









# Die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier.

Von

**Dr. Johannes Rückert,**

o. ö. Professor an der Universität München.

---

Mit 8 Tafeln und 7 Textfiguren.

---

Abdruck aus der  
Festschrift zum siebenzigsten Geburtstag von CARL VON KUPFFER.



**Jena,**  
Verlag von Gustav Fischer.  
1899.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

**Handbuch** der Anatomie des Menschen in acht Bänden. In Verbindung mit weiland Prof. Dr. A. von Brunn in Rostock, Prof. Dr. J. Disse in Marburg, Prof. Dr. Eberth in Halle, Prof. Dr. Eisler in Halle, Prof. Dr. Fick in Leipzig, Prosektor Dr. M. Heidenhain in Würzburg, Prof. Dr. F. Hochstetter in Innsbruck, Prof. Dr. M. Holl in Graz, Prof. Dr. Kallius in Göttingen, Prof. Dr. Kuhnt in Königsberg, Prof. Dr. Mehnert in Halle, Prof. Dr. F. Merkel in Göttingen, Prof. Dr. Nagel in Berlin, Prof. Dr. Pfitzner in Strassburg, Prof. Dr. G. Schwalbe in Strassburg, Prof. Dr. Siebenmann in Basel, Prof. Dr. Graf Spee in Kiel, Prof. Dr. C. Toldt in Wien, Prof. Dr. Zander in Königsberg, Prof. Dr. Ziehen in Jena, Prof. Dr. Zuckerkandl in Wien, herausgegeben von Prof. Dr. **Karl von Bardeleben** in Jena.

Lieferung 1. Band I: **Skelettlehre**. Abteilung I: **Allgemeines. Wirbelsäule. Thorax**. Von Prof. Dr. J. Disse in Marburg. Mit 69 Abbildungen (Originalholzschnitten) im Text. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 3 Mark, Einzelpreis: 4 Mark.

Lieferung 2. Band VII: **Harn- und Geschlechtsorgane**. Abteilung I. 2. Teil: **Die weiblichen Geschlechtsorgane**. Von Prof. Dr. W. Nagel in Berlin. Mit 70 teilweise farbigen Originalholzschnitten. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 5 Mark 50 Pf., Einzelpreis: 7 Mark.

Lieferung 3. Band I: **Skelettlehre**. Abteilung II: **Kopf**. Von Prof. Dr. Graf Spee in Kiel. Mit 102 teilweise farbigen Originalholzschnitten. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 9 Mark, Einzelpreis: 11 Mark 50 Pf.

Lieferung 4. Band VII: **Harn- und Geschlechtsorgane**. Abteilung II. 2. Teil: **Die Muskeln und Fascien des Beckenausganges**. (Männlicher und weiblicher Damm.) Von Prof. Dr. M. Holl in Graz. Mit 34 Originalabbildungen im Text. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 3 Mark 60 Pf., Einzelpreis: 5 Mark.

Lieferung 5. Band V: **Sinnesorgane**. Abteilung I: **Haut** (Integumentum commune). Von weil. Prof. Dr. A. von Brunn in Rostock. Mit 117 teilweise farbigen Abbildungen im Text. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 4 Mark, Einzelpreis: 5 Mark.

Lieferung 6. Band V: **Das äussere Ohr**. Von Prof. Dr. G. Schwalbe in Strassburg. Mit 35 teilweise farbigen Abbildungen im Text und das **Mittelohr und Labyrinth**. Von Prof. Dr. F. Siebenmann in Basel. Mit 66 teilweise farbigen Abbildungen im Text. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 7 Mark, Einzelpreis: 9 Mark.

Lieferung 7. Band IV: **Nervensystem**. I.—III. Abteilung: **Centralnervensystem**. I. Teil: **Makroskopische und mikroskopische Anatomie des Rückenmarks. Makroskopische und mikroskopische Anatomie des Gehirns**, I. Abschnitt. Von Prof. Dr. Th. Ziehen in Jena. Mit 94 teilweise farbigen Abbildungen im Text. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 11 Mark, Einzelpreis: 14 Mark.

**Ballowitz**, Dr. Emil, a. o. Professor an der Universität Greifswald, **Das elektrische Organ des afrikanischen Zitterwelses** (*Malopterurus electricus* Lacépède). Mit 3 lithographischen Tafeln und 7 Holzschnitten im Text. 1899. Preis: 24 Mark.

**Boveri**, Dr. Theodor, Privatdoz., München, **Zellen-Studien**. (Aus dem zool. Institut München.) 3 Hefte. 1887—1890. Preis: 16 Mark.

1. *Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalcephala und Ascaris lumbricoides*. 1887. Mit 4 lithogr. Tafeln. Preis: 4 Mark 50 Pf. — 2. *Die Befruchtung und Theilung des Eies von Ascaris megalcephala*. 1888. Mit 5 lithogr. Tafeln. Preis: 7 Mark 50 Pf. — 3. *Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung*. 1890. Mit 3 lithogr. Tafeln. Preis: 4 Mark.

**Heider**, Dr. Karl, Professor an der Universität Innsbruck, **Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus L.** Herausgegeben mit Unterstützung der Kgl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Erster Teil. Mit 13 lithographischen Tafeln und 9 Textabbildungen. Preis: 20 Mark.

**Hertwig**, O., Direktor des anat.-biolog. Instituts der Berliner Universität, **Die Lehre vom Organismus und ihre Beziehung zur Socialwissenschaft**. Universitätsfestrede mit erklärenden Zusätzen und Litteraturnachweisen. 1899. Preis: 1 Mark.

——— **Die Zelle und die Gewebe**. Grundzüge der allgemeinen Anatomie und Physiologie. — Zweites Buch. **Allgemeine Anatomie und Physiologie der Gewebe**. Mit 89 Textabb. 1898. Preis: 7 Mark.

Früher erschien:

——— **Die Zelle und die Gewebe**. Grundzüge der allgemeinen Anatomie und Physiologie. Erstes Buch. Mit 168 Textabbildungen. Preis: 8 Mark.

**Kollmann**, Dr. J., o. ö. Professor der Anatomie in Basel, **Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen**. Mit 386 Abbildungen im Text. 1898. Preis: brosch. 15 Mark, geb. 17 Mark.

# Die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier.

Von

**Dr. Johannes Rückert,**

o. ö. Professor an der Universität München.

---

Mit 8 Tafeln und 7 Textfiguren.

Abdruck aus der  
Festschrift zum siebenzigsten Geburtstag von CARL VON KUPFFER.

