

Weismann

*Lieferung*  
*von*  
*Cyclops strenuus*

*von*

Abdruck aus

**Anatomischer Anzeiger.**

Centrallblatt für die gesamte wissenschaftliche Anatomie.

Amtliches Organ der Anatomischen Gesellschaft.

Herausgeg. von Prof. K. von Bardeleben in Jena. — Verlag von Gustav Fischer in Jena.

X. Band, Nr. 22, 1895.

Rückert.

1895.

Ernst, ...

A—

*[Faint, illegible handwriting]*

Nachdruck verboten.

### Zur Befruchtung von *Cyclops strenuus* (Fisch).

Von J. RÜCKERT, München.

Mit 8 Abbildungen.

In den neuesten Arbeiten über die Befruchtung wird die Abstammung der Attractionssphären und Centrosomen der ersten Furchungsspindel noch immer auf das lebhafteste erörtert, ohne daß es bis jetzt gelungen wäre, eine Entscheidung in dieser wichtigen Angelegenheit herbeizuführen. FOL's (11) Centrenquadrille fand im Allgemeinen eine sehr günstige Aufnahme und von mehreren Seiten auch eine directe Bestätigung. In letzterer Beziehung fiel es namentlich ins Gewicht, daß nach L. GUIGNARD's (13) Beobachtungen auch bei der Befruchtung von Pflanzen (*Lilium Martagon*) jeder der beiden Vorkerne seine eigenen Centrosomen mit sich bringt, und daß diese letzteren wie im Seeigeli miteinander copuliren. Der Vorgang weicht zwar in seinen Einzelheiten von der Quadrille FOL's etwas ab, aber die Unterschiede sind doch nur nebensächlicher Art, während völlige Uebereinstimmung in dem Hauptpunkt herrscht: daß an jedem Po der ersten Furchungsspindel ein Centrosom, sei es nun in Gestalt eines einfachen oder, wie bei Pflanzen, eines doppelten Kügelchens sich findet, das zur Hälfte vom Ei, zur Hälfte von der Samenzelle abstammt. Hiermit würden im Wesentlichen auch die Angaben H. BLANC's (2) harmoniren, nach welchen bei der Forelle jeder Vorkern von einer eigenen Sphäre begleitet ist und beide Sphären alsdann bei der Copulation der Kerne sich vereinigen. Diese Mittheilungen stehen freilich im Widerspruch zu den Beobachtungen von BÖHM (3), der bei dem gleichen Object nur am Samenkern eine Strahlung sah.



Ferner ersehe ich aus einigen Angaben in der Litteratur, daß auch CONKLIN (8) dem Standpunkt FOL's und GUIGNARD's für Gastropoden sich angeschlossen hat. Ob dies auf Grund stichhaltiger Beobachtungen geschehen ist, kann ich nicht beurteilen, da mir CONKLIN's Publication nicht zugänglich ist.

Auch in die neueren Lehrbücher ward die Centrenquadrille nebst den dazu gehörigen bekannten Abbildungen aufgenommen, und von den Gegnern der Lehre, daß der Kern der alleinige Vererbungsträger sei, wurde sie als gewichtiges Argument verwertet.

Dem gegenüber war der Widerspruch, der sich in den ersten Jahren gegen sie erhob, verhältnismäßig gering. BOVERI, obwohl Begründer einer entgegengesetzten Anschauung, war unparteiisch genug, ihr in seinem Referat (5) eine ausführliche und anerkennende Darstellung zu widmen, nur mit dem Vorbehalt, daß dieser Befruchtungsmodus nicht für alle Eier giltig sein könne, so namentlich nicht für diejenigen von *Ascaris*, für welche an der Herkunft der Centrosomen von dem Spermatozoon festzuhalten sei. Entschiedenem Einspruch gegen FOL erhob VEJDOVSKY (22) unter Hinweis auf seine früheren Beobachtungen an *Rhynchelmis* (21), aus denen eine väterliche Abstammung der Centrosomen und Sphären („Periblaste“) hervorgeht.

Von den Autoren, welche sich nach den FOL-GUIGNARD'schen Publicationen mit unserer Frage beschäftigt haben, sind zunächst noch BRAUER (6) und HENKING (16), ferner FICK (10) und JULIN (19) zu nennen. Die beiden Ersteren sprachen sich für Branchipus und Insecten mit Bestimmtheit, die beiden Letzteren für *Siredon* und *Styelopsis* mit Wahrscheinlichkeit für die Abstammung der Centrosomen vom Spermatozoon aus.

Endlich sind noch in allerjüngster Zeit einige einschlägige Arbeiten erschienen, die freilich unter sich nicht minder im Widerspruch stehen, als die früheren Publicationen über den gleichen Gegenstand. Hier ist vor allem die Untersuchung von E. B. WILSON und MATHEWS (24) zu nennen, weil sie sich auf die Echinodermenbefruchtung erstreckt und sich in ihrem Ergebnis direct gegen FOL wendet. Die beiden amerikanischen Forscher kamen bei *Toxopneustes varieg.* (WILSON), bei *Asterias Forb.* und *Arbacia punctul.* (MATHEWS) zu dem übereinstimmenden Resultat, daß nach der Bildung des zweiten Richtungskörpers das „Eiarchoplasma“ bald verschwinde, ohne später wieder aufzutreten, und „daß das Archoplasma des ersten Furchungsamphiasters sich ganz vom Spermato-Archoplasma oder unter dessen Einfluß entwickelt“. Eine Centrenquadrille war bei keinem der Objecte sichtbar, es ließen sich überhaupt Centrosomen weder in den Sphären des



Spermakerns, noch der ersten Furchungskerne auffinden. Als namentlich beweisend wird das Verhalten von *Asterias* angeführt, woselbst die Spermatoosphäre sich teilt vor der Copulation der Vorkerne: „By a division of the asters before conjugation the formation of the first segmentation-amphiaster directly and wholly form the sperm-amphiaster is clearly seen.“ Mit Erlaubnis des Autors erwähne ich hier, daß auch Herr Professor BOVERI, wie er mir schon im vorigen Herbst noch vor dem Erscheinen von WILSON's und MATHEWS' Arbeit mündlich mitgeteilt hat, nach eigenen neueren Befunden am Echinodermenei die Centrosomen FOL's nicht anerkennt, sondern sie für Kunstproducte hält. Er findet an seinen Schnittserien die Verhältnisse genau so, wie er sie früher (4) nach dem lebenden Ei beschrieben hat: daß nämlich die Pole der ersten Furchungsspindel ausschließlich vom Spermatozoon abstammen.

