

# Ueber Furchung befruchteter Seeigeleier ohne Beteiligung des Spermakerns.

Von

**Ernst Teichmann.**

Hierzu Tafel VII—X.

Durch die Arbeiten von RICHARD HERTWIG (10), T. H. MORGAN (14, 15) und J. LOEB (11, 12, 13) schien eine abermalige Untersuchung der Befunde erwünscht, von denen BOVERI (1) im Jahre 1888 unter dem Titel Ueber partielle Befruchtung Mitteilung gemacht hat. Es sei zunächst daran erinnert, um was es sich handelt: Als bei Eiern von *Echinus microtuberculatus*, die 14 Stunden in nicht erneutem Seewasser gelegen hatten, künstliche Besamung mit Spermatozoen vorgenommen wurde, die so lange mit 0,05 Proz. Kalilauge behandelt worden waren, bis nur noch ein kleiner Teil von ihnen beweglich war, zeigte es sich, daß nur ganz wenig Eier normal befruchtet waren; in etwa die Hälfte waren mehrere Spermatozoen eingedrungen; die übrigen waren zwar monosperm befruchtet, aber der Spermakern verhielt sich in einer von der normalen abweichenden Weise. Er vereinigte sich nämlich nicht mit dem Eikern. „Dieser teilt sich vielmehr allein, und das Ei furcht sich in der normalen Weise; der Spermakern gelangt in eine der beiden Furchungszellen. Diese teilen sich abermals . . . es entstehen 4 vollkommen regulär gebildete Blastomeren, und der Spermakern findet sich jetzt in einer von diesen Zellen. In der Mehrzahl der Präparate tritt er jetzt in die Entwicklung ein. Er ist während der bisherigen Furchung allmählich größer geworden und besitzt auf dem erreichten Stadium den Bau eines typischen ruhenden Kerns. In diesem Zustande legt er sich an den Kern seiner Furchungszelle an und verschmilzt mit diesem, worauf die in normaler Weise auftretende äquatoriale Furche die 4 Blastomeren in 8 zerlegt“ (a. a. O., S. 65f.). Weiter als bis zu diesem Stadium sind die Einzelheiten der Entwicklung nicht mit Sicherheit verfolgt worden. Doch konnte konstatiert werden, daß sich solche Eier bis zum Blastulastadium normal weiter entwickeln.

Es war also eine Lähmung des Spermakerns eingetreten, ohne daß dadurch die Entwicklung des Eies irgendwie gestört worden wäre. Aber die Lähmung erstreckte sich nur auf gewisse Teile des Spermatozoons; dieses „greift trotz seiner scheinbaren Inaktivität schon im ungefurchten Ei in den Entwicklungsgang ein“. Die Pole der entstehenden karyokinetischen Figur stammen nämlich in ihrem „wesentlich aktiven“ Teil vom Spermatozoon ab. Die Strahlung, die bald nach dem Eindringen um den Spermakopf entsteht und die normaler Weise mit dem Spermakern zusammen gegen den Eikern rückt, löste sich bei den mit Kalilauge behandelten Spermatozoon vom Kerne los und legte sich, während jener zurückblieb, allein an den Eikern an, um hier die Pole der Furchungsspindel zu erzeugen.

Hiermit schien eine Bestätigung dessen gegeben zu sein, was BOVERI schon früher ausgesprochen hatte, daß nämlich „die befruchtende Wirkung des Spermatozoons höchst wahrscheinlich auf nichts anderem beruhe, als auf der Einführung dieses achromatischen Bestandteils (Centrosoma), daß dagegen die Vereinigung, ja selbst die gleichzeitige Anwesenheit der beiden Geschlechtskerne für die Erreichung der Teilungsfähigkeit ohne Belang sei“ (a. a. O., p. 69). Es war zwar in diesen Eiern auch ein Spermakern vorhanden, aber da er alle bei der normalen Entwicklung bethätigten Eigenschaften vermissen ließ, so durfte gesagt werden, „daß dieser gelähmte Kern auf die im Ei sich abspielenden Vorgänge ohne Einfluß ist. Und wenn wir dann weiterhin sehen, daß auch jene Furchungszellen, welche nicht den geringsten Teil der väterlichen Kernsubstanz erhalten haben, sich dennoch ganz ebenso zu teilen vermögen wie jene, welche den ganzen Spermakern oder dessen Derivate in sich bergen, so scheint mir damit ein fast vollgiltiger Beweis für die Entbehrlichkeit des Spermakerns erbracht und der Schluß gerechtfertigt zu sein, daß dieser Kern schon im Ei fehlen könnte, ohne daß die durch die Einführung des Spermacentrosoma bedingte Teilungsfähigkeit durch diesen Mangel beeinträchtigt würde. Jedenfalls ist so viel gewiß, daß die beschriebenen Eier nicht als partiell befruchtete bezeichnet werden dürfen, sondern daß sie ebenso total befruchtet sind, wie die normalen“ (a. a. O., p. 69 f.).

Angesichts der anfangs erwähnten Arbeiten mußte sich nun aber die Frage erheben, ob nicht doch vielleicht der eben beschriebene Vorgang durch die Wirkung eines Ovocentrums bedingt sei, wie solches bei den R. HERTWIG'schen und zum Teil wenigstens auch bei MORGAN's Versuchen eine Rolle spielt und dessen Auf-

treten in den ohne Befruchtung sich zu Plutei entwickelnden Seeigeleiern LOEB's a priori anzunehmen ist (BOVERI 5, p. 15; ders. 7, p. 11). Da nämlich der Spermakern durch die ihm zu teil gewordene chemische Behandlung so stark angegriffen worden ist, daß er unter Umständen erst im Achtzellenstadium aus seinem passiven Verhalten heraustritt, so wäre es an sich nicht unmöglich, daß es nur des Eindringens des Spermakopfes in das Ei bedurft hätte, um durch diesen Reiz Strahlungen auszulösen, die im übrigen ihren Grund in dem Vorhandensein eines Eicentrosoms hätten. Es läge dann eine ähnliche Erscheinung vor, wie sie H. E. ZIEGLER (16) beschrieben hat: das befruchtete Seeigelei wurde durch einen Wasserstrom so gegen einen Baumwollfaden gedrängt, daß es durch ihn in zwei Stücke geteilt wurde. Diese standen zunächst noch in Verbindung miteinander; das eine enthielt den Eikern, das andere den Spermakern. Dem eingedrungenen Spermatozoon war aber durch den Faden der Weg zum Eikern versperrt. Trotzdem trat auch am Eikern eine Strahlung auf. Da nun die Spermacentrosomen in dem Stück, das den Spermakern enthielt, mit diesem eine karyokinetische Figur bildeten, so läßt sich jene als das durch den Reiz des eingedrungenen Spermatozoons zur Aktivität gebrachte Ovocentrum betrachten. Allerdings hatte diese Strahlung nicht die Kraft, einen wirklichen Furchungsprozeß zum Ablauf zu bringen; der Kern wurde zwar mehreremale aufgelöst und neugebildet, der Zellkörper rundete sich auch in der Umgebung der Centren ab, aber die Bildung einer zweipoligen Figur und die Teilung unterblieb. — Diese Beobachtung ZIEGLER's wurde durch einen von BOVERI (6, p. 5) angestellten Versuch bestätigt: frisch befruchtete Seeigeleier wurden durch Schütteln fragmentiert. Dabei erreignete es sich häufig, daß eines der Bruchstücke lediglich den Eikern enthielt. Oft drang in solche Stücke nochmals ein Spermatozoon ein. Geschah dies nicht, so vergrößerte sich der Eikern, löste sich auf und erschien wieder. Er verhielt sich also ähnlich wie bei dem ZIEGLER'schen Versuch, und es muß angenommen werden, daß er durch das eingedrungene, aber gleich darauf wieder von ihm getrennte Spermatozoon zu diesem Verhalten veranlaßt worden ist. Aber auch diese Eibruchstücke fürchten sich nicht<sup>1)</sup>.

1) Neuerdings hat BOVERI mitgeteilt, daß sich solche Eibruchstücke sogar teilen können. Er beobachtete eines, welches es bis zum Vierzellenstadium brachte. (Das Problem der Befruchtung. Jena, G. Fischer, 1902, p. 45.)

Dennoch ist es sehr wohl möglich, daß auch wirkliche Teilungen mit Hilfe des Ovocentrums zustande kommen. RICHARD HERTWIG hat solche bei unbefruchteten Seeigeleiern, die er mit 0,1 Proz. Strychnin behandelt hatte, wenn auch selten beobachtet (10, p. 44) und sie als echte Zellteilungen, die durch typische Karyokinese des Kerns eingeleitet werden, erkannt (10, p. 62). Wenn man hiermit die LOEB'schen Versuche zusammenhält, die einen normalen Ablauf der ohne Spermacentrosomen eingeleiteten Teilung voraussetzen, so ergibt sich eine Stufenfolge des Wirkungsgrades der Ovocentren, die immerhin an die Möglichkeit denken läßt, es möchten die im Anfang geschilderten Vorgänge auf die gleiche Ursache zurückzuführen sein<sup>1)</sup>.

Natürlich kann dieser Einwand gegenüber den Beobachtungen an lebenden Eiern, wie sie der eingangs erwähnten Mitteilung BOVERI's zu Grunde lagen, nicht erhoben werden. Ueber die Herkunft der Strahlungen vom Spermatozoon konnte dabei kein Zweifel obwalten. Da jedoch nach den besprochenen neuen Ergebnissen ein dokumentarischer Beweis für die Richtigkeit des Beobachteten durch eine Serie von Abbildungen wünschenswert schien, hat mich Herr Professor BOVERI aufgefordert, sein konserviertes Material einer genaueren Durchsicht zu unterziehen. Aus den vorhandenen Präparaten, die zur Ergänzung der Beobachtungen am lebenden Objekt angefertigt worden waren, hatte BOVERI nur 2 Abbildungen veröffentlicht zu dem Zwecke, die Zahl der Chromosomen des Eikerns zu bestimmen. Nun aber sollte eine Rekonstruktion des ganzen Vorganges versucht werden. Leider stellte sich dabei heraus, daß gerade die frühesten Stadien in den Präparaten äußerst selten sind. Die Zustände der Strahlungen, die bei diesen zu beobachten waren, entsprachen zwar so vollkommen denen der normalen Befruchtung, daß, wie meine Abbildungen lehren werden, schon danach an einer vollen Uebereinstimmung der Vorgänge kein Zweifel bestehen konnte. Eine lückenlose Folge von Stadien war aus dem vorhandenen Material aber nicht zu gewinnen. Um diesen Mangel auszugleichen, wurden

---

1) Diese Abhandlung war schon in Druck gegeben, als die *Experimental Studies in Cytology* von E. B. WILSON (*Arch. f. Entwicklungsmechanik*, XII, 4 und XIII, 3) erschienen. Ich muß es mir daher leider versagen, auf die dort mitgeteilten wichtigen Beobachtungen einzugehen, kann das aber um so eher thun, als ich eben jetzt mit Untersuchungen beschäftigt bin, die mich veranlassen werden, WILSON's Arbeit eingehend zu berücksichtigen.

