Vermehrung durch Einlagerung neuer Micellen die bestimmte Anordnung zu sichern vermag. Nun ist aber das gewöhnliche Plasma ein Gemenge von flüssigem und festem Plasma, wobei die Micellverbände der unlöslichen Modification, wie dies für das strömende Plasma nicht anders angenommen werden kann, sich mit grosser Leichtigkeit gegenseitig verschieben.“

Die auf theoretischem Gebiet bestehende Meinungsdivergenz über das Wesen der Befruchtung lässt sich durch Beobachtung entscheiden, wenn meine Ansicht von der Bedeutung der Kernsubstanzen die richtige ist. Zwar schweben auch hier noch Streitigkeiten darüber, ob die Befruchtung durch gelöste oder durch geformte, organisirte Kernstoffe zu Stande komme; doch hat hier ganz offenbar die letztere Meinung von Jahr zu Jahr mehr an Boden gewonnen.

¹⁾ NÄGELI loco cit. pag. 27.

Als ich die Befruchtung durch geformte Kerntheile in meiner Untersuchung über *Toxopneustes lividus* beschrieb, fand meine Lehre zunächst Widerspruch durch VAN BENEDEN, STRASBURGER und FOL, welche zum Theil an anderen Objecten den Befruchtungsvorgang untersucht hatten.

VAN BENEDEN¹⁾ konnte bei Eiern von Säugethieren nie ein Spermatozoon in den Dotter eindringen sehen, dagegen häufig beobachten, dass deren mehrere mit ihrem Kopfe fest der Dotteroberfläche aufsassen. „Die Befruchtung“ schloss er, „bestehe daher wesentlich in der Vermischung der Spermasubstanz mit der oberflächlichen Schicht der Dotterkugel.“ In letzterer soll sich dann wenigstens theilweise auf Kosten der aufgelösten Spermasubstanz ein männlicher Vorkern entwickeln, während gleichzeitig im Centrum des Eies aus Bestandtheilen desselben ein weiblicher Vorkern gebildet werde.

STRASBURGER²⁾, welcher bei seiner Auffassung der Befruch-

¹⁾ ED. VAN BENEDEN, La maturation de l'oeuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des mammifères etc. Bulletins de l'académie royale de Belgique 2me sér. t. XL 1875. pag. 11. Von dieser Arbeit bemerkt van BENEDEN in seinem Werk (*Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire* pag. 53), dass sie vor meiner Habilitationsschrift erschienen sei. Er erklärt daher: En établissant que les deux éléments nucléaires diffèrent entre eux par leurs caractères aussi bien que par leur origine et par leur lieu de formation, en exprimant l'idée que le pronucleus central est un élément ovulaire, l'autre un dérivé des zoospermes, j'ai donné, et cela avant que le travail de O. HERTWIG ait paru, l'interprétation universellement admise aujourd'hui de la signification des pronucleus. Demgegenüber muss ich hervorheben, dass der Thatbestand ein anderer ist.

Van BENEDEN's Schrift ist erschienen in der Decemberrnummer der Bulletins 1875. Meine Arbeit ist bereits gedruckt am 25. October 1875 der medicinischen Facultät zu Jena behufs meiner Habilitation eingereicht worden. Sie ist sowohl als selbständige Schrift im Buchhandel erschienen als auch im morphologischen Jahrbuch, Jahrgang 1875. Die Versendung der Freixemplare fand in den nächsten Tagen nach meiner Habilitation Anfang November statt.

Ich füge noch hinzu, dass meine Habilitationsschrift mehrfach als in dem Jahre 1876 erschienen citirt wird, weil der erste Band des morphologischen Jahrbuchs auf dem Titelblatt fälschlicher Weise die Jahreszahl 1876 anstatt 1875 trägt.

²⁾ STRASBURGER, 1. Über Zellbildung und Zelltheilung 2. Auflage 1876 pag. 305—314.

2. Über Befruchtung und Zelltheilung 1878 pag. 75—78.

tung vom Studium der Coniferen ausgegangen ist, findet bei diesen, dass der Inhalt des Pollenschlauches jedenfalls in gelöster Form in das Ei eindringe, weil er die Cellulosemembran zu passiren habe, und er stellt in Folge dessen den Satz auf, „dass es sich bei der Befruchtung nicht um die Kerne der Spermatozoiden als morphologische Elemente, sondern um die Substanz dieser Kerne als physiologisches Element handle.“ „Bei der Kiefer und der Fichte gehe die Befruchtung unmöglich anders als durch Diffusion vor sich.“ „Auch bei dem Eikern, wo er erhalten bleibe, handle es sich nicht um das morphologische Element, sondern nur um dessen Substanz. Daher könne man auch dort, wo die Kernsubstanz sich nicht im Eiplasma vertheile, von einem kernlosen Zustande des Eies vom morphologischen Standpunkte aus sprechen.“

FOL¹⁾ welcher zwar das Eindringen des Spermatozoon in das Ei am Genauesten verfolgt hat, bestreitet, dass der Kopf desselben aus dem Kern der Samenmutterzelle gebildet werde; das Spermatozoon entwickele sich vielmehr aus Protoplasma nach Ausschluss der Kernsubstanz. Auch verändere sein Körper nach dem Eindringen in den Dotter seine Gestalt und wachse durch Aufnahme von Eiprotoplasma. „Le pronucléus mâle“ — erklärt FOL, — „qui a tous les caractères d'un véritable noyau, est donc formé par l'alliance de deux protoplasmes qui n'ont subi aucun mélange avec la substance de noyaux préformés. Le pronucléus mâle ne descend à aucun titre, pas même en partie, d'un noyau plus ancien; il est de formation nouvelle.“

Zu den am meisten von den meinigen abweichenden Ergebnissen ist vor einigen Jahren ANTON SCHNEIDER²⁾ durch Untersuchung von Asteracanthion und Hirudineen gelangt. Er bestreitet überhaupt die Existenz eines Samenkerns; er lässt viele Spermatozoen in den Dotter dringen, sich auflösen und spurlos verschwinden. Die Kerne, die man in der Eizelle beobachte, sollen abstammen von der Substanz des Keimbläschens, welches sich auflöse und im Dotter vertheile.

Demgegenüber habe ich jeder Zeit an meiner ursprünglichen Auffassung und „einfacheren Erklärung“ des Befruchtungsvorganges

¹⁾ FOL, Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. 1879 pag. 260.

²⁾ A. SCHNEIDER, 1. Über Befruchtung. Zoologischer Anzeiger 1880 pag. 252.

2. Über Befruchtung der thierischen Eier. Zoologischer Anzeiger 1880 pag. 426.

festgehalten, dass „das Spermatozoon als solches in den Dotter eindringt und dass sein Kern hier eine oft beträchtliche Vergrößerung durch Imbibition mit Kernsaft bis zur Copulation mit dem Eikern erfahren kann.“

Zur Motivirung dieses Standpunktes lenkte ich in meiner zweiten Abhandlung über Bildung und Befruchtung des Eies die Aufmerksamkeit ¹⁾ auf folgende Gründe:

1. „Bei Coniferen kann wohl die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, dass die feine Membran an der Spitze des Pollenschlauchs vor dem Übertritt seines Inhalts in das Ei zum Theil aufgelöst wird.“

2. „Bei Hirudineen, Säugethieren etc. ist die Dotterhaut kein Hinderniss für das Eindringen der Spermatozoen, da sie in grosser Anzahl innerhalb derselben beobachtet worden sind. Hier können sie also direct in das membranlose Eiplasma sich einsenken.“

3. „Eine grössere Zunahme des Spermakerns innerhalb des Dotters vor der Copulation mit dem Eikern hat häufig durch directe Beobachtung nachgewiesen werden können. Es sprechen daher Grössendifferenzen zwischen dem Spermakern und dem Körper des Spermatozoon nicht gegen ihre Identität.“

4. „Bei *Toxopneustes lividus* verstreichen zwischen der Vorahme der künstlichen Befruchtung und dem Auftreten des Spermakerns nur wenige Minuten. Es muss als sehr unwahrscheinlich bezeichnet werden, dass sich in diesem kurzen Zeitraum die Spermasubstanz auflösen, mit dem Eiplasma vermischen und sich gleich darauf wieder zu einem kleinen Kern ansammeln soll. Jedenfalls lässt sich die Bedeutung dieses Vorgangs nicht verstehen, da das Endziel desselben in einfacherer Weise auf directem Wege erreicht werden kann.“

Es ist mir erfreulich zu constatiren, dass für diese Ansicht von Jahr zu Jahr eine grössere Summe von Beobachtungsmaterial angesammelt worden ist, und dass vor allen Dingen jetzt auch STRASBURGER und VAN BENEDEN für sie eingetreten sind.