Andererseits wendet sich die aus VAN BENEDEN's Laboratorium hervorgegangene Arbeit von HERLA (17) gegen BOVERI's Ableitung der Centrosomen-Sphäre bei *Ascaris*. HERLA giebt an, daß die von BOVERI als Archoplasma bezeichnete granulirte Masse in der Umgebung des im Centrum des Eies gelegenen Spermatozoons sich nicht in die Attractionssphären der ersten Furchungsspindel umwandle. Diese Masse, die auch keine Centrosomen in ihrem Innern enthalte, löse sich vielmehr auf. Es sollen Sphären und Centrosomen der ersten Furchungsteilung erst später auftreten, nachdem die Vorkerne schon voll entwickelt sind. Woher sie stammen, hat HERLA nicht ermitteln können, doch ist er der Ansicht, daß so wichtige Bildungen bei den einzelnen Tierspecies nicht eine gänzlich verschiedene Herkunft haben können.

WHEELER (23) hinwiederum kommt in einer gleichfalls in VAN BENEDEN's Institut ausgeführten Untersuchung über die Befruchtung von *Myzostoma glabrum* zu dem Resultat: „In *Myzostoma* there is every reason to believe that the female pronucleus alone is provided with centrosomes, and that only these enter into the formation of the first cleavage spindle.“ Wenn dem so ist, so hätten wir hier ein Beispiel für die dritte, schon früher von VAN BENEDEN und NEYT (1) vermutete Möglichkeit einer mütterlichen Herkunft der Centrosomen und Sphären. Indessen ist, wie WHEELER selbst hervorhebt, nicht anzunehmen, daß dieser Fall allgemeine Giltigkeit besitzt. Es kann sich daher hier höchstens um die Frage handeln, ob sich die verschiedenen Objecte wirklich ungleich verhalten in Hinsicht der Abstammung der genannten Bildungen, was schon vor WHEELER mehrere



andere Forscher, wie BOVERI (5) und R. HERTWIG (18), anzunehmen geneigt waren.

Daß übrigens unter Umständen ein Eicentrosoma für sich allein genügt, um die Entwicklung in Gang zu setzen, beweist das parthenogenetische Ei. Ferner wissen wir durch die Experimente von O. und R. HERTWIG (18a) und HENKING (16), daß in Eiern, die chemischen und thermischen Einwirkungen und Luftdruckveränderungen ausgesetzt sind, Strahlungen und selbst Centrosomen auftreten können, die sonst nicht vorhanden sind. In dieser Hinsicht sind die in O. HERTWIG's Institut ausgeführten und kürzlich ausführlich publicirten Untersuchungen SALA's (20) von besonderem Interesse. SALA hat in Ascaris-eiern durch Kälteeinwirkung Centrosomen und Polstrahlungen an den Richtungsspindeln, wo sie bei diesem Object sonst fehlen, künstlich hervorgerufen. Er schließt hieraus, daß auch in dem normalen Ei dieses Nematoden die Centrosomen während der Reifung nicht zu Grunde gehen, sondern sich nur umbilden (vermutlich in mit Vesuvium färbbare Körner). Denn würden sie normalerweise verloren gehen, so müßte man eine völlige Neuentstehung derselben für die abgekühlten Eier annehmen, was wohl unwahrscheinlich ist.

Wenn wir uns allein an das normale und befruchtungsbedürftige Ei halten, so stehen sich, wie wir gesehen haben, zur Zeit noch folgende 3 Hauptmöglichkeiten in Bezug auf die Genese der Centrosomen und Sphären der ersten Furchungsspindel gegenüber:

1) Diese Gebilde stammen vom Spermatozoon ab, in welchem Fall wiederum zu entscheiden ist, ob ein solcher Ursprung a) nur für die Centrosomen gilt, während die Sphären aus der Eisubstanz sich aufbauen (BOVERI), oder ob er b) für Centrosomen sowohl wie Sphären anzunehmen ist (z. B. VEJDOVSKY).

2) Sie stammen zu gleichen Teilen von väterlicher und mütterlicher Seite ab, sei es daß dabei eine Centrenquadrille aufgeführt wird oder nicht.

3) Sie haben bei verschiedenen Objecten verschiedene Herkunft. In diesem Falle würde man den sub 2 aufgeführten Modus als den ursprünglichen anzusehen haben (BOVERI, WHEELER), aus welchem durch Unterdrückung des mütterlichen Centrosoms der Modus No. 1 secundär abzuleiten wäre und eventuell durch Unterdrückung des väterlichen Centrosoms der von WHEELER mitgeteilte Fall von Myzostoma.

Bei diesem Stand der Frage ist es klar, daß eine endgültige Entscheidung nur durch ausgedehnte Untersuchungen herbeigeführt werden kann, die sich gleichzeitig auf Pflanzen und auf möglichst zahlreiche



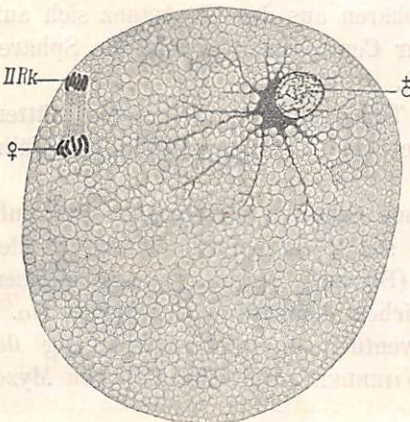
Tiergruppen zu erstrecken haben. Es ist daher angezeigt, daß Jeder, der über einschlägige Befunde an einem geeigneten Object verfügt, die Mühe nicht scheut, dieselben zu veröffentlichen, vorausgesetzt, daß sie für den einzelnen Fall beweiskräftig und unzweideutig sind. Wer die Litteratur genauer durchmustert, wird finden, daß an derartigen Beobachtungen nicht gerade ein Ueberfluß vorliegt. Von diesem Gesichtspunkte aus möchte ich im Folgenden Einiges über die Befruchtung von *Cyclops strenuus* mitteilen, und zwar um so mehr, als die Befruchtung von *Cyclops* bisher nicht näher beschrieben wurde. Es liegen über dieselbe nur einige vereinzelt Angaben HÄCKER's vor, die von mir weiter unten und in einem anderen Aufsatz berücksichtigt werden sollen. Auch die Befruchtung der übrigen Copepoden ist seit GROBBEN's bekannter Arbeit über die Entwicklungsgeschichte von *Cetochilus* (12) meines Wissens nicht wieder untersucht worden. Von den Resultaten des genannten Forschers, die am lebenden Material gewonnen wurden, kommt für das Folgende die Angabe in Betracht, daß bei *Cetochilus* zwei Richtungskörper wie bei anderen Tieren aus dem Ei ausgestoßen werden, und daß nicht nur der Spermakern, sondern auch der Eikern eine Strahlung besitzen.