Dyspermien mit in die Untersuchung gezogen. In ihnen bot sich ein einfaches Kriterium für die Herkunft der Strahlungen dar: finden sich in dysperm befruchteten Eiern regelmäßig zwei Doppelstrahlungen, so muß angenommen werden, daß sie auf die beiden eingedrungenen Spermatozoen zurückgehen. Und wenn die Strahlungen dyspermer Eier von Spermacentrosomen herrühren, so ist nicht einzusehen, warum sich die Strahlungen monospermer Eier anders verhalten sollten.

Eine andere Eigenschaft der Präparate hat eine Beeinträchtigung der Abbildungen zur Folge gehabt: die Eier sind in toto mit Boraxkarmin gefärbt und in Kanadabalsam eingebettet. Dadurch ist es natürlich unmöglich geworden, sie zu drehen. Sie mußten also in der Lage, in der sie nun einmal waren, gezeichnet werden, selbst wenn die so gewonnenen Bilder nicht in jeder Beziehung die wünschenswerte Deutlichkeit und Klarheit zeigten. — Ferner sei erwähnt, daß die Färbung nicht immer gestattete, die chromatischen Verhältnisse mit voller Sicherheit festzustellen; daher ist nicht versucht worden, die Chromosomen ihrer Zahl nach in jedem einzelnen Falle genau wiederzugeben. — Schließlich muß darauf hingewiesen werden, daß die Eier in ihrem Umfange nicht unerhebliche Unterschiede aufweisen. Das erklärt sich daraus, daß manche von ihnen durch das lange Liegen im Kanadabalsam unter dem Deckglas — die Präparate entstammen dem Winter 1887 auf 1888 — stark gepreßt worden sind. — Auf Besonderheiten der zu dem Experiment benutzten Geschlechtsprodukte wird im Laufe der Untersuchung noch einzugehen sein.

## Spezieller Teil.

Es soll nun zunächst beschrieben werden, was sich über die Vorgänge bei monospermer Befruchtung hat ermitteln lassen; daran sei eine Schilderung dessen angeschlossen, was sich aus der Untersuchung von Dyspermien ergeben hat; schließlich sollen noch einige besondere Fälle einer Betrachtung unterzogen werden.

### I. Monosperme Befruchtung.

So frühe Stadien wie das in Fig. 1 abgebildete sind in den vorhandenen Präparaten äußerst selten<sup>1)</sup>. Meistens findet sich

1) In dieser und anderen Figuren finden sich mehrere Kerne. Dieselben stammen vom Eikern ab. Auf diese Erscheinung wird an anderer Stelle ausführlicher eingegangen werden.

die Strahlung am Eikern, und auch der Spermakern liegt in größerer oder geringerer Nähe desselben. Nicht selten aber kommt es vor, daß der Spermakern mehr in der Peripherie zurückbleibt (Fig. 2, 4—6). Er ist dann meistens um wenig größer geworden und es hat sich ein heller Hof um ihn gebildet (Fig. 4, 5, 6). In anderen Fällen wiederum behält er sein ursprüngliches Aussehen fast ganz und nimmt nur etwas an Größe zu (Fig. 2, 3). Bedeutungsvoll ist dabei zweierlei: zuerst das Verhältnis des Spermakerns zu den Strahlungen; es ist sozusagen lockerer geworden, als es normalerweise sein müßte; aber ganz gelöst ist es nie. Denn die Strahlungen entfernen sich zwar vom Spermakern, meistens lange bevor sie am Eikern ankommen, teilen sich unterwegs und rücken unter Umständen schon ein gutes Stück auseinander (Fig. 3), aber sie geben ihre Beziehung zum Spermakern nie ganz auf, im ungünstigsten Falle liegt er im Bereiche ihrer Ausläufer (Fig. 6). Sodann zweitens: für das weitere Geschick des Spermakerns ist seine Lage zur künftigen Furche entscheidend. Er kann entweder in deren Ebene hineingeraten: das würde voraussichtlich eintreten, wenn er wie in Fig. 3 zwischen den Tochterstrahlungen mitten inne liegt; rücken diese bis zur Gegenüberstellung am Eikern auseinander, so wird der Spermakern diesem noch etwas genähert. Löst sich nun der Eikern auf und bildet sich die Aequatorialplatte, so wird der Spermakern in deren Ebene seinen Platz finden (Fig. 7, 12, 13). Oder aber der Spermakern befindet sich außerhalb der Ebene der künftigen Furche, so daß er mit deren Mittelpunkt einen Winkel bildet, der sich einem Rechten nähert. Würden sich z. B. die Tochterstrahlungen der Fig. 6 voneinander bis zur Opposition entfernt haben, so würde der Spermakern im Bereiche der ihm nächsten Strahlung liegen und sich etwa so zur Aequatorialplatte einstellen wie in der Abbildung, die BOVERI (3, Fig. 53 a) gegeben hat oder wie es Fig. 10 dieser Abhandlung zeigt.

Inzwischen hat sich der Eikern mit den beiden Tochterstrahlungen zur ersten Furchungsspindel umgebildet. Die Aequatorialplatte besteht lediglich aus den chromatischen Elementen des Eikerns (vgl. a. a. O., Fig. 53 a und b). Sie verhält sich ganz normal: die Chromosomen teilen sich der Länge nach, die Teilstücke, an ihren Enden von Spindelfasern besetzt, rücken, den sich voneinander entfernenden Polen der Spindel folgend, auseinander. Die Tochterchromosomen nehmen im weiteren Verlaufe Bläschenform an, das Ei furcht sich, die Bläschen vereinigen sich, jede

Blastomere hat einen Kern erhalten, der nur vom Eikern her stammt, also nur mütterliches Chromatin enthält.

Der Spermakern beteiligt sich nicht an diesen Vorgängen. Liegt er außerhalb der Aequatorialplatte, so verändert er sein Aussehen überhaupt nicht. Er wird einfach von den Bewegungen der Strahlung, in deren Bereich er sich befindet, mitgenommen. So gelangt er in eine der beiden Blastomeren, ohne daß er eine auffallende Wandlung durchgemacht hätte (Fig. 10, 11, 17 und 18).

Etwas anders verhält er sich, wenn er in den Bereich der ersten Furchungsspindel zu liegen kommt. Zwar vereinigt er sich auch in diesem Falle in der Regel nicht mit dem Eikern, er geht ganz in die eine der beiden Blastomeren über<sup>1)</sup>. Allein sein Chromatin erfährt doch eine merkliche Auflockerung (Fig. 12 und 13). Wie groß aber der Widerstand ist, den er allen Einflüssen entgegensetzt, zeigen Fig. 13, 19 und 20: hier ist das Chromatin des Spermakerns weit auseinander gezogen, ja in mehrere Fetzen gerissen; es ist, als ob der Gegenpol sich mit aller Gewalt eines Stückes von ihm habe bemächtigen wollen; dennoch geht er ungeteilt in die eine Blastomere über. Daran kann nach Fig. 13 kein Zweifel sein. Denn die Pole sind hier schon weit auseinander gerückt, die Chromosomen sind im Bläschenzustand und die Zelle ist deutlich gestreckt. Das Auftreten der Furche steht also unmittelbar bevor; vom Spermakern ist aber auch nicht das kleinste Chromatinteilchen am Gegenpol zu bemerken. — Uebrigens konnte mehrfach beobachtet werden, daß ein Zerreißen des Spermakerns in zwei Hälften thatsächlich vorkommt. Es kann das natürlich nur dann eintreten, wenn die Wirkung der beiden Pole auf den Spermakern annähernd gleich ist. Wie gewaltsam dieser Prozeß verläuft, zeigt die beigegegebene Abbildung (Fig. 45). Der Spermakern ist stark zerfetzt, und vielleicht hat die einschneidende Furche mitgeholfen, die Zerteilung zu vollenden. Der ganz analoge Vorgang wurde auch im Vierzellenstadium gesehen.

Immerhin scheint die Auflockerung, die das Chromatin des Spermakerns in der ersten Furchungsspindel erfahren hat, seine

---

1) Es kommt allerdings vor, daß sich das Chromatin des Spermakerns mit dem des Eikerns in der ersten Furchungsspindel vereinigt, ohne daß eine vorherige Verschmelzung der beiden Kerne stattgefunden hätte. Obgleich ungewöhnlich, hat doch dieses Verhalten denselben Effekt wie das normale. Hierauf wird an anderer Stelle zurückzukommen sein.

