Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluſs äuſserer Agentien.

Von

Dr. Oscar Hertwig und **Dr. Richard Hertwig.**

Viertes Kapitel.

Beurteilung der Beobachtungen.

Als wir vor einigen Jahren die experimentellen Untersuchungen über die Teilung und Befruchtung des Eies begannen, wurden wir von dem Gesichtspunkt geleitet, daß hier Prozesse vorliegen, welche mit großer Gesetzmäßigkeit ablaufen, trotzdem aber nicht so sehr befestigt sind, daß sie nicht durch äußere Einflüsse abgeändert werden könnten. So war denn zu hoffen, daß man in der Erkenntnis dieser Prozesse weiter gelangen würde, wenn man durch Einführung bestimmter äußerer Faktoren ihren Verlauf modifizierte und die dadurch gesetzten Veränderungen einem genauen Studium unterwürfe. Es war zu hoffen, daß man von der Qualität der abändernden Eingriffe einen Rückschluß würde machen können auf die Kräfte, welche die Gesetzmäßigkeit der normalen Vorgänge gewährleisten.

Der damit eingeschlagene Weg ist langwierig und wird erst allmählich zu festen Resultaten führen, vielfach wird er zunächst nur die Zahl der unverstandenen Erscheinungen vermehren und Beobachtungen fördern, welche jetzt noch wie Curiosa erscheinen und von denen man auch nicht absehen kann, ob sie überhaupt einmal Bedeutung gewinnen werden. Daß daneben aber schon jetzt viele wichtige und sichere Ergebnisse gefördert werden können, welche

irrtümliche Ansichten beseitigen und durch neue, besser begründete verdrängen werden, glauben wir durch unsere früheren Untersuchungen gezeigt zu haben und hoffen es auch durch die hier neu mitgeteilten Beobachtungen zu beweisen.

Wir haben lange geschwankt, ob es zweckmäßig sei, bei der Ausarbeitung des allgemeinen Teils uns auf eine übersichtliche Zusammenstellung der wichtigsten von uns gewonnenen Beobachtungen zu beschränken, oder ob wir den Versuch machen sollten, zugleich auch die Frage nach den bei der Befruchtung und Teilung wirksamen Kräften zu erörtern. Obwohl wir nun uns vollkommen bewußt sind, wie wenig Angriffspunkte der kausalen Beurteilung gegeben sind, und unsere Untersuchung nur als eine erste Rekognoszierung auf einem weiten und dunklen Gebiet betrachten, haben wir uns gleichwohl zu dem an zweiter Stelle genannten Verfahren entschlossen, hauptsächlich wegen des heuristischen Wertes, welchen dasselbe besitzt. Für den weiteren Fortgang der begonnenen experimentellen Studien ist schon viel gewonnen, wenn es gelingt, die Fragestellung bestimmter zu fassen und neue Gesichtspunkte zur Anstellung weiterer Versuche zu entwickeln. Dazu wird man aber erst gelangen, wenn man anfängt den Vorrat an Beobachtungen und Experimenten, so klein derselbe auch sein mag, auf seine Beweiskraft zu prüfen und kritisch zu sichten. Wir selbst sind auf eine ganze Reihe wichtiger experimentell zu lösender Frage erst geführt worden, als wir untersuchten, inwieweit die angestellten Experimente geeignet sind, um eine klarere Erkennung der dem Protoplasma und dem Kern zukommenden Eigenschaften anzubahnen.

Die Experimente, welche wir im speziellen Teil mitgeteilt haben, sind angestellt worden, um durch chemische, thermische und mechanische Eingriffe den normalen Verlauf von 3 Prozessen abzuändern: 1. den Verlauf der äußeren Befruchtungserscheinungen oder sagen wir kurz der Besamung, 2. den Verlauf der inneren Befruchtungserscheinungen und 3. den Verlauf der Teilung. Der allgemeine Teil gliedert sich demgemäß ebenfalls in 3 Abschnitte, zu dem dann noch ein vierter hinzukommt, welcher die Wirkungsweise der angewandten Agentien im allgemeinen behandelt. Um nämlich die von uns künstlich erzeugten Modifikationen der Befruchtung und Teilung richtig beurteilen zu können, muß man sich zuvor darüber Klarheit verschaffen, wie überhaupt die chemischen, thermischen und mechanischen Eingriffe auf Protoplasma und Kern wirken.

---

1. Abschnitt.

Über die Einwirkungsweise der angewandten Agentien.

Um die Einwirkungsweise von Agentien auf die Geschlechtsprodukte zu verstehen, haben wir dieselben in verschiedener Stärke angewandt; wir haben bei chemischen Körpern die Konzentration der Lösung variiert und bei Wärme größere oder geringere Temperatur benutzt. Denn es ist bekannt, daß der Einfluß von Lösungen bei zunehmender Konzentration in das Gegenteil von dem, was man bei schwachen Lösungen beobachtet hat, umschlagen kann.

Ferner kommt die Zeitdauer der Einwirkung in Betracht. Starke Lösungen veranlassen in kurzer Zeit häufig Erscheinungen, welche von schwachen Lösungen nach längerer Dauer ebenfalls herbeigeführt werden. Jede durch äußere Einflüsse verursachte Veränderung ist somit ein Produkt von der Energie und von der Dauer der Einwirkung. Um nun eine kurze Ausdrucksweise zu gewinnen, welche zugleich auch auf die mechanischen und thermischen Einflüsse paßt, wollen wir im folgenden von schwachen, mittelstarken und starken Agentien reden, ohne immer zu analysieren, wieviel von der Einwirkung auf Rechnung der Zeitdauer oder der Energie gesetzt werden muß.

Die Bezeichnungen „schwache und starke Agentien“ bedürfen noch der Erläuterung, da wir Mittel, welche direkt untereinander gar nicht vergleichbar sind, auf sehr verschiedenartige Prozesse haben einwirken lassen. Es hat sich für uns die Notwendigkeit herausgestellt, eine bestimmte Einwirkungsweise als Maßstab überall zu Grunde zu legen; als solche wird sich am besten diejenige Reaktion empfehlen, in welcher zwischen allen angewandten Mitteln die größtmögliche Übereinstimmung herrscht, und so wird unser Augenmerk auf die Polyspermie gelenkt. Alle benutzten chemischen Körper von einer bestimmten Konzentration und Einwirkungsdauer an, sowie die Erwärmung und die mechanische Erschütterung stimmen darin überein, daß sie, auf unbefruchtete Eier angewandt, dieselben der Fähigkeit berauben, dem Eindringen von mehr als einem Spermatozoon Widerstand zu leisten. Wir wollen nun als schwache Agentien solche bezeichnen, bei denen die ersten Merkmale von Vielbefruchtung auftreten, bei denen ein großer Teil der Eier noch normal befruchtet ist, während in andere

schon 2, hier und da vielleicht auch 3 Spermatozoen eingedrungen sind.

Von starken Agentien wollen wir sprechen, wenn ihre Itensität so sehr gesteigert ist, daß fast bei allen Eiern Überfruchtung durch 4, 5 und mehr Spermatozoen herbeigeführt wird. Man kann dann die angewandte Bezeichnungsweise durch folgende Tabelle [1]) erläutern.

1. Schwache Agentien, welche hie und da Doppel- und Dreifachbefruchtung verursachen, sind:

1.	Nikotin	10 Min. 1 Trpf. Extr.: 1000 Wasser	od. 5 Min. 1 : 200
2.	Strychnin	20 Min. 0.005 %	od. 10 Min. 0.01 %
3.	Morphium	2 Std. 0.1—0.2 %	od. 1/4 Std. 0.6 %
4.	Cocain	5 Mn. 0,025 %	?
5.	Chinin	5 Mn. 0.005 %	od. 5 Mn. 0.05 %
6.	Chloral	12 „ 0.2 %	
7.	Wärme	10 „ 31° C.	

2. Starke Agentien, bei deren Anwendung fast überall 4, 5 und mehr Spermatozoen eindringen, sind:

1.	Nikotin	20 Mn.	1 : 1000	oder	5 Mn. 1 : 100
2.	Strychnin	20 „	0.01 %	„	5 „ 0.1 %
3.	Morphium	5 Std.	0.4 %	„	2 1/2 Std. 0.6 %
4.	Cocain	5 Mn.	0.1 %		
5.	Chinin	1 Std.	0.005 %	„	10 Mn. 0.05 %
6.	Chloral	3 „	0.2 %	„	5 „ 0.5 %
7.	Wärme	45 Mn.	31° C.	„	5 „ 35° C.

Während die angewandten Mittel darin, daß sie Polyspermie veranlassen, übereinstimmen, sind sie im übrigen von einander sehr verschieden und zwar können wir im ganzen 3 Gruppen bilden: auf der einen Seite stehen Chinin und Chloral, wahrscheinlich auch das nicht genügend untersuchte Cocain, auf der anderen Seite Nikotin und Strychnin, eine mittlere Stellung nimmt das Morphium ein. Der Einwirkungsweise von Chinin und Chloral nähert sich übermäßige Erwärmung.

Die Erscheinungen, bei welchen die Unterschiede zu Tage

---

1) Zu dieser Tabelle bemerken wir, daß wir selbst am meisten ihre Unzulänglichkeit beklagen. Es müßten, da die frischen Eier selbst je nach dem Muttertier sehr verschiedenartig sind, die Versuche zahlreicher und noch methodischer angestellt werden. Immerhin ist die Tabelle geeignet zu erläutern, was angestrebt werden müßte.

treten, sind folgende: 1. die Bewegungen der Spermatozoen, 2. die Bildung der Befruchtungshügel, 3. die Teilung der Eier, 4. die karyokinetischen Vorgänge, 5. die Protoplasmastrahlung.

1. Die Bewegungen der Spermatozoen werden durch geringe Dosen von Chinin und Chloral vollkommen zum Stillstand gebracht. Da die Spermatozoen bei Zusatz von frischem Seewasser zu neuem Leben erwachen, so werden sie nicht getötet, sondern erfahren nur eine Lähmung ihrer Kontraktilität. Die Befruchtungsfähigkeit des Samens wird nicht verändert; wenn bei frischem Wasserzusatz die ersten schwachen Bewegungen auftreten, beginnen auch ganz normale Befruchtungen der Eizellen. Mit Erwärmung haben wir nicht experimentiert, glauben aber mit ziemlicher Sicherheit voraussagen zu können, daß sie ähnlich wirken wird.

Morphium scheint auf den männlichen Samen gar keinen Einfluß auszuüben, ebensowenig mittelstarke Lösungen von Strychnin und Nikotin; denn in Lösungen, welche bei kurzer Einwirkung schon befähigt sind Polyspermie zu erzeugen, schwimmen die Spermatozoen noch nach 2 Stunden lebhaft beweglich herum. Wir haben zwar auch mit Nikotin das Sperma seiner Bewegungsfähigkeit beraubt, aber es geschah das erst nach 1 stündiger Einwirkung einer sehr starken Lösung, in welcher die Eier sofort zu Grunde gehen würden, und bei der es daher recht wohl möglich wäre, daß die gesamte Lebensenergie der Samenfäden, vielleicht sogar ihre chemische Konstitution, Veränderungen erfahren hatte. Jedenfalls muß man vorsichtig sein, hier von einem unmittelbaren Einfluß auf die Kontraktionsfähigkeit der Elemente zu reden.

