

Die Eifurchung des Igels (*Erinaceus europaeus* L.).

Von

Martin Kunsemüller

aus Brackwede in Westfalen.

(Aus dem anat. und zool. Institut der Königl. Univ. Münster i. W.)

Mit Tafel VI, VII und 1 Figur im Text.

Die Furchungserscheinungen am Ei der Säugetiere sind bis jetzt erst bei wenigen Säuger-Arten an einem größeren Material systematisch untersucht worden.

Näher bekannt und studiert ist die Eifurchung bei Opossum (*Didelphys virginiana*), Schwein, Schaf, Reh, Kaninchen, Maus, Meer-schweinchen, Maulwurf (*Talpa europaea*), Fledermäusen, Hund und *Tarsius spectrum*. Diese geringe Zahl der Untersuchungen an Säugern macht es wünschenswert, noch andre Arten heranzuziehen.

Ich habe mich daher gern der Aufgabe unterzogen, die Eifurchung bei unserem einheimischen Igel (*Erinaceus europaeus*) zu studieren. Herr Professor BALLOWITZ hat mir zu diesem Zwecke ein sehr großes Material zur Verfügung gestellt, welches von ihm im Laufe der Jahre gesammelt, fixiert und in ausgezeichnetem Zustande konserviert worden ist. Diese Untersuchungen wurden in dem Laboratorium des anatomischen und zoologischen Instituts der Universität Münster i. W. unter der wissenschaftlichen Anleitung des Herrn Professors Dr. BALLOWITZ ausgeführt.

Die ersten Angaben über die Entwicklungsgeschichte des Igels (*Erinaceus europaeus*) wurden 1887 auf eine Aufforderung der Académie royale de Belgique zur Untersuchung der Entwicklung eines Vertreters einer wenig oder noch gar nicht in dieser Beziehung bekannten Säugetierordnung von einem ungenannten Verfasser eingesandt. Diese »Onderzoekingen over de ontwikkelingsgeschiedenis van den Egel (*Erinaceus europaeus*)« sind nicht veröffentlicht, jedoch von VAN BAMBEKE und VAN BENEDEN in den Bulletins de l'académie royale de Belgique eingehend besprochen. Der Ver-

fasser hat jedoch, obwohl er die beträchtliche Anzahl von 200 Weibchen zu seinen Untersuchungen verwandt hat, keine Furchungsstadien gefunden. Im folgenden Jahre veröffentlichte F. KEIBEL im Anatomischen Anzeiger eine Abhandlung: »Zur Entwicklungsgeschichte des Igels (*Erinaceus europaeus*)«. KEIBEL besaß in seinem Material das Stadium von zwei Furchungskugeln. Ich will seine Mitteilungen darüber hier vorausschicken: »Das erste Stadium, welches mir vorlag, waren zwei Eier mit zwei Furchungskugeln. Sie befanden sich am untersten Ende der Tube, dicht an der Einmündung derselben in den Uterus. Sie waren noch vom Follikelepithel umgeben und boten ein ähnliches Aussehen dar, wie die Hundeeier des gleichen Stadiums, welche BISCHOFF in seinem großen Werke abbildet. Außer den beiden Furchungskugeln konnte ich in dem einen Ei ein, in dem andern zwei Richtungskörperchen erkennen. Die Furchungskugeln waren gleich groß, beide gleichmäßig granuliert und zeigten in ihrem Innern je einen Kern. Das eine Ei hatte einen Durchmesser von 0,12 mm. Seine Furchungskugeln maßen $72\mu:56\mu$ und $56\mu:67\mu$. Das Polkörperchen hatte einen Durchmesser von 11μ , die Zona pellucida einen solchen von 11μ . Die Dicke der Granulosamembran betrug im Durchschnitt 28μ . Der Durchmesser des andern Eies war 0,11 mm; seine Furchungskugeln maßen $72\mu:45\mu$ und $72\mu:50\mu$. Jedes der beiden Polkörperchen maß 11μ , die Zona pellucida 8μ , die Granulosamembran 28μ . Es ergibt sich daraus, daß für diese beiden Eier die bekannte Behauptung VAN BENEDENS von der typischen Verschiedenheit der ersten beiden Furchungskugeln keine Geltung hatte. Auch nahmen die Furchungskugeln nach der Behandlung mit Osmiumsäure keinen verschieden dunklen Ton an. Von Interesse ist, daß die beiden Eier, trotzdem die Furchung eben erst begonnen hatte, sich ganz im uterinen Ende der Tuben befanden. Es scheint also, daß die Eier des Igels schon in sehr frühem Stadium in den Uterus gelangen. Es muß hervorgehoben werden, daß die Tube des Igels außerordentlich kurz ist. Sie mißt auspräpariert und gestreckt etwa nur 3 cm.«

In neuerer Zeit haben HUBRECHT und RESINK Untersuchungen über die Placentation des Igels angestellt, womit sich früher schon NEEDHAM, ROLLESTON, NASSE und ERCOLANI beschäftigt haben.

Material und Untersuchungsmethoden.

Das ganze von mir verarbeitete Material umfaßte, nach Abzug von einigen mißlungenen Präparaten, 39 brauchbare Eier, die sich

in den Stadien von zwei bis zu acht Furchungskugeln befinden. Und zwar fallen auf das Stadium

von 2 Furchungskugeln	5 Exemplare,
» 3	» 1 »
» 4	» 26 »
» 6	» 4 »
» 7	» 1 »
» 8	» 2 »

Das gesamte Material war den frisch durch Chloroform getöteten, lebend ins Laboratorium gebrachten Weibchen entnommen. Die Tiere waren frisch gefangen und hatten höchstens 1—3 Transporttage hinter sich.

Die Ovula waren in zweifacher Weise von Herrn Professor BALLOWITZ selbst konserviert worden.

Der eine Teil des Untersuchungsmaterials bestand aus isolierten, durch Osmiumsäure fixierten und in Glycerin konservierten Eiern. Den frisch getöteten Weibchen waren von Herrn Professor BALLOWITZ die inneren Genitalorgane herausgeschnitten worden. Sodann war der Oviduct abgeschnitten und in Stücke zerlegt worden. Die einzelnen Teile des Eileiters wurden darauf möglichst schnell in angewärmter physiologischer Kochsalzlösung vorsichtig ausgedrückt. Die ausgedrückte, in der Kochsalzlösung auf dem Objektträger verteilte Masse hatte Herr Professor BALLOWITZ schließlich durch Osmiumsäuredämpfe fixiert und in Glycerin als Dauerpräparate konserviert. Einige Präparate waren auch mit Eosin gefärbt worden. Die so erhaltenen Präparate lassen in ausgezeichneter Weise alles Wesentliche, besonders auch die natürlichen Größenverhältnisse der einzelnen Furchungskugeln erkennen, während die in Paraffin eingebetteten und in Serien geschnittenen Eier durch Schrumpfung beträchtlich kleiner werden. Meist ist jedoch in den Glycerinpräparaten der Kern nicht scharf sichtbar, er wird dann nur durch einen heller als die Umgebung erscheinenden runden Bezirk angezeigt. In einem Präparate war außer der Eosinfärbung noch Kernfärbung angewandt. Hier tritt die Lage und Größe — nicht die Struktur — der Kerne sehr deutlich hervor, dagegen ergibt sich der Nachteil, daß die Gestalt der Furchungskugeln nicht gut zu erkennen ist, da die Durchsichtigkeit bedeutend geringer wurde.

Bei dem zweiten, größeren Teile des Materials waren die Ovula nicht aus dem Eileiter isoliert, vielmehr mit demselben zusammen in toto konserviert. Die Eier waren in diesen Präparaten also inner-

halb des Eileiters an der Stelle fixiert, an welcher sie sich gerade zur Zeit der Abtötung der Tiere befanden. Die Oviducte wurden in der gleichen Weise den durch Chloroform frischgetöteten Weibchen entnommen, mit dem Uterus und den Ovarien freipräpariert und sodann lebenswarm fixiert. Als Fixierungsmittel dienten Eisessigsublimat und Pikrinsäuresublimatlösung. Aufbewahrt waren die Stücke in 96% Alkohol, nachdem sie nach der Fixierung in allmählich von 70% ansteigendem Alkohol gehärtet waren.

Diesem gleichfalls von Herrn Professor BALLOWITZ konservierten Material wurden von mir die Oviducte mit den Ovarien entnommen, eingebettet und in Serien zerlegt. Zuvor war das Sublimat durch längeres Liegen in Jodalkohol möglichst aufgelöst worden.

Die Dicke der mit Eiweißlösung aufgeklebten Schnitte beträgt durchweg 15 μ . Die beschickten Objektträger wurden vor der Färbung etwa eine halbe Stunde in Jodalkohol gelegt, um noch etwaige Sublimatniederschläge zu entfernen. Es wurde stets Doppelfärbung mit HANSENSCHEM Hämatoxylin — langsame Färbung — und Eosin angewandt. Auf diese Weise erhielt ich überaus klare, anschauliche Schnittbilder der Furchungsstadien.

Die etwas umfangreichen Serien wurden nach der Einbettung in Kanadabalsam Schnitt für Schnitt durchgesehen, so daß mir kein einziges der im Oviduct befindlichen Ovula entgehen konnte.

Eigene Untersuchungen.

A. Untersuchung der Glycerinpräparate. Plastische Bilder der Furchungsstadien.

Zunächst will ich eine Beschreibung der aus dem Eileiter isolierten, in toto in Glycerin konservierten Ovula geben, soweit sie zur Untersuchung in Betracht kommen.

Großen Wert habe ich auf eine möglichst genaue Darstellung dieser Eier durch plastische Abbildungen und Umrisszeichnungen gelegt. Fig. 2 ist von Herrn RÜBSAAMEN gezeichnet, der mir manchen wertvollen Fingerzeig gegeben hat; die übrigen Abbildungen habe ich selbst angefertigt. Die Umrisse sind mit dem ABBESCHEN Zeichenapparat von ZEISS bei einer Vergrößerung von ZEISS: Objektiv E, Ocular 3, wiedergegeben.

Das früheste Stadium, das im Eileiter angetroffen wurde, ist ein ungefurchtes Ovulum, das einen Richtungskörper gebildet hat. Es ist mit Osmium behandelt, und der Dotter zeigt eine Zusammensetzung,

wie die Zellen der gefurchten Eier, die ich weiter unten beschreiben werde. Das Ei ist jedoch insofern unnormal, als es keine Zona pellucida mehr besitzt, während diese bei allen sonst gefundenen Exemplaren noch vorhanden ist. Da die Kernverhältnisse nicht zu erkennen sind, kann ich nicht mit Bestimmtheit feststellen, ob das Ei befruchtet ist oder nicht. Vermutlich handelt es sich um ein unbefruchtet gebliebenes Ei, das im Beginne der Auflösung steht.

Ein andres ungefurchtes Ovulum aus dem Eileiter, ohne Richtungskörperchen, zeigt ebenfalls Spuren von beginnendem Zerfall. Zona und Corona radiata der Follikelzellen sind noch vorhanden.

Leider befindet sich unter diesen mit Osmium präparierten Eiern keins von dem Stadium mit zwei Furchungskugeln. Das früheste Entwicklungsstadium ist ein dreizelliges (Abb. 1), ähnlich wie es VAN BENEDEN bei der Fledermaus und SOBOTTA bei der Maus gefunden und abgebildet haben. Das Ei wird von einer dichten Corona radiata der Follikelzellen umgeben und hat einen Durchmesser von 89μ . Die Zona pellucida hat eine Stärke von 12μ und weist eine feine radiäre Streifung auf. Die Furchungskugeln sind von ungleicher Größe. Eine ist bedeutend größer als die beiden andern; sie messen: $45\mu : 43\mu$, $42\mu : 33\mu$ und $35\mu : 25\mu$.

Bei dem von VAN BENEDEN beschriebenen Fledermausei ist der Unterschied noch beträchtlich größer, indem hier die beiden kleineren Furchungskugeln zusammengenommen nicht so groß sind, als die größere.

Bei dem mir vorliegenden Ovulum sind in den beiden kleineren Furchungskugeln die Kerne verhältnismäßig deutlich zu sehen. Sie sind beide rundlich oval und messen $15\mu : 11\mu$ und $12\mu : 10\mu$. Einer liegt fast central, während der andre eine auffallend exzentrische Lage einnimmt. In der größeren Furchungskugel ist kein Kern zu erkennen.

Die Dotterbestandteile, die durch die Einwirkung der Osmiumdämpfe geschwärzt sind, liegen ziemlich regelmäßig im Protoplasma verteilt, wie ich es in der Abbildung wiederzugeben mich bemüht habe. Es findet sich überall diese feine Granulierung, niemals größere Kugeln mit Dottersubstanz, wie sie bei einigen Säugetieren vorkommen.