Das von mir bearbeitete Material war ursprünglich nur für eine Untersuchung des Chromatins bestimmt. Es ist mit Sublimat und Sublimatessigsäure abgetötet und meist nur mit Boraxkarmin gefärbt. Trotzdem zeigt es die Sphären und Strahlen während der eigentlichen

Befruchtungsstadien sehr deutlich. Nachträglich habe ich übrigens von einem Teil der Präparate das Deckglas wieder entfernt und die HEIDENHAIN'sche Eisenhämatoxylinbehandlung nebst Vorfärbung mit Bordeaux zum Zwecke der Centrosomendarstellung versucht.

Das jüngste Befruchtungsstadium, welches für unsere Frage in Betracht kommt, ist in Fig. 1 abgebildet. Links oben in der Figur ist die in Ablauf begriffene zweite Richtungs-

Fig. 1.



Figurenbezeichnung: *I Rk* erster Richtungskörper. *II Rk* zweiter Richtungskörper. ♀ weiblicher Vorkern. ♂ männlicher Vorkern. *s* Sphäre des Spermakerns. *s'* durch Abschnürung von der vorigen entstandene zweite Sphäre des Spermakerns.



teilung zu sehen. Die Teilungsaxe steht trotz der vorgeschrittenen Phase der Karyokinese (Dyaster) nicht radiär, sondern nahezu tangential zur Eioberfläche. Ich fand dieses Verhalten bei sämtlichen (15 Stück) von mir untersuchten Eiern dieses Stadiums, die mehreren Muttertieren entstammen und in 2 verschiedenen Jahren (1891 und 1894) gewonnen wurden. Bei einem Teil dieser Eier liegen beide Tochterkerne der Oberfläche des Eies dicht an, ist also die Teilungsaxe eine rein tangentiale, bei anderen ist, wie in Fig. 1, der Eikern ein wenig von der Oberfläche abgerückt, was übrigens möglicherweise die Folge einer bereits beginnenden Annäherung an den Spermakern ist. In Zusammenhang mit dieser ungewöhnlichen Orientirung der zweiten Richtungsfigur kommt bei unserem Object der zweite Richtungskörper nicht zur Ausstoßung, sondern dessen Kern verbleibt im Ei, woselbst er während des weiteren Verlaufes der Befruchtung seine ursprüngliche superficielle Lage beibehält (vergl. Fig. 4—8). Solange er diese Stellung einnimmt, ist in späteren Befruchtungsstadien die Ursprungsstätte des Eikerns immer leicht zu bestimmen und damit auch der Weg, welchen der letztere gegen das Innere des Eies eingeschlagen hat. Wie wir sehen werden, ermöglicht dieser Umstand in vielen Fällen eine Unterscheidung der beiden Vorkerne zu einer Zeit, in welcher dieselben in Bezug auf Größe und Structur schon einander gleich sind.

Zu Beginn der Furchung dagegen rückt der zweite Richtungskörper oder, wie wir eigentlich sagen müßten, der zweite Richtungskern in tiefere Schichten des Eies vor, offenbar angezogen durch eine der beiden Attractionssphären des ersten Furchungskerns, die ihre Wirksamkeit jetzt auf die oberflächlichen Schichten der Eizelle äußern. Man findet ihn sodann im weiteren Verlauf der Furchung im Innern einer der Blastomeren, nicht selten in der Nachbarschaft ihrer Teilungsfigur, wie ich dies in einem anderen, demnächst erscheinenden Aufsatz abgebildet habe.

Während der ersten Furchungsstadien wurde der zweite Richtungskörper schon von HÄCKER (14, 15) bei perennirenden Cyclopsarten (*C. tenuicornis*) im Innern einer der Blastomeren beobachtet. Nach diesem Forscher handelt es sich aber hierbei um eine secundäre „Zurückwanderung“ eines bereits abgeschnürten Richtungskörpers in das Ei und zwar zunächst in das Innere der Furchungshöhle, woselbst er bei *Cetochilus* während des Blastodermstadiums schon von GROBEN gesehen war. Das Auffallende des Vorgangs würde hiernach darin liegen, „daß der Richtungskörper seinen Weg mitten durch die eine Furchungszelle nimmt und nicht etwa zwischen den Blastomeren hin-



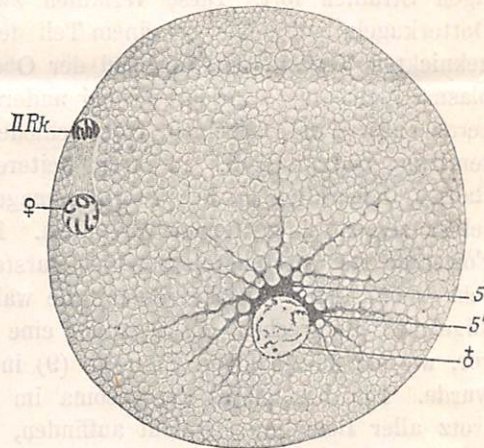
durchschlüpft“. HÄCKER vergleicht diese „active Wanderung“ mit dem Vordringen des Spermatozoons. Er teilt weiterhin mit, daß es den Anschein hat, als ob der Richtungskörper später wieder in den Verband der Embryonalzellen aufgenommen werde, denn dieses Gebilde fand sich bei *C. brevicornis* wiederholt innerhalb oder dicht neben der Stammzelle der Urmesoderm- und Urgeschlechtszellen und gewissen Abkömmlingen derselben, nämlich der Mutterzelle der beiden Genitalzellen („A-Zelle“) und einer der beiden Genitalzellen selbst. An diese Beobachtungen knüpft HÄCKER die Hypothese, daß hier vielleicht „ein sekundärer Copulationsproceß“ zwischen den Chromosomen des zweiten Richtungskörpers und denen der Genitalzelle vorliege, und zwar sei derselbe, da der Vorgang nicht regelmäßig stattfindet, in „phylogenetischer Entstehung begriffen“. Ohne auf diese Hypothesen einzugehen, möchte ich nur bemerken, daß bei dem von mir untersuchten *C. strenuus* das thatsächliche Verhalten des zweiten Richtungskörpers während der Befruchtung und Furchung ein anderes ist, als es HÄCKER schildert. Es handelt sich hier nicht um eine active Zurückwanderung eines ausgetretenen Richtungskörpers in das Ei, sondern um eine Nichtaustoßung dieses Körpers infolge von Persistenz der tangentialen Stellung der zweiten Richtungsspindel.