Widerstandskraft gebrochen zu haben. In der neugebildeten Blastomere müssen Eikernderivat und Spermakern in nahe Berührung miteinander kommen. Ohne daß gerade eine Verschmelzung einzutreten braucht, wird doch das Chromatin beider Kerne bei der Vorbereitung zu der nächsten Teilung in der Aequatorialplatte vereinigt und gleichmäßig auf die beiden neuen Zellen verteilt werden. Das ergibt sich ungezwungen aus den 3 Stadien, die in Fig. 14—16 abgebildet sind. In Fig. 14 liegen Eikernderivat und Spermakern in der linken Zelle noch deutlich unterscheidbar dicht nebeneinander; auf jedem der beiden Kerne ist, näher ihrem breiteren Ende, eine kleine Strahlung vorhanden die nicht gezeichnet worden ist, um dem Bilde seine Deutlichkeit zu erhalten. Rücken diese Strahlungen noch ein wenig weiter auseinander, so haben sie die beiden Kerne zwischen sich gefaßt. Der Schritt bis zum Stadium der Fig. 15 ist nicht sehr groß: in beiden Blastomeren liegt die zweite Furchungsspindel mit eben sich bildenden Tochterplatten in Polansicht vor. Aber während die Pole der rechten Zelle nur spärlich Chromatin zwischen sich begreifen — offenbar nur die Hälfte der ihnen normalerweise zukommenden Chromosomen — ist solches in der linken Zelle sehr reichlich vorhanden. Leider war es nicht möglich, in diesem und ähnlichen Fällen eine sichere Bestimmung der Chromosomenzahl auszuführen. Es läßt sich nur Folgendes sagen: zu erwarten wären 18 Chromosomen, 9 vom Eikernderivat und 9 vom Spermakern. Nun scheint es aber, als ob diese Zahl manchmal nicht unerheblich überschritten würde. Vielleicht darf wenigstens vermutungsweise ausgesprochen werden, daß die Chromosomen des Spermakerns die einmal unterdrückte Teilung nachträglich vollziehen. Dann müßten sich in der zweiten Furchungsspindel 27 Chromosomen finden lassen, vorausgesetzt, daß die Normalchromosomenzahl der Geschlechtskerne 9 ist (BOVERI 3, p. 32). — Fig. 16 bedarf kaum einer weiteren Erklärung. Die Blastomere, deren Kern nur mütterliches Chromatin besitzt, hat sich geteilt; in der anderen sind die Tochterchromosomengruppen ziemlich weit auseinander gerückt. Hier scheint allerdings die Zahl der Chromosomen nicht über 18 in jeder Gruppe hinauszugehen. Vielleicht daß die unterdrückte Chromosomenteilung nicht in jedem Falle nachgeholt werden kann?

Nicht immer tritt der Spermakern schon im Zweizellenstadium in die Entwicklung ein. Es kommt vor, daß dies erst im Vierzellenstadium geschieht. Sein weiteres Verhalten ist dann dem

beschriebenen ganz analog. Wiederum ist es durch seine Lage zur Ebene der Furche bedingt, ob er für sich bleiben oder aber mit dem Eikerderivat vereinigt werden wird. Aus dem in Fig. 17 abgebildeten Falle wird er wahrscheinlich nicht nur in das Vierzellenstadium übergehen, sondern auch dieses noch überdauern, da er voraussichtlich auch dann noch nicht in der Furchungsspindel liegen und mit dem Eikerderivat in Berührung gekommen sein wird (Fig. 21). In der That hat BOVERI Fälle im Leben beobachtet, wo der Spermakern noch im Achtzellenstadium selbständig geblieben war (1, p. 66). — Wo dagegen der Spermakern beim Uebergang aus dem zweizelligen zum vierzelligen Stadium in die Furchungsspindel hineingezogen ist (Fig. 19 und 20), wird sein Chromatin aller Voraussicht nach bei der Vorbereitung zur folgenden Teilung in der Aequatorialplatte mit dem des Eikerderivats vereinigt. Fig. 22 schließt sich etwa an Fig. 19 und 20 an: der Spermakern ist zwar noch ganz in eine der 4 Zellen übergetreten, allein er ist in offener Umwandlung begriffen; nicht nur hat er bedeutend an Umfang zugenommen, auch sein Chromatin ist schon stark aufgelockert, sodaß es bei der nächsten, bereits eingeleiteten Teilung zweifellos mit dem des Eikerderivats auf die beiden entstehenden Zellen verteilt werden wird.

Es ist schon darauf hingewiesen worden, daß in den Präparaten die ersten Stadien nach dem Eindringen des Spermatozoons selten sind. Wären solche Fälle, wie die in Fig. 1 und 3 abgebildeten häufiger, so würde es genügen, die am Spermakopf auftretende Strahlung als Beweis dafür anzuführen, daß die sich später am Eikern findende von jener her stammt, vorausgesetzt, daß sich auch der Weg, den sie von ihrem ersten Auftreten bis zum Eintreffen am Eikern zurücklegt, und ihr Verhalten auf demselben verfolgen ließe. Da dies jedoch nur teilweise gelingt, sei hier eine Beschreibung des Verlaufes dyspermer Befruchtung angeschlossen, zumal da diese auch sonst noch einiges bietet, was von Interesse ist.

## II. Dysperme Befruchtung.

Zwei Spermatozoen, die ungefähr gleichzeitig in das Ei eingedrungen sind, verhalten sich im allgemeinen ebenso wie das Spermatozoon der monospermen Befruchtung. Auch hier liegen die Spermakerne immer im Bereiche einer Strahlung, bald näher ihrem Mittelpunkte, bald ferner von ihm.

Von Bedeutung ist die Beziehung der Strahlungen zum Eikern. Nicht selten kommt es vor, daß an ihm 4 Strahlungen auftreten. Sie sind auf 2 zurückzuführen, die ungefähr gleichzeitig am Eikern eingetroffen sind. Fig. 23 und 24 machen das deutlich: in Fig. 23 sind die beiden Mutterstrahlungen in die unmittelbare Nähe des Eikerns gelangt; die eine zeigt schon eine geringe Abflachung; sie ist auf der zweiten Abbildung am einen Pol weiter fortgeschritten, am anderen sind die beiden Tochterstrahlungen bereits deutlich unterscheidbar. Im weiteren Verlaufe würden also 4 Strahlungen entstehen und sich etwa in der Weise um den Eikern gruppieren, wie es Fig. 25 zeigt.

Die beiden Spermakerne können in der verschiedensten Weise zwischen den 4 Polen ihren Platz finden. Kommt einer nahe genug an den Eikern heran, so wird er unter Umständen mit diesem vereinigt (Fig. 26 und 27). Der so entstandene Furchungskern unterscheidet sich in seinem Verhalten nicht von einem normalen. Fig. 37 und 38 zeigen, wie sein Chromatin ganz regulär geteilt wird. Daß beide Spermakerne mit dem Eikern verschmelzen, ist nicht beobachtet worden. In den meisten Fällen bleiben beide Spermakerne selbständig. Dann ordnen sich die 4 Strahlungen so, daß 2 der Tochtercentrosomen zum Eikern in Beziehung treten, während die beiden anderen etwas entfernt im Protoplasma liegen. Sind also ursprünglich 2 Strahlungen  $a$  und  $b$  am Eikern vorhanden gewesen und hat sich  $a$  in  $a_1$  und  $a_2$ ,  $b$  in  $b_1$  und  $b_2$  geteilt, so nehmen nun z. B.  $a_1$  und  $b_1$  die Chromosomen des Eikerns zwischen sich,  $a_2$  und  $b_2$  bleiben dagegen unbeteiligt. Doch können auch 3 Pole zu dem Chromatin in Beziehung treten. Es wird das außer von der Lage der Centrosomen auch von der Menge des zur Verteilung gelangenden Chromatins abhängen (vgl. auch BOVERI 6, S. 8). In Fig. 22 ist das Chromatin des einen Spermakerns mit dem des Eikerns vereinigt worden. Die Chromosomen werden nun ganz unregelmäßig an 3 Pole verteilt und zwar so, daß die eine Hälfte derselben vollständig an den einen Pol gelangt, während die beiden anderen mit ungleichen Teilen der anderen Hälfte sich begnügen müssen. Die zuletzt erwähnten Pole stammen offenbar von demselben Centrosoma ab, da zwischen ihnen noch deutlich sichtbare Verbindungsfäden verlaufen. Dagegen scheint es nicht zur Bildung eines Astrosphärenquadrates zu kommen, wie dies bei Dyspermie gewöhnlich auftritt. Wenigstens sind Figuren von der Regelmäßigkeit, wie sie H. FOL und O. und R. HERTWIG gegeben haben, nicht gefunden worden (vergl. 8,

Tafel IV, Fig. 3a und 9, Tafel I, Fig. 6—8). Dementsprechend teilt sich auch das Ei nicht simultan in 4 Zellen, sondern nur in 2 (BOVERI 6, p. 17). Die Teilungsebene geht dabei durch die Aequatorialplatte des Eikerns, und es hängt von der Lage der Spermakerne ab, ob jede Blastomere außer dem Eikernderivat auch einen Spermakern erhält, oder ob beide Spermakerne in dieselbe Blastomere geraten, während die andere leer ausgeht. Des Näheren sei auf die Figg. 28, 29 und 30 verwiesen. Fig. 28 zeigt die typische Anordnung; Fig. 29 ein fortgeschritteneres Stadium, bei dem nur der Ort der Spermakerne ein anderer ist; in Fig. 30 endlich liegen beide Spermakerne nahe an der Aequatorialplatte des Eikerns. Tritt nun die Teilung ein, so wird im Falle der Fig. 28 und 29 jede Blastomere 1 Eikernderivat, 1 Spermakern und 2 Strahlungen erhalten. Diese letzteren müssen sich bei der Vorbereitung zur nächsten Teilung verdoppeln: in jeder Blastomere erscheinen 4 Strahlungen. Nehmen 2 das Derivat des Eikerns, die beiden anderen den Spermakern zwischen sich, so ergibt sich das Bild, welches durch Kombination der Fig. 32a und b entsteht. Dieses Bild ist in zwei zerlegt worden, weil sich die gegen das Innere hin liegenden Strahlungen zum Teil zudecken würden. Fig. 33 zeigt im wesentlichen dasselbe wie Fig. 32, nur ist in der unteren Blastomere das Chromatin des Spermakerns mit dem des Eikerns vereinigt worden; infolgedessen sind hier 2 leere Strahlungen vorhanden. Auch hier läßt die große Zahl der Chromosomen — es sind sicher mehr als 18 an jedem Pol — wenigstens daran denken, daß sich die Chromosomen des Spermakerns gerade so oft geteilt haben wie die des Eikerns, so daß also bei dieser Kernteilung jeder Kern 18 vom Spermakern und 9 vom Eikern stammende Chromosomen enthielte. In der unteren Blastomere ist die Unterscheidung zwischen Eikernderivat und Spermakern noch möglich: bei ersterem sind die Gruppen der Tochterchromosomen schon weit auseinander gerückt; hinter ihm ist der Spermakern erheblich in der Entwicklung zurück. — Dächte man sich das Fig. 30 abgebildete Ei bis zur Furchung fortgeschritten, so würde jede Blastomere 2 Strahlungen und 1 Eikernderivat erhalten, die Spermakerne würden aber vermutlich beide in die untere Blastomere gelangen.