Außer in der Größe ist zwischen den drei Furchungskugeln kein Unterschied zu bemerken. In dem perivitellinen Raume befinden sich zwei Richtungskörperchen, ziemlich weit voneinander getrennt, etwas verschieden in der Größe.

Bei der Deutlichkeit der Kerne in den beiden kleineren Furchungskugeln würde ein ruhender Kern auch in der größeren Zelle jedenfalls sichtbar sein. Da jedoch nichts von ihm zu entdecken ist, läßt sich schließen, daß er sich in Teilung befindet. Es hat sich in diesem Falle also die eine der beiden ersten Furchungskugeln eher geteilt, als die andre; die beiden von ihr abstammenden Zellen haben sich schon vollständig getrennt, während bei der andern äußerlich noch nichts von einer Teilung wahrzunehmen ist. Daß dies Stadium ein schnell vorübergehendes ist, indem die zweite Furchungskugel sich bald nach der ersten ebenfalls teilt, ergibt sich schon daraus, daß es sich überhaupt nur einmal gefunden hat, während in dem vorhergehenden und nachfolgenden Stadium von zwei und vier Furchungskugeln 5 bzw. 26 Eier vorhanden sind.

Dem Stadium mit drei Furchungskugeln folgt unmittelbar eins mit vier Zellen. Ich habe drei solche Eier abgebildet in Fig. 2, 3 (4) und 5. Die in Fig. 3 und 5 dargestellten Ovula fanden sich bei einem Tiere neben drei andern auf demselben Stadium. Fig. 3 und 4 zeigen dasselbe Ovulum in verschiedenen Ansichten.

Fig. 2 läßt Größe und Lage der vier Zellen deutlich erkennen. Eine derselben fällt durch ihre Größe besonders auf, eine zweite ist ebenfalls noch etwas größer, als die beiden übrigen. Die genauen Messungen ergeben die Maße: $42\mu : 33\mu$ und $37\mu : 34\mu$ für die größeren, $36\mu : 30\mu$ und $32\mu : 23\mu$ für die kleineren Furchungskugeln.

Je zwei derselben, eine größere und eine kleinere, liegen etwas abgeplattet aneinander; die Achsen, die die Mittelpunkte der zueinander gehörenden Zellen verbinden, liegen zueinander gekreuzt. So liegen je drei Zellen in einer Ebene, die vierte darüber, eine Anordnung, die O. HERTWIG treffend mit der Lage von vier aufeinandergelegten Kanonenkugeln vergleicht. Nur eine einzige Furchungskugel hat eine fast vollkommene Kugelgestalt, die andern besitzen eine unregelmäßigere Form, die hauptsächlich durch den Einfluß der gegenseitigen Abplattung hervorgerufen ist. Jede Zelle läßt deutlich einen ruhenden Kern erkennen, der gar nicht oder nur wenig von der centrischen Lage abweicht. Die Form der Kerne ist kugelig bis ellipsoidisch; sie heben sich durch ihre bedeutende Helligkeit und eine feine, dunkel erscheinende Umrandung scharf von der übrigen Zellmasse ab. In dem ziemlich großen perivitellinen Raume liegen drei Richtungskörper. Zwei derselben sind durch Teilung aus einem entstanden und liegen nebeneinander; das dritte liegt getrennt davon,

ist von bedeutender Größe — $18\mu : 10\mu$ — und zeigt im Innern einen hellen Kern. Die Zona pellucida hat eine Stärke von 11μ und weist die typische, feine radiäre Streifung auf. Eine Corona radiata ist nicht mehr vorhanden. Der Durchmesser des ganzen Eies, gemessen zwischen den äußeren Zonarändern, beträgt 92μ .

Das zweite Ei mit vier Furchungskugeln ist in Fig. 3 abgebildet. Die Zellen sind von ungleicher Größe und stehen in einem ähnlichen Verhältnis zueinander, wie die des eben besprochenen. Sie messen: $42\mu : 33\mu$, $40\mu : 33\mu$, $40\mu : 31\mu$ und $31\mu : 30\mu$.

Drei der Furchungskugeln liegen in einer Ebene, die vierte darüber, wie die Fig. 3 es zeigt. Dasselbe Ovulum ist in Fig. 4 nochmals wiedergegeben.

Es war etwas herumgerollt; ich habe es auch in dieser Lage gemessen und die Umrisse mit dem Zeichenapparat aufgenommen. Man erkennt in dieser Figur deutlich, welche Zellen zusammengehören; auch tritt die gekreuzte Lage der Zellenpaare hervor. Der perivitelline Raum ist kleiner, als beim vorigen Ei, in ihm liegen, nicht weit voneinander entfernt, zwei Richtungskörperchen.

Die Zona pellucida ist etwas dünner als gewöhnlich und zeigt, wohl durch die Einwirkung des bei diesem Präparate angewandten Eosins, sehr schön die radiäre Streifung. Eine Corona radiata ist nicht mehr vorhanden. Der Durchmesser des Eies beträgt nur 82μ .

Ein drittes Ei in demselben Stadium gibt Fig. 5 wieder. Es enthält eine größere und drei kleinere Furchungskugeln. Die beiden von ihnen gebildeten Zellenpaare liegen genau im rechten Winkel gekreuzt zueinander. Die Kerne sind nicht sichtbar. Die einzelnen Furchungskugeln messen: $41\mu : 30\mu$, $35\mu : 29\mu$, $34\mu : 31\mu$ und $33\mu : 27\mu$. Von den beiden Richtungskörpern, die nebeneinander liegen — es scheint noch ein drittes vorhanden zu sein —, ist eins durch das Eosin etwas dunkler gefärbt, als das andre. Sie messen: $16\mu : 9\mu$ und $15\mu : 8\mu$.

Die Dicke der Zona pellucida beträgt 11μ , der Durchmesser des Eies 85μ .

Eine bemerkenswerte Abnormität zeigt ein weiteres Ei desselben Tieres. Drei Furchungskugeln von etwa gleicher Größe und zwei nebeneinander liegende Richtungskörper sind ganz deutlich zu erkennen. An Stelle der vierten Furchungskugel finden sich fünf verschieden große, durchsichtige Kugeln, die keine Körnelung erkennen lassen. Anscheinend hat sich eine Furchungskugel aufgelöst.

Ebenso, wie die beiden ersten Furchungszellen sich nacheinander

teilen, so folgt auch auf das Vierzellenstadium nicht sofort das Achtzellenstadium, sondern es finden sich Zwischenphasen, unter denen ein Stadium mit sechs Zellen am häufigsten vorkommt. Ein einziges Ei traf ich mit sieben Zellen an.

Fig. 6 zeigt ein sechszelliges Ovulum; es fand sich bei demselben Tiere, von dem das vierzellige, in Fig. 2 abgebildete stammt. Es ist diesem in der Entwicklung also vorausgeeilt.

In der Größe der Furchungskugeln sind erhebliche Unterschiede zu bemerken. Die beiden Zellen des Viererstadiums, die sich noch nicht weiter geteilt haben, sind naturgemäß größer, als die neugebildeten vier andern; sie liegen nebeneinander. Die beiden größeren Zellen messen: $38\mu : 35\mu$ und $35\mu : 33\mu$, die übrigen: $33\mu : 25\mu$, $33\mu : 25\mu$, $30\mu : 25\mu$ und $25\mu : 25\mu$.

Bei zwei Furchungskugeln ist der Kern sichtbar, sogar bei einer der großen Zellen, die also noch gar nicht mit der Teilung begonnen hat. Der Kern der andern Furchungskugel läßt einen Nucleolus erkennen. Innerhalb der Zona pellucida bleibt ein ziemlich großer perivitelliner Raum frei. Richtungskörper sind nicht festzustellen, doch ist ihre Anwesenheit nicht ausgeschlossen. Dadurch, daß sie ziemlich hell und durchscheinend sind, entziehen sie sich leicht der Beobachtung, wenn sie von den viel dunkleren Furchungskugeln vollständig verdeckt werden. Die Zona zeigt das gewöhnliche Verhalten. Der Durchmesser des Eies beträgt 97μ .

Bei einem andern sechszelligen Ovulum, dessen Kerne dunkel gefärbt sind, finden sich sechs ruhende Kerne von kugelförmiger Gestalt. Fünf derselben messen 15μ im Durchmesser, einer 14μ . Da die Umrisse der Zellen nicht deutlich sind, habe ich das Präparat sonst nicht verwerten können. Der Durchmesser dieses Ovulums ist gleich 85μ .

Das dritte sechszellige Ei ist in Fig. 7 abgebildet. Die Lage der sechs Furchungskugeln ist besonders interessant, weil man hier erkennen kann, daß sich von den früher erwähnten zwei gekreuzten Zellenpaaren je eine Zelle geteilt hat, wobei die gekreuzte Lage noch deutlich hervortritt. Die Größenunterschiede der Furchungskugeln sind ziemlich gering. Die zwei größten messen: $33\mu : 31\mu$ und $33\mu : 26\mu$; die kleineren: $30\mu : 25\mu$, $27\mu : 23\mu$, $27\mu : 25\mu$ und $31\mu : 23\mu$. Kerne sind nicht zu erkennen. Der perivitelline Raum ist verhältnismäßig groß. Zwei Richtungskörper sind vorhanden, sie liegen voneinander getrennt. Die Zona pellucida hat eine Dicke von

11 μ und zeigt die typische Streifung. Der Durchmesser des Eies beträgt 86 μ .

In Fig. 8 ist ein Ovulum desselben Stadiums wiedergegeben. Es besteht aus vier etwa gleich großen, rundlichen Zellen und zwei davon erheblich verschieden: eine ist von auffallend länglicher Form, die andre besonders durch ihre Größe ausgezeichnet. Vermutlich sind die beiden letzteren die noch ungeteilten Furchungskugeln des Vierzellenstadiums, während die beiden andern durch Teilung die vier übrigen Zellen gebildet haben; mit voller Sicherheit läßt sich das jedoch nur für die größere behaupten. Es folgt aber in jedem Falle notwendig, daß in dem vorhergehenden Vierzellenstadium eine Furchungskugel besonders klein war, und bei dem jetzt erreichten Entwicklungszustand sich noch nicht geteilt hat. Wäre dieses Ei in seiner Entwicklung nicht aufgehalten, so hätte es im Achtzellenstadium einen sehr großen Unterschied in der Größe der Furchungskugeln aufgewiesen, indem die größte der jetzt vorhandenen Zellen wohl normal große, die kleinere jedoch sicher auffallend kleine Teilstücke geliefert hätte.

Die Maße des Eies betragen: Durchmesser 98 μ , Dicke der Zona pellucida 11 μ , Größe der Furchungskugeln: 38 μ : 38 μ , 39 μ : 21 μ , 29 μ : 25 μ , 27 μ : 23 μ , 26 μ : 25 μ und 30 μ : 27 μ . Ein Richtungskörper ist vorhanden.

Das letzte Beispiel desselben Stadiums ist in Fig. 9 abgebildet. Es fand sich bei demselben Tiere, von dem das dreizellige Ovulum (Abb. 1) herrührte. Ein bemerkenswerter Entwicklungsunterschied bei Eiern desselben Tieres! Hier sind die beiden Zellen des Vierer-stadiums, die sich noch nicht weiter geteilt haben, mit Sicherheit festzustellen. Sie sind sofort durch ihre Größe kenntlich und liegen ziemlich stark abgeplattet nebeneinander. Die beiden andern Furchungskugeln haben die typische gekreuzte Lage dazu eingenommen, wie aus der Anordnung ihrer Abkömmlinge deutlich hervorgeht. Außerdem sieht man, daß eine der beiden Furchungskugeln bedeutend kleiner gewesen sein muß, als die andre, da das eine Zellenpaar aus zwei auffallend kleinen Furchungskugeln besteht. Dieses Präparat zeigt den Größenunterschied der einzelnen Furchungskugeln von allen am auffälligsten. Zwei Richtungskörperchen, ein größeres und ein kleineres, liegen getrennt voneinander in dem perivitellinen Raume. Das Ei zeigt in der Lage, in der ich es gezeichnet habe, eine auffallende, aber jedenfalls zufällige Symmetrie. Die Maße sind folgende: Durchmesser des Ovulums: 88 μ , Stärke der Zona pellucida: 12 μ ,

Größe der Furchungskugeln: $42 \mu : 30 \mu$, $40 \mu : 30 \mu$, $35 \mu : 24 \mu$, $32 \mu : 24 \mu$, $23 \mu : 18 \mu$, $20 \mu : 16 \mu$. Durchmesser der Richtungskörper: 12μ und 16μ . Hier ist auch noch eine einschichtige Corona radiata der Follikelzellen vorhanden in einer durchschnittlichen Dicke von 24μ . Bei der Besprechung dieses Ovulums muß ich eine eigentümliche Erscheinung erwähnen, die Herrn Prof. Dr. BALLOWITZ schon früher bei der Untersuchung frischer Ovula aufgefallen ist. Es finden sich hier außer den beiden deutlich erkennbaren Richtungskörperchen noch mehrere bläschenförmige Gebilde von etwa derselben Größe, wie die Richtungskörper, aber durchsichtiger und von diesen durch ihren homogen erscheinenden Inhalt sofort zu unterscheiden. Vielleicht sind diese Bläschen als losgelöste Protoplasmaansammlungen zu erklären.