Die Zurückbehaltung des zweiten Richtungskörpers im Ei stellt bei unserem *Cyclops stren.* aus dem Bodensee nicht etwa nur ein gelegentliches, zufälliges Vorkommnis, sondern eine regelmäßige Erscheinung dar, zum wenigsten für die Monate Mai und Juni, in welchen das von mir untersuchte, reiche Material von Befruchtungs- und Furchungsstadien gesammelt wurde. Es ist dies eine auffallende Thatsache, die ihr Analogon in der Reifung gewisser parthenogenetischer Eier findet, bei denen der zweite Richtungskörper mit dem Eikern copulirt (vergl. BRAUER, 7). Nun wurde Parthenogenese bei Cyclopiden, wie überhaupt bei Copepoden, meines Wissens bisher nicht beobachtet, wie denn auch in den von mir untersuchten Eiern von *Cyclops stren.* stets ein Spermakern nachweisbar war. Indessen muß man doch, da für diesen eigentümlichen Verlauf der Reifung ein anderer, plausibler Grund sich nicht absehen läßt, an die Möglichkeit denken, daß bei unserem Copepoden facultative Parthenogenese gelegentlich vorkommen kann. Oder wenn dies nicht der Fall ist, so hat vielleicht *Cyclops stren.* früher einmal facultative Parthenogenese besessen, sie aber wieder aufgegeben und nur in dem Verhalten der zweiten Richtungsteilung noch eine phyletische Reminiscenz an jenen Zustand bewahrt. Jedenfalls ist die Reifung dieser Eier eine solche, daß beim Ausbleiben eines Spermatozoons jederzeit Parthenogenese eintreten könnte.



Kehren wir wieder zurück zu der Beschreibung des Stadiums der Fig. 1, so finden wir zwischen den Tochterplatten der zweiten Richtungsteilung als Rest der Verbindungsfäden eine feinkörnige Masse, die noch einige längsverlaufende Züge aufweist. Die Tochterplatten selbst lassen sich, obwohl sie im Wesentlichen noch übereinstimmenden Bau besitzen, doch schon jetzt als zweiter Richtungskörper und Eikern leicht voneinander unterscheiden, denn im ersteren liegen die stabförmigen, meist etwas gekrümmten Chromosomen dichter als im letzteren. Im weiteren Verlauf der Entwicklung tritt der Unterschied noch deutlicher hervor. Während der Richtungskern noch das Verhalten wie in Fig. 1 zeigt, weichen im Eikern jetzt die polaren Enden der Chromosomen weiter auseinander und verbinden sich durch einen feinen, bogenförmigen Contour, die erste Anlage der Kernmembran. Die apolaren Enden dagegen stehen noch dicht und sind noch nicht von einer Membran umhüllt. Eine noch etwas vorgerücktere Phase zeigt uns Fig. 2. Die beiden Schwesterkerne haben sich etwas mehr voneinander entfernt, die

Fig. 2.



Ueberbleibsel der Verbindungsfäden sind als feingranulirte Masse nur am inneren Umfang eines jeden Kernes erhalten. Der Eikern hat an seiner gesamten Peripherie eine Membran entwickelt und stellt jetzt ein helles, sphärisches Bläschen dar, in dessen Innerem, hauptsächlich der Kernwand angeschmiegt, die Chromosomen einen lockeren Tochterknäuel bilden. Die Chromatinfäden haben an Länge und Dicke zugenommen und infolge von Auflockerung ihrer Substanz an Färbbarkeit eingebüßt. Die Tochterplatte des Richtungskörpers ist dagegen wieder im Rückstand, sie zeigt jetzt einen Bau ähnlich dem des Eikerns der Fig. 1, nur ist an ihrem polaren Umfang bereits eine zarte Membran gebildet, die sich alsbald vervollständigt. Später wird dann der Richtungskern an seiner Oberfläche durch Druck von Seite des Eies abgeplattet. Seine Chromosomen drängen sich dabei wieder dicht zusammen und lassen von da ab



häufig Verklumpungen erkennen (Fig. 4—8). Weder der Richtungskörper, noch der Eikern weisen Centrosomen oder Attractionssphären oder Strahlen in ihrer Umgebung auf.

Im Stadium der Fig. 1 u. 2 findet sich außer den beschriebenen Producten der zweiten Richtungsteilung noch ein bläschenförmiger Kern in den Eiern vor, welcher nach den mitgeteilten Thatsachen als Spermakern mit Sicherheit angesprochen werden darf. Derselbe liegt noch in der peripheren Region des Eies, in sehr wechselnder Stellung zum Eikern, niemals jedoch fand er sich in dessen unmittelbarer Nähe. Er ist kugelig oder schwach ellipsoid, besitzt ein ziemlich kräftiges Chromatingerüst, das aus geschwungenen Fäden besteht und an der Oberfläche sich zu einer Chromatinmembran verdichtet. Der Oberfläche des Spermakernes liegt eine flache Sphäre kappenförmig an und entsendet ihre Radien weithin in das Eiinnere zwischen den Dotterkugeln hindurch. Die freie Oberfläche der Sphären erscheint durch die benachbarten Dotterkugeln mehr oder minder eingebuchtet. Zwischen den letzteren setzt sie sich in die an ihrem Ursprung kräftigen Strahlen fort. Diese verlaufen zwischen radiären Reihen der Dotterkugeln und zeigen bei einem Teil der Objecte einen welligen oder geknickten Verlauf, entsprechend der Oberfläche der einzelnen Deutoplasma-Elemente, während sie bei anderen Eiern, vergl. z. B. Fig. 5, gerade gestreckt erscheinen, Unterschiede, die offenbar durch die Conservirung bedingt sind. In ihrem weiteren Verlaufe verlieren sich die Radien unmerklich in dem Protoplasmagerüst des Eies. Die Sphären selbst zeigen einen feinen Wabenbau. Färbbare Stränge, welche die Fortsätze der peripheren Strahlen darstellen, umschließen zahlreiche, sehr kleine, helle Maschenräume, die wahrscheinlich kleinsten Dotterkugelchen entsprechen. Es liegt hier eine ähnliche Structur der Sphäre vor, wie sie kürzlich von EISMOND (9) in dieser Zeitschrift abgebildet wurde. Ein besonderes Centrosoma im Innern der Sphäre ließ sich trotz aller Bemühungen nicht auffinden, wie denn auch von manchen anderen Autoren eine solche Bildung in den Sphären der Spermkerne vermißt wurde.