Nicht immer treffen die Strahlungen der beiden Spermatozoen gleichzeitig am Eikern ein. Dann bildet die, welche den Eikern infolge seiner günstigeren Lage zuerst erreicht, mit ihm eine karyokinetische Figur, zu der sich der zugehörige Spermakern in

derselben Weise verhält, wie es oben bei der monospermen Befruchtung erörtert worden ist. Die zweite Strahlung gelangt überhaupt nicht bis an den Eikern: sie teilt sich unterwegs und bildet eine Spindel, in die der zugehörige Spermakern jedoch erst spät hineingezogen zu werden scheint. Das Verhalten der beiden Strahlungen in solchen Fällen ergibt sich aus Fig. 34—37. Ob die Vereinigung des Chromatins der beiden Kerne in der nächsten Teilung erfolgt oder nicht, wird auch hier wieder von der Lage des Spermakerns zum Eikern abhängen. — Für die Furchung der Zelle ist die Verteilung der Kernsubstanz ausschlaggebend. Denn nur zwischen Polen, die eine Spindel zwischen sich haben, tritt eine Furche auf. Nun sind in diesen Eiern stets 2 Spindeln vorhanden, sodaß man erwarten könnte, es würden 2 Furchen zu gleicher Zeit auftreten. Das ist aber nach allem, was sich über das Verhalten der Spermakerne hat feststellen lassen, ausgeschlossen. Das Chromatin der Spermakernspindel ist in allen Fällen in der Entwicklung bedeutend hinter dem des Eikerns zurück (Fig. 35—37). Die Beziehung zwischen den Polen und dem Chromatin des isolierten Spermakerns, die für die Teilung unerlässlich ist, unterbleibt vorläufig. Erst dann, wenn sich der isolierte Spermakern aufgelöst hat, kann diese Beziehung hergestellt werden, und damit die Bedingung für das Auftreten einer Furche zwischen seinen Polen geschaffen werden. Zu einer simultanen Vierteilung kann es also nicht kommen. Vielmehr wird die erste Furche durch die Äquatorialplatte des Eikerns, mag sich mit diesem ein Spermakern vereinigt haben oder nicht, hindurch gehen und das Ei in 2 Blastomeren zerteilen. Im Falle der Fig. 37 z. B. würde die erste Furchungsebene senkrecht durch die Spindel gehen, in der die Chromosomen des Eikerns mit denen des einen Spermakerns vereint liegen. Die Folge würde sein, daß die eine Zelle ein Centrosoma mit dem Derivat eines normalen Furchungskernes erhielte, die andere außerdem noch die Spermakernspindel. Ueber den weiteren Verlauf läßt sich nichts mit Sicherheit angeben.

Einen eigentümlichen Fall stellt Fig. 44 dar. Der Eikern befindet sich bereits in der Anaphase, die Chromosomen sind weit auseinandergerückt. Obgleich nun das Auftreten der Furche nicht mehr lange auf sich warten lassen kann, sind doch die Centrosomen offenbar erst vor kurzem mit ihrer Teilung fertig geworden. Am unteren Pol liegen sie noch ganz dicht zusammen, und auch am oberen haben sich die beiden Tochtercentrosomen noch nicht soweit voneinander entfernt, daß die zwischen ihnen verlaufenden

Fibrillen schon gestreckt wären. — Das Pendant hierzu in der monospermen Serie bildet der Fall Fig. 9. Der Eikern ist schon völlig aufgelöst, seine Chromosomen deutlich zu unterscheiden. Die Centrosomen dagegen sind erst auf dem Wege zur Oppositionsstellung, sie haben das Chromatin des Eikerns noch nicht in ihre Mitte genommen. — Mit dem normalen Verhalten verglichen, macht sich in beiden Fällen eine auffallende Beschleunigung der Metamorphose des Eikerns geltend: ohne daß die Centrosomen ihre endgiltige Stellung eingenommen haben, beginnt jener sich umzuwandeln. — An Fig. 44 ist auch zu sehen, wie die Chromatinverteilung zwischen mehreren Polen zustande kommen kann. Denkt man sich nämlich die beiden oberen Strahlungen noch näher aneinander gerückt, so würden sich die Fibrillen der bauchigen Spindel zwischen ihnen noch weiter nach unten, der Stelle zu, wo früher die Aequatorialplatte lag, ausbuchten. Dabei kommen sie mit den Chromosomen in Berührung und heften sich an ihnen fest. Wenn die Fibrillen dann selbständig werden und sich strecken, so liegen die Chromosomen derselben Seite teils im Bereiche der einen, teils in dem der anderen Strahlungen, wie es die Figur zeigt.

### III. Besondere Fälle.

Eine Reihe von Abbildungen zeigt Eier mit mehreren Eikernen (Fig. 1, 26, 38—40). Wie diese Kerne aus dem ursprünglichen Eikern hervorgegangen sind, darüber geben die Präparate keinerlei Aufschluß. Sie liegen manchmal weit auseinander (Fig. 26, 39), öfters zu Gruppen vereinigt (Fig. 1, 38). Den Strahlungen gegenüber verhalten sie sich genau so wie der normale Eikern. So zeigt Fig. 42 2 karyokinetische Figuren im ungefurchten Ei, jede mit einem Spermakern. Das Zustandekommen dieser Kombination erklärt sich durch die Annahme, daß 2 Eikerne vorhanden waren, auf deren jeden die Strahlung je eines der beiden eingedrungenen Spermatozoen traf. Denkt man sich in Fig. 39 den dritten Spermakern mit seiner Strahlung weg, so entsteht ein Bild, aus dem Fig. 42 direkt ableitbar ist. Man nehme nur an, daß sich jedes der beiden Centrosomen teilt und das Eikernderivat, an dem es liegt, zwischen seine Tochtercentrosomen nimmt. Es wären dann je 2 Pole mit einem Eikernderivat und einem Spermakern vorhanden, wie Fig. 42 zeigt. Fig. 43 giebt ein etwas fortgeschritteneres Stadium. Wenn es aus einer der vorigen

ähnlichen Kombination hervorgegangen ist, so muß die Anzahl der Chromosomen, die an je 2, bei derselben Spindel beteiligt gewesen Polen liegen, gleich sein. Das ist nach der Abbildung scheinbar nicht der Fall. Allein die Chromosomen sind, wenn sie Bläschenform angenommen haben, sehr schwer zu sehen; sie konnten daher nicht alle eingezeichnet werden. Man wird sich aber die fehlenden so ergänzen dürfen, daß die angegebene Bedingung erfüllt wird. Will man das nicht, so müßte man das Bild als aus einem Astrosphärenquadrat hervorgegangen betrachten. Da aber das Vorkommen eines solchen am Eikern sonst nicht konstatiert werden konnte und die Ableitung der Fig. 43 aus Fig. 42 nichts Gewalttätiges hat, möchte diese vorzuziehen sein. — Ziemlich eng gehören wohl auch Fig. 38 und 41 zusammen. Angenommen, die beiden größeren Kerne in Fig. 38 würden von 2 Tochterstrahlungen verschiedener Abstammung in die Mitte genommen; die beiden kleineren Kerne gerieten dagegen zwischen je 2 Schwesterstrahlungen, so würde eine ähnliche Chromatinverteilung zustande kommen, wie sie in Fig. 41 abgebildet ist. — Auffallend ist auch die verschiedene Größe der Kerne, so besonders in Fig. 26 und 40.

R. HERTWIG (10, p. 54) hat eine Erscheinung beschrieben, die eine gewisse Parallele zu der obigen bildet. Er fand bei Seeigeleiern, die 5 Stunden nach 3stündiger Strychninbehandlung abgetötet worden waren, zahlreiche homogene achromatische Kugeln von verschiedener Größe, denen Chromosomen angeklebt waren, den kleineren nur ein Chromosom, den größeren deren mehrere (vgl. R. HERTWIG's Fig. 57 und 58). Diese Kugeln konnten zu einer oder zwei Gruppen zusammengedrängt sein (HERTWIG's Fig. 58) und HERTWIG nimmt an, daß aus ihnen 1, 2 oder wenige achromatische Kugeln hervorgegangen sein könnten, in denen Chromosomen eingebettet sind (HERTWIG's Fig. 59 und 60). An einer anderen Stelle (10, p. 56) berichtet der Forscher, daß er die gleichen Umwandlungen, die durch Strychnisierung erzielt wurden, auch bei Eiern fand, die lange im Wasser gelegen hatten. Ein *Sphärechinus granularis* hatte während des Transportes abgelaicht, und an diesen Eiern fanden sich dieselben Veränderungen, die an solchen beobachtet worden waren, welche 30 Minuten mit Strychnin behandelt und nach 50 Minuten abgetötet worden waren. Vergleicht man damit die oben mitgeteilten Befunde, so liegt es nahe, die Mehrkernigkeit hier auf ähnliche Ursachen wie dort zurückzuführen. Die Eier hatten 14 Stunden in nicht erneuertem

Seewasser gelegen. Nun wäre allerdings nach der Berechnung HERTWIG's eine viel längere Zeit nötig, um Veränderungen an den Eiern hervorzurufen. Allein es ist zu berücksichtigen, daß hier die verschiedensten Zufälligkeiten eine Rolle spielen können. Es sei nur auf Folgendes hingewiesen: Verdunstung und dadurch bewirkte größere Konzentration des Seewassers würde den Prozeß beschleunigen; frühes Abbläuen, wie es im HERTWIG'schen Fall wahrscheinlich ist (10. p. 56), würde offenbar eine Verzögerung bedingen. Es ist daher immerhin möglich, daß die HERTWIG'schen Befunde einen Weg weisen, auf dem man zur Erklärung der Mehrkernigkeit der oben beschriebenen Eier gelangen könnte. Freilich wich der Zustand, in dem sich die Kerne des vorliegenden Falles befanden, wesentlich von dem der HERTWIG'schen ab. Erstere unterschieden sich in nichts außer in ihrer Größe von dem einfach gebliebenen Eikern desselben Stadiums: von Chromosomen war nichts in ihnen zu sehen.