Ich stelle hier nur kurz die Beobachtungen von SELENKA, FLEMMING, STRASBURGER, NUSSBAUM, VAN BENEDEN und EBERTH zusammen.

¹⁾ OSCAR HERTWIG, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung etc. II. Abhandl. Morph. Jahrbuch. Bd. III pag. 74—75.

Nach SELENKA ¹⁾ dringt das Spermatozoonköpfchen in den Eiern der Echiniden bis in das Centrum vor, umgeben von einer Dotterstrahlung. Dabei beginnt der Hals des Spermatozoonköpfchens anzuschwellen und an Grösse stetig zu nehmen, bis er ungefähr den Dritteldurchmesser des Eikerns erreicht hat und mit ihm verschmilzt.

Sehr werthvoll sind die Angaben von FLEMMING ²⁾ über die Entstehung der Samenfäden. Indem er dieselbe bei *Salamandra maculata* verfolgte, konnte er auf das unzweifelhafteste feststellen, was schon von anderen Forschern auf Grund minder eingehender Untersuchungen behauptet worden war, dass der Kopf des Spermatozoon aus dem Kern der Spermatoocyte hervorgeht, dass es aber nicht der ganze Kern, sondern die tingirbare Substanz desselben ist, welche zum Samenfadkopf wird. Somit bewies er die Unhaltbarkeit der Meinung FOL's, nach welcher sich das ganze Spermatozoon aus Protoplasma entwickeln solle.

In einer darauf folgenden Arbeit bestätigte FLEMMING ³⁾ in vollem Maasse die Richtigkeit meiner Darstellung des Befruchtungsvorganges. Da sich die Spermatozoonköpfe in Essigcarmin sehr intensiv färben, so benutzte er dieses Mittel um zu zeigen, dass der Spermatozoonkopf als solcher in den Dotter des Eies eindringt und hier zunächst seine Gestalt fast unverändert beibehält, dass er sich dann zum Spermakern, der mit dem Eikern verschmilzt, umwandelt. „Derselbe zeigt sich“, erklärt FLEMMING „nach seiner Masse und nach der Stärke seiner Färbung so durchaus dem Samenfadkopf entsprechend, dass an seiner Entstehung aus diesem nicht zu zweifeln ist.“ Er stellt daher ebenfalls für die Befruchtung den Satz auf: „Es vereinigt sich im Furchungskern das Chromatin eines männlichen und eines weiblichen Kerngebildes.“

Zu ähnlichen Anschauungen über den Befruchtungsvorgang bei Pflanzen ist neuerdings auch STRASBURGER ⁴⁾ gelangt. Aus-

¹⁾ E. SELENKA, Zoologische Studien. I. Befruchtung des Eies von *Toxopneustes variegatus*. 1878.

²⁾ W. FLEMMING, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Theil II. 1880. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XVIII. pag. 240.

³⁾ W. FLEMMING, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Theil III. 1881. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XX pag. 13—35.

⁴⁾ ED. STRASBURGER, Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. 1882 pag. 252.

gehend von der Thatsache, dass freie Kernbildung sonst nirgends mehr im Pflanzenreich gegeben ist, nimmt er auch für die Befruchtungsvorgänge an, dass es auf die Erhaltung der Kernsubstanz als solche ankomme. Für copulirende Spirogyren habe er früher die Angabe gemacht, dass der Zellkern während des Befruchtungsvorgangs schwinde. Indessen sei jetzt dieser störende Fall aus der Befruchtungslehre geschwunden, da es sich bei Anwendung richtiger Tinctionsmethoden, wie SCHMITZ zuerst fand, erkennen lasse, dass der Zellkern factisch erhalten bleibe, ja dass die Kerne beider Zellen copuliren.

VAN BENEDEN ¹⁾ und NUSSBAUM ²⁾ handeln über die Befruchtungsvorgänge bei Nematoden. Sie lehren, dass die Spermatozoen ächte Zellen sind, die aus Spermatocyten entstehen und einen als Kern zu deutenden, in Carmin färbbaren Theil besitzen. Normaler Weise dringt nur ein solches Spermatozoon in ein Ei ein, wobei es im Dotter noch längere Zeit seine Gestalt vollkommen beibehält. Später verbindet sich der färbbare Theil oder der Spermakern, ohne sich zuvor aufgelöst zu haben, und nachdem er eine beträchtliche Grössenzunahme erfahren hat, mit dem Eikern.

Endlich hat in neuester Zeit wieder EBERTH ³⁾ den Befruchtungsvorgang am Echinidenei untersucht und dabei die ganz irrthümlichen Angaben SCHNEIDER's zurückgewiesen, indem er ebenfalls constatiren konnte, dass der Kopf des Spermatozoon sich niemals auflöst, sondern etwas aufquillt und zum Spermakern wird.

Nach allen diesen sorgfältigen Untersuchungen können wir es als ein gesichertes Ergebniss betrachten:

- 1) dass der Kopf des Samenfadens direct vom Nuclein der Spermatocyte abstammt,
- 2) dass er bei der Befruchtung direct in den Spermakern übergeht.

Bei meiner Befruchtungs- und Vererbungstheorie kommt es nun aber nicht nur darauf an, den continuirlichen Zusammenhang des Spermakerns mit vorausgegangenen Kerngenerationen der Bildungszellen nachgewiesen zu haben, nicht minder nothwendig ist es, dass auch der Eikern keine Neubildung ist. Der

¹⁾ ED. V. BENEDEN, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. 1883.

²⁾ M. NUSSBAUM, Über die Veränderungen der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXIII.

³⁾ EBERTH, Die Befruchtung des thierischen Eies. Fortschritte der Medicin. No. 14.

sichere Nachweis dieses Verhältnisses ist mit grösseren Schwierigkeiten verknüpft.

Vor zehn Jahren noch herrschte fast allgemein die Annahme, dass die Eizelle in ihrer Entwicklung vorübergehend kernlos sei. Derselben trat ich in meiner Habilitationsschrift entgegen, in welcher ich die These aufstellte: „die Eizelle durchläuft in ihrer Entwicklung kein Monerenstadium.“ Ich wies nach, wie man Keimbläschen und Eikern früher vielfältig verwechselt und letzteren an grossen Eiern übersehen und sie daher für kernlos erklärt habe, ich suchte darzuthun, dass der Eikern direct vom Keimfleck des Keimbläschens abstamme. Dieser letztere Theil meiner Ansicht war ein irrthümlicher. BÜTSCHLI'S¹⁾ Untersuchungen ergaben, dass die Bildung der Richtungskörper zwischen die Rückbildung des Keimbläschens und das Auftreten des Eikerns fällt. Diesen Process hatte ich bei den Echiniden, weil er sich schon im Ovarium vollzieht und nicht leicht zu beobachten ist, anfänglich übersehen, entdeckte²⁾ ihn aber bald darauf gleichzeitig mit FOL³⁾, so dass ich selbst meine ältere irrthümliche Beobachtung und Angabe berichtigen konnte.