Einen Schritt weiter in der Entwicklung hat das in Fig. 10 dargestellte Ovulum gemacht. Es besteht aus sieben Furchungszellen. Eine derselben ist größer als die andern und zeigt eine längliche Form. Anscheinend befindet sie sich in einem vorgerückten Stadium der Teilung, so daß dies Ovulum unmittelbar vor dem Achtzellenstadium stände. Die übrigen Furchungskugeln weichen in Gestalt und Größe einigermaßen voneinander ab, doch sind die Unterschiede nicht sehr erheblich. Die Furchungskugeln füllen den Raum innerhalb der Zona ziemlich vollständig aus, es bleibt nur ein kleiner, perivitelliner Raum frei. Hierin liegen drei Richtungskörperchen, ein größeres — $15 \mu : 10 \mu$ — und getrennt davon zwei kleinere, etwa $8 \mu : 6 \mu$, wovon das eine ganz von einer Furchungskugel verdeckt wird (siehe Fig. 10 a).

Der Durchmesser des Eies beträgt 93μ , die Stärke der Zona pellucida 11μ , die Größe der Furchungskugeln $40 \mu : 24 \mu$, $29 \mu : 24 \mu$, $32 \mu : 27 \mu$, $32 \mu : 25 \mu$, $31 \mu : 23 \mu$, $29 \mu : 20 \mu$, $27 \mu : 25 \mu$.

Ein Ovulum mit acht Furchungskugeln ist das am weitesten entwickelte, das sich im Eileiter befand. Es ist in Fig. 11 zur Darstellung gelangt. Eine Furchungskugel ist in der Zeichnung nicht zu sehen, da sie ganz von den darüberliegenden verdeckt wird, vgl. aber die danebenstehende Umrißzeichnung Fig. 11 a. Dieses und das in Fig. 8 abgebildete Ei mit sechs Furchungskugeln stammen von demselben Tiere, ein weiterer Beweis, daß die Entwicklung der Eier nicht immer mit der gleichen Geschwindigkeit verläuft. Die Furchungskugeln des achtzelligen Stadiums besitzen eine kugelige Gestalt und zeigen einigen Unterschied in der Größe, wie die folgenden Maße angeben: $38 \mu : 25 \mu$, $33 \mu : 31 \mu$, $32 \mu : 27 \mu$, $30 \mu : 27 \mu$, $30 \mu : 25 \mu$,

30 μ : 22 μ , 27 μ : 25 μ , 27 μ : 25 μ . Außerdem ist noch ein ziemlich großes, durchscheinendes Richtungskörperchen vorhanden: 17 μ : 12 μ . Die Zona pellucida hat eine Stärke von 11 μ . Der Durchmesser des Eies beträgt 100 μ .

Die Unterschiede in der Größe der Eier sind somit ziemlich beträchtlich. Im allgemeinen nimmt die Größe mit dem Fortschritt der Furchung zu, doch finden auch Ausnahmen statt, so daß ich nicht sicher feststellen kann, ob eine tatsächliche Dehnung der Zona pellucida schon auf diesen frühen Stadien der Furchung stattfindet.

B. Untersuchung der Serienschneitbilder der Furchungsstadien.

Die durch das bisher besprochene Material erhaltenen Aufschlüsse über die Eifurchung beim Igel werden sehr wesentlich vervollständigt durch die Untersuchung der Eier, die mit dem Eileiter in Serien geschnitten sind. Bei der angewandten Schnitttiefe von 15 μ erhält man etwa vier Querschnitte, die die relative Größe und Lage der Furchungskugeln sowie deren Kerne und die Beschaffenheit der Richtungskörperchen deutlich erkennen lassen.

Ich war so glücklich, unter diesem Material auch das Stadium von zwei Furchungskugeln mehrmals anzutreffen. Die Eier liegen dann etwa in der Mitte des Oviducts, etwas nach dem uterinen Ende zu, aber niemals ganz am Ende des Eileiters, wie es KEIBEL gefunden hat. Ich kann mir das nur durch die Annahme einer gewaltsamen Tötung des Tieres erklären, wobei durch heftige Kontraktionen der Geschlechtsorgane die Eier im Eileiter in der Richtung zur uterinen Mündung verschoben sein könnten.

Ich fand sogar ein achtzelliges Ei noch mehrere Millimeter vom Uteruseingang entfernt liegend. Außerdem weichen meine Größenangaben erheblich von denen KEIBELS ab, was sich jedoch dadurch erklärt, daß jener seine Messungen am frischen Objekt vorgenommen hat, während meine Angaben von dem fixierten und in Paraffin eingebetteten, also geschrumpften Material genommen sind.

Leider habe ich nie Kernteilungsfiguren angetroffen¹.

Von einem Tiere erhielt ich zwei Eier mit je zwei Furchungskugeln. Sie liegen ganz nahe zusammen in einem Eileiter. Jedes wird von einer noch vollständigen Corona radiata der Follikelzellen umgeben; in der Nähe liegen viele abgelöste Granulosazellen. Die Zona

¹ Herr Prof. BALLOWITZ teilte mir mit, daß er bei der Untersuchung frischer Eier des Igels aus dem Oviduct, die aber nicht konserviert wurden, Kernteilungsfiguren wahrgenommen hat.

pellucida läßt, wie fast alle in Serien geschnittene Eier, die noch von Discuszellen umgeben sind, nur den inneren Rand scharf hervortreten. Deswegen habe ich auch in der Tabelle immer den Durchmesser abzüglich der Zona angegeben.

Die beiden Furchungskugeln des einen Eies (Ia) sind länglich oval durch gegenseitige Abplattung und von genau gleicher Größe: $45 \mu : 25 \mu$. Die Kerne sind ebenfalls oval und etwas verschieden in ihrer Größe; der eine mißt $16 \mu : 13 \mu$, der andre $15 \mu : 11 \mu$. Sie liegen etwas exzentrisch und zwar der Berührungsfläche der beiden Blastomeren etwas genähert. Ihre Längsrichtung fällt mit der längeren Achse der Furchungskugeln zusammen. In dem Chromatingerüst der Kerne liegen mehrere kleine Kernkörperchen, hauptsächlich in dem peripheren Bezirke (vgl. Abb. 12). Die Furchungskugeln füllen den Raum innerhalb der Zona pellucida nicht vollständig aus; es bleibt an den beiden in der Richtung der Berührungsfläche liegenden Polen ein perivitelliner Raum frei. Hier liegen, an die eine Furchungskugel angelehnt, zwei Richtungskörperchen: ein größeres ($13 \mu : 11 \mu$) mit einem dunkel gefärbten Chromatinkügelchen, und ein kleineres ($13 \mu : 8 \mu$) mit mehreren, aber kleineren solcher Kügelchen. Bezüglich der Färbbarkeit und der Dotterstruktur ist zwischen beiden Furchungskugeln nicht der geringste Unterschied zu konstatieren.

Das andre Ei (Ib) aus demselben Eileiter zeigt im wesentlichen dasselbe, wie das besprochene. Die beiden Furchungskugeln sind ganz voneinander getrennt, beide oval, weisen aber im Gegensatz zu dem ersten einen sofort bemerkbaren Unterschied in der Größe auf. Die eine mißt $43 \mu : 25 \mu$, die andre $38 \mu : 23 \mu$. Wie ich gleich hier bemerken will, ist dies der größte Unterschied, den ich in diesem Stadium gemessen habe. Der Kern der größeren Furchungskugel ist oval ($14 \mu : 11 \mu$), der der kleineren fast kugelig mit einem Durchmesser von 13μ . Sie liegen beide exzentrisch und zwar in der Längsachse der Furchungskugeln in entgegengesetzter Richtung verschoben. In dem perivitellinen Raume liegen zwei Richtungskörper, die mit den oben beschriebenen auffallend übereinstimmen, indem der größere ($10 \mu : 10 \mu$) nur ein dunkelgefärbtes, diesmal halbmondförmiges Chromatinkörperchen, das kleinere ($7 \mu : 7 \mu$) wieder mehrere Kügelchen enthält. Abgesehen von der Größe ist auch hier kein Unterschied zwischen den beiden Furchungskugeln zu bemerken.

Fig. 12 zeigt den mittelsten Schnitt durch dies Ei. Die Schnittrichtung ist in diesem Falle sehr günstig gewesen, so daß beide

Kerne der Furchungskugeln und beide Richtungskörper darin enthalten sind.

Von einem andern Tiere (II) bekam ich ein einziges Ovulum in demselben Stadium. Es ist etwas kleiner, als die beiden vorigen, im übrigen aber diesen sehr ähnlich. Die Corona radiata ist noch vollständig erhalten. Die beiden Furchungskugeln sind oval und liegen längs aneinander. Sie zeigen einen geringen Größenunterschied. Die größere mißt $41 \mu : 25 \mu$, die kleinere $40 \mu : 23 \mu$. Die Kerne sind fast genau kugelförmig und von gleicher Größe: $15 \mu : 14 \mu$. Sie liegen etwas exzentrisch und zwar nach den sich berührenden Flächen der Furchungskugeln zu. Es sind drei Richtungskörper vorhanden. Zwei liegen zusammen, getrennt von dem dritten am entgegengesetzten Pole. Die beiden ersteren zeigen wieder den oben beschriebenen Unterschied. Der kugelige dunkle Fleck in dem einen ($14 \mu : 11 \mu$) hat einen Durchmesser von fast 3μ , der andre Richtungskörper mit mehreren Chromatinkörperchen ist rund und hat einen Durchmesser von 12μ . Der dritte Richtungskörper ist ebenfalls kugelig (Durchmesser gleich 11μ) und enthält nur ein kleines Chromatinkügelchen.

Von einem dritten Tiere bekam ich wieder zwei Ovula aus einem Eileiter, wo sie ziemlich nahe aneinander liegen. Bei beiden ist die Corona radiata der Follikelzellen noch vollständig vorhanden.

Bei dem einen Ei (III a) messen die Furchungskugeln $37 \mu : 33 \mu$ und $37 \mu : 30 \mu$. Die Kerne, beide $15 \mu : 13 \mu$, sind wieder der Mitte des Eies genähert. Es ist ein Richtungskörperchen vorhanden mit mehreren Chromatinkügelchen, es mißt $10 \mu : 8 \mu$. Der perivitelline Raum ist kleiner als sonst und durch den Richtungskörper fast ausgefüllt.

Bei dem andern Ei (III b) messen die beiden Furchungskugeln $40 \mu : 28 \mu$ und $41 \mu : 21 \mu$, die Kerne beide $15 \mu : 13 \mu$. Einer liegt ganz central, der andre mehr der Berührungsfläche genähert. Die beiden Richtungskörperchen liegen merkwürdigerweise nicht da, wo die zusammenstoßenden Furchungskugeln einen freien Raum zwischen sich und der Zona pellucida lassen, sondern mehr seitlich, wodurch sie eine Einbuchtung der einen Furchungskugel veranlassen. Der eine Richtungskörper enthält wieder einen ziemlich großen, kugeligen Chromatinfleck, der andre mehrere kleine.

Von dem nächsten Stadium, vier Furchungskugeln enthaltend, ist die im Vergleich zu den überhaupt angetroffenen Eiern auffallend große Anzahl von 18 Exemplaren in meinem Serienmaterial vorhanden.

Das spricht dafür, daß die Entwicklung, auf diesem Studium angekommen, eine kleine Ruhepause eintreten läßt, ehe sie zur Bildung weiterer Furchungskugeln fortschreitet.

Ich habe sämtliche Ovula mit Hilfe des Ocularmikrometers gemessen und die Schnitte mit dem Zeichenapparat abgezeichnet; das ermöglicht es, das ganze Ovulum zu rekonstruieren.

Um den Leser durch die immer sich wiederholenden Angaben nicht zu ermüden, habe ich die Resultate der Messungen auf folgender Tabelle zusammengestellt und fasse hier nur kurz zusammen, was das Studium der Serienbilder neues bietet.