### Allgemeiner Teil.

Was immer an Strahlungen bei den beschriebenen Vorgängen zu sehen ist, muß auf Spermacentrosomen zurückgeführt werden. Wenn die Präparate bei monospermer Befruchtung einen Zweifel hierüber überhaupt zuließen, so ist er durch das Verhalten der Centrosomen bei Dyspermie völlig ausgeschlossen. Wo sollten die beiden Doppelstrahlungen herkommen, wenn nicht von den Centrosomen der beiden eingedrungenen Spermatozoen? Und wenn sich bei Trispermie (Fig. 52) 3 und bei Polyspermie überhaupt immer eine der Anzahl der eingedrungenen Spermatozoen proportionale Zahl von Strahlungen nachweisen läßt, so dürfte es kaum angängig sein, nach einer anderen Ursache für ihre Herkunft zu suchen. Es muß also auch als sicher angesehen werden, daß die Strahlungen in den monosperm befruchteten Eiern vom Spermacentrosoma herkommen. Als Bestätigung mag der Umstand gelten, daß sich in den seltenen Stadien unmittelbar nach dem Eindringen des Spermatozoons an diesem die entstehende, noch schwach ausgebildete Strahlung nachweisen ließ.

Es kann freilich auffallend erscheinen, daß sich zwischen dem Verhalten des Spermakerns und des Spermacentrosoms eine Diskrepanz ergibt, obgleich doch beide denselben Bedingungen unter-

worfen waren. Ohne an dieser Stelle auf eine Erklärung des Verhaltens des Spermakerns einzugehen, sei nur darauf hingewiesen, daß die Widerstandskraft des Centrosoms gegen chemische Einflüsse bedeutend sein muß. Das hat sich auch sonst gezeigt. O. und R. HERTWIG (9, p. 85 f.) haben befruchtete Seeigelleier mit 0,05-proz. Chininlösung behandelt und in verschiedenen Stadien abgetötet. Dabei ergab sich folgendes: hatte der Furchungskern schon die Form der Spindel angenommen, wenn er der Chininbehandlung unterworfen wurde, so ging er in einen Haufen von Bläschen über, die dann untereinander zu einem einheitlichen Kern verschmolzen, der wesentlich größer war als der Furchungskern. Wenn sich die Eizelle nach einiger Zeit erholt hatte, so begann auch die unterbrochene Kernteilung wieder; nur entstanden jetzt an 4 ungefähr gleich weit voneinander entfernten Punkten an der Oberfläche Strahlungen und im weiteren Verlaufe 4 Spindeln (9, p. 152 und Tafel III, Fig. 1—5). Dies wird so gedeutet, daß durch die Chininbehandlung die Karyokinese gestört werde, während sich die Substanzaufnahme seitens des Kernes ungehindert vollzieht. Für die hier in Betracht kommende Frage ist es von Wichtigkeit, daß die Strahlungen in doppelter Anzahl wieder erscheinen. Die Behandlung mit Chinin hatte offenbar im Verhalten der Centrosomen keine Aenderung hervorgerufen. Sie hatten sich ganz unabhängig von Kern- und Zellteilung verdoppelt und keinerlei Einbuße in ihrer Teilungsfähigkeit erlitten, während Protoplasma sowohl wie Kern von ihrem normalen Verhalten abwichen (vgl. hierzu BOVERI 2, p. 187 und 6, p. 11). Es sei im Anschluß hieran wenigstens die Vermutung ausgesprochen, auch die bei Choralbehandlung befruchteter Eier auftretenden Strahlungsfiguren möchten sich im allgemeinen ähnlich erklären lassen. O. und R. HERTWIG unterscheiden solche Strahlungen, die sich im Anschluß an die Kernpole entwickelt haben und solche, die scheinbar unabhängig vom Kern frei im Protoplasma liegen (9, S. 57). „Der Spermakern hat z. B. anfänglich nur 2 Strahlungen; dann findet man zweistrahlige Kerne, in deren Umkreis ferner noch eine Protoplasmastrahlung liegt, weiterhin dreistrahlige Kerne mit einer im Protoplasma liegenden vierten Strahlung (Tafel III, Fig. 19), endlich vierstrahlige Kerne“ (9, p. 58). Alle diese Strahlungen dürften sich unter den Gesichtspunkt bringen lassen, daß sie aus der Teilung der beiden ursprünglichen Centrosomen hervorgegangen sind. Diese muß durchaus nicht gleichen Schritt bei beiden halten: das eine Centrosom kann noch ganz einfach er-

scheinen, während sich das andere schon geteilt hat (vgl. Fig. 27 und 43). Auch die beschriebene Loslösung einer Strahlung von dem zugehörigen Kern ist durchaus nichts Ungewöhnliches; es kommt vor, daß Strahlungen weitab von ihrem Kern im Protoplasma liegen, ja daß sie überhaupt nicht zu ihm in Beziehung treten. So hat *BOVERI* von einem Fall berichtet, wo die gesamte Kernsubstanz in die eine Tochterzelle gelangt, während die andere nichts als ein Centrosom erhielt (6, p. 1, vgl. auch S. 8, Fig. 1; ferner Fig. 33 dieser Schrift). — Nach alledem lassen sich vielleicht jene von den Brüdern *HERTWIG* beschriebenen zwei-, drei- und vierstrahligen Figuren als verschiedene Momente des Teilungsprozesses der Centrosomen ansprechen. *MORGAN* (15, p. 522) hat zwar gemeint, diese multipolaren Figuren könnten auf künstliche Strahlungen zurückgeführt werden, die dann im weiteren Verlauf an der Entwicklung teilgenommen hätten. Allein das Verhalten der Centrosomen gegen Kalilauge läßt es wahrscheinlich erscheinen, daß die dabei gezeigte Widerstandsfähigkeit auch anderen Chemikalien gegenüber vorhält, daß also die oben versuchte Erklärung mehr für sich hat als die von *MORGAN* vermutungsweise ausgesprochene. Ueberhaupt dürfte es richtig sein, Strahlungen in befruchteten Eiern zunächst immer als Abkömmlinge der Spermocentrosomen zu betrachten. Denn die bisher bekannt gewordenen Versuche, die diesen Punkt berühren, scheinen dafür zu sprechen, daß die anderen Zellteilungsorgane in ihren Funktionen weit leichter alteriert werden können als gerade die Centrosomen. Insbesondere gelingt es verhältnismäßig leicht, Furchungen und Kernteilungen zu unterdrücken, ohne daß dabei auch die Teilungsfähigkeit der Centrosomen eine Einbuße erlitte, womit das Entstehen multipolarer Figuren unmittelbar gegeben ist (vgl. *BOVERI* 6, p. 46 f.). Erst wenn es nicht mehr möglich ist, Strahlungen auf Spermacentrosomen zurückzuführen, wird es angängig sein, auf Ovocentren und, wenn auch diese versagen, auf artifizielle Strahlungen zurückzugreifen. Für die ganze Frage aber wäre es von Wichtigkeit, festzustellen, wie sich Ovocentren und künstliche Strahlungen verhalten, wenn sie mit Spermacentrosomen in direkte Konkurrenz zu treten gezwungen würden. Ein erster Versuch in dieser Richtung ist von *MORGAN* (14) gemacht worden. Doch läßt sich aus dem, was er mitteilt, zu diesem Punkte nicht viel entnehmen.

Kann es mithin nicht auffallen, daß das Centrosoma des Spermatozoons trotz der Kalilaugenbehandlung aktionsfähig bleibt,

so ist nichts vorhanden, was seiner normalen Wirkungsweise entgegenstände. Eiprotoplasma wie Eikern sind seinem Einfluß durchaus zugänglich. So sehen wir denn auch, wie das Centrosoma eine Thätigkeit entfaltet, die in nichts von der abzuweichen scheint, die zu erwarten war: es tritt an den Eikern heran, teilt sich, die Schwestercentrosomen stellen sich einander gegenüber, es entsteht eine karyokinetische Figur, die sich nur dadurch von der gewöhnlichen unterscheidet, daß ihre Äquatorialplatte einzig aus mütterlichen Chromosomen gebildet wird. Es ist ganz offenbar, daß mit der Einführung des teilungsfähigen Spermacentrosomas die einzige Bedingung erfüllt ist, die dem Ei zur Furchung noch fehlte. Das geteilte Centrosoma liefert die beiden Pole, die für den normalen Ablauf der Furchung nötig sind. Der passive Spermakern bildet hierfür kein Hindernis, und auch das scheint von keiner Bedeutung zu sein, ob er früher oder später mit einem Abkömmling des Eikerns vereinigt wird.

Haben wir also unter Befruchtung diejenige gegenseitige Ergänzung von Ei- und Samenzelle zu verstehen, durch welche die Teilungsfähigkeit der ersten Embryonalzelle und ihrer Abkömmlinge hergestellt wird (4, p. 416), so muß dem BOVERI'schen Experiment die Bedeutung zukommen, die sein Urheber ihm beigelegt hat. Das Befruchtende am Spermatozoon ist das Centrosoma, der Spermakern dagegen könnte im Ei fehlen, ohne daß dadurch der normale Ablauf seiner Entwicklung irgendwie gestört würde (4, p. 428 f.).

Worin besteht nun der eigentliche Unterschied zwischen der beschriebenen und der normalen Entwicklung? Im normalen Verlauf der Befruchtung verschmelzen Ei- und Samenzelle, ihr Chromatin macht gemeinsam seine Umwandlung durch, es wird gemeinsam und zu gleichen Teilen auf die entstehenden Blastomeren verteilt. Hier aber kommt der Spermakern oft überhaupt nicht so weit, daß er mit dem Eikern verschmelzen könnte: er bleibt weitab von ihm liegen. Aber selbst wenn er in die Nähe des Eikerns gelangt, metamorphosiert er sich nicht und wird von der Karyokinese ausgeschlossen. Dies ist offenbar der springende Punkt: der Spermakern nimmt keinen Anteil an der Karyokinese der Embryonalzelle. Worin kann das seinen Grund haben?