Instituto Oceanográfico  
BIBLIOTECA

---

17.4.59 S. PAULO  
1113 N. UNIV  
Instituto Oceanográfico

**Jena,**  
Verlag von Gustav Fischer.  
1899.





## Vorwort.

---

Im Nachstehenden gebe ich die von mir seit langem angekündigte ausführliche Darstellung der ersten Entwicklungsvorgänge im Selachierei. Die wiederholten, jahrelangen Unterbrechungen, welche die Fertigstellung dieser Arbeit verzögert haben, hatten ihren Grund zum Teil in äußeren Umständen, zum Teil aber auch in der Schwierigkeit, ein ausreichendes und lückenloses Untersuchungsmaterial zu erhalten. In einer Reihe vorläufiger Mitteilungen habe ich über den Fortgang der Untersuchungen berichtet und so meine ersten Angaben allmählich ergänzt und vervollständigt. Dabei wurde ich durch das neugewonnene Material zwar nicht zu einer Korrektur der thatsächlichen Beobachtungen, wohl aber zu einer Aenderung der Deutung derselben geführt. Schon aus diesen Gründen erwächst mir die Verpflichtung, eine zusammenfassende Darstellung meiner Befunde und meiner heutigen Auffassung zu publizieren.

Leider hat mir aber meine Berufsthätigkeit nicht die Zeit gelassen, die Arbeit in dem ursprünglich geplanten Umfang durchzuführen. So habe ich von der Ovogenese, zu welcher die Abbildungen schon seit Jahren fertiggestellt sind, nur ein kleines Kapitel, das den Bau des ausgewachsenen Ovarialeies schildert, aufgenommen, weil dies für das Verständnis der späteren Entwicklungsvorgänge erforderlich schien. Bezüglich der Vorgänge am Kern des wachsenden und reifenden Eies bin ich genötigt, auf meinen im Anatom. Anzeiger (Bd. VII) erschienenen Aufsatz zu verweisen. Auch den letzten Teil der Arbeit, der über die Entstehung der primären Keimblätter handelt, habe ich nicht unerheblich einschränken müssen. Er enthält nur eine knappe Schilderung der thatsächlichen Befunde. So sind es die Befruchtung und Furchung, welche den wesentlichen Inhalt dieser Schrift bilden. Daß ich ihnen eine, so ausführliche Darstellung gewidmet habe, geschah erstens in dem Bestreben, den Fachgenossen ein selbständiges Urteil zu ermöglichen über einen Abschnitt der Entwicklungsgeschichte, den nur Wenige an einem hinreichenden eigenen Material kennen zu lernen in der Lage sind, hauptsächlich aber deshalb, weil der Befruchtungs- und Furchungsvorgang bei Selachiern in Folge der Polyspermie Eigentümlichkeiten bietet, die mir der Beachtung wert scheinen.

Diese Publikation war ursprünglich bestimmt, in den „Zoologischen Jahrbüchern“ zu erscheinen, und waren zu diesem Zwecke die Tafeln bereits vor 10 Jahren lithographirt worden. Ich schulde daher dem Herausgeber der genannten Zeitschrift, Herrn Prof. Dr. SPENGLER, und dem Verleger, Herrn Dr. GUSTAV FISCHER, für die geübte Nachsicht besonderen Dank! — Auch ist es mir eine angenehme Pflicht, hier der freundlichen Unterstützung zu gedenken, deren ich mich von Seite der Neapler Station bei meinen Untersuchungen zu erfreuen hatte. Ich spreche hierfür namentlich Herrn Geheimrat Dr. DOHRN und Herrn Dr. LO BIANCO verbindlichsten Dank aus!

---

## A. Methode der Untersuchung.

Die nachfolgende Untersuchung wurde hauptsächlich bei *Torpedo oc.* und *Pristiurus melanostom.* ausgeführt. Einige Ovarialeier von *Torp. marmor.* und sich furchende Keimscheiben von *Scyllium canic.* dienten zur Ergänzung des bei jenen Objekten Gefundenen. Abgesehen von vereinzelt Beobachtungen am lebensfrischen Ei wurde die Untersuchung an abgetötetem Material ausgeführt. Zu diesem Zweck wurde die Keimscheibe stets in Verbindung mit einem Stück des umgebenden Dotters aus dem Ei herausgeschnitten und auf einer Unterlage von Fließpapier in die Fixierungsflüssigkeit gelegt. Als letztere diente mir hauptsächlich gesättigte Sublimatlösung in Aq. dest. mit oder ohne Zusatz von 5 Proz. Eisessig. Das von mir schon seit einer Reihe von Jahren verwendete Sublimateisessiggemisch liefert bei nachfolgender Stückfärbung mit Boraxkarmin und mehrtägigem Ausziehen des Farbstoffes (mit 70-proz. Alkohol und  $\frac{1}{2}$ -proz. Salzsäure) für meine Zwecke recht brauchbare Kernbilder und ziehe ich dasselbe der reinen Sublimatlösung, die leicht Schrumpfung der Kerne bewirkt, vor. Die Osmiumgemische erwiesen sich als wenig geeignet, weil sie in die kompakte Masse der jungen Keimscheibe schwer eindringen und daher ihre Wirkung nur auf die oberflächlich gelegenen Kerne entfalten. Ich habe daher die Versuche mit diesen sonst so wertvollen Fixierungsmitteln bald ganz aufgegeben, weil ich meine Objekte nicht weiter opfern wollte. Damit mußte ich freilich auf eine nähere Untersuchung der achromatischen Kernfiguren, die ohnedies bei Selachiern nicht sehr deutlich sind, häufig verzichten. Daß von allen Eiern aus der Befruchtungs- und ersten Furchungszeit lückenlose Serien durch die Keimscheibe und ein Stück des umgebenden Dotters angefertigt wurden, braucht kaum ausdrücklich bemerkt zu werden.

Schnitte, die der Oberfläche der Keimscheibe parallel verlaufen, bezeichne ich als Horizontal- oder Flachschnitte, solche die senkrecht zu ihr geführt sind, als Vertikalschnitte. So lange eine Orientierung der Keimscheibe zur Achse des künftigen Embryos nicht mit Sicherheit möglich ist (vor dem Auftreten der Keimhöhle), wurden aus den Vertikalschnittserien von mir fast ausschließlich solche Schnitte abgebildet, welche die Keimscheibe halbieren, also durch einen Meridian des (kuglich gedachten) Eies gehen. Ich nenne sie Meridionalschnitte. Sobald eine Orientierung möglich war, wurden die Vertikalschnitte entweder parallel zur Embryonalanlage oder senkrecht zu ihr geführt und als „Längs“- resp. „Querschnitte“ bezeichnet.