Zahl der Furchungskugeln	Bezeichnung	Durchmesser ohne Zona	Größe der Furchungskugeln				Zahl der Richtungskörper
			1.	2.	3.	4.	
2	Ia	63 μ	45 μ : 25 μ	45 μ : 25 μ			2
»	Ib	60	43 : 25	38 : 23			2
»	II	55	41 : 25	40 : 23			3
»	IIIa	53	37 : 33	37 : 30			1
»	IIIb	58	40 : 28	41 : 20			1
4	IVa	63	35 : 32	32 : 26	30 μ : 25 μ	34 μ : 24 μ	0
»	IVb	70	36 : 22	31 : 25	33 : 26	31 : 30	2
»	Va	55	31 : 25	29 : 20	30 : 24	30 : 25	2
»	Vb	57	30 : 23	33 : 26	32 : 28	33 : 26	1
»	Vc	67	35 : 25	28 : 25	33 : 26	33 : 25	2
»	VIa	57	33 : 20	32 : 25	34 : 20	35 : 30	1
»	VIb	57	30 : 21	33 : 26	33 : 27	37 : 17	1
»	VIc	50	35 : 30	35 : 26	28 : 23	30 : 15	0
»	VIIa	50	33 : 26	30 : 25	33 : 19	28 : 28	2
»	VIIb	50	31 : 21	38 : 20	33 : 20	25 : 18	2
»	VIIIa	50	27 : 25	33 : 23	29 : 20	25 : 21	1
»	VIIIb	50	30 : 23	26 : 22	26 : 23	33 : 25	1
»	VIIIc	58	28 : 25	28 : 25	30 : 20	28 : 20	1
»	VIII d	58	30 : 25	35 : 25	28 : 25	28 : 20	2
»	IX a	58	31 : 28	30 : 25	32 : 24	34 : 23	2
»	IX b	60	28 : 23	26 : 26	30 : 25	33 : 25	2
»	IX c	60	33 : 31	28 : 23	30 : 25	31 : 28	1
»	IX d	55	37 : 33	31 : 25	32 : 21	35 : 28	2

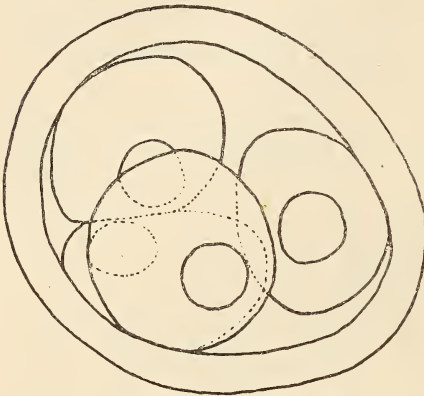
Zunächst ist zu bemerken, daß meist die Corona radiata noch erhalten ist, wenn auch nicht immer ganz vollständig. Die Lage der vier Furchungskugeln zueinander ist aus der Untersuchung der Osmiumpräparate hinreichend bekannt; die dort erhaltenen Resultate werden hier nur weiter bestätigt.

Bemerkenswert ist ferner die oft auffallend exzentrische Lage der Kerne, die in einigen Fällen geradezu wandständig sind. Das Ovulum, bei dem dies am deutlichsten hervortritt, gebe ich in nebenstehender Textfigur 1 im Umriß wieder.

In andern Fällen wieder liegen die Kerne in der Mitte der Furchungskugeln. Im allgemeinen läßt sich feststellen, daß die Kerne,

wenn sie überhaupt von der centrischen Lage abweichen, nach dem Innern des Eies verschoben sind, niemals nach der Peripherie zu. Ihr Aussehen zeigt keine bemerkenswerten Unterschiede von denen der zwei primären Furchungskugeln, wie sie in Fig. 12 abgebildet sind. Sie sind ellipsoidisch oder kugelförmig mit einem Durchmesser von etwa 13μ .

Mit zwei Ausnahmen wurden in allen Eiern Richtungskörper gefunden und zwar in sieben Fällen eins, in neun Fällen zwei; von den letzteren lagen fünfmal die beiden Richtungskörper getrennt, viermal nebeneinander. Ist nur einer vorhanden, so enthält er einen oder zwei Chromatinkügelchen bis zum Durchmesser von 3μ . Bei zwei Richtungskörpern findet man wieder das schon im Stadium von zwei Furchungskugeln festgestellte Ver-



Textfig. 1.

halten, daß eins, meist auch etwas größer, ein oder zwei dunkel gefärbte Chromatinkügelchen, das andre eine größere Anzahl derselben enthält. Ich habe niemals einen Unterschied in der Färbbarkeit der einzelnen Furchungszellen bemerken können.

Ein einziges Ei war in seiner Entwicklung schon weiter fortgeschritten. Es fand sich etwa 5 mm von der uterinen Tubenmündung entfernt ohne irgendwelche Reste von Discuszellen im Eileiter. Es besteht aus acht Furchungskugeln. Der Durchmesser des Eies abzüglich der Zona pellucida beträgt 60μ . Die Zona ist nicht überall gleich dick, und überhaupt das ganze Ei nicht kugelförmig, sondern etwas abgeplattet, wohl eine Folge der Behandlung. Die Furchungskugeln liegen dicht zusammengedrückt, so daß sie sich gegenseitig schon manchmal polyedrisch abplatteten. Der Größe nach sind sie alle einander ziemlich gleich; sie messen: $23 \mu : 19 \mu$, $27 \mu : 19 \mu$, $23 \mu : 18 \mu$, $23 \mu : 18 \mu$, $23 \mu : 20 \mu$, $22 \mu : 19 \mu$, $25 \mu : 21 \mu$ und $25 \mu : 20 \mu$. Auffallend ist das Aussehen der Kerne in diesem Präparate. Mehrere sind stark oval: $14 \mu : 8 \mu$ und $13 \mu : 8 \mu$.

Zwei andre Kerne machen den Eindruck, als ob sie durch eine Wand in zwei Teile zerlegt würden, es ist auch äußerlich eine Ein-

kerbung zu sehen; jeder Teil enthält einen deutlichen Nucleolus. Bei zwei andern Kernen ist diese Einkerbung ebenfalls sehr deutlich, befindet sich aber ganz an einem Ende, so daß es das Aussehen erhält, als würde hier ein kleines Stück vom Kerne abgeschnürt. Die Größe der Kerne ist durchschnittlich dieselbe, wie im vorigen Stadium. Richtungskörper konnte ich hier nicht mit Sicherheit feststellen. Von einem Unterschied in der Färbbarkeit und Dotterstruktur der einzelnen Furchungskugeln kann auch in diesem Falle nicht die Rede sein.

Ich fasse die Resultate, die sich aus vorstehenden Untersuchungen ergeben, hier nochmal kurz zusammen.

Die Furchung des Igeleies geht nicht immer in streng geometrischer Progression vor sich. Es können durch ungleichzeitige Teilung der Zellen Ovula mit drei, sechs und sieben Furchungskugeln entstehen, die dann meist beträchtliche Unterschiede in der Größe aufweisen.

Auch auf dem Stadium der zwei primären Furchungskugeln macht sich zuweilen ein Unterschied in der Größe der Zellen bemerkbar, ebenso im Stadium von vier und acht Furchungskugeln.

Die Teilungsebenen der zwei primären Furchungskugeln stehen senkrecht aufeinander, so daß die aus ihnen hervorgehenden Zellenpaare eine gekreuzte Lage zueinander einnehmen.

Das Ei befindet sich in diesem Stadium im zweiten Drittel des Eileiters.

Die Corona radiata der Follikelzellen geht während des Durchganges des Eies durch den Oviduct allmählich verloren; im Stadium von acht Furchungskugeln sind seine letzten Reste verschwunden. Es bildet sich keine Eiweißauflagerung im Eileiter.

Die Entwicklung innerhalb des Eileiters führt bis zu einem Stadium von acht Furchungskugeln, wohl dann erst tritt das Ei in den Uterus über, wenn auch die Möglichkeit, daß der Übertritt schon vor dem Achtzellenstadium erfolgt, nicht auszuschließen ist. Die Zona pellucida ist dann noch völlig intakt. Der perivitelline Raum gewährt noch genügenden Platz für die weitere Entwicklung. Die Kerne der Furchungskugeln sind kugelig bis ellipsoidisch und behalten bis zum achtzelligen Stadium die gleiche durchschnittliche Größe bei: etwa 13μ im Durchmesser.

Es finden sich meist ein oder zwei, in einzelnen Fällen auch drei Richtungskörperchen vor.

Die zwei Richtungskörperchen liegen etwa in der Hälfte der Fälle zusammen, im übrigen getrennt voneinander. In den Fällen, wo drei

Richtungskörper vorhanden sind, liegen zwei nebeneinander, das dritte getrennt davon.

In keinem Falle wurde außer in der Größe irgend ein Unterschied zwischen den einzelnen Furchungskugeln gefunden, der auf eine frühzeitige Sonderung in Ectoderm- und Entodermzellen schließen lassen könnte.

Literatur-Übersicht.

Um eine Vergleichung der Resultate meiner Untersuchungen mit den Ergebnissen, die bei andern Säugetiereiern gewonnen sind, zu ermöglichen, lasse ich hier eine Übersicht über die einschlägige Literatur folgen, und verweise im übrigen auf die mehr historischen zusammenfassenden Berichte über die Säugetier-Eifurchung von SOBOTTA in seiner Arbeit über die Entwicklung der Maus 1895 (39), das Referat desselben Autors in MERKEL und BONNETS »Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte« 1895 (40) und das Kapitel über Furchung der Säugetiere in O. HERTWIGS »Handbuch der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere« (25).

K. E. v. BAER (5) fand zuerst das eigentliche Ei innerhalb des GRAAFSchen Bläschens. Durch die richtige Auffassung des Eierstockseies war ein außerordentlicher Fortschritt zur Erkenntnis der Entwicklungsgeschichte des Säugetiereies gemacht. v. BAER hat auch Eier vom Hund, Schwein, Schaf und Kaninchen im Eileiter gesehen, doch über die Art und Weise der Furchung nichts Genaueres mitgeteilt. In seinem Werke: Entwicklungsgeschichte der Tiere. II. Teil, Taf. IV, Fig. 11 findet sich eine Abbildung, auf die im Text kein Hinweis vorhanden ist, die wohl ein Furchungsstadium von sechs ungleichen Furchungskugeln, anscheinend eines Säugetiereies, darstellt.

Auf dieser, hauptsächlich von v. BAER geschaffenen Grundlage konnten die Untersuchungen über die Entwicklung der Säugetiereier erfolgreich fortgesetzt werden. Seitdem haben sich viele Forscher damit beschäftigt, und mancher von ihnen hat auch die frühesten Furchungsstadien gesehen und beschrieben. Heute liegen uns Mitteilungen über die Eifurchung fast aller Ordnungen der Säugetiere vor.

Die Furchung des Monotremen-Eies weicht von der der übrigen Säugetiere am weitesten ab, da sie discoidal verläuft. Sie ist zuerst von CALDWELL 1887 (20) untersucht worden.

Nach ihm ist die Furchung von Anfang an inäqual, indem die beiden ersten Teilungsebenen die Keimscheibe in zwei größere und zwei kleinere Bezirke teilen. SEMON 1894 (37) findet im Gegensatz

dazu die vier Teilstücke, durch zwei aufeinander senkrecht stehende Ebenen hervorgebracht, gleich groß. Ein späteres Stadium zeigt eine einschichtige Platte von vierundzwanzig nahezu gleichgroßen Furchungszellen.

Über die Furchung der Marsupialier sind wir vollständiger unterrichtet. SELENKA (36) hat die Entwicklung des Opossums zum Gegenstand eingehender Untersuchungen gemacht und auch mehrere Furchungsstadien beobachtet.

Die Furchung ist eine totale, sie beginnt auffälligerweise erst 5 Tage nach der Begattung. SELENKA bildet ein Stadium von zwei Blastomeren ab; es liegt bereits im Uterus neben einem Ei von etwa 20 Zellen. Als weiteres Stadium bildet SELENKA ein vierzelliges Ei ab. Es hat sich hier eine sehr dicke Eiweißschicht aufgelagert, während die Zona pellucida allmählich resorbiert wird. Der perivitelline Raum ist außerordentlich groß, größer als bei irgend einem andern bisher untersuchten Säugetiere. Die vier Blastomeren sind von gleicher Beschaffenheit und Größe, haben eine birnenförmige Gestalt und liegen parallel nebeneinander, mit den dünneren Enden, in deren Nähe der Kern liegt, nach außen. Außerdem sind zwei Richtungskörper vorhanden.