2. Die Bildung der Befruchtungshügel, jener Erhebungen des Eiprotoplasma, welche die Eintrittsstelle der Spermatozoen markieren, leidet bei Chinin- und Chloralbehandlung und zwar scheinen sie durch Chinin noch mehr als durch Chloral verkleinert zu werden. Schwache Erwärmung bewirkt anfangs eine Vergrößerung der Befruchtungshügel; bei längerer Dauer und höheren Graden dagegen ähnelt sie der Chininwirkung; die Bildung der Befruchtungshügel kann hier sogar ganz unterbleiben, wenn z. B. die Erwärmung auf 32° Celsius 1 Stunde lang fortgesetzt wird, oder wenn hohe Temperaturen von 35—40° nur kurz angewandt werden.

Morphium verhält sich indifferent, höchst auffällig dagegen Strychnin und Nikotin. Selbst bei hochgradiger Polyspermie sind die Hügel äußerst deutlich, und nicht unwesentlich größer als bei normaler Befruchtung, während man doch eher hätte er-

warten sollen, daß das Eiplasma weniger zur Bildung geeignet ist, wenn es an vielen Orten gleichzeitig in Anspruch genommen wird. Als einen recht in die Augen springenden Fall heben wir hervor, daß bei Behandlung der Eier mit einer 0.25 % Lösung zahlreiche große Befruchtungshügel sich bilden, obwohl dann in der Abhebung der Eimembran schon eine Verlangsamung eintritt.

3. Über den Einfluß der Agentien auf die Eiteilung haben wir ein sehr umfangreiches Material gesammelt; dasselbe bringt den oben hervorgehobenen Gegensatz zwischen den beiden Gruppen recht deutlich zum Ausdruck. In einer 0.6 % Morphiumlösung teilen sich die Eier fast ungestört, in einer 0.1 % Lösung entwickeln sie sich sogar einen ganzen Tag normal, auch wenn das Wasser nicht gewechselt wird. Strychnin und Nikotin sind fast unschädlich auch in Lösungen, welche schon hochgradige Polyspermie erzeugen. Dagegen lähmen Chinin, Chloral und Wärme die Teilungsfähigkeit des Eies in hohem Grade. Der Teilungsprozeß wird um $^1/_2$ Stunde hinausgeschoben, wenn Eier, welche auf dem Hantelstadium stehen, auch nur 10 Minuten lang in einer 0.05 % Chininlösung belassen werden; eine Dauer von 20 Minuten hat eine weitere Verzögerung von 15 Minuten zur Folge; bei einer halbstündigen Dauer wird die Gesamtverzögerung sogar auf $1^1/_2$ Stunden erhöht. Vielfach erhält das Ei überhaupt seine vollkommene Teilungsfähigkeit nicht wieder, so daß Knospenfurchungen entstehen. Vollkommener Stillstand der Teilung tritt sicher bei starken Lösungen ein.

Noch intensiver wirken Chloral und Wärme; namentlich ist hier die Nachwirkung so außerordentlich auffallend, bei Wärme wiederum mehr als bei Chloral. Es scheint, als ob Eier, welche nur 10 Minuten lang in Wasser von 32° C. verharrt haben, nie ihre volle Teilungsfähigkeit wieder gewinnen.

4. Die Veränderungen, welche Chinin und Chloral bei der Eiteilung hervorrufen, beschränken sich nicht auf das Protoplasma, sondern ziehen auch den Kern in Mitleidenschaft. Wenn dieser sich schon zur Spindel gestreckt hat und unter den Einfluß der genannten Reagentien gerät, wird er nicht nur in seiner Weiterentwicklung gehemmt, sondern erleidet sogar eine regressive Metamorphose und wird wieder zu einem Bläschen. Die übrigen Stoffe sind dagegen indifferent.

5. Sehr wichtig ist endlich für uns das Verhalten der angewandten Reagentien gegenüber den Strahlungserscheinungen, welche sowohl während der Befruchtung als auch während der

Teilungen auftreten. Dieselben werden bei Chloral- und Chininbehandlung, ebenso durch hochgradige Erwärmung gänzlich unterdrückt; entweder kommen sie gar nicht zur Ausbildung oder sie verschwinden wieder, wenn sie schon vor der Behandlung vorhanden waren. Erst spät, wenn die Chloral- und Chininlösung gut ausgewaschen und die Einwirkungen vorübergegangen sind, tritt Strahlung von neuem auf, sie kann bei den mit Chinin behandelten Eiern sogar dann stärker sein als normal, erreicht dagegen bei Chloralanwendung und Erwärmung nie ihre volle Intensität wieder. In der Nachwirkung besteht somit auch hier wieder ein auffälliger Unterschied zwischen Chinin einerseits und Chloral und Wärme andererseits.

Während Morphium sich indifferent verhält oder nur geringfügig der Strahlung entgegenwirkt, haben Nikotin und Strychnin den entgegengesetzten Effekt. Namentlich durch Strychnin wird die Strahlung in hohem Maße gesteigert. Selbst wenn eine 0.25 % Lösung 10 Minuten lang gewirkt hatte, war die Strahlung der Spermakerne sehr deutlich; eine Abschwächung, aber keineswegs vollkommene Unterdrückung, trat erst bei einer Anwendung während 25 Minuten ein.

Wenn wir die soeben zusammengestellten Verhältnisse nun noch einmal überblicken, um einen Rückschluß auf die Einwirkungsweise der Reagentien zu machen, so scheint uns am meisten Klarheit zu herrschen soweit als es sich um die Kontraktilitätserscheinungen der Geschlechtsprodukte handelt. Diese werden unzweifelhaft durch Chinin und Chloral herabgesetzt, wie man es am deutlichsten an der Lähmung der Spermatozoen erkennen kann. Aber auch das Unterbleiben der Teilung und die retrograde Verwandlung des Kerns sind wohl Zeichen, daß die Befähigung zu aktiver Bewegung vorübergehend aufgehoben wird. Umgekehrt scheinen Nikotin und Strychnin die Kontraktilität in geringem Maße zu erhöhen. Wir stellen die Ansicht nur als eine Vermutung auf und werden dabei durch die Wahrnehmung bestimmt, daß die genannten Reagentien eine verstärkte Bildung der Befruchtungshügel veranlassen, in denen sich doch eine lokale Kontraktion des Plasma's ausspricht. Um sichere Ergebnisse zu gewinnen, müßte man methodischer, als wir es gethan haben, untersuchen, ob die beiden Substanzen in geeigneten Lösungen eine Beschleunigung der Eiteilung oder der Spermatozoenbewegung zur Folge haben.

Wenn die Ansicht richtig ist, daß Chinin und Chloral lähmend, Nikotin und Strychnin in geringem Maße erregend auf die Kontraktilität des Eies wirken, so ist damit ein neuer Gesichtspunkt gewonnen für die

Deutung der Strahlungserscheinungen im Innern des Eies.

Da dieselben aufgehoben werden durch lähmende Reagentien, eine Steigerung erfahren durch erregende Mittel, so hätte man Ursache die Strahlungsfigur als Ausdruck einer im Protoplasma vor sich gehenden Kontraktion aufzufassen.

Nach unserer Ansicht sind der Spermakern und die Enden des Furchungskerns Reizzentren, welche auf das Protoplasma erregend einwirken. Es ist naturgemäß, daß die homogenen Bestandteile des Plasma's, welche Sitz der Kontraktilität sind, nach dem Punkte der Erregung hinströmen und hier eine Anhäufung erzeugen; es ist aber ferner naturgemäß, daß die Bewegung in radialen Bahnen fortschreitet und dadurch auf die passiven Teile, die Körnchen, einen richtenden Einfluß ausüben muß. Der richtende Einfluß wird aber nur so lange zum Ausdruck kommen, als die ihn veranlassende Bewegung eine energische, rasch fortschreitende ist. Wird die Bewegung durch lähmende Mittel verlangsamt, so wird die Körnchenanordnung unterbleiben und nur die Anhäufung homogenen Plasma's im Umkreis des Kerns zu stande kommen. Daher sehen wir bei allen Lähmungen des Protoplasmas, namentlich den durch Wärme veranlaßten, ein Stadium eintreten, wo die Strahlungsfigur durch eine Anhäufung homogenen Plasma's ersetzt wird, ehe sie gar nicht mehr zur Ausbildung gelangt.

Namentlich die letztgenannte Erscheinung scheint uns gar nicht mit der Deutung vereinbar zu sein, welche von früheren Forschern, darunter auch solchen, die sich mit dem Gegenstand intensiver beschäftigt haben, versucht worden ist.

Ausgehend von dem Umstand, daß eine ähnliche Anordnung erreicht wird, wenn die Spitze eines Magneten in feinste Eisenteilchen getaucht wird, haben dieselben die reihenförmige Stellung der Körnchen ebenfalls aus einer Anziehung erklärt, welche der Spermakern oder in anderen Fällen die beiden Enden des Furchungskerns auf die Protoplasmateilchen ausüben. Welcher Art diese Anziehung wohl sein könnte, ob magnetoelektrischer oder anderer Natur, darüber hat man sich keine Vorstellungen gebildet.

Für die ursächliche Erklärung der Strahlungsfiguren scheinen uns von besonderer Bedeutung auch die Fälle zu sein, in denen sich dieselben in einiger Entfernung vom Kern im Protoplasma des Eies bilden. Am häufigsten haben wir sie gesehen, wenn die normale Befruchtung eingeleitet, in ihrem Fortgang aber durch Chloral gehemmt worden war. Wenn sich dann die unregelmäßigen Kernfiguren ausbilden, werden häufig auch unregelmäßige Strahlungen im Plasma sichtbar. (Taf. V, Fig. 19, 23, 24; Taf. VI, Fig. 2, 5a; Taf. VIII Fig. 18.)

Weitere Bedingungen für die Ausbildung von reinen Plasmastrahlungen werden geliefert, wenn zahlreiche Spermakerne in ein Ei eingedrungen sind. Meist treten sie dann erst auf, wenn die Vorbereitungen zur Teilung beginnen, aber auch vorher haben wir sie gesehen in den Fällen, wo wir durch Schütteln abgelöste Eistücke befruchtet hatten. (Taf. III, Fig. 9 und 16; Taf. IV, Fig. 5 und 15.)