## B. Das ausgewachsene Ovarialei.

### 1. Aussehen, Grösse und Gewicht des Eies im frischen Zustand.

Das reife sowie das befruchtete Ei von *Torpedo ocellata* besitzt Kugelform und hat einen Durchmesser von  $2-2\frac{1}{2}$  cm und ein Gewicht von 5–8 g. Es ist von blaßgelbem Aussehen und trägt eine intensiver gelb gefärbte Keimscheibe, die  $1\frac{1}{2}-2$  mm mißt und von einem weißlichen, gegen den Dotter nicht scharf abgesetzten Hof umgeben ist. Das Keimbläschen wird, bevor es seine Rückbildung erfahren

hat, als ein dunkler, opaker Fleck im Centrum der Keimscheibe mit unbewaffnetem Auge eben noch wahrgenommen.

Das gleichfalls kugelförmige Ovarialei von *Pristiurus* mißt im Zustande der Reife 15—17 mm. Bei jungen Tieren ist es kleiner als bei älteren. Sein Dotter ist weißlich-gelb, und zeigt, wie schon LEYDIG (52) bemerkt, einen Stich ins Grünliche, dessen Intensität aber individuell schwankt. Die Keimscheibe ist orange-gelb gefärbt und ebenfalls von einem wallartigen, weißlichen Hof umgeben. Sie mißt nach der Rückbildung des Keimbläschens gegen 2 mm. An dem befruchteten, mit einer Hornschale versehenen Ei zeigt der Dotter von *Pristiurus* (Taf. I, Fig. 1) und *Scyllium canic.* eine der Schalenform entsprechende Abplattung und längliche Form. Er stellt sich innerhalb der ihn umgebenden zähflüssigen Eiweißschicht schwimmend stets derartig ein, daß die Keimscheibe nach aufwärts gerichtet ist. Nur während und unmittelbar nach der Befruchtung ist die Stellung der Keimscheibe, wie später gezeigt wird, eine andere.

Am Inhalt des ausgebildeten Selachiereies müssen zwei räumlich getrennte Hauptabschnitte unterschieden werden: der Nahrungsdotter und der Bildungsdotter oder Keim.

## 2. Struktur des Nahrungsdotters.

Im Gegensatz zum Keim enthält der Nahrungsdotter größere und geformte Elemente, die „Dotterplättchen“, und kann daher auch als „grober Dotter“ der feinkörnigen Substanz des Keimes gegenübergestellt werden.

Der Nahrungsdotter von *Pristiurus* unterscheidet sich im frischen Zustande durch seine weichflüssigere Beschaffenheit von dem zäheren Dotter von *Torpedo*. Wenn die Dotterhaut verletzt ist, fließt er sofort aus, während der von *Torpedo* sich nur auf dem Boden des Gefäßes abplattet. Nach längerem Aufenthalt in stärkerem Alkohol (90 Proz.) wird aber der *Pristiurus*-Dotter hart und spröde und kann dann beim Schneiden der Keimscheibe Schwierigkeiten bereiten, was bei dem Dotter von *Torpedo* nicht der Fall ist.

Bei Selachiern zeigt der Nahrungsdotter ähnlich wie beim Hühnchen einen geschichteten Bau (Taf. I, Fig. 23). Er setzt sich bei *Torp. marmorata*, wo ich denselben näher untersucht habe, zusammen aus einer Anzahl in einander geschachtelter Kugelschalen, welche auf der Schnittfläche als ein System konzentrischer Ringe von abwechselnd heller und dunklerer Farbe und von verschiedener Breite erscheinen. In den peripheren Schichten des Eies wechseln breite, bei auffallendem Lichte helle, Ringe mit schmalen, dunkleren regelmäßig ab. In den tieferen Lagen des Dotters werden die dunkleren Ringe breiter, doch nimmt gegen das Innere des Eies zu die Schichtung an Deutlichkeit überhaupt ab und macht schließlich im Centrum des Eies einem der Latebra des Vogeleies vergleichbaren Kern ungeschichteter, dunkler Dottersubstanz Platz<sup>1)</sup>. Die peripheren Lamellen verlaufen der Oberfläche des Dotters parallel, abgesehen von geringen wellenförmigen Biegungen, die vielleicht nur die Folge von Schrumpfung sind. Die tiefen Lamellen und der ungeschichtete Kern dagegen zeigen größere unregelmäßige Ausbuchtungen, unter denen eine durch ihre Ausdehnung und ihr, wie es scheint, ziemlich regelmäßiges Vorkommen bemerkenswerth ist. Wenn dieselbe wohl ausgebildet ist, so zeigt sie (Taf. I, Fig. 23) folgendes Verhalten: es stülpt sich der dunkle Kern, indem er die inneren Lamellen ein Stück weit vor sich her buchtet und schließlich durchbricht, gegen die Keimscheibe zu aus und verbreitert sich unterhalb der letzteren zu einer den Keimscheibengrund umhüllenden, gleichfalls ungeschichteten Dottermasse, ebenso wie sich beim Hühnchen die Latebra durch den Dottergang in den PANDER'schen Kern eröffnet.

Der angestellte Vergleich läßt sich indessen nur für die eben geschilderten gröberen Strukturverhältnisse und nicht für die histologische Beschaffenheit der beiderlei Dotterbestandteile durchführen. Denn während

1) In Figur 23 ist der dunkle Kern hell dargestellt.

beim Hühnchen die schmalen Lamellen, die Latebra, der Dottergang und der PANDER'sche Kern sich aus Elementen aufbauen, die (als weißer Dotter) sich von der übrigen Dottermasse (dem gelben Dotter) wesentlich unterscheiden, ist dies beim Selachierei nicht der Fall. Es setzt sich vielmehr hier der gesamte Nahrungsdotter aus gleich gebauten Bestandteilen, den „Dotterplättchen“, zusammen. Nur in der verschiedenen Größe und ungleich dichten Vereinigung der letzteren besteht der Unterschied zwischen den zweierlei Substanzen. Untersucht man nämlich Schnitte durch das ganze Ei bei schwacher Vergrößerung, so ergibt sich, daß die dunklen Lamellen, die jetzt bei durchfallendem Lichte hell erscheinen, lockerer vereinigte und etwas größere Dotterplättchen führen als die übrigen. Gegen das Innere zu gewinnen sämtliche Dotterplättchen an Umfang, und zugleich verwischt sich der Unterschied zwischen den Bestandteilen der beiderlei Lamellen mehr und mehr, bis schließlich im Bereiche der ungeschichteten centralen Zone die größten Dotterplättchen in gleichmäßiger Anordnung auftreten. Das letztere gilt ebenso für die gegen die Oberfläche gerichtete Ausbuchtung, nur daß unterhalb des Keimscheibenbodens bei *Torp. marmorata* die grössten Dotterplättchen des ganzen Eies gefunden werden.