Die Abstammung des Eikerns vom Keimbläschen ergab sich jetzt als ein weit complicirter und als ein in seinem Detail schwerer zu verfolgender Vorgang. Wie ich an den Eiern von Asteracanthion, Nephelis und Pteropoden klarzulegen suchte⁴⁾, fällt das Keimbläschen einer Metamorphose anheim, bei welcher sich einzelne Theile auflösen, desorganisirt werden und sich im Eiplasma vertheilen (Kernmembran, Kernsaft), während ein Theil der färbaren Substanz oder des Nucleins, welcher vorzugsweise im Keimfleck enthalten ist, sich zur Richtungsspindel umbildet. Die Richtungsspindel macht dann bei der Hervorknospung der Richtungskörper, welche ich nach wie vor für rudimentäre Zellen erkläre, zweimal einen

1) BÜTSCHLI, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung etc. 1876.

2) OSCAR HERTWIG, Weitere Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morph. Jahrbuch Bd. III 1877. Vorläuf. Mittheil.

3) FOL, Sur les phénomènes intimes de la fécondation. Comptes rendus 1877.

4) OSCAR HERTWIG, Beiträge zur Kenntniss der Bildung etc. Theil II und III. Morph. Jahrbuch. Bd. III 1877 und Bd. IV. 1878.

Kerntheilungsprocess durch. Bei der letzten Kerntheilung entsteht aus einem der Theilungsproducte der Eikern. Somit ist in der Eizelle die Continuität der Kerngenerationen niemals unterbrochen. Es finden Kernumbildungen, aber keine Kernneubildungen statt. „Omnis nucleus e nucleo“, wie später FLEMMING den Ausspruch VIRCHOW's „Omnis cellula e cellula“ nachahmend, sich ausgedrückt hat.

Es wird gut sein, wenn wir uns bei dieser Gelegenheit über die Begriffe „Kernauflösung“ und „Kernumbildung“ verständigen.

Von einer Kernauflösung würde ich nur dann sprechen, wenn sämtliche organisirten festen Theile, wie Membran, Kerngerüst und Nucleolen entweder verflüssigt oder in kleine Partikeln getrennt und im Protoplasma diffus vertheilt würden, ohne noch weiterhin Beziehung untereinander zu unterhalten, so dass sie, vielleicht auch chemisch verändert, nicht wieder sich zu einem Kern vereinigen können. Solchen Auflösungsprocessen unterliegen bei der Reifung des Eies gewisse Kernbestandtheile, so z. B. die Kernmembran, zum Theil auch, wenigstens bei den multinucleolären Keimbläschen, die Nucleinsubstanzen und das achromatische Kerngerüst.

Als Umbildung des Kerns würde ich es dagegen bezeichnen, wenn derselbe zwar seine alte Form verliert, einzelne Theile aber eine neue gesetzmässige Anordnung annehmen. So haben wir es, um ein Beispiel anzuführen, mit Umbildungsprocessen zu thun, wenn der Kern bei der Theilung seine Bläschenform verliert, die Nucleolen in kleine zu einer neuen Structur vereinte Körnchen zerfallen, die Nucleinkörner sich zu Fäden und Schlingen anordnen, aus denen schliesslich wieder bläschenförmige Kerne hervorgehen. Hier bleibt trotz grosser Umwandlungen das Kernmaterial im Stadium der Ruhe wie im Stadium der Thätigkeit organisirt.

In diesem Sinne gehen nun auch am Keimbläschen, wenn das Ei reift, neben einer wirklichen Auflösung Umbildungsprocesses vor sich. Bei Asteracanthion glaube ich dieselben am genauesten verfolgt zu haben und halte ich an meiner Darstellung trotz des Widerspruchs von v. BENEDEN¹⁾ auch jetzt noch fest. Hier sieht man den Nucleolus (wie auch sonst bei der Einleitung zur Kerntheilung) in kleine Körnchen zerfallen, die — ob zum Theil

¹⁾ ED. VAN BENEDEN, Recherches sur la maturation de l'oeuf et la fécondation etc. 1883.

oder sämmtlich, bleibe dahingestellt — eine unbedeutende Lageveränderung nach dem Orte zu erfahren, wo wir bald eine charakteristische Kernspindel deutlich erkennbar machen können. Ähnliches beobachtete ich bei Pteropoden und bei Nephelis.

Im Übrigen stehe ich mit dieser Auffassung nicht mehr isolirt da.

FOL¹⁾ erkennt an, dass Theile des Keimbläschens in die Bildung des Eikerns mit eingehen. (Le pronucleus femelle est un alliage d'une très-petite quantité de substance dérivée de la vésicule germinative avec une grande quantité de protoplasme cellulaire.)

In seinem Buch über Bau und Wachsthum der Zellhäute spricht STRASBURGER²⁾ den Satz aus, dass eine freie Kernbildung (mit scheinbarer Ausnahme der Kerne der Pollenschläuche) sonst nirgends mehr im Pflanzenreiche gegeben ist. Er deutet darauf hin, dass uns die Vorgänge bei der Zelltheilung lehren, wie ein Kern auch in einzelne Elemente zerfallen kann, die durch Plasmamassen getrennt sind und sich später wieder sammeln.

Auf das unzweideutigste zeigt ferner VAN BENEDEN³⁾ die Abstammung der Richtungsspindel vom Keimbläschen durch Untersuchung der Nematodeneier. „Die chromatische Substanz des Keimbläschens“ sagt er, „welche direct vom Keimfleck abstammt, geht über in die Chromatinkörperchen der Richtungsspindel (der sogenannten figure ypsiliforme).“

Nachdem ich in der soeben gegebenen historischen Darstellung zugleich schon meine Ansichten kurz skizzirt habe, will ich zum Schluss das Ergebniss noch kurz in folgenden Sätzen zusammenfassen.

Die mütterliche und die väterliche Organisation wird beim Zeugungsact auf das Kind durch Substanzen übertragen, welche selbst organisirt sind, das heisst, welche eine sehr complicirte Molecularstructur im Sinne NÄGELI'S besitzen. In der Entwicklung einer Organismenkette finden keine Urzeugungen statt, nirgends wird sie durch desorganisirte Zustände unterbrochen, aus welchen wie durch einen

¹⁾ FOL, Recherches sur la fécondation etc. pag. 252.

²⁾ ED. STRASBURGER, Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute 1882, pag. 250—52.

³⁾ ED. V. BENEDEN, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation etc. 1883.

Act der Urzeugung erst wieder Organisationen entstehen müssten. In der Aufeinanderfolge der Individuen vollziehen sich nur, in ihrem innersten Wesen uns freilich unverständliche Wandlungen der Organisation, wobei in gesetzmässigem Rythmus Kräfte entfaltet und neue Spannkkräfte gesammelt werden. Als die Anlagen von complicirter molecularer Structur, welche die mütterlichen und väterlichen Eigenschaften übertragen, können wir die Kerne betrachten, welche in den Geschlechtsproducten sich als die einzigen einander äquivalenten Theile ergeben, an welchen wir bei dem Befruchtungsact allein ausserordentlich bedeutsame Vorgänge beobachten und von denen wir allein den Nachweis führen können, dass von ihnen der Anstoss zur Entwicklung ausgeht. Während der Entwicklung und Reifung der Geschlechtsproducte sowie bei der Copulation derselben erfahren die männlichen und die weiblichen Kernsubstanzen, wie eingehende Beobachtung lehrt, niemals eine Auflösung, sondern nur Umbildungen in ihrer Form, indem Eikern und Spermakern, der eine vom Keimbläschen, der andere vom Kern der Samennutterzelle abstammen.

Zu Gunsten dieser Befruchtungs- und Vererbungstheorie lassen sich noch zwei weitere Argumente anführen, erstens die Rolle, welche die Kerne bei der Entstehung von Mehrfachbildungen zu spielen scheinen, und zweitens die sogenannte Isotropie des Eies.

a. Bedeutung der Polyspermie für die Befruchtungs- und Vererbungstheorie.

Während normaler Weise die Befruchtung nur durch ein einziges Spermatozoon erfolgt, können unter besonderen Verhältnissen ihrer mehrere in das Ei eindringen und sich, wie ich ¹⁾ und FOL ²⁾

¹⁾ OSCAR HERTWIG, Beiträge zur Bildung, Befruchtung etc. Morphol. Jahrbuch Bd. I 1875 pag. 383 und 384. Desgl. Morphol. Jahrbuch Bd. IV 1878, pag. 170—172.