Außer uns hat nur noch Carnoy [1]) Plasmastrahlungen beobachtet und zwar an Eiern von Ascaris megalocephala zur Zeit der Richtungskörperbildung; er unterscheidet je nach ihrer Lagerung zu dem Kerne Strahlungen erster, zweiter und dritter Ordnung. Während nun Carnoy die betreffenden Strahlenfiguren für normale Bildungen hält, sind wir vielmehr der Ansicht, daß es sich um pathologische Verhältnisse handelt. In den von uns beobachteten Fällen ist es unzweifelhaft, daß abnorme Zustände vorlagen, da wir sie künstlich herbeigeführt hatten; wir tragen aber kein Bedenken, die Deutung auf die Beobachtungen Carnoy's zu verallgemeinern, und wollen unsere abweichende Auffassung mit kurzen Worten begründen.

Wer die von Carnoy gegebenen Abbildungen betrachtet, dem wird sofort die ganz außerordentliche Mannigfaltigkeit derselben auffallen. Die Figuren von den Protoplasmastrahlungen und den karyokinetischen Veränderungen des Kerns weichen sowohl von dem ab, was wir sonst von den so äußerst regelmäßigen Vorgängen bei der Richtungskörperbildung wissen, als auch lassen sie, untereinander verglichen, die nötige Gesetzmäßigkeit vermissen; dagegen liefern sie Seitenstücke zu den von uns künstlich hervorgerufenen Mißbildungen der Kernfiguren. So sehen wir die Richtungsspindel mit 4 und mehr Polen ver-

1) Carnoy, La cytodierèse de l'oeuf. Louvain 1886.

sehen, die Pole ab und zu deutlich, dann wieder undeutlich ausgeprägt.

Wir haben uns mit solcher Bestimmtheit über den pathologischen Charakter der Eier, welche Carnoy zu seinen Abbildungen das Material geliefert haben, ausgesprochen, weil wir uns nicht allein auf theoretische Erwägungen, sondern zugleich auch auf Beobachtungen stützen können. Im zoologischen Institut zu München hat Herr Dr. Boveri mit einwurfsfreien Methoden die Bildung der Richtungskörper und die Befruchtung bei Ascaris megalocephala neu untersucht und dabei principielle Übereinstimmung mit den bei anderen Tieren hierüber gemachten Beobachtungen gefunden; er ist zum Resultat gekommen, daß das Untersuchungsobjekt mit großer Vorsicht behandelt werden muß, weil die Eier sich bei ungünstigem Verfahren leicht zu krankhaften Formen fortentwickeln, ehe sie durch die Reagentien fixiert werden.

Indem wir von der Ansicht ausgehen, daß auch die Strahlungen, welche sich in einiger Entfernung vom Kern befinden, durch Kontraktionen des Protoplasma's veranlaßt sind, liegt es nahe nach einem im Zentrum vorhandenen Körper zu suchen, welcher als Reizerreger hätte funktionieren können. Man könnte daran denken, daß Teile des Kerns sich bei der pathologischen Umbildung abgelöst und die Strahlungen veranlaßt hätten. Wir haben daher mit Aufmerksamkeit nach solchen Kernteilen gesucht, aber keine aufgefunden, woraus wir indessen einen Beweis für ihr Fehlen nicht ziehen wollen; man muß nämlich die Schwierigkeit, welche dem Nachweis achromatischer Kernteile im Protoplasma entgegensteht, berücksichtigen.

Nach einer Ansicht, welcher der eine von uns (R. Hertwig) zuneigt, wäre es freilich nicht einmal notwendig, die Existenz besonderer als Reizerreger functionierender Körper im Zentrum der Strahlungen anzunehmen; es wäre denkbar, daß der Reiz auch hier von den Kernenden ausgeht, während die Kontraktion in einiger Entfernung von ihnen sich vollzieht. Einerseits könnte das Protoplasma im Umkreis des Kerns die Fähigkeit der Kontraktion für einige Zeit verloren, die Fähigkeit der Reizleitung aber bewahrt haben, andererseits aber wäre es möglich, daß die von verschiedenen Punkten ausgehenden unregelmäßigen Kontraktionswellen sich zu neuen Kontraktionen kombinieren. Wir verzichten zunächst darauf, diese Gesichtspunkte im einzelnen weiter zu verfolgen.

Erhöhte Erregbarkeit, Lähmung und Polyspermie sind nun nicht die einzigen Veränderungen, welche durch die äußeren Eingriffe in den Eiern veranlaßt werden; nebenher gehen jedenfalls auch Veränderungen in der chemischen Beschaffenheit der das Ei bildenden Substanzen selbst zu einer Zeit, wo noch nicht Tod eintritt. So haben wir zweimal eine merkwürdige Veränderung im Farbstoff der Eier beobachtet. Wenn Eier in Chinin- oder Morphiumlösungen sich entwickeln, verschwinden die braunen Pigmentkörnchen aus dem Protoplasma und der Raum zwischen Ei und Dotterhaut nimmt ein lichtgelbes Kolorit an. Offenbar wurde das Pigment gelöst und nach außen befördert. Eier, welche mehrere Stunden in Nikotinlösung gelegen haben, werden körnig und trübe. Vielfach treten Trübungen erst im Laufe der Entwicklung einige Zeit nach Einwirkung des Reagens auf. So bilden sich z. B. im Dotter nach Chininbehandlung größere und kleinere, wie Fett glänzende Tropfen. (Taf. IV, Fig. 21, 22, 24.)

Wichtiger noch als diese sichtbaren Veränderungen sind jedenfalls die für unser Auge nicht erkennbaren Störungen in der feineren Beschaffenheit der Eizellen. Ganz abgesehen von dem, was wir oben über die Kontraktilität gesagt haben, so werden die Eier jedenfalls durch den Einfluß äußerer Eingriffe vielfach eine gleichförmige Herabsetzung der Lebensthätigkeit erfahren. Es wird nicht überall leicht sein, aber man wird prinzipiell wohl unterscheiden müssen, ob eine bestimmte Funktion der Eizelle unmittelbar durch die Einwirkung eines Reagens verändert wird, oder mittelbar, weil sie einen Teil des in seiner Gesamtheit veränderten Lebens darstellt.

Zweiter Abschnitt.

Veränderungen der normalen Besamung.

Will man die Besamung oder die äußeren Befruchtungserscheinungen abändern, so könnte man von vornherein drei Wege einschlagen: 1. vor der Besamung beiderlei Geschlechtsprodukte in abnormer Weise beeinflussen, 2. die Beeinflussung auf die Spermatozoen oder 3. auf die Eier beschränken. Von diesen drei Möglichkeiten ist nur die zuletztgenannte verwertbar gewesen; denn die Samenfäden können, soweit unsere Erfahrungen reichen, nicht verändert werden,

ohne die Befähigung zur Befruchtung zu verlieren. Entweder haben sie die Beweglichkeit, welche nötig ist, um in das Ei einzudringen, eingebüßt, oder wenn das nicht der Fall ist, befruchten sie nach unseren Erfahrungen in normaler Weise.

Wie wir bei einer früheren Gelegenheit auseinandergesetzt haben, ist für die normale Besamung charakteristisch, daß nur Ein Spermatozoon in das Ei dringt und zwar ein derselben Art angehöriges. Abnorme Befruchtung tritt ein, wenn Spermatozoen einer anderen Art die Befruchtung bewirken, (Bastardierung) oder wenn bei Wahrung der Art-Übereinstimmung viele Spermatozoen in das Ei hineingelangen (Polyspermie). Es fragt sich nun, welcher Art sind die Einrichtungen, welche abnorme Befruchtungen verhindern.

Bei den Spermatozoen haben wir keine Eigenschaften entdeckt, welche das Zustandekommen einer normalen Befruchtung auch nur begünstigten. Dieselben scheinen die Tendenz zu besitzen, in jedwedes Ei und zwar in jeder Menge einzudringen. Wir haben zwar nur wenige Versuche gemacht, sind aber der Überzeugung, daß eine methodische Untersuchung zu gleichen Resultaten führen wird, daß nämlich die Spermatozoen dieselbe Tendenz besitzen, ein gleichartiges Ei wie das Ei einer anderen Art zu befruchten.

Haben wir somit die Frage auf das Ei eingeschränkt, so wäre zunächst zu entscheiden, ob die Bedingungen für Bastardierung die nämlichen wie für Polyspermie sind.

Wir müssen zu unserem Bedauern eingestehen, daß wir noch nicht in der Lage sind, hierüber ein entscheidendes Urteil zu fällen; als wir über Bastardierung arbeiteten, hatten wir nicht Zeit und auch nicht die genügende Ausrüstung, um eine methodische Untersuchung vorzunehmen. Bei dem zweiten Meeresaufenthalt dagegen fehlte uns das Material zur Bastardierung.

Immerhin wollen wir das Wenige, was wir ermittelt haben, im Folgenden zusammenstellen.

Wenn man Eier längere Zeit in Wasser liegen läßt, dringen einerseits in dieselben zahlreichere Spermatozoen ein, andererseits gelingt es vielfach, sie in einer früher nicht möglichen Richtung zu bastardieren. Je nach den Arten, welche man gewählt hat, tritt die Bastardierungsmöglichkeit früher oder später als die Überfruchtung ein. Somit wäre denn langer Aufenthalt im Meerwasser ein Mittel, um sowohl Bastardierung, als auch Polyspermie

herbeizuführen. Man darf jedoch aus diesen Beobachtungen keine weitgehenden Schlüsse ziehen. Denn bei langem Liegen leidet die Lebensthätigkeit der Eizelle in allen ihren Einzelfunctionen: auch andere Erscheinungen werden verändert, wie z. B. die Dotterhaut nicht mehr gebildet wird und die Teilung häufig einen veränderten Charakter annimmt.

Von Reagentien haben wir bei dem Aufenthalt in Sorrent nur das Chloroform zu einigen Experimenten benutzt und gefunden, daß Eier, welche genügend chloroformiert waren, um überfruchtet zu werden, keine gesteigerte Tendenz zur Bastardierung zeigten. Wir hätten das Experiment, welches uns damals außerordentlich überraschte, später gern wiederholt und auch andere chemische Körper versucht, haben aber bisher keine Gelegenheit dazu gehabt. Jedenfalls wäre es von großem Interesse, wenn der Nachweis gelänge, daß die zur Überfruchtung führenden chemischen Körper entweder gar nicht, oder wenigstens nicht alle die Bastardierung ermöglichen. Vielleicht giebt es auch umgekehrt Mittel, welche die Tendenz zur Bastardierung, aber nicht die Überfruchtung steigern. Dann würde der Nachweis geführt sein, daß die regulatorischen Kräfte gegen Bastardbefruchtung und gegen Polyspermie ganz verschiedener Natur sind, und würden wir damit einen wichtigen Schritt zur Erkenntnis der im Ei schlummernden Kräfte vorwärts gethan haben.

Bis ein erneuter Aufenthalt am Meer uns ermöglicht, die in Sorrent begonnenen Untersuchungen fortzusetzen, wollen wir uns auf die Besprechung der Polyspermie beschränken.

Polyspermie kann durch chemische, thermische und mechanische Eingriffe herbeigeführt werden und zwar wird die Zahl der befruchteten Spermatozoen in demselben Maß vermehrt, als die Intensität und die Einwirkungsdauer der angewandten Agentien gesteigert werden. Nur bei Erwärmung scheint ein Punkt einzutreten, von welchem ab eine Vermehrung der Spermatozoen nicht allein aufhört, sondern die Befruchtung sogar ganz unterbleibt, ein Punkt, der übrigens noch genauer verfolgt zu werden verdient.