Die dritte Furchungsebene steht senkrecht zu den beiden ersten. SELENKA vermutet, daß bei dieser Teilung eine Trennung in Entoderm und Ectoderm stattfindet. Von den acht Zellen, die so entstehen, und in zwei allerdings unregelmäßigen Kreisen angeordnet liegen, sind sieben von etwa gleicher Größe, die achte etwas kleiner. Das am weitesten vorgeschrittene Furchungsstadium ist ein Ei von zwei- und vierzig Zellen, die eine Blastula bilden, deren eine Hälfte von größeren, dunkleren, die andre von kleineren durchsichtigeren Zellen gebildet wird. In der Furchungshöhle befindet sich eine einzige große, dotterreiche Entodermzelle. Etwas Ähnliches hat VAN BENEDEN bei der Fledermaus im Stadium von acht Blastomeren gefunden, wo auch eine große Entodermzelle im Innern liegt.

Im Gegensatz zu den Monotremen und Marsupialiern, wo unsere Kenntnisse bisher doch noch recht spärlich sind, ist die Eifurchung der Placentalia an zahlreichen Vertretern untersucht worden. Die Furchungen beschränken sich allerdings zumeist auf solche Tiere, von denen am leichtesten Material zur Untersuchung der ersten Entwicklungsstadien zu erhalten ist, wie Maus, Fledermäuse und hauptsächlich Haustiere.

Über die Furchung der Edentaten und Cetomorphen ist bisher

nichts bekannt, von den Ungulaten ist die erste Entwicklung des Schweines, des Schafes und des Rehes näher untersucht.

R. ASSHETON behandelt in seiner 1899 erschienenen Arbeit: »The Development of the Pig during the first ten days« (3) unter andern auch die ersten Stadien der Furchung. Die Eier treten schon im Vierzellenstadium in den Uterus. ASSHETON beschreibt Ovula von zwei, drei, vier, fünf und mehreren Furchungszellen. Die beiden ersten Blastomeren sind gleich groß. Der nach innen gelegene Dotter ist von zahlreichen Ölkugeln durchsetzt. Es wurden zwei Richtungskörper gesehen. Das dreizellige Ovulum besteht aus einer größeren und zwei kleineren Furchungskugeln. An einem Ovulum mit vier Blastomeren und zwei Richtungskörperchen hat ASSHETON genauere Messungen gemacht. Das Ei hat einen Durchmesser von 164μ , die Zona pellucida eine Stärke von 16μ . Die Furchungskugeln sind von ungleicher Größe, doch sind die Unterschiede im Vergleich mit denen, wie ich sie beim Igelei gefunden habe, gering zu nennen. Außer in der Größe ist kein Unterschied vorhanden. Die Lage der Zellenpaare ist gekreuzt. Die Richtungskörper haben die außerordentliche Größe von $25 \mu : 14 \mu$.

Das fünfzellige Ei besteht aus drei kleinen und zwei großen Furchungskugeln. Die späteren Stadien sind oft auffallend durch die bedeutende Verschiedenheit hinsichtlich der Größe. Dabei umgeben die kleineren Segmente die größeren wie eine Schale. Doch ist das Resultat der Furchung als eine aus annähernd gleichen Zellen bestehende Morula zu bezeichnen.

In demselben Jahre vollendete ASSHETON seine Untersuchungen über die Furchung des Schafeies (2). Das früheste angetroffene Stadium ist ein sechszelliges Ei, bestehend aus zwei großen und vier kleinen Furchungskugeln, die außer in der Größe keinen Unterschied, weder im frischen noch im gefärbten Zustande, aufweisen. Das Ei hat einen Durchmesser von 180μ , die Dicke der Zona pellucida beträgt 15μ . Bei einem achtzelligen Ovulum sind die Furchungskugeln ungefähr von gleicher Größe, eine ist viel heller als die übrigen und von feinerer Struktur. In den späteren Stadien finden sich immer mehr größere, hellere Zellen, die von kleineren dunkleren umgeben werden.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung gleicht sich der Unterschied zwischen hellen und dunklen Zellen wieder aus. Die schon im Achtzellenstadium auftretende Furchungshöhle dehnt durch stärker werdenden inneren Druck die Zona radiata und die ihr innen an-

liegende, an einer Seite doppelte, dünne Zellschicht sehr weit aus. Daraus resultiert schließlich ein »spherical, transparent, perfectly typical mammalian blastodermic vesicle«.

Die Erscheinung, daß im Laufe der Furchung eine Differenzierung der Zellen auftritt, die später wieder verschwindet, steht in der Literatur über die Furchung des Säugetiereies vereinzelt da. Der Unterschied tritt in den zahlreichen Abbildungen, die die Verhältnisse möglichst getreu wiedergeben, wie der Verfasser ausdrücklich betont, sehr deutlich zutage, daß man die Richtigkeit dieser Angaben nicht bezweifeln kann.

Zeitlich weit zurück liegen BISCHOFFS Untersuchungen über die Entwicklung des Reheies, herausgegeben 1854 (15). Das früheste beobachtete Stadium von vier Furchungskugeln befindet sich im Eileiter. Eine Corona radiata ist nicht mehr vorhanden. Das Ei hat einen Durchmesser von etwa 145μ , die Zona pellucida einen solchen von 17μ . Nach der Abbildung zu urteilen, sind die Furchungskugeln von ungleicher Größe, es sind zwei kleinere und zwei größere. Ein weiteres Stadium von sechs Furchungskugeln befindet sich ebenfalls noch im Eileiter, während ein Ei von zehn bis zwölf verschieden großen Zellen bereits in den Uterus eingetreten ist. Bei weiterem Fortschreiten der Entwicklung soll die Teilung des Dotters wieder gänzlich verschwinden, und die Dottermasse sich wieder gleichförmig in der »Dotterhaut« — gemeint ist die Zona pellucida — verteilen. In diesem Zustande verweilt dann das Ei eine Zeit von $4\frac{1}{2}$ Monaten, von August bis Mitte Dezember, worauf die Entwicklung ihren gewöhnlichen Fortgang nimmt. Dieses Wiederauflösen der Furchungskugeln in eine homogene Dottermasse, was doch einen Rückschritt in der einmal begonnenen Entwicklung bedeuten würde, meint BISCHOFF auch beim Meerschweinchen mit Sicherheit konstatiert zu haben; doch ist diese Ansicht auf Täuschung zurückzuführen und erklärt sich durch die unvollständigen Hilfsmittel und Untersuchungsmethoden der damaligen Zeit.

Sie wird direkt widerlegt durch KEIBELS Aufsatz: Die Entwicklung des Rehes bis zur Anlage des Mesoblasts (30) 1902. KEIBEL hat mit erstaunlicher Geduld die Uteri von zahlreichen Rehgeißen untersucht, und es ist ihm geglückt, 60 Reheier aus den Monaten August, September, Oktober und November zu finden. KEIBEL führt an der Hand dieses Materials, von dem viele schöne Abbildungen vorliegen, den Nachweis, daß BISCHOFFS sonst so wertvolle Untersuchungen in einigen Punkten der Richtigstellung bedürfen.

Es kommt nach Vollendung der Furchung nicht wieder zu einer Zellverschmelzung.

Bei der Mehrzahl der Reheier, wenn nicht bei allen, ist die große Ruhepause in der Entwicklung vom August bis zum Dezember in der Tat nicht vorhanden; die Eier haben sich schon im September zu Bläschen umgewandelt, die sich beständig, allerdings langsam, weiterentwickeln.

Durch die Befunde, welche KEIBEL zu den vorstehenden Resultaten führten, wird schon zur Genüge bewiesen, daß ein absoluter Stillstand in der Entwicklung des Reheies nicht stattfindet; ein weiterer Beweis liegt in der Tatsache, daß KEIBEL in allen Stadien und zu jeder Zeit Kernteilungsfiguren angetroffen hat.

Über die Eifurchung bei der nächsten Ordnung, den Proboscidiern, sind bis jetzt noch keine Untersuchungen angestellt wegen der außerordentlichen Schwierigkeiten, die die Materialbeschaffung hier bereiten würde.

Dagegen enthält die Ordnung der Nagetiere mehrere Vertreter, mit denen sich leicht Züchtungsversuche anstellen lassen. So ist die Eifurchung beim Kaninchen, Meerschweinchen und der Maus oft Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen. Die ersten Mitteilungen über die Furchung des Kanincheneies hat M. BARRY in seinen *Researches in Embryology* 1839 veröffentlicht (6). Er hat im Eileiter des Kaninchens Stadien von 2, 4, 7, etwa 16 und mehreren Furchungskugeln beobachtet. Jede Furchungskugel besitzt einen Kern mit Kernkörperchen. Das Resultat der Furchung nennt BARRY eine »mulberrylike structure«, die aus annähernd gleichen Zellen besteht. Genaue Angaben über Größenverhältnisse macht BARRY nicht, doch bildet er viele Ovula auf verschiedenen Stadien ab. Nach den Figuren sind die beiden ersten Furchungskugeln gleich groß; im Stadium von vier Zellen ist eine größer, eine andre kleiner, als die übrigen. BARRY konstatiert auch schon, daß sich im Eileiter eine starke Eiweißschicht auf das Ovoid auflagert.

Kurze Zeit darauf, 1842, gab BISCHOFF seine 1840 begonnenen Untersuchungen über die Entwicklung des Kanincheneies heraus (12). Dieser Forscher, dessen embryologische Arbeiten von größter Bedeutung für die Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Säugetiere sind, hat die Furchung des Kanincheneies in allen Stadien verfolgt und beschreibt an der Hand vieler Abbildungen Ovula mit 2, 4, 8, etwa 16 und vielen Zellen. Die Furchung vollzieht sich bis zum etwa 36-zelligen Stadium im Eileiter, wobei sich eine dicke Eiweiß-

schicht auf die *Zona pellucida* auflagert. BISCHOFF macht folgendes interessante Experiment: er schneidet einem einige Zeit vorher belegten Kaninchen zunächst Eierstock, Eileiter und Uterus der einen Seite heraus, einige Stunden später auch die der andern Seite und findet dann die Eier hier in einem fortgeschrittenen Stadium vor. Ob beim zweizelligen Ovulum schon Verschiedenheit in der Größe der Furchungskugeln auftritt, ist nicht erwähnt; im Stadium von vier und acht Zellen besitzen sie gleiche Größe. In den weiteren Stadien zwischen acht und sechzehn Zellen finden sich naturgemäß größere und kleinere Furchungskugeln. Am Ende des 3. bis Anfang des 4. Tages gelangen die Eier in den Uterus. Hier vollendet sich die Furchung, deren letztes Resultat eine maulbeerartige Masse ist, die sich aus sehr vielen kleinen Zellen zusammensetzt. BISCHOFF hat die Hauptphasen der Entwicklung an einem guten und reichen Material verfolgt, doch enthält die Deutung der beobachteten Vorgänge den in der Zeit begründeten Fehler, daß er die Zellennatur der Furchungskugeln leugnet und nichts von einem Zellenbildungsprozeß bei der Dotterteilung wissen will.

Von weitgehendster Bedeutung für die Erforschung der Entwicklung bei den Säugetieren überhaupt ist die Arbeit von VAN BENEDEN aus dem Jahre 1875 über die Entwicklung des Kanincheneies (7). VAN BENEDEN beschränkt sich nicht auf die Untersuchung der Furchung, sondern behandelt auch die Eireife und die Befruchtung, wobei er viele wichtige Entdeckungen mitteilt.

Als erster erklärt er z. B. die Bildung der Richtungskörper, über deren Bedeutung man bisher sich nicht klar werden konnte, als einen Reifezustand des Eies, der auch ohne Befruchtung eintritt. Im übrigen beschreibt VAN BENEDEN die beiden Vorkerne und den aus ihnen hervorgehenden Furchungskern und erkennt, welche Rolle der letztere bei der Furchung spielt. Der Furchungsvorgang selbst wird in den Hauptphasen beobachtet und beschrieben. V. BENEDEN hat 29 Eier des Kaninchens im Stadium von zwei Furchungskugeln untersucht. Bei 21 von diesen findet er eine Verschiedenheit in der Größe der Blastomeren. Das kleinere ist weniger durchsichtig und färbt sich schneller und intensiver, als das größere. Hieraus schließt der Autor, daß die beiden Zellen ungleichwertig sind und sucht durch den Gang der weiteren Entwicklung zu beweisen, daß alle Zellen des Entoderms von den kleineren (*le globe endodermique*), alle Zellen des Ectoderms von den größeren (*le globe ectodermique*) abzuleiten sind. Im Vierzellenstadium ist die Lagerung der Furchungskugeln sehr un-

regelmäßig; es finden sich zwei größere und zwei kleinere mit denselben verschiedenen Eigenschaften, wie beim vorigen Stadium. In der nächsten Phase bilden die acht Furchungskugeln zwei parallele Lagen von je vier großen, hellen und vier kleinen, dunklen Zellen. Im weiteren Verlaufe der Furchung teilen sich die »Ectodermzellen« schneller und umgeben allmählich die »Entodermzellen«, die in die Mitte rücken. Das Resultat ist eine »Metagastrula: constituée par une masse cellulaire solide, dépourvue de cavité centrale, mais formée d'une couche ectodermique et d'une masse endodermique, pourvue d'un blastopore et d'un bouchon endodermique, formée progressivement pendant le cours du fractionnement par épibolie«.