²⁾ FOL, Recherches sur la fécondation etc. p. 197—203, p. 260 und vorläufige Mittheil. desselben.

gefunden haben, zu ebenso vielen Spermakernen mit Strahlenfiguren entwickeln. Wir wollen derartige anormale Vorgänge mit einem kurzen Ausdruck als Mehrbefruchtung oder Polyspermie bezeichnen. Dieselbe tritt nach unseren Erfahrungen nur dann ein, wenn die Eier durch äussere Schädlichkeiten mehr oder minder in ihrer Lebensenergie eine Einbusse erfahren haben. Sie wird dann weiter auch die Ursache modificirter und anomaler Entwicklungsvorgänge, in welche wir freilich bis jetzt nur theilweise einen Einblick gewonnen haben. Am genauesten hat sie FOL verfolgt und sich hierbei das Verdienst erworben, eine wichtige und interessante Hypothese über die Entstehung der Doppel- und Mehrfachmissbildungen aufgestellt zu haben. Er hat es im höchsten Grade wahrscheinlich gemacht, dass diese Missbildungen durch eine anomale Befruchtung durch zwei, drei oder mehr Spermatozoen veranlasst werden.

Für unseren vorliegenden Zweck wird es genügen, wenn wir den Entwicklungsprocess, wie er sich beim Eindringen zweier Samenfäden gestaltet, näher verfolgen.

In diesem Falle entstehen nach der Befruchtung in der Rinde des Dotters zwei Spermakerne. Dieselben setzen sich, je von einer Strahlung umgeben, nach dem Eikern zu in Bewegung, legen sich ihm an und theilen sich in seine Substanz. Anstatt einer einfachen Spindel entwickeln sich jetzt zwei Spindeln, anstatt einer Doppelstrahlung eine Vierstrahlung. Zur Zeit, wo normale Eier sich in zwei Zellen theilen, zerfallen die doppel befruchteten sogleich in vier Stücke, zur Zeit der Viertheilung sind sie schon acht getheilt und so weiter.

Von der Richtigkeit dieser Angaben, welche wir FOL verdanken, habe ich mich durch nachträgliche Untersuchung derselben Objecte überzeugen können.

Das weitere Schicksal der durch zwei Samenfäden befruchteten Eier hat FOL nicht direct weiter verfolgen können, aber er hat wenigstens gesehen, dass in Zuchten mit zahlreichen, pathologisch veränderten Eiern sich einzelne Blastulae gebildet hatten mit vergrösserter Furchungshöhle und viel zahlreicheren Zellen als gewöhnlich, und dass dann Larven entstanden, welche anstatt einer, zwei, drei und mehrere Gastrulaeinstülpungen darboten.

Gesetzt nun, die Zwei- und Mehrfachbildungen entstehen, so wie ich glaube, durch das Eindringen einer entsprechenden Anzahl von Samenfäden, so wäre dies ein wichtiger Beweis dafür, dass die Kernsubstanz vorzugsweise die Organisation bestimmt

und wenn ich so sagen darf, den Kräfteplan für die weitere Entwicklung in sich birgt.

In dem oben gewählten Beispiel würde der Anstoss zur Entstehung der Doppelmissbildung speciell von den zwei Spermakernen ausgehen, welche sich in die Substanz des Eikerns theilen, so dass jetzt anstatt eines normalen Keimkerns zwei Keimcentra vorhanden sind; diese umgeben sich mit Dotter und repräsentiren die Anlagen zweier Individualitäten in einer gemeinsamen Eihülle.

Zugleich würden diese Verhältnisse darauf hinweisen, dass dem Protoplasma des Eies nicht, wie manche Forscher wollen, eine feste Organisation in der Weise gegeben ist, dass aus einem bestimmten Theil ein bestimmtes Organ des zukünftigen Thieres hervorgeht. Vielmehr würde die schon oben angeführte Anschauung NÄGELI'S gestützt werden, wonach dem Protoplasma im Gegensatz zur Kernsubstanz eine grössere Gleichartigkeit seiner Micellargruppen und somit auch ein niedrigerer Grad der Organisation zukommt. Indessen berühre ich hier Verhältnisse, auf welche ich genauer im folgenden Abschnitt zurückkommen werde.

b. Bedeutung der Isotropie des Eies für die Befruchtungs- und Vererbungstheorie.

Einen weiteren Hinweis darauf, dass die Kernsubstanz die Eigenschaften der Erzeuger übertrage und insofern auf die Organisation bestimmend einwirke, finde ich in der von PFLÜGER entdeckten Thatsache der Isotropie des Eies.

Darunter versteht PFLÜGER¹⁾ die Erscheinung, dass die Dottertheilchen im Ei nicht von Anfang an in der Weise gesetzmässig angeordnet sind, dass auf diesen oder jenen Theil die einzelnen Organe zurückzuführen seien. Er schliesst dies aus seinen Versuchen mit Eiern, die sich in Zwangslagen befinden.

Wenn man nämlich Froscheier mit ihrer primären die beiden Pole verbindenden Axe horizontal legt, so fällt die erste Meridianebene zwar stets mit der lothrechten zusammen, sie kann aber

¹⁾ E. PFLÜGER, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen. Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. XXXI. 1883. pag. 313.

Derselbe, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo. Abhandl. II. Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. XXXII. 1883. pag. 56—69.

mit der Eiaxe jeden beliebigen Winkel machen. Zum Beispiel sah PFLÜGER öfters, dass die erste Furchungsebene das Ei in eine schwarze und eine weisse Hemisphäre theilte.

Hierdurch werden nun aber auch die weiteren Entwicklungsvorgänge beeinflusst, da die Medianebene des Embryo auch bei Eiern, deren primärer Axe man jede willkürlich gewählte Richtung gegeben hat, stets mit dem vertical stehenden primären Furchungsmeridian zusammenfällt. Die Organe können sich daher an verschiedenen Punkten der Dotteroberfläche anlegen. So hat PFLÜGER durch seine Experimente vom Urmund der Gastrula bewiesen, dass er ihn auf der weissen Hemisphäre entstehen lassen kann, wo er will, je nachdem er das Ei vor der Befruchtung gegen die Richtung der Schwerkraft lagert. Diese Angaben haben durch BORN eine Bestätigung gefunden.

Auf Grund derartiger Beobachtungen theilt PFLÜGER „der Eisubstanz eine meridiale Polarisation zu.“ Er stellt sich „auf jeder Meridianhälfte eines Eies in der Richtung dieser Linie polarisirte“ für alle Hälften gleichwertige Molecülreihen vor. „Die Schwere allein“ schreibt er „bestimmt vermöge der Richtung der Eiaxe, welche dieser Molecülreihen die herrschende wird. Es ist diejenige, welcher allein im Ei die ausgezeichnete Eigenschaft zukommt, in einem verticalen primären Meridian zu liegen“. „Diese allein wirkt organisirend und verbraucht allmählich alles Nährmaterial für ihre Wachsthumstendenz.“

Die Vorstellung, welche PFLÜGER aus der Isotropie des Eies gewinnt, gebe ich in extenso mit seinen eigenen Worten wieder. „Es dünkt mir sehr wahrscheinlich, dass das eigentliche Nährmaterial und das Wasser fast das ganze Gewicht des Eies ausmachen, während die Summe aller jener in meridialer Richtung polarisirten Molecüle, welche den eigentlichen Keimstoff darstellen, ein Gewicht hat, das von einerlei Ordnung ist mit dem Gewicht der festen Theile zweier Spermatozoen.“ „Ich würde mir also denken, dass das befruchtete Ei gar keine wesentliche Beziehung zu der späteren Organisation des Thieres besitzt, so wenig als die Schneeflocke in einer wesentlichen Beziehung zu der Grösse und Gestalt der Lawine steht, die unter Umständen aus ihr sich entwickelt. Dass aus dem Keime immer dasselbe entsteht, kommt daher, dass er immer unter dieselben äusseren Bedingungen gebracht ist. Gewisse durch die Schwerkraft bevorzugte Molecülreihen ziehen vermöge der Zahl und des Ortes der ihnen zukommenden Affinitäten oder Anziehungskräfte die ihnen benachbarten