Die beschriebene Struktur des Nahrungsdotters war an Ovarialeiern von *Torp. marmorata*, die in KLEINENBERG's Pikrinschwefelsäure fixiert und längere Zeit in Alkohol aufbewahrt worden waren, am deutlichsten zu sehen, weniger klar trat die Zeichnung an Eiern von *Torp. ocellata* hervor, die mit Sublimat behandelt waren. Daß aber die beschriebene Schichtung des Dotters bei *Torpedo* kein Kunstprodukt ist, geht daraus hervor, daß sie am frischen Objekt am schärfsten hervortritt. Hier zeigte bei *Torp. ocellata* die bei auffallendem Lichte helle Substanz einen weißgelben, die dunkle einen rotgelben Ton, welcher letzterer im ungeschichteten Centrum des Eies am tiefsten ist und gegen die schmalen peripheren Lamellen zu allmählich verblaßt.

Nicht konstant ist die Ausstülpung der centralen Substanz gegen die Keimscheibe. Unter acht erhärteten Eiern von *Torp. marmorata* fehlte sie einmal ganz, einmal war sie nur angedeutet, und einmal war sie gegen eine von der Keimscheibe entfernte Stelle der Eioberfläche gerichtet.

Bei *Pristiurus* konnte ich dieselbe überhaupt nicht nachweisen, was aber vielleicht nur an der anderen Behandlung dieser Objekte (Sublimat) lag. Die konzentrische Schichtung der peripheren Dotterregion hingegen ist auch hier deutlich.

Diese Uebereinstimmung des Selachier-, speciell des *Torpedo*-Eies, mit dem Vogelei ist, wenn der Vergleich sich zunächst auch nur für die gröbere Struktur durchführen läßt, immerhin eine auffallende Thatsache. Es würde der Mühe wert sein, bei einer erneuten Untersuchung der ohnedies seit vielen Jahren vernachlässigten Dotterentwicklung nach Anhaltspunkten zu suchen, ob die Aehnlichkeit nur dadurch hervorgerufen wird, daß die beiderlei Eier unter gleichen Bedingungen sich entwickeln, oder ob es sich um einen durch Vererbung auf das Vogelei übertragenen Vorgang handelt, mit einem Wort, ob eine Analogie oder Homologie vorliegt. Im letzteren Falle würde sich der Schluß ziehen lassen, daß das meroblastische Ei des Vogels resp. der Sauropsiden ein primär meroblastisches ist wie das Selachierei und das Säugetierei kein tertiär, sondern ein sekundär holoblastisches wie das Amphibienei.

Die Dotterplättchen. In seiner Schrift über „Rochen und Haie“ beschreibt LEYDIG (52) die Dotterplättchen von *Pristiurus* und *Acanthias* als „Stearintafeln“, die von heller, zähflüssiger Eiweißsubstanz umflossen werden, „so daß sie sich wie Zellen ausnehmen“. Wer die Dotterplättchen der Selachier nur von gefärbten und aufgehellten Schnitten aus kennt, wird nicht recht verstehen, wie LEYDIG zu dieser Angabe gekommen ist, denn es fallen an solchen Präparaten nur die ziemlich regelmäßig geformten, krystallähnlichen Gebilde, eben die „Stearintafeln“ LEYDIG's, infolge ihrer intensiven Färbung in die Augen, von einer etwaigen

Hülle aber sieht man bei flüchtiger Beobachtung nichts. Untersucht man aber frischen Dotter in physiologischer Kochsalzlösung oder verreibt man mit Sublimat fixierten, aber ungefärbten Dotter in einem Tropfen Alkohol oder Wasser, so sieht man eine Menge der erwähnten stark glänzenden Tafeln von einer weniger stark lichtbrechenden Substanz ganz oder teilweise umschlossen (Taf. I Fig. 21a—h und Fig. 22a—d). Verfolgt man nun aufmerksam die Drehungen der in der Flüssigkeit schwimmenden Dotterplättchen, so erkennt man, daß es sich hier nicht um Tafeln handelt, die, wie LEYDIG meint, von einer anders gearteten Substanz umhüllt werden, sondern daß man einheitliche, allerdings sehr sonderbar geformte Körper vor sich hat. Dieselben stellen kurze Cylinder oder Scheiben dar, welche, in Flüssigkeit schwimmend, stets die gleiche, stark lichtbrechende Fläche nach aufwärts kehren.

Diese obere Fläche ist bei *Pristiurus* elliptisch oder ellipsenähnlich, seltener rechteckig oder quadratisch, in welchem letzterem Falle sie dann mehr oder minder deutlich unregelmäßig abgestumpfte Ecken zeigt.

Bei *Torpedo* (Fig. 21) besitzt die obere Fläche häufiger die Grundform von Rechtecken, auch Trapezform wird zuweilen gefunden, seltener Quadrate und Rhomben. Die auch hier fast stets vorhandene Abrundung der Ecken führt ebenfalls zu ellipsenähnlichen, ausnahmsweise kreisförmigen Flächen über. Der Hauptunterschied gegenüber *Pristiurus* besteht darin, daß die obere Fläche weniger länglich ist. So kann man an der Form der anhaftenden Dotterplättchen allein in zweifelhaften Fällen erkennen, ob ein vorliegender Keim von *Pristiurus* oder *Torpedo* stammt.

Nach abwärts von der oberen Fläche tritt bei der großen Mehrzahl der Dotterplättchen ein unregelmäßig eckiger Umfang auf, der im Einzelnen sehr verschieden geformt ist und sehr oft in einen oder mehrere Ausläufer sich auszieht (Fig. 21e, h). Dieser untere Abschnitt besitzt ein geringeres Lichtbrechungsvermögen als der obere und überragt ihn bei der Ansicht von oben nach einer oder mehreren Seiten, wodurch eben der Anschein erweckt wird, als ob er ihn als Mantel umschlösse. Fig. 21f, welche ein Dotterplättchen in schräger Seitenansicht, und Fig. 22d, welche ein solches von unten zeigt, mögen als Beleg hierfür dienen. Die letztere Ansicht kommt nur selten zur Beobachtung, weil die umgewendeten Körper sich mit großer Schnelligkeit wieder in ihre Gleichgewichtslage einstellen.