Kurze Zeit nach dem Erscheinen dieser Arbeit, 1876, veröffentlichte HENSEN seine »Beobachtungen über Befruchtung und Entwicklungsgeschichte des Kaninchens und Meerschweinchens« (24). Der Verfasser hat die gefurchten Eier des Kaninchens daraufhin untersucht, ob er eine Andeutung eines Einstülpungsprozesses fände, hat aber nichts davon wahrgenommen.

Auch KÖLLIKERS Untersuchungen, die sich in seinem Lehrbuche über Entwicklungsgeschichte (31) finden, zeigen darin eine Abweichung von den Befunden VAN BENEDENS, als nach ihm die Anordnung der Zellen nicht so gesetzmäßig ist, wie jener es darstellt. Die beiden ersten Furchungskugeln findet KÖLLIKER ebenfalls von verschiedener Größe, bei vier Furchungskugeln finden sich nicht immer die von VAN BENEDEN erwähnten zwei durch ihre verschiedene Größe ausgezeichneten Zellenpaare, sondern eine ganz unregelmäßige Lagerung der größeren und der kleineren Furchungskugeln, ebendasselbe auch in den späteren Stadien von acht, zwölf und sechzehn Zellen. KÖLLIKER bestätigt nur, daß bei fortgeschrittener Furchung sich im Innern die größten Furchungskugeln befinden.

1894 erschien R. ASSHETON's Arbeit: »A Re-investigation into the early stages of the development of the Rabbit« (1). Der Verfasser wendet sich hierin entschieden gegen die Auffassung VAN BENEDENS über die Entstehung des Entoderms und des Ectoderms aus den beiden primären Furchungskugeln. Bei der Beschreibung des zweizelligen Stadiums bestreitet er außer dem mehr oder weniger ausgeprägten Größenunterschiede der beiden Furchungskugeln jede sonstige Differenzierung. Die Angaben der früheren Untersucher hinsichtlich der Auflagerung einer Eiweißschicht während des Durchganges des Eies durch den Oviduct werden bestätigt. Die erste Furchung erfolgt 24 Stunden nach der Begattung, die Teilung in

vier Zellen nach 26 Stunden. Es sind dann zwei größere und zwei kleinere Furchungskugeln vorhanden. Die weitere Furchung verläuft unregelmäßig, da die Zellteilung nicht zu gleicher Zeit bei den einzelnen Furchungskugeln stattfindet; so beschreibt ASSHETON Stadien mit fünf und sieben Furchungskugeln. Das erstere besteht aus drei kleineren und zwei größeren Zellen. ASSHETON vermutet, daß sich hier eine der kleineren Zellen zuerst geteilt hat, entgegen der Ansicht VAN BENEDENS, der angibt, daß die größeren Furchungszellen sich zuerst teilen. Es sind meist zwei Richtungskörper vorhanden, einer etwas größer, als der andre; sie liegen nebeneinander, nur in einem Falle weit voneinander getrennt. Im Stadium von acht Zellen liegt einmal ein Richtungskörperchen im Innern zwischen den Furchungskugeln. Im Verlaufe der weiteren Entwicklung liegen größere und kleinere Zellen unregelmäßig durcheinander verstreut, ohne daß auch in Querschnitten irgend eine bestimmte Lagerung zu erkennen wäre. Auch die Abkömmlinge der einzelnen Zellen werden ohne eine bestimmte Regel durcheinander gemischt. In keinem Falle zeigen sich Unterschiede in der Größe. In der 47. Stunde post coitum ist die typische Morulaform erreicht, bestehend aus etwa 20 Furchungskugeln.

Die ersten entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen über das Meerschweinchen (1852) verdanken wir wieder BISCHOFF (11). Die Eier verlieren schon 2 Stunden nach der Begattung im Eileiter den Discus proligerus. Es bildet sich keine Eiweißauflagerung. Oft werden ein oder zwei Richtungskörperchen gefunden. BISCHOFF bildet Eier mit zwei und vier Furchungskugeln ab, die er noch dem Eileiter entnommen hatte, während Eier mit zwölf bis sechzehn Zellen sich schon im Uterus befanden. Das Ovulum tritt also etwa im Stadium von acht Furchungskugeln in den Uterus über. Genauere Angaben über Größenverhältnisse der Furchungskugeln sind leider nicht gemacht. BISCHOFF bestreitet die Zellennatur der Furchungskugeln und die Anwesenheit von Kernen in denselben. Er deutet das »helle Bläschen« im Innern als ein Flüssigkeitströpfchen. Im Uterus tritt noch weitere Teilung ein, dann aber verschmelzen die Dotterkugeln wieder zu »einer einzigen unförmlichen, körnigen Masse ohne Kugeln, Zellen oder Kerne«. Erst aus dieser wieder formlos gewordenen Dottermasse sollen dann »Zellen« hervorgehen, die zur Bildung der Keimblase dienen. Dasselbe hatte BISCHOFF schon 1842 bei der Furchung des Kanincheneies vermutet, aber nicht mit dieser Bestimmtheit ausgesprochen.

In den 1860 herausgegebenen »Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens« von REICHERT (34) werden viele Punkte der Ausführungen BISCHOFFS scharf angegriffen. REICHERT erklärt die Furchungskugeln für vollkommene und ausgebildete Zellen und nennt den Furchungsvorgang einen Zellenbildungsprozeß. Auch weist er nach, daß die spätere Verschmelzung des schon gefurchten Dotters zu einer homogenen Masse Täuschung war und bildet die entsprechenden Stadien ab, die deutlich die kleinen Furchungszellen erkennen lassen. REICHERT hat Ovula mit zwei, fünf, sechs, acht, zwölf bis sechzehn und mehr Furchungskugeln gesehen, wobei »die einzelnen Furchungskugeln sich nur durch die Größe unterscheiden, im übrigen sich vollkommen gleichen«.

In den: »Neue Beobachtungen zur Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens« 1870 (16) sucht BISCHOFF seinen Standpunkt gegen REICHERT zu verteidigen. Über die Furchung wird nichts wesentlich Neues berichtet.

HENSENS Untersuchungen 1876 (24) enthalten keine zusammenhängende Darstellung der Furchung des Meerschweineies. Verfasser findet in den späteren Stadien größere und kleinere Furchungskugeln durcheinanderliegen, ohne eine bestimmte Sonderung in Entoderm- und Ectodermzellen, wie sie VAN BENEDEN für das Kaninchenei angegeben hatte.

Über die Entwicklung eines dritten Vertreters dieser Ordnung, der Maus, hat J. SOBOTTA 1893 und 1895 eingehende Abhandlungen veröffentlicht (38, 39). Mit der Eifurchung dieses Tieres hatte sich vor ihm längere Zeit hindurch schon der Italiener TAFANI beschäftigt, ohne jedoch vor seinem Tode noch zu einer ausführlichen Mitteilung seiner Beobachtungen gekommen zu sein. SOBOTTAS Untersuchungen sind vollständiger und stimmen in ihren Resultaten mit denen TAFANIS überein. Sie richten sich hauptsächlich auf die Reifungs- und Befruchtungserscheinungen, doch gelangt auch die Furchung des Mauseies ausführlich zur Darstellung. Die erste Teilung ist etwa 26 Stunden nach der Begattung vollendet; die beiden ersten Furchungskugeln sind dann vollständig einander gleich. Es finden sich ein bis drei nebeneinanderliegende Richtungskörper; nur in einem einzigen Falle liegen zwei getrennt voneinander. Die Zona pellucida ist auffallend dünn und liegt den Furchungskugeln eng an, nur dort, wo die Richtungskörper liegen, einen kleinen perivitellinen Raum freilassend. Schon in diesem Stadium ist von den Granulosazellen keine Spur mehr vorhanden. SOBOTTA gibt für den so häufig gefundenen Größen-

unterschied der beiden ersten Furchungskugeln die Erklärung, daß zunächst beide Blastomeren gleich seien, dann aber eine allein an Größe zunehme und eine hellere Färbung annehme, um sich eher als die andre zu teilen. Daraus resultiert ein Stadium von drei Furchungskugeln. Hierauf folgt sehr bald ein vierzelliges Stadium, wobei zu bemerken ist, daß die zweite Teilungsebene auf der ersten senkrecht steht. Die zuerst geteilten Zellen wachsen weiter heran und teilen sich wieder; so entstehen die Stadien von sechs, acht und mehr Furchungskugeln, wo größere helle und kleinere dunkle Zellen regellos durcheinander liegen. In diesem Stadium geht die *Zona pellucida* vollständig zugrunde, die bei den andern untersuchten Säugetiereiern, außer bei *Tarsius spectrum*, während der ganzen Furchung erhalten bleibt. Im sechzehnzelligen Stadium, im Anfange des vierten Tages nach der Begattung, tritt das Ei in den Uterus über.

Die Untersuchungen über die Eifurchung bei den Insectivoren beschränken sich, wie schon in der Einleitung erwähnt, auf den Igel und den Maulwurf.

Über die Furchung des Igeleies besaßen wir bis jetzt nur die oben angeführten Angaben KEIBELS. Desto eingehender ist die erste Entwicklung des Maulwurfs untersucht.

Die ersten Mitteilungen hierüber machte LIEBERKÜHN 1879, sie finden sich in seiner Abhandlung: »Über die Keimblätter der Säugetiere« (32). LIEBERKÜHN findet in den drei untersuchten Fällen bei Eiern mit vier Furchungskugeln keinen bemerkenswerten Unterschied in der Größe; dasselbe Resultat ergibt die Untersuchung des achtzelligen Stadiums. Bei zwölf Furchungszellen machen sich erhebliche Größenunterschiede geltend, es ist aber keine Regelmäßigkeit in der Lagerung der größeren und kleineren Zellen vorhanden. Ähnliche Verhältnisse zeigen die folgenden Stadien. In den Abbildungen sind innerhalb des perivitellinen Raumes viele Spermatozoen zu sehen.

1886 untersuchte W. HEAPE von neuem die Eifurchung beim Maulwurf (23). Dieser Autor gibt an, daß die beiden primitiven Furchungskugeln sich manchmal sehr deutlich, oft aber kaum merklich oder auch gar nicht in der Größe unterscheiden. Im übrigen sind die beiden Zellen vollständig einander gleich. Zwei Polkörperchen sind vorhanden. Die *Zona pellucida* ist außen grob granuliert und zeigt eine deutliche radiäre Streifung. Im Vierzellenstadium sind, bis auf eine Ausnahme, die Furchungskugeln alle ungleich in

der Größe. Im weiteren Fortgange ist die Furchung sehr unregelmäßig. Es finden sich Eier mit sechs, sieben, acht, neun, fünfzehn, siebzehn und mehr Furchungskugeln, wobei keine Gesetzmäßigkeit in der Verteilung der größeren und der kleineren Kugeln zu entdecken ist. Auch ist während der Furchung nicht der geringste Unterschied im Inhalt oder der Dichtigkeit der einzelnen Zellen zu sehen. Erst im Uterus vollzieht sich eine Sonderung der Furchungskugeln in eine äußere helle Schicht und eine innere dunklere Zellenmasse. Bis zu einem Stadium von fünfzehn Zellen sind Polkörperchen und Spermatozoen, wenn auch beide stark deformiert, noch aufzufinden.

Die bekannten eigentümlichen Verhältnisse bei der Befruchtung der Chiropteren sind mehrmals Antrieb zu eingehenden Untersuchungen, auch der Eifurchung, gewesen. Unsre Kenntnisse hierüber verdanken wir vor allem VAN BENEDEN und JULIN, die ihre Beobachtungen teilweise gemeinschaftlich anstellten (10, 11) und M. DUVAL (21).