Wir gehen von der Betrachtung derjenigen Fälle aus, wo der Spermakern in der Nähe des Eikerns liegt. Warum vollzieht sich die Verschmelzung der beiden Kerne nicht? Und ist das Unter-

bleiben derselben der Grund für den Ausschluß des Spermakerns von der Karyokinese? Man kann daran denken, daß der Spermakern verspätet am Eikern eingetroffen und deshalb von der Vereinigung mit ihm ausgeschlossen worden sei. Es ist in der That auch sonst für *Echinus microtuberculatus* beobachtet worden, daß die Geschlechtskerne getrennt bleiben. So hat BOVERI bei Eiern, die unter völlig normalen Verhältnissen besamt worden waren, stets einen geringen Prozentsatz gefunden, bei dem sich die beiden Geschlechtskerne selbständig umwandelten, ohne miteinander in Berührung zu treten (3, p. 33 f. und 54 f., Tafel III, Fig. 54 und 55). Allein diese Kerne verhielten sich im weiteren Verlauf nicht anders als ein normaler Furchungskern: es ging eine Aequatorialplatte aus ihnen hervor, und es ist nicht einzusehen, warum die weitere Entwicklung von der gewöhnlichen hätte abweichen sollen. Offenbar ist zwischen dieser Modalität und dem normalen Vorgang kein prinzipieller Unterschied. Sie beruht auf einer durch irgend welche Zufälligkeiten eingetretenen Verzögerung des Zusammentreffens der beiden Kerne: sie hatten den Zeitpunkt versäumt, in dem ihre Verschmelzung erfolgt wäre, daher blieben sie dauernd getrennt. Für den weiteren Verlauf der Entwicklung jedoch war dieses Verhalten von keiner Bedeutung.

Zweifellos kommt es nun auch in unserem Falle zu einer Verzögerung des Zusammentreffens von Ei- und Spermakern. In deren Folge unterbleibt die Verschmelzung. Aber dieser Umstand erweist sich hier von ebenso geringer Bedeutung wie bei dem normalen Eikern: auch hier kann der Spermakern trotz unterbliebener Verschmelzung unter Umständen noch in die erste Furchungsspindel hineingezogen und sein Chromatin metamorphosiert werden. Thatsächlich ist die BOVERI'sche Figur 54, auf die oben verwiesen wurde, einer Serie „partiell“ befruchteter Eier entnommen, und es kann kaum zweifelhaft sein, daß die Chromosomen des schon in Auflösung begriffenen Spermakerns in der Aequatorialplatte mit denen des Eikerns vereinigt werden würden. Die Verzögerung an sich modifiziert auch hier den Ablauf des Befruchtungsprozesses nicht wesentlich: sie verhindert zwar die Verschmelzung der beiden Geschlechtskerne; das bildet aber kein Hindernis dafür, daß sich ihr Chromatin selbständig metamorphosiert und dann zu regulärer Verteilung gelangt. Es genügt offenbar, daß der Spermakern in die Nähe des Eikerns kommt, um den normalen Verlauf der Befruchtung herbeizuführen.

Daß es wirklich die Nähe des Eikerns ist, die auf den Sperma-

kern einen so bedeutenden Einfluß ausübt, geht aus folgender Betrachtung hervor: Bei Spermakernen, die keinerlei chemische Behandlung durchgemacht haben, läuft der karyokinetische Prozeß langsamer ab, wenn sie für sich bleiben und nicht mit dem Eikern in Berührung kommen. Es sei zum Beweise hierfür auf die Abbildungen verwiesen, die O. und R. HERTWIG auf Tafel I, Fig. 17 und 18 geben. In beiden Fällen sind 3 Spermatozoen in das Ei gedrungen; in Fig. 17 sind alle 3 Spermakerne für sich geblieben, in Fig. 18 ist einer mit dem Eikern verschmolzen. Es ist nun auffällig, zu sehen, daß das Chromatin sämtlicher Spermaspindeln im Vergleich zu dem des Eikerns weit zurück ist. Und nicht nur im Vergleich zu dem des Eikerns: da, wo ein Spermakern mit dem Eikern in Berührung gekommen ist, wird dessen Chromatin zwar dieselbe Beschleunigung erteilt wie dem des Eikerns, die selbständigen Spermakerne dagegen bleiben auch hier zurück. Man wird hieraus den Schluß ziehen können, daß dieses Zurückbleiben nicht sowohl durch eine Abnormität bedingt ist, die im Spermakern selbst liegt, als vielmehr darin, daß gewisse Umstände ausbleiben, die der Entfaltung seines Chromatins günstig sind: die fehlende Berührung mit dem Eikern verursacht jenes Zurückbleiben. Und man darf noch einen Schritt weitergehen und sagen, daß hier wiederum in der Eikernflüssigkeit das ausschlaggebende Moment zu suchen ist. Sie ist es, die dem Chromatin des Spermakerns zur rascheren Entfaltung verhilft. Gelangt also der Spermakern nur so nahe an den Eikern heran, daß er an dessen Kernsaft Anteil erhält, so wird sein Chromatin regulär verteilt, auch wenn eine Verschmelzung der beiden Kerne nicht stattgefunden hat.

Eine wertvolle Bestätigung erhält diese Auffassung durch eine mir gemachte, persönliche Mitteilung Professor BOVERI's: der karyokinetische Prozeß in Eibruchstücken, die nichts vom Eikern, wohl aber einen Spermakern enthielten, zeigte gleichfalls eine auffällige Verzögerung. Hier liegen die Verhältnisse fast noch klarer als in dem HERTWIG'schen Falle. Denn während die Eier bei den HERTWIG'schen Versuchen 15 Minuten in 0,25-proz. Nikotinlösung gelegen hatten, sind hier sowohl Spermatozoon wie Protoplasma des Eibruchstückes chemisch durchaus unbeeinflusst geblieben. Man wird auch hier den Grund dafür, daß der karyokinetische Prozeß bei reinen Spermakernspindeln langsamer verläuft als bei Ei- und Furchungskernspindeln, darin suchen dürfen, daß bei jenen der beschleunigende Einfluß der Eikernflüssigkeit in Wegfall kommt.

Die eben beschriebenen Erscheinungen haben ihr Analogon in den Fällen von Dyspermie, wo es zur Bildung einer gesonderten Spermakernspindel kommt (Fig. 35 — 37). Der karyokinetische Prozeß ist da, wo der Eikern an ihm teilnimmt, immer weit vor dem des selbständigen Spermakerns voraus. Allein es ist doch ein höchst bemerkenswerter Unterschied vorhanden. Man ziehe einmal die Figg. 32a und b und 33 mit in die Betrachtung! Die Eikernderivate sind hier offenbar zum zweiten Male in die Karyokinese eingetreten. Die Spermakerne dagegen erleiden die erste Umwandlung. In Fig. 32a und b sind alle 4 Kerne etwa im gleichen Zustand, so daß es kaum zu entscheiden ist, welches die Eikernderivate und welches die Spermakerne sind. In diesem Falle sind die Spermakerne also um eine ganze Karyokinese hinter den Abkömmlingen des Eikerns zurück! In Fig. 33 vollends ist der Unterschied noch größer, wenn man die untere Blastomere ins Auge faßt: das Derivat des Eikerns befindet sich schon wieder in der Anaphase, der Spermakern aber hat noch nicht einmal eine Äquatorialplatte gebildet. Eine so bedeutende Verzögerung kann nicht einzig und allein darin begründet sein, daß jenen Spermakernen der beschleunigende Einfluß der Eikernflüssigkeit nicht zu gute gekommen ist. Hier muß ein Faktor mitgewirkt haben, der in den Spermakernen selbst liegt. Man wird angesichts dieser Thatsachen zu der Meinung kommen, daß die Spermakerne selbst eine Veränderung erfahren haben, die sie noch schwerfälliger macht, als sie normalerweise sind. Es läßt sich kaum umgehen, eine Art Lähmung derselben anzunehmen, die je nach der Einwirkung der Kalilauge länger oder kürzer anhält.

Durch diese Annahme wird es nun auch verständlich, daß der Spermakern bei monospermer Befruchtung unter Umständen so außerordentlich lange von der Karyokinese ausgeschlossen bleibt, trotzdem seiner Lage nach zu erwarten wäre, daß sein Chromatin mit dem des Eikerns vereinigt würde. So sehen wir ihn in Fig. 12, 13, 19 und 20 mitten in der Furchungsspindel liegen, und doch metamorphosiert er sich nicht, gelangt vielmehr ungeteilt in eine der entstehenden Blastomeren. Hier ist eben ein Hindernis vorhanden, das durch den Eikern bzw. dessen Kernsaft nicht gehoben werden kann. Wir werden es in einer „Lähmung“ des Spermachromatins zu erblicken haben. Und diese Lähmung scheint in einzelnen Fällen besonders hochgradig gewesen zu sein. Denn wenn man Spermakerne, wie die in Fig. 18 und 21 abgebildeten, betrachtet, so ist an ihnen ein äußerst geringer Unterschied gegen-

über so frühen Stadien zu bemerken, wie sie etwa Fig. 5 und 6 darstellen. Die Zeit, welche zur Ausbildung der beiden ersten Furchen nötig ist, hat nicht genügt, um den Spermakern seine Betäubung überwinden zu lassen.