Wir wollen nun an der Hand unserer Resultate die Frage erörtern, ob sich nicht aus der Qualität der Agentien und aus der Art, in welcher sie zur Überfruchtung führen, manches zur

Charakteristik der Kräfte, welche das Eindringen von mehr als einem Spermatozoon verhindern, entnehmen läßt.

Zu dem Zwecke wollen wir zwei Hypothesen, welche schon früher aufgestellt worden sind, nacheinander auf ihren erklärenden Wert hin prüfen. Dieselben lauten:

1. Das befruchtende Spermatozoon veranlaßt eine Kontraktion der Eizelle, welche das Eindringen weiterer Samenfäden unmöglich macht.

2. Das befruchtende Spermatozoon regt das Ei zur Ausscheidung einer festen Membran, der Dotterhaut an, welche so undurchdringlich ist, daß kein weiterer Samenfaden sich durch sie durchzubohren vermag.

Nach unseren Experimenten scheint es nun ausgeschlossen zu sein, die Kontraktilität des Eies zur Erklärung heranzuziehen. Denn wir haben gesehen, daß Polyspermie nicht nur durch lähmende Agentien herbeigeführt wird, sondern auch von solchen, welche jedenfalls direkt keine lähmenden Eigenschaften besitzen, sondern vielleicht sogar die Kontraktilität des Eies erhöhen. In unserer Auffassung werden wir noch weiter durch die Wahrnehmung befestigt, daß es in beiden Gruppen Substanzen giebt, welche schon in äußerst dünnen Lösungen wirken (Chinin in der einen, Strychnin in der anderen Gruppe), während andere wiederum eine stärkere Konzentration verlangen.

Ausführlicher haben wir uns mit der zweiten Hypothese zu befassen, welche bekanntlich seiner Zeit von Fol aufgestellt worden ist. Fol lehrt, daß anfänglich das Ei nackt oder nur von einer für Spermatozoen durchgängigen, weichen oder von Porenkanälen (Mikropyle) durchsetzten Membran umhüllt ist, und daß, solange als dieser Zustand besteht, die Samenfäden in das Ei eindringen können. Erst bei der Befruchtung wird als eine Schutzvorrichtung gegen das Eindringen weiterer Spermatozoen die Dotterhaut gebildet. Fol stellt sich den Vorgang so vor, daß das erste Spermatozoon, welches die Oberfläche des reifen, aber unbefruchteten Eies berührt, die sekretorische Thätigkeit des Dotters, deren erstes Produkt die Dotterhaut ist, anregt. Vom Punkt der Berührung aus breitet die Membranbildung sich so rasch über die Eioberfläche aus, daß keine weiteren Spermatozoen Zeit finden, sich in den Dotter einzubohren. Das zweite Produkt der Sekretion ist eine Gallerte, welche zwischen Dotterhaut und Eioberfläche zu liegen

kommt und erstere von letzterer abhebt, indem sie durch Imbibition mit Flüssigkeit quillt.

Bei der Beurteilung der Fol'schen Ansicht müssen zwei Punkte auseinandergehalten und getrennt besprochen werden: 1. Wird die Dotterhaut erst bei der Befruchtung gebildet? und 2. ist sie das einzige oder auch nur überhaupt ein Schutzmittel gegen Überfruchtung?

Während wir früher der Ansicht waren, daß die Dottermembran auch dem unbefruchteten Ei zukommt und bei der Befruchtung nur durch Abhebung von der Eioberfläche deutlicher wird, sind wir jetzt anderer Anschauung geworden mit Rücksicht auf Erfahrungen, welche wir bei Befruchtung zertrümmerter Eier gemacht haben. Wenn man ein Ei durch Schütteln in Stücke zerlegt, so wäre es doch höchst unwahrscheinlich, daß auch die Dotterhaut, ihre Anwesenheit vorausgesetzt, in Stücke zerfiele, und zwar ebenso viele Stücke, als kleine Dotterkugeln vorhanden sind. Wir würden vielmehr erwarten müssen, daß das größte Teilstück die Dotterhaut für sich behielte, die übrigen aber als nackte Protoplasmastücke aus der Umhüllung heraustreten und auch nach der Befruchtung ohne Membran bleiben würden. Thatsächlich trifft aber das Gegenteil ein; auch bei den abgesprengten Teilstücken ohne Kern hebt sich die Dotterhaut ab, wenn Spermatozoen in sie hineingelangen.

Übrigens ist die Befruchtung keineswegs der einzige Reiz, auf welchen das Ei mit Abhebung der Dottermembran antwortet. Wenn Eier in Meerwasser gebracht werden, welches mit Chloroform geschüttelt worden war, hebt sich die Membran so vollständig und ganz in derselben Weise ab, als ob die Befruchtung vollzogen worden wäre. Hier werden die fein verteilten Chloroformteilchen, die mit der Oberfläche des Dotters in Berührung kommen, lokale Reize erzeugen. Bei Anwendung von Chloroform in gasförmigem Zustand tritt die Abhebung nicht ein, wahrscheinlich weil hier eine mehr allmähliche und gleichförmige Einwirkung des Mittels stattfindet. Auch bei Anwendung von Lösungen des Chinin, Nikotin, Strychnin etc. läßt sich das mit Chloroformwasser erhaltene Resultat nicht herbeiführen. Solche mit einer Dotterhaut versehenen Eier können nicht befruchtet werden, was wohl erkennen läßt, daß die Spermatozoen nicht vermögen, die Dotterhaut zu durchbohren.

Was nun den zweiten Teil der Fol'schen Ansicht anlangt,

daß die Dottermembran eine Schutzvorrichtung gegen Polyspermie sei, so scheint derselbe auf den ersten Blick mit den von uns gesammelten Beobachtungen unvereinbar zu sein.

Durch äußere Eingriffe haben wir einen Zustand der Eizelle herbeiführen können, in welchem hochgradige Überfruchtung, in manchen Fällen mit 10—15 Samenfäden, eintritt und die Dottermembran in ganz normaler Weise gebildet und abgehoben wird.

Die Erscheinungen sind bei Anwendung der verschiedensten Agentien dieselben, gleichgültig, ob wir lähmende Substanzen wie Chloral oder erregende wie Nicotin einwirken lassen. Um ein Beispiel anzuführen, so genügt eine Behandlung der Eier mit einer 0.1 % Strychninlösung während 5 Min. um eine hochgradige Polyspermie zu bewirken, und trotzdem wird die Dottermembran, obwohl etwas verlangsamt, noch gebildet, wenn man die Einwirkungsdauer auf 10 Minuten und die Konzentration auf 0.25 % steigert.

Indessen ist es gleichwohl möglich, die neugefundenen Thatsachen mit den Ansichten Fol's in Einklang zu bringen. Wir haben bei der Bildung der Dottermembran zwei Eigenschaften des Protoplasma's zu unterscheiden: 1. seine sekretorische Fähigkeit, 2. seine Erregbarkeit. Wie eine Drüsenzelle ihr Sekret nur bei einem bestimmten Maß der Erregung liefert, so wird auch die Eizelle ein Minimum von Reiz notwendig haben, um die Membran zu erzeugen. Dieses Minimum des Reizes oder die Reizschwelle sei bei normalen Eiern durch das Eindringen eines Spermatozoon geliefert.

Nun wäre es gut denkbar, daß die sekretorische Fähigkeit des Eies durch die genannten Einwirkungen zunächst gar nicht verändert werde und nur seine Sensibilität eine Verminderung erführe.

Je nach dem Grad der Herabminderung würde derselbe Erregungszustand erst durch den doppelten, dreifachen etc. Reiz herbeigeführt werden. Wo sonst ein Spermatozoon genügte, würden dann zwei, drei oder mehr notwendig sein. Sowie aber die benötigte Reizschwelle erreicht ist, würde die Sekretion in ganz derselben Weise ausgelöst werden wie normal.

Ob der Erklärungsversuch berechtigt ist, läßt sich in einfacher Weise experimentell prüfen, indem man die Konzentration des Samens wechselt. Wir wissen, daß bei normalen Eiern die

Konzentration des Samens keinen Einfluß hat, daß auch bei großen Mengen von Samen gleichwohl nur ein Spermatozoon befruchtet. Wäre nun nach Reagentienbehandlung alles geblieben wie bisher, mit der Ausnahme, daß die Wirkung eines Spermatozoons erst durch zwei, drei und mehr Spermatozoen erreicht würde, so müßte auch hier die Konzentration der Samenflüssigkeit für den Grad der Polyspermie gleichgültig sein. Man müßte die Experimente so einrichten, daß man ein und dasselbe mit Agentien behandelte Eimaterial in verschiedene gleich große Portionen teilte und mit dem gleichen Volumen Samenflüssigkeit befruchtete. Die Samenflüssigkeit müßte demselben Thier entnommen und zu den verschiedenen Befruchtungen auf das zwei-, drei- und vierfache mit Meerwasser verdünnt werden, so daß in den gleichen Volumina nur $^1/_2$, $^1/_3$ oder $^1/_4$ so viel Spermatozoen sind wie in der Normalflüssigkeit.

Obwohl wir uns nun auch auf keine methodischen Experimente berufen können, so scheinen doch die hier gemachten Voraussetzungen vollkommen zuzutreffen; aus einigen wenigen Versuchen haben wir den Eindruck gewonnen, als ob auch bei den mit Chloroform, Chinin etc. behandelten Eiern die Konzentration der Samenflüssigkeit keinen Einfluß auf den Grad der Polyspermie habe.

Wenn es sich nun auch weiter bestätigen sollte, daß bei den Eiern der Seeigel und zahlreicher anderer Tiere die Bildung der Dotterhaut eine Schutzvorrichtung gegen Überfruchtung ist, so kann doch nicht in Abrede gestellt werden, daß auch das Protoplasma als solches eine abweisende Kraft besitzt. Wiederholt sind unter normalen Verhältnissen innerhalb der Dotterhaut Spermatozoen beobachtet worden; wir selbst haben es zweimal gesehen, daß bei Eiern, welche nach Morphiumbehandlung polysperm befruchtet worden waren, einige Spermatozoen im Zwischenraum zwischen Ei und Dotterhaut herumschwammen und abstarben, ohne in das Dotterinnere zu gelangen. Unter allen Umständen müssen wir dem Eiplasma eine die Spermatozoen abweisende Kraft zuschreiben, da ja bei den Bastardierungen Spermatozoen verwandter Arten mit einer nicht zu bewältigenden Energie von der Befruchtung ausgeschlossen werden.