In der 1880 von den beiden erstgenannten Forschern herausgegebenen Arbeit: »Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'œuf chez les Cheiroptères« findet sich die Beschreibung der Furchung bis zu vier Blastomeren. Das Material zu der Untersuchung war nur gering und stammte von verschiedenen Arten. Es bestand aus drei Eiern im Stadium von zwei, einem im Stadium von drei und zweien im Stadium von vier Furchungskugeln. Schon zwischen den beiden primären Furchungskugeln besteht ein ziemlich beträchtlicher Größenunterschied. Im dreizelligen Stadium ist dieser natürlich noch größer, außerdem aber findet sich noch ein verschiedenes Aussehen der Dotterstruktur der großen und der beiden kleinen Zellen. Es sind hier auch noch Spermatozoen im Ei zu sehen. Im folgenden Stadium tritt der erwähnte Unterschied noch mehr hervor: zwei Furchungskugeln sind kleiner und dunkler, zwei größer und heller. Die zwei Richtungkörper liegen nur in einem Falle getrennt voneinander. Einmal sind drei Richtungkörper vorhanden, von denen zwei nebeneinander, das dritte getrennt davon liegt, ebenso wie ich es in den beiden Fällen beim Igel angetroffen habe.

In jüngerer Zeit, 1895, hat M. DUVAL (21) die Untersuchungen über die Furchung der Fledermaus von neuem aufgenommen. DUVAL sucht die VAN BENEDENSche Theorie der Metagastrula, die jener schon selbst verlassen hatte, wieder zur Anerkennung zu bringen. Seine Funde schließen sich an die VAN BENEDENS an. Das jüngste

angetroffene Ovulum besteht aus vier Zellen, zwei größeren dunklen und zwei kleineren hellen. Es findet hier also das umgekehrte Verhältnis statt, als wie es VAN BENEDEN erwähnt. Die kleineren nennt DUVAL die Ectodermzellen, die größeren die Entodermzellen. In diesem Stadium sind zwei Richtungskörper vorhanden, die nebeneinander liegen. Die Ectodermzellen teilen sich schneller, als die andern, und schon bald ist deutlich zu sehen, daß sie die Entodermzellen wie eine Calotte mehr und mehr umwachsen, so daß diese nur noch an einer kleinen Stelle an die Oberfläche treten. Die Ectodermzellen schließen sich mit Ausnahme einer kleinen Mündung — des Blastoporus — zu einer Kugeloberfläche zusammen. Endlich verschwindet auch der Blastoporus.

1899 veröffentlichte VAN BENEDEN selbst eine Fortsetzung seiner früheren Arbeit (10). Er findet noch mehrmals das dreizellige Stadium, weiterhin Ovula mit vier, acht, etwa sechzehn und mehr Furchungskugeln. Es ist zwar mehrmals ein deutlicher Unterschied zwischen den äußeren, umgebenden und den inneren, eingeschlossenen Zellen vorhanden, doch ist er oft nur gering. Bei den meisten Eiern besitzen alle Furchungskugeln das gleiche Aussehen.

Über die Eifurchung bei den Carnivoren liegen Mitteilungen von BISCHOFF und BONNET über den Hund und die Katze vor.

BISCHOFF hat 1845 viele Stadien aus dem Eileiter des Hundes beschrieben (14). Er bildet Eier mit zwei, vier, sechs, acht, neun, zehn bis zwölf und mehreren Furchungskugeln ab. Die Größe der Kugeln ist manchmal, besonders im zwölfzelligen Stadium, sehr verschieden. Der Discus proligerus geht nach dem Stadium von vier Zellen verloren. Im Eileiter furcht sich das Ei bis zu 16 bis 32 Zellen. Eine Eiweißschicht bildet sich nicht. Ein Irrtum besteht in der falschen Beurteilung des »hellen Bläschens« innerhalb der Furchungskugeln. BISCHOFF schreibt ihnen »die Rolle des Kernes« zu, doch ist er nicht zu der Erkenntnis, daß es der Kern selbst sei, gekommen. Die Furchung des Hundeeies ist seitdem noch nicht wieder beschrieben worden. BONNET verweist in seinen »Beiträge zur Embryologie des Hundes« 1897 (18) in diesem Punkte auf die Beobachtungen BISCHOFFS.

BONNET teilt jedoch in diesem Werke verschiedene Befunde über Furchungsstadien der Katze mit. Ein Ei, noch ungefurcht, mit zwei Polzellen, ohne sichtbaren Eikern, ist bemerkenswert dadurch, daß schon hier kein Discus proligerus mehr vorhanden ist; ein zweites Ei mit den beiden Vorkernen enthält nur noch ganz schwache Reste

desselben. Beide Eier stammen aus dem uterinwärts gelegenen Drittel des Eileiters. Ein drittes gefurchtes Ei mit neun deutlichen Blastomeren befindet sich in der Mitte des Eileiters. Nach der beigefügten Abbildung sind Gestalt und Größe der Furchungskugeln teilweise beträchtlich verschieden. Weitere Angaben über die Eifurchung bei der Katze sind in der Literatur nicht zu finden.

Von den höheren Säugetieren besitzen wir noch Angaben über die Eifurchung des *Tarsius spectrum*, welcher 1902 von HUBRECHT untersucht worden ist (26). Es fehlt hier auf den frühesten Stadien eine Zona pellucida um die Furchungskugeln, findet sich aber dann und wann in späteren Stadien, wenn sich schon die Morulaform gebildet hat. HUBRECHT ist geneigt, diese eigentümliche Erscheinung eines längeren Fortbestehens der Zona irgend einer Reaktion des mütterlichen Gewebes zuzuschreiben.

An Furchungsstadien hat HUBRECHT im ganzen gefunden: zwei zweizellige, fünf vierzellige, acht achtzellige und fünf sechszellige Ovula, dann weitere sechs als Morulae von 16 bis 24 Zellen. Im zweizelligen Stadium ist eine Größendifferenz der Kerne vorhanden, die vermuten lassen könnte, daß die Zellen als Mutterzellen einerseits des Embryonalknotens, anderseits des Trophoblasts anzusehen wären. Im Stadium von vier Zellen ist jedoch dieser Unterschied verschwunden. Die weiteren Abbildungen zeigen noch einige acht- und sechzehnzellige Ovula. Die Morula ist in ihrem ganzen Umfange kleiner, als das ungefurchte Ei, natürlich sind auch die Kerne bedeutend kleiner, als der primäre Furchungskern. Im Morulastadium wurde einmal noch die Anwesenheit eines Richtungskörperchens konstatiert. Das Ei tritt in diesem Entwicklungszustand in den Uterus ein.

Es besteht also bei den Säugetieren, abgesehen von den Monotremen, durchgehends eine totale, adäquale Furchung des Eies, die zwar bei den einzelnen Vertretern einige Verschiedenheiten aufweist, aber immer zu demselben Resultate, einem soliden Morulastadium führt, das sich dann durch die früher oder später auftretende Furchungshöhle zur Blastula ausbildet.

Bei einer Vergleichung der Befunde bei den Mammalien mit den Erscheinungen der Eifurchung bei dem Igel ergeben sich in den wesentlichen Punkten übereinstimmende Resultate.

Die Furchung ist eine totale, adäquale. Es treten schon im Stadium von zwei Furchungskugeln beim Ei des Igels kleine Größenunterschiede auf, wie sie bei fast allen andern Säugern ebenfalls festgestellt worden sind. Es ist keine sonstige Differenzierung zwischen

den beiden primären Blastomeren zu bemerken, welche nur beim Kaninchen und bei der Fledermaus von VAN BENEDEN und DUVAL beschrieben, von andern Autoren aber bestritten wird. Das Stadium von drei Furchungskugeln ist entsprechend den Befunden beim Schwein, der Maus und der Fledermaus.

Das Stadium von vier Furchungskugeln stimmt mit den meisten Beobachtungen überein, indem durch die senkrechte Stellung der Teilungsebenen der beiden primären Furchungskugeln zueinander eine gekreuzte Lage der Zellenpaare zustande kommt. Die Furchungskugeln weisen auch hier geringe Unterschiede in der Größe auf. Auch darin ist die Eifurchung des Igels der übrigen Säugetiere ähnlich, daß besonders von dieser Entwicklungsphase an die Furchung sehr unregelmäßig fortschreitet. Die Teilung der Furchungskugeln verläuft nicht immer synchron; in den Zwischenstadien zwischen vier und acht Furchungskugeln sind infolgedessen bedeutende Unterschiede in der Größe der Zellen zu bemerken. Diese Differenzen sind besonders beim Igel auffallend groß.

Das achtzellige Stadium besteht in Übereinstimmung mit den Beobachtungen bei den übrigen Säugern wieder aus annähernd gleichen Furchungskugeln. Es ist keine Differenzierung in helle und dunkle Zellen zu bemerken, wie es außer VAN BENEDEN und DUVAL auch ASSHETON für dieses Stadium beim Schaf konstatiert.

In dem Zeitpunkt des Übertritts des Säugetiereies in den Uterus herrschen große Verschiedenheiten. Im Durchschnitt verlassen die Eier den Oviduct in einem Stadium von acht bis zwölf Zellen. Ausnahmen davon machen das Ei des Schweines, das schon im Stadium von vier Zellen in den Uterus eintritt, während sich das Ei der Maus und der Fledermäuse bis zu etwa 16 Zellen im Eileiter furcht, das Ei des Kaninchens sogar bis zu 36 Zellen. Auch das Ei des Maulwurfs, dessen Furchung im übrigen die größte Ähnlichkeit mit der beim Igel aufweist, gelangt erst im Stadium von etwa 20 Furchungskugeln in den Uterus.

Das Ei des Igels ist ziemlich klein, nur das der Maus ist noch kleiner. Die Zona pellucida ist dünner als bei allen andern Säugetiereiern, ausgenommen die Maus und vielleicht *Tarsius spectrum*; sie bleibt jedoch während des ganzen Durchganges des Eies durch den Oviduct erhalten, während sie bei den beiden genannten Vertretern schon sehr früh resorbiert wird. Eine Eiweißauflagerung findet beim Igel im Gegensatz zum Opossum und Kaninchen nicht statt. Die Corona radiata bleibt beim Igel verhältnismäßig lange er-

halten, sie verschwindet erst kurz vor dem Achtzellenstadium, während sie z. B. beim Reh schon gleich nach der ersten Furchung und beim Meerschweinchen sogar noch vor derselben verloren gegangen ist. Spermatozoen, die bei einigen Vertretern der Säugetiere, beim Maulwurf sogar bis zum fünfzehnzelligen Stadium im Ei angetroffen sind, sind im Ei des Igels von mir nicht beobachtet worden.

Das Verhalten der relativ großen Richtungskörper beim Igel ist insofern abweichend, als beim Vorhandensein von zwei Richtungskörpern diese sehr oft voneinander getrennt liegen, was sonst nur als Ausnahme beobachtet worden ist.

Ich kann es nicht unterlassen, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. BALLOWITZ, für die Überlassung des wertvollen Materials und das lebhaftes Interesse, das er mir bei der Bearbeitung desselben entgegenbrachte, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Münster, im Mai 1906.

Literatur-Verzeichnis.

1. R. ASSHETON, A Re-investigation into the Early Stages of the Development of the Rabbit. Quart. Journ. of micr. Science Vol. XXXVII. P. II. 1894.
2. — The Segmentation of the Sheep with observations on the Hypothesis of the hypoblastic Origin for the Trophoblast. Ibid. Vol. XLI. 1898.
3. — The Development of the Pig during the First Ten Days. Ibid. Vol. XLI. 1898.
4. CH. VAN BAMBEKE et E. VAN BENEDEN, Rapport sur le travail: Onderzoekingen over de ontwikkelingsgeschiedenis van den Egel (Er. eur.). Bulletins de l'acad. Belg. Tome XIV. 1887.
5. v. BAER, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Thiere. Königsberg 1828.
6. M. BARRY, Researches in Embryology. Philos. Transact. of the Roy. Soc. 1839. P. II.
7. E. VAN BENEDEN, La maturation de l'œuf, la fécondation etc. des mammifères. Bull. de l'acad. roy. de Belg. 2^{me} sér. Tom. XL. No. 12. 1875.
8. — Recherches sur l'embryologie des mammifères. La formation des feuillets chez le Lapin. Archives de biolog. Tom. I. 1880.
9. — et JULIN, Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'œuf des Cheiroptères. Ibid.
10. — Recherches sur les premiers Stades du développement du Murin. Anat. Anzeiger Bd. XVI. 1899.
11. H. L. W. BISCHOFF, Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens. 1852.
12. — Entwicklung des Kanincheneies. Braunschweig 1842.
13. — Entwicklungsgesch. des Menschen und der Säugethiere. Leipzig 1842.