Neben dieser durch den größeren oder geringeren Grad der chemischen Beeinflussung bedingten Lähmung des Spermakerns wird aber noch ein anderes Moment zu dem anormalen Verlauf des Befruchtungsvorganges beigetragen haben. Es ist schon darauf hingewiesen worden, daß die Eier selbst Erscheinungen zeigen, die auf eine nicht geringe Veränderung derselben hindeuten. Einmal ist es die oft hochgradige Polyspermie, die einen abnormen Zustand der Eier voraussetzt; dann aber läßt die beschriebene Mehrkernigkeit vermuten, daß die Eier vor der Besamung erhebliche Wandlungen durchgemacht haben. Was die Polyspermie betrifft, so kann gesagt werden, daß weitaus der größte Teil der Eier mehrfach befruchtet war. Unter 518 Eiern, die daraufhin untersucht wurden, fanden sich nur 136, d. i. 26,25 Proz., monosperme. Ueber den Grund der Entstehung mehrerer Eikerne ist eine Vermutung bereits ausgesprochen worden. Mag dieselbe zutreffen oder nicht, jedenfalls weisen beide Erscheinungen darauf hin, daß der Zustand der Eier im Augenblick der Besamung von dem gewöhnlichen abwich. Wenn sich nun auch nicht mit Sicherheit sagen läßt, wodurch die Veränderung der Eier hervorgerufen ist, so kann doch die Art, wie sie auf den Verlauf der Karyokinese eingewirkt haben könnte, mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit bestimmt werden. Eine Handhabe dazu bieten Fig. 9 und 44. An beiden Bildern muß es auffallen, wie weit der Kern vor den Centrosomen voraus ist. Während jener bereits in seiner Metamorphose weit fortgeschritten ist, sind die Centrosomen mit ihrer Teilung und Bewegung noch erheblich im Rückstande: ihre Stellung entspricht durchaus nicht der, die man nach dem Zustande des Chromatins erwarten sollte. Man vergleiche damit das Verhalten normaler Eier: wenn bei Dyspermie 2 Centrosomen gleichzeitig an das Ei gelangen, so entsteht ein Astrosphärenquadrat; die Centrosomen teilen sich zunächst, und erst wenn sie an den 4 Ecken des Quadrates angekommen sind, bildet sich der Furchungskern zur Aequatorialplatte um, an der nun jeder der Pole seinen Anteil erhält (9, Tafel I, Fig. 6—8). Hier aber ist die Chromatinverteilung schon vollendet, während sich die Schwestercentrosomen erst wenig voneinander entfernt haben. Es ist ersichtlich, daß der Eikern im Augenblick des Eintreffens der Centrosomen schon

derartig zur Teilung vorbereitet gewesen sein muß, daß sie sofort beginnen und ablaufen konnte. Ganz ähnliche Betrachtungen lassen sich für Fig. 9 durchführen: dem normalen Verhalten hätte es entsprochen, wenn das Chromatin des Eikerns mitten zwischen den Polen läge, und diese selbst etwa so weit voneinander abgerückt wären, wie es in Fig. 28 geschehen ist. Auch hier schiebt sich der Eikern auffallend früh zur Teilung an. Man wird diese Erscheinung als Ueberreife der Eier bezeichnen dürfen und in ihr ein zweites Moment zu erblicken haben, das zu dem abnormen Verlauf des Befruchtungsvorganges beigetragen hat. Denn es ist klar, daß dem Spermakern um so weniger Zeit zur Metamorphose bleibt, je weiter sich der Eikern umgewandelt hat. Ist dieser beim Eintreffen des Spermakerns schon weit vorgeschritten, so kann der Spermakern dadurch recht wohl von der Karyokinese ausgeschlossen werden. So scheint es dem lang ausgezogenen Spermakern in Fig. 44 in der That ergangen zu sein. Es macht ganz den Eindruck, als ob er, an sich zwar zur Metamorphose bereit, infolge des schnellen Verlaufes der Umwandlung des Eikerns nicht mehr mitgekommen wäre.

Man wird in der großen Bereitschaft des Eikerns zur Teilung vielleicht die Erklärung dafür finden dürfen, daß es so wenigen Spermakernen gelingt, in die erste Furchungsspindel einbezogen zu werden. Unter 136 monosperm befruchteten Eiern war es bei nur 15, d. i. etwa 11 Proz., sicher, daß das Chromatin des Spermakerns durch die Furchungsspindel auf die beiden ersten Blastomeren gleichmäßig verteilt wurde. Allein die extremen Fälle, wo der Spermakern auch das Zwei- und Vierzellenstadium überdauert, sind durch dieses Moment allein unmöglich erklärbar.

Es sei hier die Besprechung der auffallenden Erscheinung angeschlossen, daß die Blastomere, in der sich der Spermakern befindet, fast immer etwas in der Entwicklung hinter denen zurück ist, die nur Eikernderivate enthalten.

In Fig. 14 sehen wir in der linken Blastomere Eikernderivat und Spermakern im Ruhezustand dicht nebeneinander liegen, während in der rechten Zelle die neue Teilung bereits in vollem Gange ist. Aehnlich ist es in Fig. 16: die untere Blastomere hat sich schon wieder geteilt; die obere dagegen, in der Eikernderivat und Spermakern vereinigt worden sind, ist noch weit zurück. Beide Male ist also die Blastomere, die nur chromatische Substanz vom Eikern besitzt, vor der anderen voraus. Vielleicht erfordert die Vereinigung der beiden Kerne eine gewisse Zeit, so daß sich

die Zelle, in der keine Kernverschmelzung vor sich geht, infolgedessen schneller teilen kann. Doch wäre damit keine genügende Erklärung für die Verzögerung gegeben. Denn auch da, wo keine Verschmelzung des Spermakerns mit dem Eikerderivat eintritt, ist die Zelle mit Spermakern hinter der anderen zurück (Fig. 17 bis 20). Mag sein, daß ein gewisser zeitlicher Spielraum vorhanden ist, während dessen der Eikern oder sein Derivat auf die Vereinigung mit dem Spermakern warten kann. Ist diese Zeit verstrichen, ohne daß die Vereinigung stattgefunden hat, so müßte sich der Eikern oder sein Derivat allein teilen. Da für die Blastomere ohne Spermakern kein Grund zum Warten vorhanden wäre, so würde der Teilungsprozeß in ihr naturgemäß früher beginnen, sie würde ihrer Schwesterzelle einen Vorsprung abgewinnen.

Einer anderen Möglichkeit soll wenigstens gedacht werden. Wenn in der Blastomere mit Spermakern der Teilungsvorgang regelmäßig hinter dem der Blastomere ohne Spermakern zurückbleibt, so könnte man dies auch so deuten, als ob die größere Menge Chromatin in der einen Zelle eine Verlangsamung der Karyokinese selbst herbeiführte. An sich sind die beiden Kerne, die aus der ersten Teilung hervorgehen, völlig gleichwertig: jeder ist ein Derivat des Eikerns, und es ließe sich erwarten, daß sie sich auch gleichartig verhalten, also im selben Rhythmus teilen würden. Trotzdem bleibt die Zelle mit dem Spermakern stets hinter der anderen zurück: sie hat bei gleich großen vorhandenen Kräften eine größere Masse zu bewegen, infolgedessen vollziehen sich die Bewegungen langsamer. Der Unterschied zwischen dieser und der vorher angedeuteten Auffassung würde in folgendem liegen: bei der letzteren handelt es sich um eine Verzögerung des Beginns, bei ersterer um eine Verlangsamung des Verlaufes der Karyokinese in der Zelle, in welcher der Spermakern liegt.

Eine kurze Bemerkung verdient auch eine Erscheinung, die schon durch die Regelmäßigkeit, mit der sie auftritt, Beachtung heischt. In allen beschriebenen Fällen bewegt sich das Centrosoma viel weiter von seinem Spermakern fort, als dies sonst vorkommt. Nimmt man an, daß der Spermakern durch sein Centrosoma gegen den Eikern hin bewegt wird, so würde die Erscheinung vielleicht so zu deuten sein, daß der Zusammenhang zwischen Centrosoma und Spermakern durch die chemische Behandlung gelockert worden ist. Will man aber dem Spermakern eine Eigenbewegung zuschreiben, so würde sich das Zurückbleiben desselben aus der nämlichen Ursache herleiten lassen, die sich

auch sonst für die Erklärung dieser Vorgänge dienlich erwiesen hat: der Spermakern würde durch seine Lähmung gehindert worden sein, mit dem vorausseilenden Centrosoma gleichen Schritt zu halten. Natürlich ist damit nicht ausgeschlossen, daß neben der Eigenbewegung des Spermakerns auch Bewegungsvorgänge an diesem sich abspielen, die durch die Centrosomen bedingt sind.

Was sich zur Erklärung des Unterschiedes zwischen dem hier beschriebenen und dem normalen Verlauf des Befruchtungsvorganges im Ei von *Echinus microtuberculatus* hat sagen lassen, trägt zum guten Teil den Charakter von Vermutungen. Es liegt dies einerseits daran, daß unsere Kenntnisse über die hier in Betracht kommenden normalen Verhältnisse in wesentlichen Punkten mangelhaft sind, andererseits aber müßte das Experiment unter verschiedenen Modifikationen angestellt werden, um über die treibenden Kräfte größere Gewißheit zu gewinnen. Einstweilen muß es daher dabei bleiben, die möglicherweise beteiligten Faktoren zu nennen und ihr gegenseitiges Verhältnis abzuschätzen. Zwei Umstände sind es im wesentlichen, aus denen die Abnormität des beschriebenen Vorganges abzuleiten versucht worden ist: 1) aus dem eigentümlichen Zustande der Eier, der als Ueberreife bezeichnet wurde und der sich in der großen Bereitschaft des Eikerns zeigte, in die Karyokinese einzutreten, und 2) aus dem Verhalten des Spermakerns, das sich am anschaulichsten als Lähmung desselben betrachten ließ. Dem zuletzt genannten Faktor scheint die größere Bedeutung zuzukommen. Denn die Ueberreife der Eier allein würde nicht ausreichen, um den Vorgang zu erklären, während man ohne sie, nur mit der Annahme eines in seinen Funktionen gehinderten Spermakerns auskommen kann. Vielleicht darf daher dem zuerst genannten Faktor eine mehr accessorische Bedeutung beigelegt werden.