Übrigens handelt es sich hier gar nicht um Eigenschaften, welche nur dem Protoplasma des Eies zukommen, da auch bei den Protozoen analoge Verhältnisse nachgewiesen werden können. Zwei Amoeben haben es in ihrer Gewalt, wenn sie sich berühren, zusammenzufliessen, oder ohne vorangegangene Verschmelzung sich

wieder voneinander zu entfernen; ja selbst zwei Pseudopodien desselben Tieres können getrennt bleiben oder durch eine Anastomose sich vereinigen, was je nach der Art bald leichter bald schwieriger gelingt. Von der Beschaffenheit des Protoplasma hängt es jedenfalls auch ab, ob Infusorien, z. B. zwei Paramaecien, miteinander kopulieren.

Dritter Abschnitt.

Veränderungen in der Konjugation der Geschlechtskerne (innere Befruchtungsvorgänge).

Wie man es in der Hand hat, durch geeignete Behandlung der Eier vor der Besamung abnorme Befruchtungen sei es Bastardierung sei es Polyspermie zu erzeugen, so kann man auch durch Einwirkung chemischer Agentien auf normal besamte Eier den weiteren Verlauf der Prozesse, die sich im Inneren des Eies abspielen und mit der Konjugation des Ei- und Spermakerns enden, durch geeignetes Verfahren umgestalten, ohne daß dabei das befruchtete Ei zu Grunde geht.

Unsere im speziellen Teil dargestellten Beobachtungen haben dargethan, daß man die Kopulation der Kerne entweder nur verzögern oder dauernd verhindern kann. Das erstere gelingt mittelst einer 0.05 $^0/_0$ Chininlösung, welche 1 Minute nach der Befruchtung während 10 Minuten auf die Eizellen angewandt wird. Da das Hantelstadium erst nach 2 Stunden eintritt, während es normalerweise ca. $^3/_4$ Stunden nach der Kopulation der Kerne sich ausbildet, können wir schließen, daß letztere um eine volle Stunde verzögert wird. In der Zeit der Ruhe fehlt im Ei die Strahlung; erst wenn diese wieder zur Geltung kommt, geht der Befruchtungsprozeß seinem Ende entgegen, und im weiteren Verlauf teilen sich die Eier nahezu in normaler Weise. Mit der Verlangsamung der inneren Befruchtung hängt es zusammen, daß der Spermakern, wie wenigstens in einigen Fällen durch direkte Beobachtung festgestellt werden konnte, nicht als kompakter Körper mit dem Ei-

kern zusammentrifft, sondern zuvor zu einem Bläschen umgewandelt wird.

Ob durch verstärkte Chininwirkung die normale Vereinigung der Kerne dauernd verhindert werden kann, haben wir nicht untersucht; es ist aber sehr wahrscheinlich und wird sich wohl durch methodisch durchgeführte Beobachtungen, die wir uns vorbehalten, erweisen lassen, da das Resultat durch das so ähnlich wirkende Chloral vollkommen erreicht werden kann.

Wenn wir die Untersuchungsreihen über die Chloralwirkung überblicken, so haben sie sämmtlich das Gemeinsame, daß es nirgends zu einer normalen Befruchtung kommt. Dieses Resultat ist zweifellos bei der ersten und dritten Serie, bei denen wir mit Bestimmtheit haben verfolgen können, daß Eikern und Spermakern getrennt blieben, ein jeder für sich Veränderungen eingingen und sich teilten. Für die zweite Serie fehlten uns die entscheidenden Stadien; wenn man aber bedenkt, daß sie zeitlich sich zwischen beide schiebt, daß die Behandlungsweise die gleiche war und daß die Anfänge einer gesonderten Metamorphose von Ei- und Spermakern haben beobachtet werden können, so schwinden wohl alle Zweifel daran, daß auch hier die innere Befruchtung nicht zum Abschluß gelangt ist.

Bei Serie 4 begann die Chloralbehandlung mit dem Moment, wo beide Kerne schon dicht zusammengefügt waren, und die Zusammenfügung ihrer Substanzen nahm sogar die erste Zeit über noch weiter zu. Nach der Ansicht van Beneden's wäre hiermit die Befruchtung schon vollendet, denn nach ihm sollen ja die Substanzen beider Kerne sich überhaupt nicht durchdringen, sondern während aller Furchungsstadien nebeneinander hergehen. Indessen wir glauben, daß gerade die an der 4. Serie gewonnenen Resultate der Ansicht v. Beneden's bestimmt widersprechen, wir glauben behaupten zu können, daß selbst in diesen Fällen die Befruchtung nicht abgeschlossen war.

Um unsere Ansicht zu beweisen, müssen wir etwas weiter ausholen und im Zusammenhang die Veränderungen besprechen, welche die Geschlechtskerne erleiden, wenn sie an der Kopulation verhindert werden. Dieselben beginnen bei dem Spermakern, welcher anwächst und sich mit Flüssigkeit umgiebt (Taf. V Fig. 12 u. 16, Taf. VII, Fig. 1). Darin ist prinzipiell nichts Neues gegeben, da auch bei Eiern, wo die Befruchtung vor Ablauf der Eireife erfolgt, eine Vergrößerung und Vakuolisierung des Spermakerns eintritt in der Zeit, wo er genötigt ist, im Protoplasma

des Eies zu verweilen, bis der Eikern die zur Vereinigung nötige Beschaffenheit angenommen hat. In diesem Zustand ist daher eine normale Befruchtung noch möglich, wie uns die Chininserie gelehrt hat.

Dauern die eine Befruchtung hindernden Ursachen fort, so tritt die faserige Differenzierung beider Kerne ein und damit erlischt — wenigstens müssen wir dieses Resultat aus unseren Beobachtungen entnehmen — die Fähigkeit der Kerne sich zu vereinigen. Bei der faserigen Differenzierung ist nun folgendes von Wichtigkeit. Anfänglich verhalten sich beide Kerne verschieden, so daß man lange Zeit Spermakern und Eikern unterscheiden kann; der letztere durchläuft wahrscheinlich konstant das Fächerstadium, das Stadium einer einpoligen Faseranordnung (Taf. V, Fig. 17, Taf. VII, Fig. 17—19), auf dem von einem Punkt die achromatischen Fäden radial ausstrahlen, während die chromatischen Teile an ihren Enden angebracht sind. Der Kern wird dann allmählich 4 polig, indem die chromatischen Schlingen einen zentralen Haufen bilden, die Spindelfasern dagegen von 4 Punkten aus divergierend an und in diesen Haufen hineintreten (Taf V, Fig. 13, 18, 19; Taf. VII, Fig. 22 u. 23).

Der Spermakern wandelt sich zu analogen Figuren um, nur daß er kompakter bleibt. Der Fächerform ließe sich das Stadium zur Seite setzen, wo am Körper des Spermakerns ein achromatischer stielartiger Aufsatz angefügt ist (Taf. V, Fig. 16; Taf. VII, Fig. 1); der 4poligen Anordnung muß die Ordenssternform verglichen werden. Denn auch hier haben wir eine zentrale wenn auch viel gedrungenere Anhäufung von Chromatin, welcher 4, häufig auch nur 3 Kegel von Spindelfasern aufsitzen (Taf. V, Fig. 12, 18, 19 sp.; Taf. VII, Fig. 16, 18, 25 etc.). Wir glauben, daß diese Unterschiede, so interessant sie an und für sich sind, keine grössere Bedeutung besitzen. Sie hängen damit zusammen, daß der Eikern sich schon lange im Eiplasma befindet und durch Aufnahme von Flüssigkeit in eine Blase umgewandelt hat, in welcher die Kernteile zu einem Netz auseinandergelegt sind. Obwohl nun auch der Spermakern sich mit Kernsaft imbibiert hat, so ist seine Masse doch nicht in gleichem Maße gelockert. Wir sind fest überzeugt, daß bei der Chloralisierung von Eiern, in denen vermöge der verlangsamten Art der Befruchtung der Spermakern ein retikuliertes Bläschen und dadurch dem Eikern ähnlich geworden ist, die Unterschiede schwinden werden. Wahrscheinlich wird dann auch der Vorsprung schwinden, welchen der Eikern nament-

lich bei der dritten Serie vor dem Spermakern in der faserigen Differenzierung gewonnen hat, und sie werden dann beide gleichzeitig das Stadium des Rosettenkerns erreichen.

Unter dem Namen „Rosettenkerne“ haben wir Kernfiguren beschrieben, bei denen das Chromatin eine Umlagerung von den zentralen Partien an die Kernpole erfahren hat (Taf. V, Fig. 22; Taf. VII, Fig. 26—31). Die achromatischen Teile sind dabei im Verhältniß zu früheren Stadien weniger verändert; nach wie vor divergiren die Fasern von den einzelnen Polen, um einen benachbarten oder einen opponierten Pol zu erreichen. Den Namen haben wir daher auch mit Rücksicht auf die Anordnung des Chromatins gewählt, weil dasselbe aus kleinen Stäbchen besteht, welche um jeden Pol in Form einer Rosette angeordnet sind.

Auffallend ist auf diesem Stadium die Anzahl der Kernpole. Dieselbe beträgt nicht immer, wie es auf dem früheren Stadium die Regel ist, 4, sondern kann kleiner oder auch größer sein. Außer 4poligen giebt es 3, 5 und 6polige Rosettenkerne. Im ersteren Fall ist 1 Pol offenbar rückgebildet worden, in den beiden letzteren sind 2 Pole neu entstanden. Diese Unterschiede hängen wahrscheinlich mit der geringeren oder größeren Verlangsamung zusammen, welche unter dem Einfluß des Chlorals die Kernmetamorphose erfahren hat. Durch unsere Untersuchungen wissen wir, daß auch bei gewöhnlicher Zweiteilung des Kerns Tetrasterfiguren entstehen, wenn durch äußere Einflüsse der normale Verlauf des Prozesses behindert wird. Es ist das nicht ohne Interesse; denn wir können daraus entnehmen, daß die Kräfte, welche im Kern auf eine polare Differenzierung hinarbeiten, ununterbrochen thätig sind, auch wenn sie an einer Entfaltung nach außen (Spindelbildung) verhindert sind. Ob 3, 4 oder 6polige Kerne entstehen, hängt davon ab, auf welchem Zustand innerer Veränderung dem Kern die Möglichkeit gegeben wird, die faserige Umwandlung zu erleiden. Dieser Moment kann eintreten, wo der Kern noch nicht vollkommen zur Vierteilung vorbereitet ist. Dann wird durch Anlage von 4 Polen der Versuch einer solchen gemacht, im weiteren Verlauf aber erlahmt gleichsam die Tendenz und es entstehen — um gleich auf unsere Fälle die Nutzanwendung zu machen — die 3 oder 2poligen Rosettenkerne; oder der Moment ist später eingetreten, dann bilden sich 5 oder sogar 6 Pole aus.

Insofern bei den Rosettenkernen eine Verlagerung des ursprünglich zentral angehäuften Chromatins an die Kernenden sich

vollzogen hat, lassen sie sich als Teilungsfiguren deuten; die Chromatinrosetten an den Polen sind dann den Seitenplatten bei der normalen Kernteilung zu vergleichen, die mediane Anhäufung des Chromatins, welche vorausgeht, wäre dann eine äußerst unregelmäßig entwickelte Mittelplatte. Vielleicht gelingt es auch, Spaltung der Stäbchen der Mittelplatte nachzuweisen und so die Übereinstimmung mit gewöhnlicher Kernteilung noch klarer darzuthun.