Molecüle allmählich an, sodass die Organisation sich ausbreitet in jedem Momente ebenso nothwendig als wie die Lawine beim Fallen wächst.“

„Wie ein Krystallstäubchen, das in ein mit gesättigter Lösung gefülltes Gefäss fällt, zu einem grossen regelmässigen Körper sich heranbildet, weil die bereits geordneten Theilchen die aus der Lösung angezogenen Molecüle ebenfalls wieder ordnen und in den festen Aggregatzustand überführen, so wächst der winzige Keim, eine vielleicht selbst mit dem Mikroskop nicht sichtbare, organisirte Molecülgruppe des Eies in dem Ei zum normalen Organismus aus. Freilich sind hier wie dort die ordnenden Kräfte sehr verschieden.“

PFLÜGER nimmt also im Ei eine nur ausserordentlich kleine Menge wirklich wirksamer Substanz an, lässt dieselbe aber nicht morphologisch nachweisbar sein, sondern bezeichnet sie als „eine Summe von in meridialer Richtung polarisirten Molecülen, welche ein Gewicht haben, das von einerlei Ordnung ist mit dem Gewicht der festen Theile zweier Spermatozoen“.

Die von PFLÜGER nur hypothetisch vorausgesetzte Substanz ist nun aber mit unseren Hilfsmitteln zu erkennen; sie ist die Kernsubstanz.

Wie ich schon in einem vorausgegangenen Aufsatz durchzuführen gesucht habe, verändert der befruchtete Kern bei den in Zwangslage befindlichen Eiern seine Lage und veranlasst hierdurch alle jene abnormen Theilungserscheinungen, welche PFLÜGER unter der Wirkung der Schwerkraft zu Stande kommen lässt.

An die Kernsubstanz also sind die Kräfte gebunden, durch welche die Organisation des Thieres bestimmt wird. Ob sich bei der Theilung die Kerne mit diesem oder jenem Theil der Dottersubstanz umgeben, ist nach den von PFLÜGER entdeckten Thatsachen der Isotropie nicht von Bedeutung. Es erscheint gleichgültig, ob bei der ersten Theilung der eine Kern sich mit der sogenannten animalen, der andere mit der vegetativen Dottersubstanz umhüllt oder ob beide Kerne sich in vegetative und animale Dottersubstanz in dieser oder jener Weise theilen. Jedermal entsteht ein gleichgestalteter Embryo. Mit anderen Worten: Der Dotter ist nicht so organisirt, dass aus einer bestimmten Portion desselben ein bestimmtes Organ hervorgehen müsste.

Mit diesem Ergebniss treten wir in Gegensatz zu einer An-

schauung, die in den letzten 20 Jahren sich bei den embryologischen Forschern immer mehr festzusetzen begonnen hat.

Wir finden dieselbe am besten ausgesprochen durch His in seinen Briefen an einen befreundeten Naturforscher ¹⁾. Derselbe stellt in seinem zweiten Brief das Princip der organbildenden Keimbezirke auf. Er rath uns, den Säugethierkörper durch eine complicirte Reihe von Vorgängen auf seine elementare Form zurückzuführen, dadurch dass wir in Gedanken die einzelnen Organe ventralwärts aufschlitzen und flach ausbreiten. Wir würden als Endergebniss zwei Platten erhalten, welche längs einer als Axe zu bezeichnenden Linie zusammenhängen würden. Habe man die Flachlegung des Körpers der Art vorgenommen, fährt His fort, so sei es klar, „dass einestheils jeder Punkt im Embryonalbezirk der Keimscheibe einem späteren Organ oder Organtheil entsprechen müsse, und dass andernteils jedes aus der Keimscheibe hervorgehende Organ in irgend einem räumlich bestimm- baren Bezirk der flachen Scheibe seine vorgebildete Anlage habe. Wenn wir die Anlage eines Theiles in einer bestimmten Periode entstehen lassen, so ist dies genauer zu präcisiren: Das Material zur Anlage ist schon in der ebenen Keimscheibe vorhanden, aber morphologisch nicht abgegliedert, und somit als solches nicht ohne Weiteres erkennbar. Auf dem Wege rückläufiger Verfolgung werden wir dahin kommen, auch in der Periode unvollkommener oder mangelnder morphologischer Gliederung den Ort räumlich zu bestimmen, ja wenn wir consequent sein wollen, haben wir diese Bestimmung auch auf das eben befruchtete und selbst auf das unbefruchtete Ei auszudehnen. Das Princip, wonach die Keimscheibe die Organanlagen in flacher Ausbreitung vorgebildet enthält, und umgekehrt, ein jeder Keimscheibenpunkt in einem späteren Organ sich wiederfindet, nenne ich das Princip der organbildenden Keimbezirke“.

Wie sehr derartige Anschauungen schon in Fleisch und Blut übergegangen sind, zeigt uns nichts klarer als die Stellung, welche BORN ²⁾ der von PFLÜGER entdeckten Isotropie des Eies gegenüber einnimmt.

„Das Wunderbare ist“, schreibt er in seiner letzten Mittheilung

¹⁾ His, Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung, 1874. pag. 18—19.

²⁾ G. BORN, Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Breslauer ärztliche Zeitschrift. Nr. 8. 1884. Separatabdr. pag. 12.

über den Einfluss der Schwere auf das Froschei, „dass trotz der erheblichen Störungen in der Vertheilung des Eimaterials, die durch die Verlagerung der Eier herbeigeführt wird, sich doch schliesslich normale Quabben, die sich in nichts von den gewöhnlichen unterscheiden, entwickeln. Auch die Willkür, mit der man nach der PFLÜGER'schen Regel die Richtung der Medianebene ändern kann, macht das Problem der Entwicklung durchaus nicht leichter verständlich, denn die Sicherheit in der Vererbung nicht bloss der grossen Familiencharacteres sondern der kleinsten Eigenthümlichkeiten der Art, ja des Individuum, hat immer dazu geführt, eine möglichst frühzeitige, specielle, örtlich feste Austheilung des Eimaterials je nach seinen zukünftigen Bestimmungen anzunehmen. — Die oben angeführten Erfahrungen erscheinen einer solchen Annahme nicht günstig; es bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten, zu zeigen, wie man trotzdem dem Grundproblem der Entwicklung näher kommen kann.“

Wenn die Lehre, wie sie von Hrs in obigen Sätzen entwickelt wird, sich allgemeinere Geltung verschaffte, so würden wir uns ohne Zweifel um einen grossen Schritt wieder der alten Evolutionstheorie genähert haben.

Einzelne Forscher stellen sich sogar ganz auf den Boden derselben, so Löwe¹⁾ in seinem Werk: „Zur Entwicklungsgeschichte des Nervensystems der Säugethiere und des Menschen“. In demselben zieht er gegen die Epigenese zu Felde als ein entschiedener Anhänger der Evolutionstheorie. „Das Centralnervensystem“, heisst es an einer Stelle, „beweist auf das Glänzendste die Richtigkeit der Evolutionstheorie allen anderen Entwicklungstheorien gegenüber“. Denn „das Gehirn und das gesammte Nervensystem“, von 3 mm langen Kaninchenembryonen, „ist in nuce nur ein, allerdings auf die einfachste Form reducirter, aber doch vollständiger Abklatsch des erwachsenen Zustandes“. „Es muss das Gehirn irgend einer Chimära oder eines Petromyzon in nuce sämmtliche wichtigeren Theile des Menschenhirns in sich bergen“.