14. H. L. W. BISCHOFF, Entwicklungsgesch. des Hundeeies. Braunschweig 1845.
15. ——— Entwicklungsgesch. des Rehes. Gießen 1854.
16. ——— Neue Beobachtungen zur Entwicklungsgesch. des Meerschweinchens. Abhandl. der kgl. bayr. Akad. der Wissensch. München 1866.
17. BONNET, Grundriß der Entwicklungsgesch. der Haussäugetiere. Berlin 1894.
18. ——— Beiträge zur Embryologie des Hundes. Anatom. Hefte. 1897.
19. BOVERI, Über die Bedeutung der Richtungskörper. Münchner medic. Wochenschr. 1886. Jahrg. XXXIII. Nr. 50.
20. W. H. CALDWELL, The Embryology of Monotremata and Marsupialia. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London. Vol. CLXXVIII. p. 463—486.
21. M. DUVAL, Etude sur l'embryologie des Cheiroptères. Journal de l'anatomie et de la phys. Année XXXI. 1895.
22. E. HAECKEL, Die Gastrula und Eifurchung. Jenaische Zeitschr. Vol. IX. 1875.
23. W. HEAPE, The Development of the Mole (*Talpa europaea*), the Ovarian Ovum and Segmentation of the Ovum. Quart. journ. of micr. Science. Vol. XXVI. 1886.
24. HENSEN, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschr. für Anat. und Entw.-Gesch. Bd. I. 1876.
25. O. HERTWIG, Handbuch der Entwicklungsgesch. der Wirbeltiere.
26. HUBRECHT, Furchung und Keimblätterbildung bei *Tarsius spectrum*. 1902.
27. ——— Plazentation des *Erinaceus europaeus*. Quarterly journ. of micr. Sc. 1889.
28. J. W. JENKINSON, A re-investigation of the early stages of the development of the mouse. Quart. journ. of micr. Sc. Vol. XLIII.
29. F. KEIBEL, Zur Entwicklungsgesch. des Igels. Anat. Anz. Jahrg. III. 1888.
30. ——— Entwicklungsgesch. des Rehes. Archiv für Anatomie und Phys. Anat. Abteil. 1902.
31. KÖLLIKER, Entwicklungsgesch. des Menschen und der höheren Thiere. 2. umgearbeitete Aufl. 1879.
32. LIEBERKÜHN, Über die Bildung der Keimblätter bei den Säugethieren. 1879.
33. REICHERT, Der Furchungsprozeß und die sog. Zellenbildung um Inhaltsportionen. MÜLLERS Archiv 1846.
34. ——— Beiträge zur Entwicklungsgesch. des Meerschweinchens. Abhandl. der kgl. preuß. Akad. der Wiss. 1861.
35. RESINK, Plazentation des *Erinaceus europaeus*. Zool. Jahresber. 1902.
36. SELENKA, Studien über Entwicklungsgesch. der Tiere. 4. Das Opossum. Wiesbaden 1886.
37. SEMON, Zur Entwicklungsgesch. der Monotremen. Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel. Bd. II. Lfg. 1. Jena 1894.
38. J. SOBOTTA, Mitteilungen über die Vorgänge bei der Reifung, Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Verhandlungen der anat. Gesellsch. VII. Vers. 1893.
39. ——— Befruchtung und Furchung des Mäuseeies. Archiv für mikr. Anat. Bd. XLV. 1895.
40. ——— Referat über die Furchung des Wirbeltiereies in: Ergebnisse der Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. VI.
41. A. TAFANI, La fecondazione et la segmentazione studiate nelle uova dei Topi. Accad. med. fisic. Firenze 1888.

42. A. TAFANI, La fécondation et la segmentation étudiées dans les œufs des rats. *Archiv. italiennes de biol.* Bd. II. 1889.
43. — I primi momenti dello sviluppo dei mammiferi. *Atti del R. Instit. Firenze* 1889.
44. C. WEIL, Beiträge zur Kenntnis der Befruchtung und Entwicklung des Kanincheneies. *Wiener med. Jahrbücher* 1873.

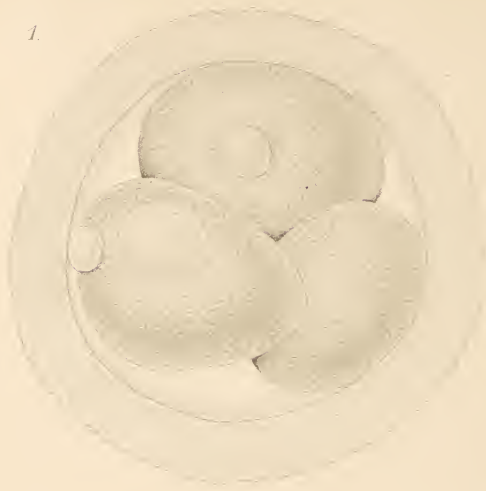
Erklärung der Abbildungen.

Tafel VI und VII.

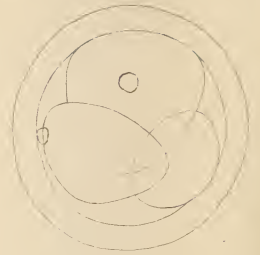
- Fig. 1. Ovulum mit drei Furchungskugeln.
- Fig. 2. Ovulum mit vier Furchungskugeln.
- Fig. 3. Ovulum mit vier Furchungskugeln.
- Fig. 4. Dasselbe Ovulum in veränderter Lage.
- Fig. 5. Ovulum mit vier Furchungskugeln.
- Fig. 6. Ovulum mit sechs Furchungskugeln.
- Fig. 7. Ovulum mit sechs Furchungskugeln.
- Fig. 8. Ovulum mit sechs Furchungskugeln.
- Fig. 9. Ovulum mit sechs Furchungskugeln.
- Fig. 10. Ovulum mit sieben Furchungskugeln.
- Fig. 11. Ovulum mit acht Furchungskugeln.
- Fig. 12. Querschnitt durch ein Ovulum mit zwei Furchungskugeln.

Die neben den plastischen Abbildungen mit 1a, 2a . . . bezeichneten Figuren geben die Umrisse der Furchungskugeln wieder.

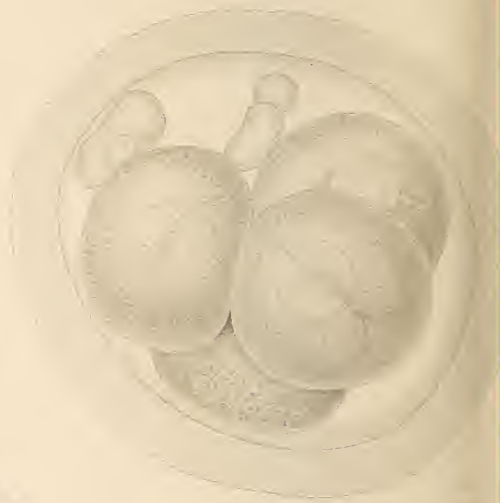
1.



1a.



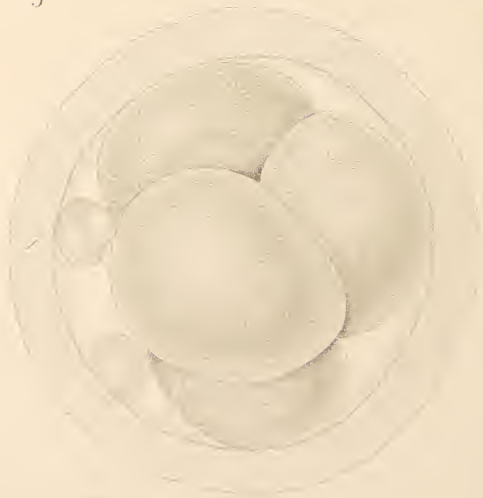
2.



2a.



3.

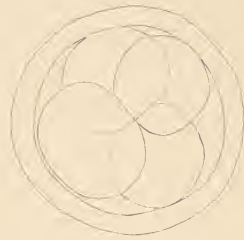


3a.

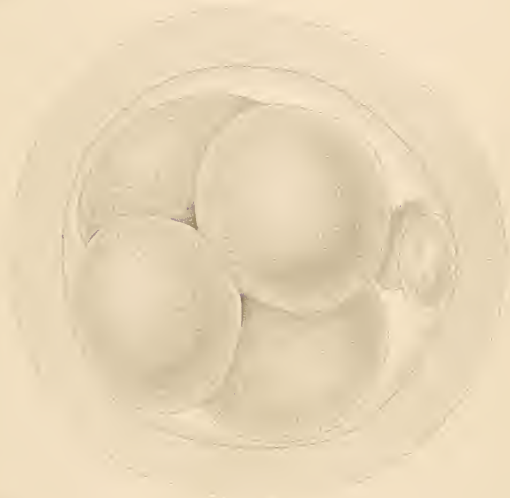




4a.



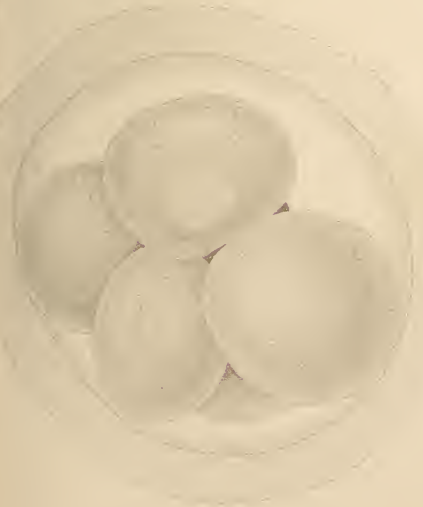
5.



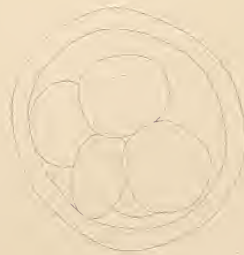
5a.

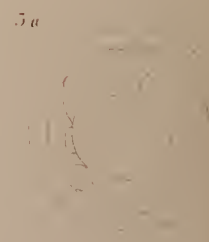
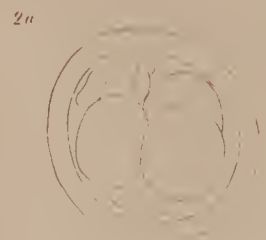


6.



6a.





7.



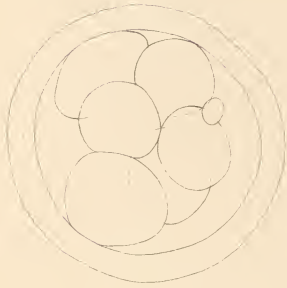
7a



8



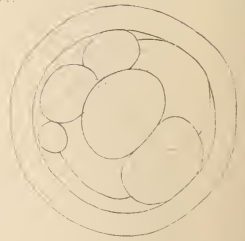
8a



9.



9a



11a



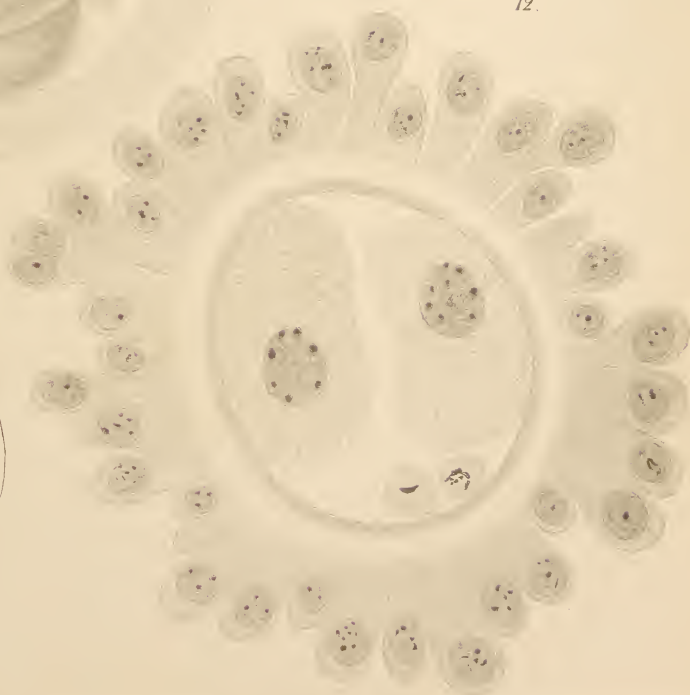
11.



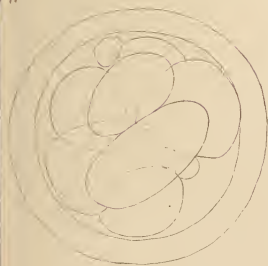
10



12.



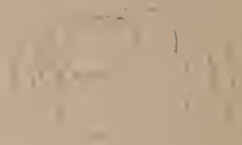
12a



7



1a



11a



11



10



12



9



9a



10a



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [85](#)

Autor(en)/Author(s): Kunsemüller Martin

Artikel/Article: [Die Eifurchung des Igels \(*Erinaceus europaeus* L\) 74-106](#)