Immerhin sind die Unterschiede zur normalen Kernteilung schon um diese Zeit nicht unbedeutend; ganz abgesehen davon, daß eine größere Polanzahl vorhanden ist, haben auch die achromatischen Fäden nie eine so reguläre Anordnung. Man vergleiche nur die bei Polyspermie entstehenden Tetrasterfiguren (Taf. III, Fig. 16 u. 21; Taf. V, Fig. 3) und man wird ebenfalls finden, daß die größere Zahl der Kernecken nicht den einzigen Unterschied ausmacht.

Die Unterschiede zur normalen Teilung werden im Verlauf noch deutlicher, insofern zwar eine Bildung von Tochterkernen eintritt, der ganze Prozeß aber durch Verschmelzung der Teilstücke wieder rückgängig gemacht wird (Taf. VI, Fig. 3, 4, 8, 12, 13, 15, 5). Dafür daß die Teilstücke nicht zu weiterer Entwicklung befähigt sind, sondern sich wieder vereinigen, kann man die Chloralbehandlung nicht verantwortlich machen. Wenn 3 Stunden verflossen sind, sehen wir in anderen Fällen, daß die Eier und ihre Kerne sich so weit erholt haben, daß eine wenn auch etwas pathologische Teilung möglich ist. Auch stehen die Kernumwandlungen nicht ohne jede Analogie. Bei den Infusorien z. B. teilen sich vielfach Haupt- und Nebenkerne ebenfalls in Teilstücke, welche nach einiger Zeit wiederum verschmelzen. Es müssen somit andere Ursachen den Ausschlag geben und diese erblicken wir darin, daß Eikerne und Spermakerne getrennte Kerne mit unvollkommenen Eigenschaften sind. Was die Befruchtung leisten soll, eine Ausstattung der Kerne mit allen zum Zellenleben nötigen Eigenschaften, ist eben unterblieben.

Diesen Punkt im Auge behaltend kehren wir nun wieder zur Frage zurück, ob die Fälle der Serie 4, in denen Ei- und Spermakerne sich zur Zeit der Chloraleinwirkung schon aneinander gelegt hatten, eine normale Befruchtung repräsentieren (Taf. VIII, Fig. 12—15). Wir glauben die Frage verneinen zu sollen, weil die Umbildungen des scheinbar einheitlichen Kerns dieselben sind, wie die Umbildungen der getrennten Geschlechtskerne. Entschei-

dend sind die Endstadien. Wir erhalten einen rosettenförmigen Kern, welcher so viel Ecken hat, wie sonst Spermakern und Eikern zusammen genommen, als wäre er durch eine Aneinanderlagerung beider gebildet (Taf. VIII, Fig. 6, 7, 18, 19, 21, 22). Wir haben ganz dieselbe Figur erhalten, wenn die faserig differenzierten Geschlechtskerne erst später zusammentreten. Bei der Teilung ergiebt sich, daß der Kern nicht die Qualitäten zu einer normalen Fortentwicklung besessen hat. Denn alle Kernstücke verschmelzen nach einiger Zeit von neuem (Taf. VIII, Fig. 25, 26, 27; Taf. IX, Fig. 4—9). Und so sprechen wir uns dahin aus, daß eine einfache Aneinanderlagerung der Kerne nicht für die Befruchtung ausreicht, sondern eine Durchdringung beider Substanzen erforderlich ist. Indem Chloral die Fähigkeit besitzt, auch da, wo die Kerne schon fest aneinander gelagert sind, die weitere Durchdringung beider Substanzen zu verhindern, hebt es auch in vorgerückten Fällen die Befruchtung auf.

Es wäre nun erwünscht, die Richtigkeit dieser Ansicht weiter experimentell zu prüfen. Man müßte noch einige spätere Serien (20, 25 u. 30 Minuten nach der Besamung) anfertigen; bei einer derselben müßte gerade der Moment der gänzlich vollzogenen Befruchtung getroffen sein, ohne daß die Vorbereitung zur Teilung schon erkennbar wäre. Wahrscheinlich würde dann der Kern ganz andere Bilder liefern. Leider haben wir zur Prüfung dieser Frage kein Material und müssen den Entscheid derselben ebenfalls auf später vertagen.

Bei Erwägung aller Beobachtungen, welche die Umbildung der isolierten und der vereinigten Geschlechtskerne betreffen, sind wir zum Resultat gekommen, daß nur dann, wenn die Substanzen von Ei- und Spermakern sich ganz durchdringen, Kerne entstehen, welche mit allen für die weitere Entwicklung nötigen Lebenseigenschaften ausgerüstet sind, daß aber dieser Satz insoweit einer Einschränkung bedarf, als auch ohne Vereinigung die Kerne gewisse Eigenschaften gewinnen, die ihnen ursprünglich fehlten. Es wird dies sofort klar, wenn wir die Kerne der Geschlechtszellen vergleichen in den Fällen, wo eine Vermischung der Sexualprodukte unterblieben ist, und in denjenigen, wo eine Besamung ohne darauf folgende Vereinigung der Kerne stattgefunden hat. Der Kern der unbesamten Eizelle bleibt auch bei

langem Liegen ein Kernbläschen; es ist gar nicht anzunehmen, daß durch die Einwirkung des Chlorals darin ein Wandel herbeigeführt werden würde, wenn wir auch die experimentelle Prüfung dieser Frage, welche ja leicht auszuführen ist, zu einem sicheren Entscheid für notwendig halten. Die Kerne der Spermatozoen bleiben, wie wir durch vielfache Versuche wissen, unter allen Umständen, auch bei Chloralisierung unverändert. Dagegen erhalten Eikern und Spermakern die Eigenschaft, ein jeder für sich getrennt sich faserig zu differenzieren und achromatische Fäden und chromatische Schleifen zu bilden, wenn Ei und Samenzellen miteinander vereinigt werden.

Daher lohnt es sich die Ursachen zu untersuchen, welche die Umstimmung der Kerne herbeiführen. Wenn der Eikern die Fähigkeit zur faserigen Differenzierung und eine wenn auch unvollkommene Teilfähigkeit nur im befruchteten Eiplasma gewinnt, so kann zweierlei dazu die Veranlassung sein, entweder die Veränderung des Eiplasmas selbst, welche durch die Vermischung mit Substanzen des Spermakörpers oder durch den thatsächlich nachweisbaren Stoffaustausch zwischen Protoplasma und Spermakern herbeigeführt wird, oder es ist irgend eine Art Fernwirkung, welche der Spermakern auf den Eikern ausübt. Wir haben kein Mittel, diese Frage nach der einen oder anderen Seite direkt zu entscheiden, da es wohl kaum möglich sein wird, eine Befruchtung so zu bewerkstelligen, daß nur die accessorischen Bestandteile des Spermatozoons ohne den Spermakern bei der Befruchtung eindringen.

Um die Veränderungen des Spermakerns zu erklären, stehen uns ebenfalls 2 Möglichkeiten zu Gebote: entweder ist es ein vom Eikern ausgehender Einfluß, oder der Einfluß der veränderten Umgebung, mit andern Worten der Einfluß des Eiplasmas. Im vorliegenden Fall können wir nun die erstere Möglichkeit ausschließen; durch Schütteln von Eiern kann man Bruchstücke ablösen, welche keinen Kern enthalten, in welche aber die Spermatozoen eindringen und sich zu Spindeln umbilden (Taf. IV, Fig. 15 u. 18). Daraus geht mit Sicherheit das Eine hervor, daß das Eiplasma allein ausreicht, um den Spermakernen die Fähigkeit zur Spindelbildung zu verleihen. Daß die Art der Umwandlung eine andere ist, daß namentlich keine Rosettenkerne entstehen, wäre aus der mangelnden Einwirkung des Chlorals leicht verständlich; es wäre aber auch denkbar, daß das

Plasma in den abgelösten Stücken ein anderes ist als in dem Ei mit Eikern. Man berücksichtige, daß ja dieser in Umbildung begriffen ist, daß dadurch fortdauernd eine Wechselwirkung mit dem Protoplasma unterhalten wird, vermöge deren dasselbe jedenfalls noch weitere Veränderungen erfährt. Wir haben allen Grund anzunehmen, daß solche Veränderungen beständig vor sich gehen und daß das Protoplasma während aller der geschilderten Veränderungen zu keiner Zeit das nämliche bleibt. Um diese Auffassung noch mehr zu befestigen, verweisen wir auf die höchst interessanten gelegentlichen Beobachtungen, die wir in bezug auf das Eindringen von Spermatozoen in unreife Eier gemacht haben. Die äußeren Bedingungen waren in allen diesen Fällen die gleichen (Chloralbehandlung); aber wie ganz verschieden das Verhalten der Spermatozoen? Bei Eiern mit Keimbläschen gar keine Veränderung, keine Reaktion von seiten des Protoplasma's des Eies; wenn die Richtungsspindel angelegt ist, bleiben die Köpfe der Spermatozoen unverändert, aber die Strahlung des Plasma's ist schwach ausgeprägt (Taf. IX, Fig. 2). Erst nach der Bildung des ersten Richtungskörpers fängt der Stoffaustausch zwischen Spermakern und Eiplasma an, ohne daß aber dabei eine faserige Umbildung vorkäme. Die Ei- und Spermakerne bleiben Bläschen (Taf. IX, Fig. 1).

Wie in so vielen Fällen so werden wir auch hier wieder dazu geführt in den lebenden Substanzen eine Komplikation der Vorgänge anzunehmen, welche jeder mechanischen Erklärung spottet. Damit soll nun keineswegs gesagt sein, daß wir überhaupt nicht versuchen sollen, allmählich eine mechanische Erklärung der Lebensvorgänge anzustreben und vorzubereiten; nur werden wir uns mit wenigem bescheiden und schon uns zufrieden geben müssen, wenn es gelingt, einen komplizierten Lebensvorgang in seine einzelnen Componenten aufzulösen. Auch im Folgenden soll nichts anderes angestrebt werden, wenn wir nun noch zum Schluß die Frage aufwerfen, welche Kräfte im Ei thätig sind, um bei normaler Befruchtung das Zusammentreffen von Ei- und Spermakern herbeizuführen.

Da durch Chloralwirkung die Befruchtung aufgehoben wird, muß diese chemische Substanz die Fähigkeit besitzen, vorübergehend die treibenden Kräfte zu beseitigen. Über ihre Wirkungsweise können wir uns mit Bestimmtheit dahin äußern, daß eine Lähmung des Protoplasma's eintritt. Die Eizelle verliert vorüber-

gehend die Fähigkeit der Teilung; die Strahlungen, welche höchstwahrscheinlich auch Kontraktionserscheinungen sind, hören auf, die Spermatozoen verlieren ihre Beweglichkeit. Alles das macht es sehr wahrscheinlich, daß die Kontraktilität des Protoplasma für das Zusammentreffen der Teile von großer Bedeutung ist. Wir stellen uns die Verhältnisse folgendermaßen vor. Im normal funktionierenden Ei erzeugt das Spermatozoon einen Reiz und löst dadurch eine Kontraktion aus, welche zur Folge hat, daß die im Protoplasma eingebetteten Körper, Ei- und Spermakern, durch eine konzentrische Bewegung nach ein und demselben Punkt transportiert werden.