Derartige Auffassungen nun sind endgültig widerlegt durch die Isotropie des Eies, durch die Thatsache, dass man durch künstliche Eingriffe an den verschiedensten Stellen der Dotteroberfläche ein Organ zur Entwicklung bringen und mit Willkür

¹⁾ L. Löwe, Beiträge zur Anatomie und zur Entwicklungsgeschichte des Nervensystems der Säugethiere und des Menschen. Berlin 1880.

die Richtung der Medianebene des zukünftigen Embryo ändern kann. Auch spricht dagegen die Ueberlegung, dass sich die Organisation des Dotters während der Entwicklung mit jedem Augenblick verändert.

Im unbefruchteten Hühnerei sind die von His sogenannten organbildenden Bezirke der Keimscheibe kernlos und insofern sind sie etwas ganz anderes und gar nicht zu vergleichen mit den kernhaltigen Zellen, die nach dem Furchungsprocess an ihrer Stelle sich vorfinden. Im Vergleich zur Keimscheibe des unbefruchteten Eies hat die später vorhandene Zellscheibe sehr bedeutende chemische Substanzveränderungen und Substanzumlagerungen durch den Kernbildungsprocess und die Vertheilung der Kerne erfahren. Das hat man früher viel zu sehr unberücksichtigt gelassen aus dem einfachen Grunde, weil man für Alles und Jedes nur das Protoplasma verantwortlich machte, sich aber um den Zellkern dabei nicht kümmerte.

Drittes Kapitel.

Ueber das Verhältniss, in welchem Kernsubstanz und Protoplasma zu einander stehen.

Unter dem Einfluss der Protoplasmatheorie von Max Schultze hatte man sich Jahrzehnte lang daran gewöhnt, als die eigentliche Lebenssubstanz das Protoplasma zu betrachten, da man an diesem allein eine Reihe der wichtigsten Lebensvorgänge beobachtet hatte. Dem Kern dagegen hatte man eine nur geringe Aufmerksamkeit geschenkt und sich mit der morphologischen Definition desselben als eines Bläschens begnügt, von welchem man nicht anzugeben wusste, wozu es in der Zelle überhaupt da sei. Dieser Zustand änderte sich, als man die Rolle der Kerne bei der Befruchtung und die complicirten Erscheinungen bei der Theilung kennen lernte; man verschloss sich daher jetzt weniger als früher der Meinung, dass dem Kern eine wichtige Aufgabe im Zellenleben zufallen müsse. Welche Art dieselbe sei, habe ich in den vorhergehenden zwei Capiteln durch Begründung einer Befruchtungs- und Vererbungstheorie im Einzelnen festzustellen versucht.

Zur besseren Abrundung unseres Themas wird es jetzt noch

nöthig sein, das Verhältniss, in welchem Kernsubstanz und Protoplasma zu einander stehen, kurz zu berühren.

Das Protoplasma vermittelt den Verkehr mit der Aussenwelt, indem sich in ihm die Ernährungsprocesse abspielen und es zur Gewebebildung in Beziehung steht; der Kern dagegen erscheint als das Organ der Fortpflanzung und Vererbung; das Nuclein ist eine Substanz, welche die Eigenschaften der Eltern auf die Kinder überträgt und während der Entwicklung selbst von Zelle auf Zelle übertragen wird.

Gemäss ihrer verschiedenen Aufgabe werden wir beiden Substanzen, wie dies Nägeli für sein Idioplasma und Ernährungsplasma durchzuführen versucht hat, einen verschiedenen Grad innerer Organisation zuschreiben müssen. Wenn wir uns hierbei auf den Boden der Nägeli'schen Micellarhypothese stellen, können wir annehmen, dass sich die Micellen im Protoplasma in einem lockereren, in der Kernsubstanz in einem festeren Verbande befinden, dass ersteres weniger, letztere mehr organisirt ist. Folgende Thatsachen lassen sich zu Gunsten dieser Annahme verwerthen.

Auf einen lockeren Micellarverband können wir aus der Erscheinung der Protoplasmaströmung schliessen, bei welcher ja nothwendiger Weise die kleinsten Theilchen oder Micellen sich in den verschiedensten Richtungen und scheinbar regellos aneinander vorbei schieben müssen. Auf eine stabilere Anordnung der Micellen in der Kernsubstanz dagegen scheinen uns die Bewegungserscheinungen hinzuweisen, welche bei der Kerntheilung sowohl im Thierreich als im Pflanzenreich in ausserordentlich gesetzmässiger Weise immer wiederkehren: die Anordnung der Substanz in Fäden, die aus kleinen aneinander gereihten Microsomen bestehen, die Schleifen- und Spindelbildung, die Halbiring der Fäden ihrer Länge nach und die Art ihrer Vertheilung auf die Tochterkerne.

Wir schliessen uns hier einer von Roux¹⁾ aufgestellten Hypothese an, dass die Kerntheilung eine so complicirte ist, weil die Substanz sehr verschiedenartige Qualitäten in sich vereinigt. Nach ihm sind „die Kerntheilungsfiguren Mechanismen, welche es ermöglichen, den Kern nicht bloss seiner Masse, sondern auch der Masse und Beschaffenheit seiner einzelnen Qualitäten nach zu theilen“. „Der wesentliche Kerntheilungsvorgang ist die Theilung der Mutterkörner; alle übrigen Vorgänge haben den Zweck,

1) W. Roux, Über die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. 1883.

von den durch diese Theilung entstandenen Tochterkörnern desselben Mutterkornes immer je eines in das Centrum der einen, das andere in das Centrum der anderen Tochterzelle sicher überzuführen“. Aus dem Umstand, dass für die Kerntheilung so complicirte Einrichtungen zur qualitativen Theilung getroffen sind, welche für den Zellenleib fehlen, schliesst Roux wohl mit Recht rückwärts, „dass der Zellenleib in viel höherem Maasse durch Wiederholung gleich beschaffener Theile gebildet wird als der Kern“, und er folgert daraus, „dass für die Entwicklung des Embryo, sowie vielleicht auch für das Regenerationsvermögen der niederen Thiere der Kern wichtiger ist als der Zellenleib, eine Folgerung, welche in vollkommener Uebereinstimmung mit den neueren Ergebnissen über den Vorgang der Befruchtung steht“.

Auch Strasburger¹⁾ findet, dass „die Roux'sche Hypothese auf den ersten Blick viel Wahrscheinlichkeit habe. Denn sicher sei es auffällig, dass sich der Zellenleib in so einfacher Weise halbire, während der Kern so complicirte Theilungsvorgänge durchmache. Es liege somit nahe, in den Zellenkern zahlreiche zu halbirende Qualitäten zu verlegen und ihn zum Träger der specifischen Eigenschaften des Organismus zu machen“.

Bei der Annahme einer festeren Organisation der Kernsubstanzen erscheinen die embryonalen Processe, welche sich zunächst an die Befruchtung anschliessen, in einem ganz neuen Licht. Als das wesentlichste und wichtigste bei denselben betrachte ich die Vermehrung, Individualisirung und gesetzmässige Vertheilung der Kernsubstanz.

Während dieselbe in der eben befruchteten Eizelle im Keimkern nur in ausserordentlich geringer Quantität vorhanden ist, hat sie oft schon nach wenigen Stunden eine Zunahme um das hundertfache und mehr erfahren. Am auffälligsten ist dies in solchen Fällen, wo, wie bei vielen Eiern der Arthropoden, die Zelltheilung Anfangs unterbleibt und die Kernvermehrung das einzige ist, was am Beginn der Embryonalentwicklung überhaupt stattfindet.

Die Zunahme der Kernsubstanz kann nur auf Kosten des Protoplasma geschehen, da die Eizelle als ein in sich abgeschlossener Organismus von Aussen nur Wärme, Licht und Sauerstoff

¹⁾ ED. STRASBURGER, Die Controversen der indirecten Kerntheilung. Bonn 1884 pag. 57.

bezieht. Die Zunahme erfolgt, wenn wir die Hypothese vom Bau der Zellsubstanzen weiter ausführen, wahrscheinlich so, dass die in loserem Zusammenhang befindlichen Micellgruppen des Protoplasma, indem sie vielleicht auch chemische Umänderungen erleiden, in die festere Micellarstructur des Kerns vor und während seiner Theilung eingefügt werden.