Zu einer Zeit, in welcher der Eikern seine ursprüngliche Lagebeziehung zum Richtungskörper noch innehält und also noch entfernt vom Spermakern liegt, tritt an letzterem eine zweite, kleinere Attractionssphäre auf (Fig. 2 s'). Dieselbe befindet sich anfänglich nahe bei der Hauptsphäre, von deren Mitte um kaum ein Viertel der Kernperipherie entfernt, und ist mit ihr durch einen breiten Substanzstreifen verbunden. Man würde sie daher zunächst für eine



zufällige, secundäre Vorbuchtung der letzteren anzusehen geneigt sein, wenn von ihr nicht ein eigenes, ebenfalls kleineres, Radiensystem ausginge. Fig. 3 zeigt eine weitere Entwicklungsstufe der zwei Sphären. Sie sind beide gewachsen, relativ stärker aber die später entstandene ( $s^1$ ). Auch jetzt ist noch eine, allerdings sehr schmale, Verbindungsbrücke zwischen ihnen vorhanden. Nach diesen Thatsachen kann es nicht bezweifelt werden, daß die zweite Sphäre des Spermakernes aus der ersten hervorgeht und zwar durch knospenartige Abschnürung ihres einen Endes.

Ein späteres Befruchtungsstadium ist in Fig. 4—6 dargestellt. Ich habe von demselben 24 Eier untersucht, welche den Inhalt der Eiersäcke von 4 *Strenuus*-Weibchen bilden. Die Vorkerne stehen hier bereits in Berührung, teils direct (Fig. 5 u. 6), teils durch Vermittelung einer Sphäre (Fig. 4), zeigen aber noch eine beträchtliche Volumendifferenz. Dieser letztere Umstand allein ermöglicht es, unter Berücksichtigung des vorausgegangenen Stadiums, den größeren Kern als den männlichen, den kleineren als den weiblichen Vorkern zu bestimmen. Dazu kommen noch als weitere, bestätigende Momente die später zu besprechende Lage des Eikernes zum zweiten Richtungskörper und das Verhalten der Sphären. Der Spermakern ist tiefer in das Ei vorgedrungen und nimmt schon meist eine nahezu centrale Lage ein. Er ist von länglicher Gestalt, und es liegt an den abgebildeten Eiern seine Längsaxe in der längsten Ausdehnung der Eizelle.

Fig. 3.

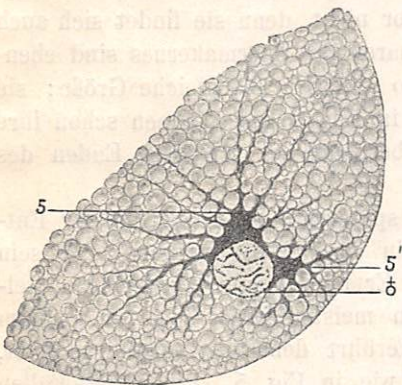


Fig. 4.

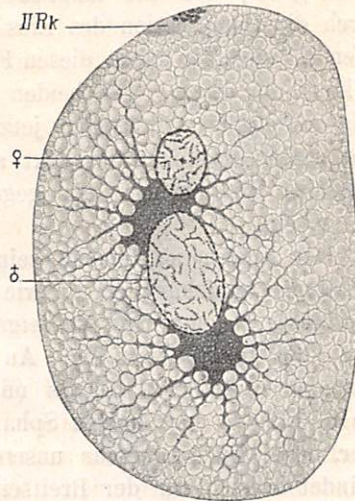




Fig. 5.

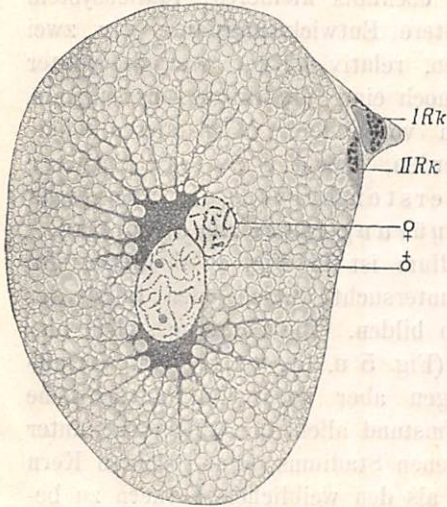
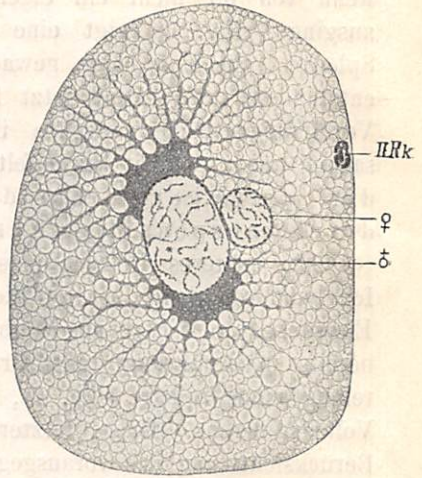


Fig. 6.



Dieses letztere Zusammentreffen ist ein zufälliges, denn die längliche Form der abgebildeten Eier ist nur durch eine Abplattung bedingt, welche dieselben innerhalb des Eiersäckchens erfahren haben, und hat mit der Richtung der bevorstehenden Furchungsteilung nichts zu thun. Viele Eier weisen jetzt und in späteren Befruchtungsstadien (z. B. Fig. 8) noch die kugelige Grundform auf, und auch in den abgeplatteten Eizellen ist die Stellung der Längsaxe des Spermakernes eine wechselnde. Es ist möglich, daß die längliche Gestalt dieses Kernes in Fig. 4—6 durch die Compression des Eies ein wenig verstärkt wurde, hervorgehoben ist sie aber durch diesen Factor nicht, denn sie findet sich auch in kugeligen Eiern. Die beiden Sphären des Spermakernes sind ebenfalls gewachsen und zeigen jetzt so ziemlich die gleiche Größe; sie sind weiter auseinandergerückt als in Fig. 3 und nehmen schon ihre definitive Stellung an den gegenüberliegenden schmalen Enden des Kernes ein.