Häufig haften mehrere Dotterplättchen mittelst ihrer unteren planen oder gekrümmten Flächen resp. Kanten innig aneinander (Fig. 21g), wobei auch das eine von den Fortsätzen des anderen umfaßt<sup>1)</sup> werden kann. Auf solche Bilder ist offenbar die weitere Angabe LEYDIG's zurückzuführen, daß die Stearintafeln auch in größerer Anzahl in einer Eiweißkugel liegen können.

Ist man über die Gestalt der frei schwimmenden Dotterplättchen einmal ins Klare gekommen, so erkennt man dieselben auch auf den Schnittpräparaten wieder und läßt sich nicht durch den Umstand täuschen, daß der untere Abschnitt derselben sich weit schwächer färbt als die obere Fläche.

Wegen der ziemlich regelmäßigen, krystallähnlichen Gestalt, welche manche Dotterplättchen besitzen, wurden dieselben zuweilen als krystalloide Körper oder gar als Krystalle aufgefaßt. Daß sie keine echten Krystalle sind, bedarf kaum einer besonderen Darlegung. Um über ihre etwaige Eigenschaft als Krystalloide von kompetenter Seite Aufschluß zu erhalten, habe ich einige Portionen von *Pristiurus*-Dotter Herrn Professor GROTH in München vor Jahren zur Untersuchung gegeben. Derselbe hatte damals die Freundlichkeit mir folgenden Aufschluß zu geben: das Fehlen jeder Spur von Doppelbrechung in Verbindung mit der eigentümlichen Gestalt beweist, daß die Körper keine Krystalloide sind.

1) Die Figuren 21e, f, h zeigen solche gebuchtete Fortsätze, welche Nachbarplättchen umschlossen halten.

Was die Größe der meisten Dotterplättchen von *Pristiurus* anlangt, so kann man für den längsten Durchmesser der oberen Fläche 10—27  $\mu$  als Durchschnittsmaß bezeichnen, doch trifft man auch größere Exemplare bis zu 43  $\mu$ . Ein Minimalmaß läßt sich nicht angeben, da in der Umgebung der Keimscheibe ein allmählicher Uebergang zu den Körnern des Bildungsdotters stattfindet. Die Mehrzahl der unter der Keimscheibe gelegenen Dotterplättchen von *Torpedo marmor.* mißt 13—27  $\mu$  im längsten Durchmesser; die von *Torpedo oc.* nur 8—10  $\mu$ ; so daß man allein an der Größe der Dotterplättchen Keimscheiben der beiden Spezies von *Torpedo* unterscheiden kann. Als maximale Größe fand ich bei *Torpedo marmor.* 35  $\mu$ , bei *Torpedo oc.* 22  $\mu$ . Selbstverständlich finden sich hier wie bei *Pristiurus* auch stets vereinzelt ganz kleine Körper bis zu 5  $\mu$  und weniger, wie solche die oberflächlichsten Dotterschichten des reifen Ovarialeis von *Torpedo* ausschließlich zusammensetzen.

Eine eigene Rindenzone des Nahrungsdotters an dem reifen Ei von *Torpedo oc.* aufzustellen, ist eigentlich kaum am Platze und thue ich es nur mit Rücksicht auf das besondere Verhalten der daselbst vorkommenden Kerne und nicht mit Rücksicht auf den Bau des Dotters, denn es befindet sich unter der Dotterhaut nur ein äußerst spärlicher Beleg von amorphen Dotterkörnern, zwischen welche die Dotterplättchen sich eindrängen. Das Gleiche gilt bei *Pristiurus* wenigstens für die von mir untersuchte nächste Umgebung des Keimes. Hingegen enthält die oberflächlichste Schicht des die Keimscheibe umgebenden Dotters eine besondere Art kleiner Dotterplättchen. Es sind dies Kugeln, die in ihrem Inneren bald gröbere bald feinere Körner beherbergen und die dadurch eine gewisse Aehnlichkeit mit den Bestandteilen des weißen Dotters beim Huhn gewinnen.

### 3) Struktur des Keimes oder Bildungsdotters.

Im Gegensatz zum Nahrungsdotter enthält der Bildungsdotter (Taf. I Fig. 20) weit kleinere und amorphe Elemente, die als „Dotterkörner“ den „Dotterplättchen“ gegenüber gestellt werden können. Der Keim zerfällt seinerseits wieder in zwei topographisch getrennte Bezirke, die sich schon im ausgewachsenen Ovarialei, noch deutlicher aber während der Furchung des befruchteten Eies voneinander unterscheiden. Es ist dies

- a) Die Keimscheibe und
- b) Der dieselbe umgebende „feinkörnige Dotter“.

a) Die Keimscheibe. (k 5 in Taf. I Figg. 23 und 25, vergl. auch die umstehende Fig. 1.)

Dieselbe kann als derjenige Teil des Keimes definiert werden, welcher durch die Abkömmlinge des ersten Furchungskernes in Zellen zerlegt wird. Sie stellt eine planconvexe Linse dar, die von feinsten dicht gelagerten Dotterkörnern erfüllt ist. Die protoplasmatische Grundlage der Keimscheibe wird von diesen Körnern für gewöhnlich verdeckt und tritt an Sublimatpräparaten nur infolge besonderer Umstände (Zerreiung, Schrumpfung) hervor. Für die gröeren, mebaren Körner der Keimscheibe von *Torpedo* kann 1—2  $\mu$  als durchschnittliche Gre gelten. In ihrem Centrum besitzt die Keimscheibe die feinsten Körner und das dichteste Gefüge. Sie wird in ihrer Gesamtheit durch Karmin, Hämatoxylin, Saffranin und Pikrinsäure schwächer gefärbt als der Nahrungsdotter.

b) Der feinkörnige Dotter.

Der feine Dotter schiebt sich zwischen die Keimscheibe und den Nahrungsdotter ein und vermittelt namentlich in seiner oberflächlichen Schicht einen Uebergang zwischen jenen beiden Abschnitten des Eies.