Um sich eine Vorstellung davon zu machen, wie viel Ei-material während der Entwicklung in Kernsubstanz übergeführt wird, vergleiche man die ungetheilte Eizelle mit der aus der Eihaut ausschöpfenden Larve eines Echinoderms. Dort beträgt die Kernsubstanz kaum einen Tausendsten Theil des Eies und bei sehr dotterreichen Eiern sogar nur einen geringen Bruchtheil eines Millionstel Theils. Hier hat sie auf Kosten des Protoplasma so zugenommen, dass sie schätzungsweise ein Drittel oder ein Viertel der Gesamtmasse der Larve ausmacht.

Im Vergleich zu dieser mit complicirten Kernstructuren einhergehenden Vermehrung der Kernsubstanz erscheint die embryonale Zerlegung des Dotters in Theilstücke als ein ungleich größerer und minder bedeutungsvoller Process.

Ich benutze hier die Gelegenheit, um eine Meinung zu beleuchten und zu widerlegen, welche kürzlich von Brass¹⁾ in seinen biologischen Studien leichthin aufgestellt worden ist. Brass bezeichnet die färbbare Substanz des Kerns oder das Chromatin als secundär in die Zelle eingelagertes, für das Leben derselben unter Umständen nicht absolut nothwendiges Nahrungsmaterial; er nennt es einen Stoff, der dazu diene, von dem Zellorganismus unter allen Umständen verbraucht zu werden, der geradezu ein Reservestoff sei zur Unterstützung der Functionen des Kerns während einer Zeit, wo dieser nicht in der Lage ist, selbst von aussen neues Nahrungsmaterial aufzunehmen. Das Chromatin verhalte sich zur Zelle ähnlich, wie sich der Darminhalt und der Chylus bei einem Wirbelthiere zum Organismus des letztern verhalte; es diene zum Lebensunterhalt, sei aber kein lebender activer Theil! Das farblose Plasma übe alle Functionen der Zelle aus“.

Ich frage, wie verträgt sich diese neue auftauchende Meinung

¹⁾ A. BRASS, Die Organisation der thierischen Zelle. Halle 1884. Heft II pag. 137 etc.

Derselbe, Die chromatische Substanz in der thierischen Zelle. Zoologischer Anzeiger 1883 pag. 681.

mit der eben besprochenen Thatsache, dass das ursprünglich nur in Spuren vorhandene Chromatin während der Embryonalentwicklung, wo keine Nahrung von aussen aufgenommen wird, so ausserordentlich zunimmt, mit der Thatsache, dass bei der Befruchtung sich zwei Chromatinsubstanzen vereinigen?

Aber für Brass ist seine Meinung schon mehr als eine wissenschaftliche Hypothese, selbst mehr als eine Theorie, es handelt sich für ihn schon um eine Thatsache, welche einem Jeden, der sehen will, „das Mikroskop täglich und stündlich lehrt.“

Ich kann an dieser Stelle nicht ausführlich die Beobachtungen erörtern, welche Brass als Argumente anführt, nur einer Beobachtung will ich erwähnen, um an ihr zu zeigen, wie Brass bei der Beurtheilung mikroskopischer Bilder verfährt.

Derselbe beschreibt, dass an den grossen Keimbläschen von Eizellen an bestimmten Stellen derselben oder über die gesammte Oberfläche eigenthümliche Fortsätze zerstreut liegen, welche sich auf Schnitten von conservirtem Material als vielgestaltige kurze Pseudopodien darstellen, welche aber an lebenden Kernen in fortwährend wechselnden Gestalten auftreten; „diese Pseudopodien haben nun den Zweck, aus dem umliegenden Nährplasma entweder auf osmotischem Wege chromatische Substanz aufzunehmen oder direct auf mechanischem Wege solch' vorgebildete zu umfliessen.“

Nach meinen Erfahrungen sind unveränderte Keimbläschen fast stets mit glatter Kugeloberfläche versehen. Die von Brass beschriebenen Pseudopodien sind Auszackungen und Faltungen, die durch Schrumpfung in Folge der Einwirkung erhärtender Reagentien hervorgerufen und einem Jeden, der Schnitte durch erhärtete Eizellen angefertigt hat, bekannt sind.

Es wäre doch zu wünschen, dass Theorien, „welche“, wie Fraise¹⁾ sich ausdrückt, „so ziemlich alle unsere bisherigen Anschauungen über die Zelle, das Protoplasma etc. in's Schwanken bringen,“ auf etwas besseren Beobachtungen beruhten, zumal wo ihr Urheber vorgiebt, auch in der Untersuchungsmethodik reformirend aufzutreten.

Wir kehren nach dieser Abschweifung zu unserem Thema zurück! —

¹⁾ Fraise, Brass und die Epithelregeneration. Zoologischer Anzeiger 1883. pag. 683.

Die Substanzen von lockerer und festerer micellarer Organisation müssen in der lebenden Zelle, da dieselbe ein Elementarorganismus ist, selbstverständlicher Weise in eine Wechselwirkung zu einander treten. Dieselbe offenbart sich uns am meisten bei den Vorgängen der Befruchtung, der Strahlenbildung, der Kern- und der Zelltheilung, während zu anderen Zeiten der Kern scheinbar als passiver Theil im Protoplasma zu ruhen scheint. Bei der näheren Feststellung der Wechselwirkung aber, welche zwischen Protoplasma und Kern stattfindet, gehen die Ansichten der Forscher wieder weit auseinander.

Einige Forscher, an den Anschauungen der Max Schultze'schen Protoplasmatheorie festhaltend, wollen für alle Lebensvorgänge und namentlich für alle Bewegungserscheinungen in der Zelle nur das Protoplasma verantwortlich machen. So sollen bei der Befruchtung Ei- und Spermakern durch Bewegungserscheinungen des Protoplasma bis zur gegenseitigen Berührung auf einander zugeschoben werden. So soll auch für die Kerntheilung das Protoplasma ebenso wie für die Zelltheilung das Maassgebende und Leitende sein. In ihm sollen die Attractionscentren bei der Theilung auftreten und nicht an den Enden des gestreckten Kerns. Andere Forscher dagegen sehen neben dem Protoplasma auch in den Kernsubstanzen active Theile, welche sich namentlich bei der Befruchtung und Theilung bethätigen und hierbei sogar auf das Protoplasma einen bestimmenden Einfluss gewinnen.

Wenn wir auf die Deutung der Einzelercheinungen näher eingehen, so scheinen mir die Befruchtungsvorgänge am wenigsten Schwierigkeiten zu bereiten. Es ist hier die Frage zu entscheiden, ob Spermakern und Eikern gleichsam als passive Theile nur vermöge zweckmässiger Bewegungen des Protoplasma bis zur Vereinigung auf einander zugeschoben werden, oder ob sie sich aufsuchen vermöge fernwirkender Kräfte, die in ihrer eigenen Substanz ruhen und sich in einer wechselseitigen Anziehung äussern.

Im ersteren Falle ist die Zweckmässigkeit der Protoplasma-bewegungen, welche die Kerne in gerader Richtung zusammenführen, an sich schwer zu verstehen. Auch lassen sich wohl folgende Beobachtungen dagegen geltend machen.

Bei Eiern, die vor der Bildung der Richtungskörper befruchtet werden, bleibt der Spermakern in der Oberfläche des Dotters bewegungslos liegen, bis zu dem Moment, in welchem der Eikern entstanden ist. Da nun das Protoplasma das nämliche geblieben ist, so erscheint es unbegreiflich, warum es nicht von Anfang an

den Spermakern fortbewegt hat. Lassen wir dagegen vom Kern ausgehende Kräfte auf einander einwirken, so ist es selbstverständlich, dass der Spermakern so lange nicht in Action treten kann, als sich nicht der ihm entsprechende Eikern entwickelt hat. Die anfängliche Ruhe und das darauf folgende Inkrafttreten des Spermakerns erklärt sich daraus, dass in Folge der bei der Eireife stattfindenden Veränderungen der weibliche Kern überhaupt erst befruchtungsfähig geworden ist.