Man könnte dieser Erklärung den Einwand machen, daß damit noch nicht verständlich sei, warum eine Annäherung der Kerne auch dann unterbleibt, wenn die Chloralwirkung vorüber ist und die Kontraktilität des Eies von neuem erwacht. Allein dann sind die Bedingungen durchaus andere; dann wirken beide Kerne, ein jeder mit mehreren Ecken, als Reizzentren. Anstatt daß nur der Spermakern Ausgangspunkt einer einfachen Strahlungsfigur ist, sind solche sowohl an seinen Polen wie an denen des Eikerns in größerer Zahl entwickelt; ja in einiger Entfernung von den Kernen frei im Protoplasma können Strahlungen auftreten.

Die Annahme, daß das Protoplasma eine Lähmung erfahren hat, reicht zur Erklärung für das Unterbleiben der Befruchtung nicht aus in den Fällen, wo Ei- und Spermakerne bei einander liegen; denn dann hat ja das Protoplasma seine Rolle ausgespielt. Wenn auch nicht in gleichem Maße, so muß durch Chloral auch die Substanz des Kernes eine Lähmung erfahren. Das würde mit den Erfahrungen stimmen, welche wir über Chloralwirkung bei Teilung gesammelt haben, wo ja auch die Weiterentwicklung des Kerns unterbleibt. Immerhin ist die Lähmung des Kerns nicht so langdauernd; das Protoplasma ist noch wie tot und unbeweglich, wenn im Kerne schon Veränderungen beginnen, wie die Vakuolisierung und später auch die faserige und chromatische Umbildung.

Wir haben bis jetzt die Fälle betrachtet, wo die Besamung unter normalen Verhältnissen erfolgt war und nur der weitere Fortgang der Befruchtung eine Störung erfahren hatte. In das Kapitel, welches die Veränderung der inneren Befruchtung behandelt, gehören aber auch die Erscheinungen, welche eintreten, wenn viele Spermakerne in das Plasma der Eizelle aufgenommen werden. Auch dann begegnen wir interessanten Bildern, welche in

den Mechanismus der Befruchtungsvorgänge uns manchen Einblick gestatten.

Wenn wir zunächst uns über das Schicksal des Eikerns orientieren, so sind 3 Fälle möglich und von uns auch direkt beobachtet worden: 1. Der Eikern kopuliert nur mit 1 Spermakern; bei der Teilung bildet er dann eine einfache Spindel. 2. Der Eikern kopuliert mit 2 und mehr Spermakernen und erzeugt 4- und mehrpolige karyokinetische Figuren (Taf. III, Fig. 1—4). 3. Der Eikern bleibt für sich und nimmt namentlich durch Flüssigkeitsaufnahme rasch an Größe zu (Taf. IV, Fig. 2) Der letztgenannte Fall tritt um so häufiger ein, je bedeutender die Zahl der eingedrungenen Spermatozoen ist. Von vornherein hätte man wohl das Gegenteil erwarten sollen; wenn viele Spermakerne vorhanden sind, so wären die Aussichten, daß beiderlei Kerne zusammentreffen, günstiger als bei Monospermie, vorausgesetzt, daß das Zusammentreffen von mehr zufälligen Momenten herbeigeführt würde. Von diesem Gesichtspunkt aus gewinnt die Beobachtung sehr an Bedeutung, da sie uns erkennen läßt, daß die Vereinigung der Geschlechtskerne von streng geregelten Prozessen abhängt und daß die gesetzmäßige Verkettung dieser Vorgänge unter anderem auch bei Polyspermie gelöst ist.

Auch die Annahme, daß eine direkte Anziehung von Kern zu Kern vorliegt, erscheint ausgeschlossen, denn auch hierfür würde hochgradige Polyspermie günstige Bedingungen liefern, weil unter vielen Spermakernen einige, vermöge größerer Nähe, in günstigere Lage zum Eikern kommen müssen.

Dagegen erblicken wir in der behinderten Vereinigung der Kerne einen neuen Beweis für die Ansicht, daß die normale Erledigung der Befruchtung durch eine gesetzmäßig verlaufende Kontraktion des Plasma's herbeigeführt wird, eine Kontraktion, welche Eikern und Spermakern im Mittelpunkt der Kontraktionsbewegung zusammentreibt. Es ist selbstverständlich, daß die Vorbedingungen hierfür nur gegeben sind, wenn ein einziger einheitlich wirkender Reizerreger in das Ei eingeführt wird, daß dagegen die Aussichten um so ungünstiger werden müssen und dem Zufall bei der Vereinigung der Kerne ein um so weiterer Spielraum eingeräumt sein muß, je mehr Spermakerne im Ei vorhanden sind.

Bei der Polyspermie kommt noch eine zweite Abnormität zur Beobachtung, welche in gleichem Sinn gedeutet werden muß. Während bei normaler Befruchtung der Furchungskern und demgemäß auch die Furchungsspindel

eine zentrale Stellung annimmt, liegen dieselben bei Polyspermie fast ausnahmslos exzentrisch. Namentlich, wenn nur ein Spermatozoon mit dem Eikern kopuliert hat und die Befruchtung, soweit es sich um Vereinigung der Kerne handelt, möglichst normal verlaufen ist, scheint eine periphere Lage der Spindel die Regel zu sein. Unregelmäßigkeit der Kontraktionsbewegung infolge zahlreicher Reizerreger ist auch hier wohl die naturgemäßeste Erklärung. Die Unregelmäßigkeit wird sich mindern, je mehr Spermakerne in den Eikern aufgenommen werden, weil dann seine Wichtigkeit als Kraftzentrum sowohl absolut durch Vermehrung seiner Masse, als auch relativ durch Verminderung konkurrierender Faktoren zunehmen wird.

Dementsprechend liegen die aus vielbefruchteten Furchungskernen hervorgehenden karyokinetischen Figuren mehr oder minder zentral.

Wir nehmen hier die Gelegenheit wahr, auf die exzentrische Lage der Spindel aufmerksam zu machen, welche auch zu beobachten ist, wenn Eier vor der Befruchtung erwärmt werden. War die Wärmeeinwirkung nicht allzu stark, so dringt meist nur ein Spermatozoon ein; es kann der Spermakern auch mit dem Eikern verschmelzen. Trotzdem bleiben Furchungskern und Furchungsspindel exzentrisch, weil die Kontraktilität des Protoplasma durch Wärme gelähmt wird.

Gehen wir nun zur Vereinigung der Kerne selbst über, so haben wir mit Sicherheit feststellen können, daß zwei bis drei Spermakerne mit dem Eikern verschmelzen. Von vornherein muß man schon erwarten, daß die Spermakerne nicht auf einmal dem Eikern einverleibt worden sind, sondern sich ihm nach und nach angefügt haben. Die Beobachtung giebt uns hierfür Beweise an die Hand. Die Substanz von 1—2 Spermakernen kann dem Retikulum des Eikernes schon fast vollkommen eingefügt sein, wenn andere erst eine oberflächliche Anlagerung erzielt haben. Die Fähigkeit des Eikernes, Spermakerne in sich aufzunehmen, scheint somit eine bedeutende zu sein und fortzudauern, auch wenn schon eine oder mehrere Kopulationen stattgefunden haben.

Vielfach spricht man bei der Befruchtung von dem Ausgleich geschlechtlicher Differenz und denkt dabei an die Verhältnisse chemischer Verbindungen, wo ein Ausgleich d. h. Neutralisierung eintritt, wenn Säuren und Alkalien vereinigt werden. Das scheint nun nach dem Obigen eine schlechte Analogie zu sein, da die

Affinitäten des Eikernes zur Substanz des Spermakernes nicht vermindert werden, wenn er männliche Kernsubstanz in sich aufgenommen hat.

Bei den von uns erzielten Polyspermieen ist noch von Wichtigkeit das Schicksal der Spermakerne, welche nicht mit dem Eikern sich vereinigen. Diese erleiden die faserige Differenzierung und gehen in kleine Spindelchen über, welche sich nur durch ihre geringere Grösse von regulären Furchungsspindeln unterscheiden, im weiteren Verlauf sich auch wie diese teilen. Was aus den Teilprodukten wird, bedarf genauerer Untersuchung.

Wir begegnen hier auf's neue der Eigenschaft des Spermakerns, im Ei seine Teilungsfähigkeit wiederzugewinnen, wenn er vom weiblichen Kern getrennt gehalten wird; wir haben oben schon auseinandergesetzt, warum wir annehmen müssen, daß für die Veränderung allein das Plasma des reifen Eies maßgebend ist; ebenso haben wir schon die einzelnen Möglichkeiten erörtert, welche herangezogen werden können, um zu erklären, weshalb der Spermakern in vielen Fällen zu einer Spindel wird, während er in anderen Fällen (bei Behinderung der inneren Befruchtung durch Chloral) eine vierpolige Figur erzeugt, so daß wir nicht nötig haben, darauf zurückzukommen.

Spermaspindeln können sich mit dem in Teilung begriffenen Furchungskern nachträglich vereinigen, indem sie mit einem Ende in einen der Pole desselben eintreten. Prinzipiell ist dieser Vorgang derselbe. als wenn die vierpoligen Kerne, welche entstehen, wenn Eikern und Spermakern durch Chloral an der Vereinigung verhindert werden, durch Aneinanderlagerung sich zu einer sechs- oder siebenpoligen Figur kombinieren. Man kann das nicht als eine nachträgliche Befruchtung auffassen, denn von den beiden teilweise vereinigten Kernen kommen jedesmal nur die einander zugewandten Enden zu der für das Wesen der Befruchtung nötigen innigen Durchdringung, während die anderen Enden getrennt bleiben.

Vierter Abschnitt.

Abänderung der Furchungserscheinungen.

Den Furchungsprozeß haben wir bei unseren Experimenten in dreifacher Weise verändert: 1. indem wir die Eier nach der Befruchtung mit Reagentien behandelten, 2. indem wir die Eier polysperm befruchteten, 3. indem wir das Zustandekommen der Befruchtung verhinderten. Wir haben dabei die auffallende Wahrnehmung gemacht, daß bei der ersten und zweiten Behandlungsweise sehr viel ähnliche Bilder entstehen, welche wir an erster Stelle besprechen wollen.

Manche der von uns angewandten Mittel haben auf den Verlauf der Furchung so gut wie gar keinen Einfluß, entweder weil sie durch die Dotterhaut am Eindringen behindert sind, oder, was das Wahrscheinlichere ist, weil sie die für den Furchungsprozeß wichtigen Eigenschaften des Eies nicht verändern. So scheinen Morphium, Strychnin, Nikotin etc. nur insofern zu wirken, als sie im allgemeinen schädlich sind und die Lebensfähigkeit des Eies herabsetzen.