Der Eikern ist, gemäß seiner späteren Entstehung, in der Entwicklung zurückgeblieben, wie sein geringeres Volumen und sein kräftigeres Chromatingerüst zeigen. Er nimmt eine verschiedene Stellung zum Spermakern ein. An den meisten Eiern liegt er an dem schmalen Ende jenes Kernes und berührt denselben entweder direct, wie in Fig. 4, oder dessen Sphäre, wie in Fig. 5. In einigen Fällen aber, und diese sind für unsere Schlußfolgerungen von Wichtigkeit, befindet er sich an der Breitseite des Spermakernes, ohne in Berührung mit dessen Sphären zu stehen (Fig. 6). Wie die



drei Figuren lehren, ist diese verschiedene Lagerung des Eikernes bedingt durch die jeweilige Stellung des Spermakernes zu demjenigen (durch die Lage des zweiten Richtungskörpers gekennzeichneten) Punkt der Eioberfläche, von welchem aus der Eikern seine Wanderung antrat. Es liegt nämlich der letztere Kern stets demjenigen Umfang des Spermakernes an, welcher dem zweiten Richtungskörper zugewendet ist: In Fig. 4 ist dies die Schmalseite des Spermakernes, in Fig. 5 der Uebergang von der schmalen zur Breitseite, und in Fig. 6 die Breitseite. Diese Lagerung ist im vorliegenden Stadium eine gesetzmäßige, und konnte ich beim Durchmustern einer Schnittserie aus der gegenseitigen Stellung der Vorkerne schon im voraus die Lage des zweiten Richtungskörpers bestimmen und umgekehrt. Es weist dies darauf hin, daß der Eikern den kürzesten Weg gegen den Spermakern einschlägt; vermutlich wird er in unserem Fall durch die Sphären des letzteren angezogen, entweder durch die eine, ihm benachbarte, wie in Fig. 4 und 5, oder durch beide zugleich, wie in Fig. 6.

Aus den bisherigen Befunden ergibt sich, daß eine Centrenquadrille im Sinne FOL's und seiner Nachfolger bei Cyclops nicht existieren kann. Schon der Umstand, daß die Sphäre des Spermakernes sich lange vor der Vereinigung der Vorkerne teilt, schließt einen solchen Vorgang aus<sup>1)</sup>. Indessen, so könnte man einwenden, wäre es doch möglich, daß auch bei Cyclops str. der Eikern Centrosomen und Sphären besitzt, die, wenn auch in etwas anderer Weise als bei FOL und GUIGNARD, mit denen des Spermakernes verschmelzen. Hiergegen ist, was zunächst die Sphären anlangt, zu erwidern, daß der Eikern solche Bildungen während seiner Copulation mit dem Spermakern nicht aufweist, ebensowenig wie vor diesem Act. Bei einer gegenseitigen Lagerung der Vorkerne, wie in Fig. 4 und 5, läßt sich allerdings nicht ausschließen, daß der Eikern eine eigene Sphäre mit sich gebracht hat, die mit der einen Sphäre des Samenkernes sich bereits vereinigt haben könnte. Der Fall von Fig. 6 aber beweist schlagend, daß diese an sich unwahrscheinliche Eventualität überhaupt nicht in Betracht kommt: der Eikern steht hier mit keiner der Sphären des Samenkernes in Berührung, ein

1) In dieser Hinsicht zeigt Cyclops str. das gleiche Verhalten wie Rhynchelmis nach den Beobachtungen von VERDOWSKY und Asterias Forb. nach den Untersuchungen von MATHEWS. Ich bemerke ausdrücklich, daß meine Befunde unabhängig von denen des letztgenannten Forschers erhalten wurden, wie schon daraus hervorgeht, daß das Hauptergebnis derselben bereits zu Anfang Januar dieses Jahres von mir veröffentlicht wurde (20 a, p. 31).



für die Untersuchung günstiger Umstand, der durch das Zusammenreffen von zwei verschiedenen Factoren bedingt ist, nämlich durch die besondere Stellung dieses Kernes und durch die relativ geringe Größe, welche er zu dieser Zeit noch besitzt. Würde der Eikern der Fig. 6 eine eigene Sphäre haben, so müßte dieselbe in diesem Falle isolirt an seiner Oberfläche zum Vorschein kommen. Dies ist aber nicht der Fall, der Kern ist vielmehr hier völlig nackt.

So bliebe nur noch der Einwand, daß der Eikern wenigstens seine eigenen Centrosomen führt, die weder von Strahlen noch von Sphären umgeben sind. Ich muß hier ohne weiteres zugeben, daß solche Gebilde vorhanden sein könnten und sich nur meiner Beobachtung entzogen haben, denn wenn man an einem nackt in der Eizelle gelegenen, von den Deutoplasmabestandteilen dicht umschlossenen Kern keine Centrosomen findet, so darf man heutigen Tages, trotz der vortrefflichen Methode M. HEIDENHAIN's, noch nicht den Schluß auf die Abwesenheit jener Körper ziehen. Wenn aber solche Ovocentrosomen wirklich vorhanden sein sollten, dann könnten sie sich, wie aus den mitgetheilten Befunden hervorgeht, mit eventuellen besonderen, in den Sphären vorhandenen engmaschigen Spermatocentrosomen nur dadurch vereinigen, daß sie in das Innere der schon mächtigen Spermato-sphären vordringen, ein Verhalten, welches doch allem, was wir bis jetzt über das Gebahren dieser Körperchen wissen, durchaus zuwiderlaufen würde und daher als vollkommen unwahrscheinlich bezeichnet werden muß.

Ueber das allmähliche Anwachsen der Vorkerne im weiteren Verlauf der Copulation steht mir ein reiches Untersuchungsmaterial zu Gebote, aus welchem ich zwei Schnitte (Fig. 7 und 8) zur Darstellung ausgewählt habe. Bis zum Stadium der Fig. 7 sind die Vorkerne beträchtlich gewachsen, namentlich der Eikern. Die Structur des letzteren gleicht jetzt der des Samenkernes fast völlig, sowohl hinsichtlich ihres Chromatingerüstes, als des Besitzes von Nucleolen; nur erscheint seine Grundsubstanz an vielen Eiern etwas stärker als die des Spermakernes, trotz der geringeren Größe des ersteren. Im Stadium der Fig. 8 sind die beiden Kerne auch an ihrem Volumen kaum mehr zu unterscheiden, der links gelegene Eikern ist nur mehr eine Spur kleiner als der Samenkern. Während in dem Stadium der Fig. 4—6 der Eikern bei entsprechender Lagerung schon von der einen Sphäre des Spermakernes bedeckt war (z. B. Fig. 5), ist er jetzt, nachdem sein Volumen zugenommen hat, mit beiden Sphären in Berührung gelangt. Ein Blick auf Fig. 7 und 8 lehrt, wie die Sphären des Spermakernes allmählich über den Eikern sich ausbreiten. Noch im Stadium der Fig. 8 lagert aber der größere Anteil derselben über dem erstgenannten Kern,



ein Verhalten, welches noch in diesem vorgerückten Copulationsstadium eine Unterscheidung der beiden Vorkerne ermöglicht.