Ferner bereiten die Verhältnisse der Polyspermie Schwierigkeiten, wenn wir den Anstoss zur Bewegung in das Protoplasma verlegen. Denn warum werden dann durch dasselbe nicht die mehrfach eingedrungenen Spermakerne auch unter einander zusammengeführt? Nehmen wir dagegen einen geschlechtlichen Gegensatz zwischen den Kernen an, dann ist es nicht mehr auffällig, warum die Spermakerne sich gegenseitig meiden, dagegen den Eikern aufsuchen.

Einen Beweis dafür, dass der Kern als die höher organisirte Substanz ein eigenes Kraftcentrum in der Zelle darstellt, sehe ich auch in dem Auftreten der Protoplasmastrahlung. Wenn wir wahrnehmen, dass Protoplasmatheilchen sich um einen gegebenen Mittelpunkt in radiären Bahnen anordnen, dass die radiäre Anordnung zuerst nur in nächster Nähe des festen Mittelpunktes beginnt und von da sich auf immer grössere Entfernung ausdehnt, indem an die bereits radiär gerichteten Plasmatheilchen sich immer neue in radiärer Richtung ansetzen, so werden wir nach einer im Centrum der Strahlung gelegenen Substanz suchen, welche als Attractionscentrum wirkt und die Strahlenercheinung verursacht. Protoplasma kann dieselbe nicht sein, da doch die anziehende von der angezogenen Substanz verschieden sein muss. Man müsste also annehmen, dass im Protoplasma, abgesehen vom Kern, noch eine besondere Substanz vorhanden sei, welche unter bestimmten Bedingungen als Attractionscentrum wirke. Diese Annahme würde indessen vollständig in der Luft schweben. Viel näher liegt es, die Ursache für die Strahlenbildung in der Spermasubstanz zu suchen, da unmittelbar nach geschehener Befruchtung sich um den Samenfadenskopf eine Strahlung bildet und sich mit ihm nach dem Eikern zu bewegt.

Man hat zwar dagegen eingewandt, dass die färbbare Spermasubstanz, wie Fleming am genauesten beschrieben hat ¹⁾, nicht

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

genau das Centrum der Strahlung einnehme, sondern etwas ausserhalb derselben an der dem Eikern abgewandten Seite liege, dass die Strahlung daher dem Spermakern vorauswandere und ihn gleichsam als passiven Theil nach sich ziehe.

An der Richtigkeit der Beobachtungen, von welchen ich mich selbst überzeugt habe, ist nicht zu zweifeln. Doch scheint mir der Sachverhalt, soweit ihn mein Bruder und ich neuerdings haben feststellen können, ein noch complicirter zu sein.

Der Kopf der Samenfäden setzt sich nämlich aus 2 verschiedenen Substanzen zusammen, welche ich als Nuclein und Paranuclein unterscheide. Ersteres bildet bei den Seeigeln die Spitze des Kopfes, letzteres den von SELENKA¹⁾ sogenannten Hals. Das eine tingirt sich in Farbstoffen stark, das letztere nicht. Sowohl FLEMMING²⁾, als auch mein Bruder und ich haben nun öfters beobachtet, dass der Kopf des Samenfadens bald nach seinem Eindringen in den Dotter eine Drehung erfährt, so dass das sogenannte Halsende dem Centrum des Eies zugekehrt wird. An diesem bildet sich die Strahlung, während die aus Nuclein bestehende Spitze excentrisch zu ihr liegt. Ich habe wiederholt den Eindruck gewonnen, wenn es mir auch nicht geglückt ist, klare Bilder zu erhalten, als ob das Paranuclein als feines Stäbchen bis in das Centrum der Strahlung hineinreiche. Wenn dies richtig ist, dann würde das Paranuclein, welches sich wegen seiner geringen Menge und da es nicht tingirbar ist, im Dotter der Beobachtung leicht entzieht, das Attractionscentrum sein.

Ausser der Spermastrahlung gibt es noch andere Strahlenbildungen, welche bei der Kerntheilung entstehen und nach meiner, auch schon früher geäusserten Meinung ebenfalls durch Kräfte, die vom Kern ausgehen, hervorgerufen werden. Die Strahlungen bilden sich an den zwei Polen der Kernspindel oder der achromatischen Figur FLEMMING's. Sie können daher nicht zur färb-

¹⁾ E. SELENKA, Befruchtung des Eies von *Toxopneustes variegatus*. Leipzig 1878.

²⁾ FLEMMING bemerkt hierüber: „Auffallend ist es, dass der Kopf keineswegs immer mit seiner Spitze, d. i. dem Vorderende, nach dem Centrum des Eies gekehrt liegen bleibt, häufig liegt er schräg, und oft sogar umgedreht, so dass sein stumpfes Ende nach der Eimitte sieht, wie ein solcher Fall gerade in Fig. 1 Taf. I gezeichnet wurde“ (W. FLEMMING, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Theil III. Archiv für mikroskop. Anat. Band XX pag. 17).

baren Kernsubstanz (Chromatin oder Nuclein), welche ausserhalb ihres Bereiches liegt, in ursächlicher Beziehung stehen. Dagegen findet sich an den Enden der Spindel eine geringe Quantität wenig tingirbarer, aber vom Protoplasma unterscheidbarer Substanz angehäuft (die Polarsubstanz oder das Polkörperchen). Diese besteht meinen Beobachtungen nach aus Paranucllein, über welches ich an anderer Stelle ausführlicher zu handeln denke.

Es würden also, wenn unsere Anschauung richtig ist, die bei der Befruchtung und Zelltheilung auftretenden Strahlungen des Protoplasma eine gemeinsame Ursache in der Anwesenheit ein und derselben Substanz haben.

Wenn ich die Kräfte, welche die Kern- und Zelltheilung beherrschen, in den Kern selbst verlege, will ich hierbei eine Mitwirkung des Protoplasma durchaus nicht ausgeschlossen haben, im Gegentheil glaube ich, dass ein sehr complicirtes Wechselverhältniss vorliegt. Um die Vorstellung, welche ich mir hierüber gebildet habe, klar zu machen, finde ich sehr geeignet, den Vergleich des sich theilenden Kerns mit einem Magneten, der in Eisenfeilspähne getaucht ist. Ich würde auf diesen schon öfters gebrauchten Vergleich hier nicht zurückkommen, wenn ich nicht glaubte, ihm eine neue Seite abzugewinnen zu können.

Wie der Magnet aus regelmässig angeordneten Theilchen zusammengesetzt ist, unter deren Einfluss auch die gewöhnlichen Eisenfeilspähne polarisirt werden, ebenso zeigt unserer Hypothese nach der Kern einen festeren Micellarverband, welcher bei der Zelltheilung eine umlagernde Wirkung auf die nur locker gruppirten Micellen des Protoplasma ausübt. Wie der Magnet in seiner Stellung durch benachbarte Eisenmengen beeinflusst wird, indem er durch solche aus seiner Richtung bekanntlich abgelenkt werden kann, so wird auch die Lage des sich theilenden Kerns, wie ich in einem früheren Heft dieser Studien¹⁾ glaube bewiesen zu haben, durch die Massenvertheilung des Protoplasma bestimmt, indem seine beiden Attractionscentren stets in die Richtung der grössten Massenansammlung des Protoplasma zu liegen kommen.

Ich brauche wohl nicht hinzu zu fügen, dass, wenn ich mich des angeführten Vergleichs bediene, ich nicht damit gesagt haben

¹⁾ OSCAR HERTWIG, Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? Jena, Gustav Fischer. 1884.

will, dass wir es in beiden Fällen mit den gleichen physikalischen Kräften zu thun haben müssen. Aber ich glaube, dass der Vergleich am besten zur Veranschaulichung dessen beiträgt, wie ich mir das Wechselverhältniss zwischen Kern und Protoplasma vorstelle. Mögen uns weitere Untersuchungen darüber in Zukunft noch sichereren Aufschluss bringen.

Jena, Anfang October 1884.

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: [Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. 276-318](#)