Doch steht er hinsichtlich seiner Struktur und seiner Beteiligung an den Entwicklungsvorgängen der Keimscheibe näher als dem Nahrungsdotter. Wird die erstere durch irgend welche mechanische Einwirkung vom übrigen Ei getrennt, so bleibt auch der feinkörnige Dotter, oder doch ein größerer Teil derselben, an ihr haften. Seine Zugehörigkeit zum Keime zeigt sich hauptsächlich darin, daß er ebenso wie die Keimscheibe im Anschluß an die Befruchtung von Kernen belebt wird. Er stellt das eigentliche Verbreitungsgebiet der Merocytenkerne dar, und verdient schon aus diesem Grunde eine nähere Beschreibung.

Hinsichtlich seiner Struktur unterscheidet sich der feine Dotter von der Keimscheibensubstanz erstens durch das größere Volumen seiner Deutoplasmakörner und zweitens durch sein weniger dichtes Gefüge. Seine Elementarbestandteile schließen sich einerseits ohne scharfe Grenze an die Körner der Keimscheibe an, andererseits bilden sie gegen die Peripherie zu, indem sie größer werden, und nach und nach die charakteristische Gestalt der Dotterplättchen annehmen, einen Uebergang zu den Bestandteilen des Nahrungsdotters. Bei *Pristiurus* treten im Grenzgebiet Dotterplättchen von äußerst schmaler Form auf. Gegenüber Farbstoffen verhält sich der feine Dotter ebenso wie die Keimscheibe, abgesehen davon, daß er infolge seiner lockeren Beschaffenheit etwas heller gefärbt erscheint als jene.

Was die topographische Verteilung des feinkörnigen Dotters anlangt, so empfiehlt sich für die Beschreibung namentlich vom *Torpedo* eine Sonderung mehrerer Regionen (Textfigur 1, Fig. 39 Taf. IV, und Fig. 25 Taf. I). In der oberflächlichen Schicht des Keimes, etwa dessen oberem Drittel, findet ein ganz allmählicher Uebergang des feinen Dotters gegen den Nahrungsdotter zu statt, so daß sich hier eine scharfe Grenze nicht aufstellen läßt. Nur ganz im allgemeinen kann man sagen, daß der feinkörnige Dotter der oberflächlichen Schicht in seiner Ausdehnung dem von außen sichtbaren hellen Hof entspricht, welcher die Keimscheibe ringförmig umgiebt (Fig. 2—11, Taf. I). Ich will diese oberflächliche Schicht des feinen Dotters, welche den seitlichen Umfang der Keimscheibe umschließt, mit Hrs (97) „Keimwall“ nennen (*W* in Textfigur 1 und Fig. 39 Taf. IV).

Gegen die Tiefe zu spaltet sich bei *Torpedo* der feinkörnige Dotter, wie aus den angeführten Abbildungen zu ersehen, in zwei mit *B* und *M* bezeichnete Schichten. Diese Zerlegung kommt dadurch zustande, daß sich von unten her gegen den Grund der Keimscheibe eine ungefähr cylindrisch oder auch konisch geformte Anhäufung von grobem Dotter einschiebt, auf welcher die Keimscheibe wie auf einem Sockel<sup>1)</sup> ruht. Dieser „Dottersockel“ zeigt bei den einzelnen Eiern nicht unerhebliche Form- und Größenunterschiede.



Fig. 1. Die Keimscheibe nebst Umgebung. Schematisch nach einem Meridionalschnitt durch das Ei. Der grobe Dotter schraffiert, der feine Dotter punktiert. *W* Keimwall, *B* Keimboden, *M* feinkörniger Mantel.

Er setzt sich zusammen aus Plättchen, die in Anbetracht ihrer oberflächlichen Lage als sehr groß bezeichnet werden müssen, und hebt sich daher recht scharf gegen den umgebenden Keim ab. Die konvexe Unterfläche der Keimscheibe stößt nur mit ihrer mittleren tiefsten Stelle an die obere plane oder schwach ausgehöhlte Fläche des

Dottersockels an. Peripher entfernt sie sich von der letzteren in zunehmendem Maße, so daß zwischen beiden ein auf dem Meridionalschnitt dreieckiger Raum frei wird, der von feinkörnigem Dotter erfüllt ist. Es ist das der in den Figuren mit *B* bezeichnete Schenkel der tiefen Schicht des feinen Dotters, der als „Keimboden“ bezeichnet werden mag. Als Ganzes gedacht, hat der Keimboden bei *Torpedo* somit die Gestalt eines von der Oberfläche gegen die Tiefe zu abgeplatteten und gegen sein Centrum keilartig zugeschärften Ringes. Man kann sich von ihm leicht eine plastische Vorstellung machen, wenn man an einen Meniscus des Knie-

1) Ich habe ihn in meiner ersten Arbeit (85) als Dotterpfropf bezeichnet.



gelenkes denkt. Wie sich dieser zwischen die gewölbte Gelenkfläche des Femur und die fast ebene der Tibia, so schiebt sich der ringförmige Keimboden zwischen die konvexe Unterfläche der Keimscheibe und die obere Fläche des Dottersockels vom Rand her ein.

Soweit die Keimscheibe dem Dottersockel direkt aufliegt, ist sie infolge ihrer so verschiedenen Struktur scharf gegen denselben abgesetzt. Nur eine spärliche Lage gröberer Dotterkörner vermittelt hier die Verbindung. Aber auch peripher davon grenzt sich die Unterfläche der Keimscheibe ziemlich deutlich ab, weil der hier anstoßende Keimboden sich durch ein auffallend lockeres Gefüge auszeichnet. Diese Beschaffenheit verdankt er dem Umstand, daß er — namentlich in seiner tiefsten Portion — arm an Deutoplasmabestandteilen ist, infolgedessen auch das dem Keim zu Grunde liegende protoplasmatische Netzwerk in seinem Bereiche zur Wahrnehmung gelangt. Ich glaube die Dotterarmut der betreffenden Region darauf zurückführen zu müssen, daß die Keimscheibe alle verfügbaren Deutoplasmakörner an sich zieht, die denn auch in der That gegen die oberflächliche, an die Keimscheibe angrenzende Schicht des Keimbodens zusammengedrängt liegen. Während der Furchung geht dieses Auslaugen des feinkörnigen Dotters vielleicht im Anschluß an Kernteilungen vor sich, denn man sieht alsdann selbst innerhalb der Keimscheibe zwischen die neu entstandenen Blastomeren die gleiche helle, an Dotterkörnern arme, Substanz vom Keimboden vordringen. So erklärt es sich auch, daß die helle Beschaffenheit, die diese Zone des feinen Dotters auf den Schnitten zeigt, erst während der Furchung schärfer hervortritt. Es scheint aber, als ob jener Vorgang schon während der Befruchtung statt hat, wenn um die Spermakerne sich die Strahlungen ausbilden.