Dagegen sind Chinin und Chloral für uns von großer Wichtigkeit, da beide nicht allein den Furchungsprozeß verzögern, sondern sogar bewirken, daß vorbereitende Kern- und Dotterveränderungen wieder rückgängig gemacht werden. Die Unterschiede zwischen beiden Reagentien sind von keiner prinzipiellen Bedeutung, so daß wir sie hier unter Hinweis auf den speziellen Teil unberücksichtigt lassen können.

Wenn der Furchungskern schon die Form der Spindel angenommen hat und der Chloral- oder Chininwirkung unterliegt, so verliert er seine faserige Beschaffenheit und wird ein Haufen kleiner Bläschen, wie sie auch bei der Kernteilung durch Umwandlung der Chromatinteilchen entstehen. Die Bläschen verschmelzen zu einem einheitlichen Kern, welcher wesentlich größer ist als der Furchungskern. Wenn nun die Eizelle sich erholt, beginnt auch wieder die unterbrochene Kernteilung (Taf. V, Fig. 1—5 und Fig. 6—11); nur entstehen jetzt an 4 ungefähr gleich weit voneinander entfernten Punkten der Oberfläche Strahlungen und im weiteren Verlauf 4 Spindeln, welche so im Viereck angeordnet sind, daß je zwei Enden benachbarter Spindeln

im Mittelpunkt einer Strahlung zusammentreffen. Dazu kann noch eine fünfte diagonal gestellte Spindel kommen, was es mit sich bringt, daß zwei gegenüberliegende Strahlungen je 3 Spindelenden enthalten (Fig. 3). Andererseits kann aber auch eine von den 4 typischen Spindeln verlagert sein, die 3 anderen schließen dann zu einem Dreieck zusammen (Fig. 1), die 4. Spindel beginnt mit einem Ende an einer Spitze des Dreiecks und ragt mit dem andern Ende in den Dotter hinein. Wenn es nunmehr zur Teilung kommt, entstehen in allen Fällen 4 Kerne, ein Zeichen, daß jene Variationen des Prozesses von untergeordneter Bedeutung sind. Die 4 Kerne teilen sich im weiteren Verlauf durch regelmäßig erfolgende Spindelbildung weiter. Nur das Protoplasma verhält sich lange Zeit über pathologisch. Bei Chinin weniger als bei Chloral ist es gelähmt und kann infolgedessen den Veränderungen des Kerns nicht folgen. Gewöhnlich werden die Teilungen unvollständig.

Aus der Reihe der mitgeteilten Erscheinungen ist für uns das Wichtigste, daß der Kern in seinen Umgestaltungen aufgehalten wird und sich wesentlich verspätet teilt; in der Zwischenzeit hat er sich aber durch Substanzaufnahme vergrößert, wodurch es ihm ermöglicht wird, sich direkt in 4 Stücke zu teilen. Der gesamte Entwicklungsprozeß würde somit nicht verlangsamt werden, wenn nicht durch die Reagentienbehandlung das Protoplasma dauernd geschädigt und das Ineinandergreifen der Kern- und Protoplasmaveränderungen gestört worden wäre.

Während der normalen Furchungsstadien finden am Kern 2 Vorgänge statt, eine Zunahme an Masse (Wachstum) und die karyokinetischen Prozesse (Metamorphose). Sie laufen parallel und in gleichem Rhythmus nebeneinander her. Chinin und Chloral stören nur die Karyokinese, während die Substanzaufnahme daneben unbehindert sich vollzieht; schon früher haben wir darauf aufmerksam gemacht, daß ein Kern gezwungen werden kann zu wachsen, ohne sich zu teilen, daß in dieser Hinsicht kein enger Zusammenhang zwischen beiden Prozessen besteht; um so auffallender ist es, daß die Teilung vom Wachstum beeinflußt wird, indem eine bestimmte Größenzunahme des Kerns direkte Vierteilungen veranlaßt.

Ähnliche Kernveränderungen, wie wir sie durch Chinin und Chloral herbeigeführt haben, treten auch bei Polyspermie ein. Mag die Vereinigung des Eikerns mit 2 Spermakernen durch

längeres Liegen, durch Behandlung mit Chinin, Chloral, Nikotin, Strychnin etc. eingetreten sein, stets bildet sich der Kern direkt zum Tetraster um; auch die soeben erwähnten Modifikationen des Tetrasters kommen vor; es kann eine diagonale Spindel noch hinzutreten oder es kann eine Spindel mit einem Ende ausscheiden worauf die übrigen zu einem Dreieck zusammenschließen. In allen diesen Fällen sind 4 Kerne und 4 meist gut von einander getrennte Furchungskugeln das Produkt der ersten Teilung.

Neue aber nach gleichem Prinzip aufgebaute Kernfiguren entstehen, wenn mehr als 2 Spermakerne zum Eikern geschlagen werden. Die Zahl der Kernpole nimmt ganz bedeutend zu, wahrscheinlich im allgemeinen in einem gewissen Verhältnis zur Zahl der zur Vereinigung gelangten Spermakerne. Es entstehen Kernfiguren mit 7—19 Spindeln und 5—8 Polen. Die Vierteilung wird durch unregelmäßige Teilungen in 3, 6, 8 Stücke oder endlich in viele Stücke ersetzt. Die Teilung verliert ihren normalen Charakter auch insofern, als die Teilstücke lange Zeit durch Brücken untereinander verbunden bleiben oder sich überhaupt nicht vollkommen voneinander trennen.

Da in allen Fällen eine Schädigung der Eizelle durch Reagentien oder mechanische Eingriffe der Polyspermie vorangegangen ist, so könnte man zweifelhaft sein, inwieweit die Schädlichkeiten für die eigentümliche Art der Kernteilung verantwortlich gemacht werden müssen, wenn nicht 2 Momente klar beweisen, daß mindestens in vielen Fällen die Polyspermie allein genügt, um die wichtigen Erscheinungen hervorzurufen.

1. Bei Erzeugung von Polyspermie durch Morphium, Strychnin, Nikotin, also Reagentien, welche den Teilungsprozeß an und für sich gar nicht oder fast gar nicht beeinflussen, treten Tetraster und Polyasterfiguren auf, welche nicht aus Reagentienwirkung, sondern nur aus Vielbefruchtung erklärt werden können.

2. Von Wichtigkeit ist der Zeitpunkt, in dem die Vierteilung eintritt. Bei doppelt befruchteten Eiern tritt die Vierteilung ein, wo andere normal befruchtete Eier sich zweiteilen; sie ist also nicht verzögert, wie es sein müßte, wenn die Anwendung von Reagentien Ursache wäre.

Beide Momente zusammengenommen beweisen unzweifelhaft, daß die Doppelbefruchtung mit Notwendigkeit zur Vierteilung führt.

Da das Eindringen von 2 Spermatozoen in das Ei schon

wiederholt vermutungsweise als Ursache der Zwillingsbildung angesehen worden ist, so liegt es nah, die direkte Vierteilung als ersten Anfang einer Zwillingsbildung zu deuten. Dieser Idee nachgehend, haben wir versucht, ob sich vielleicht die Vierteilung und die daran anschließenden weiteren Furchungen bei Doppelbefruchtung von den entsprechenden Vorgängen bei chloralisierten, monospermen Eiern unterscheiden lassen. Es könnte ja durch die Anordnung der Furchungskugeln der Beweis beigebracht werden, daß eine Doppelanlage im Ei vorhanden ist. Trotz wiederholter Versuche sind unsere Bemühungen resultatlos geblieben. Auch liegt zunächst wenigstens eine andere Möglichkeit der Erklärung näher. Durch das Eindringen von 2 Spermakernen ist der Eikern in einen Zustand versetzt, den er bei Chloralbehandlung ebenfalls erreicht; er hat bedeutend an Masse zugenommen und einen Umfang gewonnen, den er dort wesentlich später und auf anderem Wege, durch Ernährung vom Protoplasma aus, erreicht hat; es wäre wohl denkbar, daß eine gewisse Größenzunahme des Kerns allein schon ausreicht Vierteilung zu erzeugen, gleichgültig ob dieselbe durch abnormes Wachstum oder durch Aufnahme eines zweiten Spermatozoon veranlaßt wurde.

Wir wollen hiermit nicht sagen, daß einem jeden Wachstum des Kerns dieser Einfluß auf die Teilung zukommt. Bekanntlich vergrößern sich manche Kerne, wie das Keimbläschen des Eies zu abnormer Größe und verlieren dabei jede Teilfähigkeit. Man wird daher zu der Annahme gezwungen, daß beim Wachstum des Kerns eine bestimmte Konstitution, vielleicht ein bestimmtes Mischungsverhältnis der verschiedenartigen Kernsubstanzen gewahrt bleiben muß.

Da wir auf die Frage der Zwillingsbildungen geführt worden sind, wollen wir gleich zusammenstellen, was wir hierüber bei Beobachtung der Weiterentwicklung der polyspermen Eier ermittelt haben. Während unseres Meeresaufenthalts haben wir dieser zuerst von Fol angeregten Frage ganz besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Wir haben Tausende von Larven aus überfruchteten Eiern gezüchtet und auf dem Gastrula- und Pluteusstadium untersucht, da voraussichtlich um diese Zeit Zwillingsbildungen am besten hätten erkannt werden müssen. Allein unsere Ausbeute war eine ganz verschwindende, wir haben einige wenige Larven mit doppelter Gastrulaeinstülpung und einige wenige Plutei mit doppelter Spitze aufgefunden. Die geringe, höchstens ungefähr zehn betragende

Zahl von Doppelgastrulae steht in gar keinem Verhältnis zu den Tausenden von einfachen Gastrulae, welche wir aus überfruchteten Eiern gezüchtet haben, sodaß man sie keinenfalls als Beweise für die Ansicht, daß Doppelbefruchtung Doppelmißbildungen verursacht, ausnutzen kann. Immerhin möchten wir auch nicht die Theorie dadurch für widerlegt halten. Da wir vom Seeigel keine Doppelmißbildungen kennen, wäre es wohl möglich, daß diese Tiere ungünstige Organisationsbedingungen besitzen. Es könnten ja gleichwohl zwei Anlagen vorhanden gewesen sein, von denen aber nur eine sich entwickelt, die andere mit jenen wenigen Ausnahmen sich rückgebildet hätte. Wir wollen daher später noch einmal auf die Frage zurückkommen und dann mit Tieren experimentieren, welche ebenso günstige Eier wie die Seeigel haben, bei denen aber das Vorkommen von Doppelmißbildungen schon festgestellt ist.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 297

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1887

Band/Volume: NF_13

Autor(en)/Author(s): Hertwig Oscar [Wilhelm Aug.], Hertwig Wilhelm Karl Theodor Ritter von

Artikel/Article: Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einflufs äufserer Agentien. 477-510