Es geht aus einem Vergleich des Stadiums der Fig. 7 und 8 mit den jüngeren Befruchtungsstadien (Fig. 1—6) hervor, daß die Sphären des ersten Furchungskerns ausschließlich von denen des Spermakerns abstammen.

Die Berührungsebene der Vorkerne, ich will sie die Copulationsebene nennen, zeigt im Stadium der Fig. 4—6 eine ganz beliebige Stellung zu der durch die Sphärencentren gelegten Linie, der Centrenaxe, welche letztere mit der Längsaxe des Spermakerns zusammenfällt. Im weiteren Verlauf der Befruchtung ändert sich dies, denn in Fig. 7 und 8 steht die Copulationsebene nahezu parallel jener Centrenaxe. In Fig. 8 fällt sie sogar beinahe schon mit ihr zusammen, und nur infolge

der noch nicht vollendeten Ausbreitung der Sphären über den Eikern ist dies Zusammentreffen kein ganz vollständiges. Es erhebt sich nun die Frage, wie ist der eben geschilderte Zustand der Fig. 7 und 8 aus dem der Fig. 4 und 5 hervorgegangen. Die selteneren Fälle der Fig. 6 kommen nicht in Betracht, da hier schon

Fig. 7.

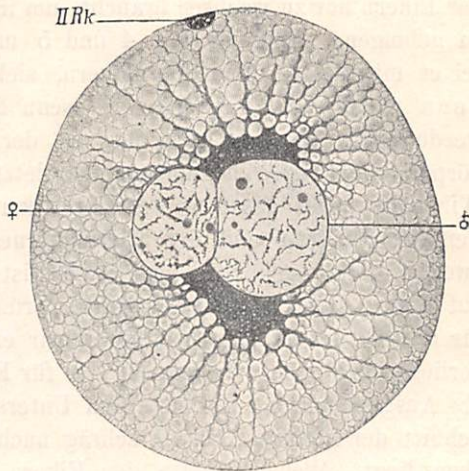
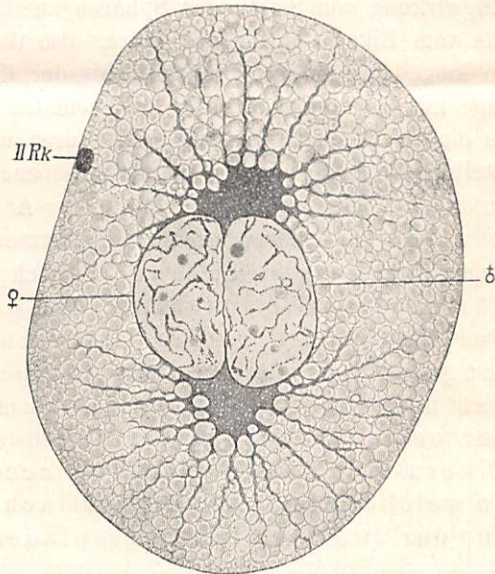


Fig. 8.





von vornherein die Centrenaxe parallel der Copulationsebene steht und der Eikern nur zu wachsen braucht, um in die Stellung der Fig. 7 und 8 zu gelangen. Aber in Fig. 4 und 5 müssen entweder die Sphären, sei es mit, sei es ohne Spermakern, sich drehen, oder aber der Eikern muß sich verlagern, wenn die definitive Stellung erreicht werden soll. Es läßt sich nun aus der Lage des zweiten Richtungskörpers die Frage zu Gunsten der letzteren Möglichkeit entscheiden. Wir haben oben gesehen, daß der Eikern anfänglich stets demjenigen Teil der Sphären und des Spermakernes sich anlagert, welcher dem zweiten Richtungskörper zugewendet ist. Reconstruieren wir uns nun auf Grund dieser Thatsachen die ursprüngliche Lagerung der Vorkerne für das Ei der Fig. 7, so erhalten wir einen Zustand, wie er in Fig. 4 vorliegt, und ebenso bekommen wir für Fig. 8 das Verhalten der Fig. 5 als Ausgangspunkt, nur mit dem Unterschied, daß auf dem letzteren Schnitt der Richtungskörper schräg nach rechts oben, statt nach links oben liegt. Welche Kräfte den Eikern aus der Anfangsstellung der Fig. 4 und 5 in die Endstellung der Fig. 7 und 8 bringen, bleibt dahingestellt, doch liegt es am nächsten, auch hier wieder an eine Zugwirkung von Seiten der Sphären zu denken und anzunehmen, daß die vom Eikern entfernte Sphäre, also die untere der Fig. 4 und 5, so lange ihre Zugkraft ausübt, bis der Kern in eine Gleichgewichtslage zwischen ihr und ihrer Antagonistin gebracht ist. Jedenfalls ist es eine Verlagerung des Eikerns, durch welche die in Rede stehende Stellungsveränderung der Copulationsebene zur Centrenaxe hervorgehoben wird, und liegt kein Grund zu der Annahme vor, daß der Spermakern und seine Sphären, nachdem die letzteren einmal einander opponirt liegen (Fig. 4—6), ihre Stellung im Ei noch weiterhin verändern<sup>1)</sup>. Wir dürfen vielmehr annehmen, daß die Richtung der ersten Furchungsteilung schon von vornherein durch die Stellung der Spermatozentren am Spermakern gegeben sei, daß mit anderen Worten der Samenkern die Richtung der ersten Furchungsteilung bestimmt, während der Eikern sich dieser Richtung accommodirt, gleichviel, an welcher Stelle der Eioberfläche er seine Entstehung aus der zweiten Richtungsspindel genommen hat.

1) Es ist möglich, daß die dem Eikern benachbarte Sphäre anfänglich eine geringgradige Verschiebung erleidet, denn sie ragt bei den Kernstellungen der Fig. 5 und 6 öfters etwas weiter auf die dem Eikern zugewandte Seite des Spermakerns vor als die andere Sphäre (was in Fig. 5 durch den Eikern verdeckt ist), als ob sie bei der Anziehung des Eikerns ein wenig aus ihrer Lage gebracht und diesem Kern entgegengerückt wäre. Von dieser geringfügigen Verschiebung aber dürfen wir hier absehen.