Die scharfe Abgrenzung, welche die Unterfläche der Keimscheibe von *Torpedo* durch den Sockel des groben Dotters und den hellen ringförmigen Keimboden erhält, erleichtert das Studium der Furchungserscheinungen bei diesem Objekt erheblich. Bei *Pristiurus* wird die Unterfläche der Keimscheibe (Fig. 40 Taf. IV) in ihrer ganzen Ausdehnung von einer ziemlich breiten Lage feinkörnigen Dotters gleichmäßig umschlossen und vom groben Dotter getrennt. In dieser Schicht findet sich zwar ebenfalls eine helle Zone, aber sie breitet sich unter der Mitte der Keimscheibe aus. Die Folge davon ist, daß hier der seitliche Umfang des Keimscheibengrundes — also gerade diejenige Region, in deren Umgebung die Hauptmasse der Merocyten während der Furchung sitzt — weniger scharf vom feinkörnigen Dotter sich abgrenzt als bei *Torpedo*. Dieser sowie noch mehrere andere Faktoren bringen es mit sich, daß *Pristiurus* und *Scyllium* weniger geeignete Objekte für eine Untersuchung der Furchung sind, als *Torpedo*.

Der periphere Abschnitt der tiefen Schicht des feinkörnigen Dotters von *Torpedo* (*M*) strahlt, indem er den Dottersockel mantelartig umfaßt, in die Tiefe aus<sup>1)</sup>. Die Form und Ausdehnung dieses feinkörnigen Mantels wechselt ziemlich beträchtlich entsprechend derjenigen des Sockels. Oft stellt er einen Cylinder, häufiger noch einen Kegel dar, dessen abgestutzte Spitze nach aufwärts sieht. Zur Zeit der Keimblätterbildung ist das Letztere stets der Fall, und wird dann der Kegel sehr flach. Häufig schlägt auch die eine Hälfte des Mantels eine andere Richtung ein als die gegenüberliegende. Auch die Ausdehnung des Gebildes ist eine sehr variable ebenso wie sein Inhalt. Der letztere besteht meist nur in den oberen Schichten aus feinkörnigem Dotter, in der Tiefe dagegen aus gröberer Elementen, die man schon als kleine Dotterplättchen bezeichnen muß. An seiner Innenfläche, gegen die sehr großen Plättchen des Sockels, ist der Mantel scharf abgesetzt, während er nach außen allmählich in den groben Dotter übergeht.

Im reifen Ovarialei (Taf. I Fig. 25) und in frühen Furchungsstadien (Taf. IV Fig. 38 u. 39) zeigt der Mantel einen geringeren Grad der Ausbildung als später (Taf. V Fig. 54). Während der Furchung treten in ihn, im Gegensatz zu dem übrigen feinen Dotter, keine Merocytenkerne ein. Erst später ist dies

1) Schon von SCHULTZ l. c. Fig. 1 u. 2 abgebildet.

Doch steht er hinsichtlich seiner Struktur und seiner Beteiligung an den Entwicklungsvorgängen der Keimscheibe näher als dem Nahrungsdotter. Wird die erstere durch irgend welche mechanische Einwirkung vom übrigen Ei getrennt, so bleibt auch der feinkörnige Dotter, oder doch ein größerer Teil derselben, an ihr haften. Seine Zugehörigkeit zum Keime zeigt sich hauptsächlich darin, daß er ebenso wie die Keimscheibe im Anschluß an die Befruchtung von Kernen belebt wird. Er stellt das eigentliche Verbreitungsgebiet der Merocytenkerne dar, und verdient schon aus diesem Grunde eine nähere Beschreibung.

Hinsichtlich seiner Struktur unterscheidet sich der feine Dotter von der Keimscheibensubstanz erstens durch das größere Volumen seiner Deutoplasmakörner und zweitens durch sein weniger dichtes Gefüge. Seine Elementarbestandteile schließen sich einerseits ohne scharfe Grenze an die Körner der Keimscheibe an, andererseits bilden sie gegen die Peripherie zu, indem sie größer werden, und nach und nach die charakteristische Gestalt der Dotterplättchen annehmen, einen Uebergang zu den Bestandteilen des Nahrungsdotters. Bei *Pristiurus* treten im Grenzgebiet Dotterplättchen von äußerst schmaler Form auf. Gegenüber Farbstoffen verhält sich der feine Dotter ebenso wie die Keimscheibe, abgesehen davon, daß er infolge seiner lockeren Beschaffenheit etwas heller gefärbt erscheint als jene.

Was die topographische Verteilung des feinkörnigen Dotters anlangt, so empfiehlt sich für die Beschreibung namentlich vom *Torpedo* eine Sonderung mehrerer Regionen (Textfigur 1, Fig. 39 Taf. IV, und Fig. 25 Taf. I). In der oberflächlichen Schicht des Keimes, etwa dessen oberem Drittel, findet ein ganz allmählicher Uebergang des feinen Dotters gegen den Nahrungsdotter zu statt, so daß sich hier eine scharfe Grenze nicht aufstellen läßt. Nur ganz im allgemeinen kann man sagen, daß der feinkörnige Dotter der oberflächlichen Schicht in seiner Ausdehnung dem von außen sichtbaren hellen Hof entspricht, welcher die Keimscheibe ringförmig umgiebt (Fig. 2—11, Taf. I). Ich will diese oberflächliche Schicht des feinen Dotters, welche den seitlichen Umfang der Keimscheibe umschließt, mit His (97) „Keimwall“ nennen (*W* in Textfigur 1 und Fig. 39 Taf. IV).