### Litteraturverzeichnis.

---

- 1) BOVERI, TH., Ueber partielle Befruchtung. Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie u. Physiologie in München, Bd. IV, Heft 2, 1888.
  - 2) — Zellenstudien, Heft 2, Jena 1888.
  - 3) — Zellenstudien, Heft 3, Jena 1890.
  - 4) — Befruchtung. MERKEL und BONNET's Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. I, Wiesbaden 1892.
  - 5) — Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies, Würzburg 1895.
  - 6) — Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Sitzungsberichte der Physikalisch-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg, 1896.
  - 7) — Zellenstudien, Heft 4, Jena 1900.
  - 8) FOL, H., Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux, Genève-Bâle-Lyon 1879.
  - 9) HERTWIG, OSCAR und RICHARD, Ueber den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien, Jena 1887.
  - 10) — RICHARD, Ueber die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies, Leipzig 1896.
  - 11) LOEB, J., On the Nature of the Process of Fertilization and the Artificial Production of Normal Larvae (Plutei) from the Unfertilized Eggs of the Sea-Urchin. Repr. from the Am. Journ. of Physiology, Vol. III, No. 3, Oct. 2, 1899.
  - 12) — On the Artificial Production of Normal Larvae from the Unfertilized Eggs of the Sea-Urchin (Arbacia). Repr. l. c., Vol. III, No. 9, April 1, 1900.
  - 13) — Further Experiments on Artificial Parthogenesis and the Nature of the Process of Fertilization. Repr. l. c., Vol. IV, No. 4, August 1, 1900.
  - 14) MORGAN, T. H., The Production of Artificial Astrosphaeres. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd III, Heft 3, 1896.
  - 15) — The Action of Salt-Solutions on the Unfertilized and Fertilized Eggs of Arbacia and other Animals, l. c., Bd. VIII, Heft 3, 1899.
  - 16) ZIEGLER, H. E., Experimentelle Studien über die Zellteilung. I. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. VI, Heft 2, 1898.
-

### Tafelerklärung.

Alle Zeichnungen sind mit dem ABBE'schen Zeichenapparat skizziert bei Leitz, Apochr. hom. Oel-Immersion 2 mm, Komp.-Okular IV, Tubuslänge 150 mm.

#### Tafel VII.

Fig. 1—12. Monosperme Befruchtung.

Fig. 1. Spermakern bald nach dem Eindringen. Beginnende Strahlung. 3 Eikerne.

Fig. 2. Einfache Strahlung am Eikern. Der Spermakern liegt in einiger Entfernung vom Eikern.

Fig. 3. Die Strahlung hat sich vor Erreichung des Eikerns geteilt.

Fig. 4—6. Doppelstrahlung am Eikern. Der Spermakern in einiger Entfernung vom Eikern.

Fig. 7 u. 8. Auseinanderrücken der Tochterstrahlungen zur Opposition. Der Spermakern liegt unverändert in der Nähe des Eikerns.

Fig. 9. Auflösung des Eikerns. Die Tochterstrahlungen sind noch nicht in die Gegenüberstellung gelangt. Der Spermakern liegt unverändert unter dem Centrum der einen Strahlung.

Fig. 10. Metaphase. Der Spermakern unverändert in der Peripherie der oberen Strahlung.

Fig. 11. Fortgeschrittenes Stadium.

Fig. 12. Der Spermakern liegt ungeteilt in der Ebene der künftigen Furche.

#### Tafel VIII.

Fig. 13—22. Monosperme Befruchtung.

Fig. 13. Der ungeteilte Spermakern im Begriff, in die eine der entstehenden Blastomeren überzugehen.

Fig. 14—16. Der Spermakern vereinigt sein Chromatin mit dem des Eikerderivats.

Fig. 14. Der Spermakern in unmittelbarer Nähe des Eikerderivats. Abnorme Größenzunahme des Spermakerns.

Fig. 15. In der linken Blastomere ist das Chromatin des Spermakerns mit dem des Eikerderivats vereinigt.

Fig. 16. In der oberen Blastomere Chromosomen des Spermakerns und Eikerderivats in der Anaphase. Die untere Blastomere hat sich bereits in 2 Zellen mit ruhenden Kernen geteilt.

Fig. 17—20. Die Vereinigung von Spermakern und Eikerderivat unterbleibt.

Fig. 17. Der Spermakern in beträchtlicher Entfernung von der Furchungsspindel.

Fig. 18. In der linken Blastomere liegt der unveränderte Spermakern über der Furchungsspindel. Die rechte Blastomere ist bereits wieder geteilt.

Fig. 19 u. 20. Der Spermakern liegt in der Furchungsspindel, ist stark in die Länge gezogen, ist aber ungeteilt.

Fig. 21 u. 22. Der Spermakern in einer der Blastomeren des Vierzellenstadiums.

Fig. 21. Unveränderter Spermakern.

Fig. 22. Der Spermakern ist stark gelockert.

#### Tafel IX.

Fig. 23—34. Dysperme Befruchtung.

Fig. 23—31. Jeder der beiden Pole der Teilungsfigur stammt von einem der beiden eingedrungenen Spermatozoen.

Fig. 23. Die Centrosomen ungeteilt am Eikern.

Fig. 24. Die Centrosomen in Teilung.

Fig. 25. Die Centrosomen sind geteilt.

Fig. 26. Ein Spermakern mit einem der 3 Eikerne vereinigt.

Fig. 27. Ein Spermakern im Begriff, sich mit dem Eikern zu vereinigen.

Fig. 28. Stadium vor der Aequatorialplatte. Nur 2 der 4 Pole an der karyokinetischen Figur beteiligt.

Fig. 29 u. 30. Spätere Stadien. Verschiedene Lagen der beiden Spermakerne.

Fig. 31. Beteiligung dreier Pole an der Karyokinese. Ungleichmäßige Chromatinverteilung.

Fig. 32 u. 33. Zweizelliges Stadium.

Fig. 32a u. b. Zwei Ebenen desselben Eies. In jeder Zelle eine Spermaspindel und eine Spindel des Eikernderivats.

Fig. 33. In der oberen Blastomere hat sich das Chromatin des einen Spermakerns mit dem des Eikerns vereinigt; 2 leere Strahlungen. In der unteren Blastomere ist der Spermakern in seiner Metamorphose hinter dem Eikernderivat zurück.

#### Tafel X.

Fig. 34—37. Dyspermien. Die Pole am Eikern stammen von demselben Spermatozoon.

Fig. 34. Beginnende Karyokinese. Gesonderte Spermaspindel im Entstehen.

Fig. 35. Eikern in Auflösung. Die Spermaspindel bleibt hinter der des Eikerns zurück.

Fig. 36 u. 37. Ein Spermakern ist mit dem Eikern verschmolzen. Spermaspindel wie in Fig. 35.

Fig. 38—43. Eier mit mehreren Eikernen in verschiedenen Stadien und Kombinationen.

Fig. 44. Dysperm befruchtetes Ei. Die Centrosomen im Vergleich zum Eikern in der Entwicklung zurück.

Fig. 45. Monosperm befruchtetes Ei. Der Spermakern ist in zwei Teile zerrissen.





1

2

3

4

5

6

7

8

9

10

11

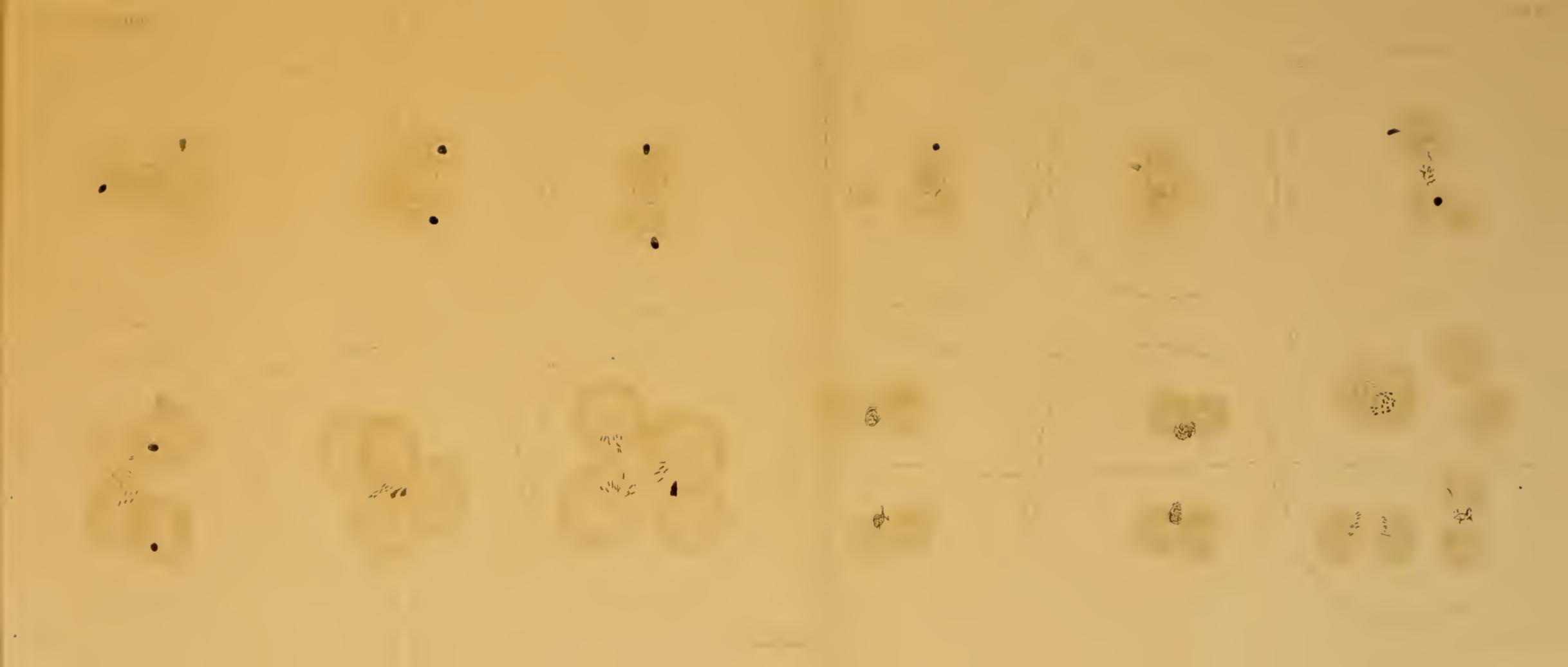
12

13

14

15





# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: [NF\\_30](#)

Autor(en)/Author(s): Teichmann Ernst

Artikel/Article: [Ueber Furchung befruchteter Seeigeleier ohne Beteiligung des Spermakerns. 105-132](#)