Durch welche Factoren aber die Richtung des Spermakernes selbst wieder bestimmt wird, läßt sich an unserem Object nicht entscheiden, sondern nur durch Beobachtung am lebenden Ei, wie solche erst kürzlich bei Echinodermen durch WILSON (24) in sorgfältiger Weise angestellt wurde. An den Schnittserien von Cyclops kann man nur unter der Voraussetzung, daß die Sphäre dem eindringenden Spermakern vorangeht, einigermaßen die Bahn dieses Kernes zu eruiren versuchen. Ich möchte aber auf derartige Bestimmungen nicht zu viel Gewicht legen wegen der Wendungen, welche der Spermakern möglicherweise auf seiner Bahn ausführen kann. In einem Teil der Fälle (z. B. Fig. 2) war der Samenkern gegen das Eicentrum gerichtet, in anderen (z. B. Fig. 1) mehr gegen den Eikern, einmal schien sich seine Richtung keinem dieser Punkte zuzuwenden. Im Allgemeinen macht es mir den Eindruck, als ob beide Factoren, die ursprüngliche Lagerung des Eikernes und das Eicentrum zusammen, auf die Richtung des Spermakernes von Einfluss wären.

Eingegangen am 21. Mai.

#### Nachschrift.

Die oben erwähnten Untersuchungen BOVERI's sind inzwischen veröffentlicht worden unter dem Titel „Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies“ (Verh. d. Phys.-med. Ges. zu Würzburg, XXIX, 1), und ist mir die Arbeit nach Ablieferung meines Manuscriptes durch die Güte des Verf. zugegangen. Es ist mir jetzt, bei der Correctur, eine eingehende Würdigung der wichtigen Abhandlung nicht mehr möglich, und beschränke ich mich auf den Hinweis, daß BOVERI die von WILSON und MATHEWS als Archoplasmen bezeichneten großen polaren Kugeln des Echinodermeneies als Centrosomen auffaßt. Wenn dies richtig ist, dann würden die ganz ähnlich sich verhaltenden, von mir als „Sphären“ bezeichneten Gebilde bei Cyclops ebenfalls als Centrosomen in Frage kommen, obwohl sie ihrem äußeren Ansehen nach (Größe, complicirte Structur, Rotfärbung in Bordeaux-Eisenhämatoxylin) sehr wenig der Vorstellung entsprechen, die sich in den letzten Jahren von den Centralkörpern eingebürgert hat. Ich möchte hier übrigens auf einen Befund hinweisen, der von mir bei Untersuchung der Selachierbefruchtung gemacht wurde und der für BOVERI's Auffassung spricht. Das „Centrosoma“ setzt sich hier während der Copulation der Vorkerne, wie ich vor 4 Jahren (Anat. Anz., 1891) mitgeteilt habe, aus einem Haufen von Kügelchen zusammen; offenbar besitzt es ebenso einen Wabenbau wie die polaren Kugeln von Cyclops. Dieses Gebilde aber geht durch Wachstum aus einem sehr kleinen, dem Anschein nach einheitlichen Kügelchen



jüngerer Befruchtungsstadien hervor, das, im Centrum der Spermastrahlung gelegen, auch heute wohl von Jedermann unbedenklich als Centrosom erklärt werden würde.

#### Citirte Litteratur.

- 1) VAN BENEDEN et NEYT, Nouvelles recherches sur la fécondation etc. Bull. acad. Roy. de Belgique, 1887.
- 2) BLANC, Etude sur la fécondation de l'œuf de la truite. Zool. Abh., Festschrift f. AUG. WEISMANN, 1894.
- 3) BÖHM, Die Befruchtung des Forelleneies. Sitzber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, 1891.
- 4) BOVERI, Ueber partielle Befruchtung. Sitzber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, 1888.
- 5) — — Befruchtung. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., 1892.
- 6) BRAUER, Ueber das Ei von Branchipus Grubii. Berlin 1892.
- 7) — — Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Arch. f. m. A., Bd. 43, 1894.
- 8) CONKLIN, The fertilization of the ovum. Lect. of Marine biol. Lab. of Woods Holl, 1894.
- 9) EISMOND, Einige Beiträge zur Kenntnis der Attractionssphären u. der Centrosomen. Anat. Anz., Bd. 10, No. 7, 1894.
- 10) FICK, Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. f. w. Zool., Bd. 56, 1893.
- 11) FOL, La quadrille des centres. Arch. d. sc. phys. et nat., T. 25, 1891; auch Anat. Anz., Bd. 6, 1891.
- 12) GROBBEN, Die Entwicklungsgeschichte von Cetoichilus sept. Goods. Arb. a. d. Zool. Inst. Wien, Bd. 3, 1880.
- 13) GUIGNARD, Nouvelles études sur la fécondation. Ann. des sc. nat., T. 14, 1891.
- 14) HÄCKER, Die Eibildung bei Cyclops u. Canthocamptus. Zool. Jahrb., A. f. A. u. O. d. T., Bd. 5, 1892.
- 15) — — Die Kernteilungsvorgänge bei der Mesoderm- und Entodermbildung von Cyclops. Arch. f. m. A., Bd. 39, 1892.
- 16) HENKING, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insecten. III. Zeitschr. f. w. Zool., Bd. 54, 1892.
- 17) HERLA, Etude des variations de la mitose chez l'Ascaride még. Arch. de biol., T. 13, Liège, 1894.
- 18) R. HERTWIG, Ueber Befruchtung und Conjugation, Verh. d. Deutsch. zool. Ges., 1892.
- 18a) O. u. R. HERTWIG, Ueber den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena 1887.
- 19) JULIN, Structure et développement des glandes sexuelles etc. chez Styelopsis grossularia. Bull. sc. de la France et de la Belgique, T. 25, 1893.
- 20) SALA, Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung der Eier bei Ascaris pug. Arch. f. m. A., Bd. 44, 1895.
- 20a) RÜCKERT, Zur Kenntnis des Befruchtungsvorganges. Sitzber. d. math.-phys. Kl. d. K. b. Akad. d. W., Bd. 25, 1895.
- 21) VEJDOVSKY, Entwicklungsgeschichtl. Untersuchungen. I. Reifung, Befruchtung u. Furchung des Rhynchelmis-Eies. Prag 1888.



zur Mitteilung H. Fol's: Contribution à  
Anat. Anz., Bd. 6, 1891.

de la *fécondité* of the centrosomes in the fertilized egg of  
Thom LEUCK. Journ. of Morph., V. 10, 1895.

and MATHEWS, Maturation, fertilization, and polarity in  
Myzostoderm egg. Journ. of Morph., V. 10, 1895.

24) E.