Gegen die Tiefe zu spaltet sich bei *Torpedo* der feinkörnige Dotter, wie aus den angeführten Abbildungen zu ersehen, in zwei mit *B* und *M* bezeichnete Schichten. Diese Zerlegung kommt dadurch



Fig. 1. Die Keimscheibe nebst Umgebung. Schematisch nach einem Meridionalschnitt durch das Ei. Der grobe Dotter schraffiert, der feine Dotter punktiert. *W* Keimwall, *B* Keimboden, *M* feinkörniger Mantel.

zustande, daß sich von unten her gegen den Grund der Keimscheibe eine ungefähr cylindrisch oder auch konisch geformte Anhäufung von grobem Dotter einschiebt, auf welcher die Keimscheibe wie auf einem Sockel ruht. Dieser „Dottersockel“<sup>1)</sup> zeigt bei den einzelnen Eiern nicht unerhebliche Form- und Größenunterschiede. Er setzt sich zusammen aus Plättchen, die in Anbetracht ihrer oberflächlichen Lage als sehr groß bezeichnet werden müssen, und hebt sich daher recht scharf gegen den umgebenden Keim ab. Die konvexe Unterfläche der Keimscheibe stößt nur mit ihrer mittleren tiefsten Stelle an die obere plane oder schwach ausgehöhlte Fläche des

Dottersockels an. Peripher entfernt sie sich von der letzteren in zunehmendem Maße, so daß zwischen beiden ein auf dem Meridionalschnitt dreieckiger Raum frei wird, der von feinkörnigem Dotter erfüllt ist. Es ist das der in den Figuren mit *B* bezeichnete Schenkel der tiefen Schicht des feinen Dotters, der als „Keimboden“ bezeichnet werden mag. Als Ganzes gedacht, hat der Keimboden bei *Torpedo* somit die Gestalt eines von der Oberfläche gegen die Tiefe zu abgeplatteten und gegen sein Centrum keilartig zugeschärften Ringes. Man kann sich von ihm leicht eine plastische Vorstellung machen, wenn man an einen Meniscus des Knie-

1) Ich habe ihn in meiner ersten Arbeit (85) als Dotterpfropf bezeichnet.

gelenkes denkt. Wie sich dieser zwischen die gewölbte Gelenkfläche des Femur und die fast ebene der Tibia, so schiebt sich der ringförmige Keimboden zwischen die konvexe Unterfläche der Keimscheibe und die obere Fläche des Dottersockels vom Rand her ein.

Soweit die Keimscheibe dem Dottersockel direkt aufliegt, ist sie infolge ihrer so verschiedenen Struktur scharf gegen denselben abgesetzt. Nur eine spärliche Lage gröberer Dotterkörner vermittelt hier die Verbindung. Aber auch peripher davon grenzt sich die Unterfläche der Keimscheibe ziemlich deutlich ab, weil der hier anstoßende Keimboden sich durch ein auffallend lockeres Gefüge auszeichnet. Diese Beschaffenheit verdankt er dem Umstand, daß er — namentlich in seiner tiefsten Portion — arm an Deutoplasmabestandteilen ist, infolgedessen auch das dem Keim zu Grunde liegende protoplasmatische Netzwerk in seinem Bereiche zur Wahrnehmung gelangt. Ich glaube die Dotterarmut der betreffenden Region darauf zurückführen zu müssen, daß die Keimscheibe alle verfügbaren Deutoplasmakörner an sich zieht, die denn auch in der That gegen die oberflächliche, an die Keimscheibe angrenzende Schicht des Keimbodens zusammengedrängt liegen. Während der Furchung geht dieses Auslaugen des feinkörnigen Dotters vielleicht im Anschluß an Kernteilungen vor sich, denn man sieht alsdann selbst innerhalb der Keimscheibe zwischen die neu entstandenen Blastomeren die gleiche helle, an Dotterkörnern arme, Substanz vom Keimboden vordringen. So erklärt es sich auch, daß die helle Beschaffenheit, die diese Zone des feinen Dotters auf den Schnitten zeigt, erst während der Furchung schärfer hervortritt. Es scheint aber, als ob jener Vorgang schon während der Befruchtung statt hat, wenn um die Spermakerne sich die Strahlungen ausbilden.

Die scharfe Abgrenzung, welche die Unterfläche der Keimscheibe von *Torpedo* durch den Sockel des groben Dotters und den hellen ringförmigen Keimboden erhält, erleichtert das Studium der Furchungserscheinungen bei diesem Objekt erheblich. Bei *Pristiurus* wird die Unterfläche der Keimscheibe (Fig. 40 Taf. IV) in ihrer ganzen Ausdehnung von einer ziemlich breiten Lage feinkörnigen Dotters gleichmäßig umschlossen und vom groben Dotter getrennt. In dieser Schicht findet sich zwar ebenfalls eine helle Zone, aber sie breitet sich unter der Mitte der Keimscheibe aus. Die Folge davon ist, daß hier der seitliche Umfang des Keimscheibengrundes — also gerade diejenige Region, in deren Umgebung die Hauptmasse der Merocyten während der Furchung sitzt — weniger scharf vom feinkörnigen Dotter sich abgrenzt als bei *Torpedo*. Dieser sowie noch mehrere andere Faktoren bringen es mit sich, daß *Pristiurus* und *Scyllium* weniger geeignete Objekte für eine Untersuchung der Furchung sind, als *Torpedo*.

Der periphere Abschnitt der tiefen Schicht des feinkörnigen Dotters von *Torpedo* (*M*) strahlt, indem er den Dottersockel mantelartig umfaßt, in die Tiefe aus<sup>1)</sup>. Die Form und Ausdehnung dieses feinkörnigen Mantels wechselt ziemlich beträchtlich entsprechend derjenigen des Sockels. Oft stellt er einen Cylinder, häufiger noch einen Kegel dar, dessen abgestutzte Spitze nach aufwärts sieht. Zur Zeit der Keimblätterbildung ist das Letztere stets der Fall, und wird dann der Kegel sehr flach. Häufig schlägt auch die eine Hälfte des Mantels eine andere Richtung ein als die gegenüberliegende. Auch die Ausdehnung des Gebildes ist eine sehr variable ebenso wie sein Inhalt. Der letztere besteht meist nur in den oberen Schichten aus feinkörnigem Dotter, in der Tiefe dagegen aus gröberem Elementen, die man schon als kleine Dotterplättchen bezeichnen muß. An seiner Innenfläche, gegen die sehr großen Plättchen des Sockels, ist der Mantel scharf abgesetzt, während er nach außen allmählich in den groben Dotter übergeht.

Im reifen Ovarialei (Taf. I Fig. 25) und in frühen Furchungsstadien (Taf. IV Fig. 38 u. 39) zeigt der Mantel einen geringeren Grad der Ausbildung als später (Taf. V Fig. 54). Während der Furchung treten in ihn, im Gegensatz zu dem übrigen feinen Dotter, keine Merocytenkerne ein. Erst später ist dies

1) Schon von SCHULTZ l. c. Fig. 1 u. 2 abgebildet.

bei einem Teil der Eier der Fall (Fig. 73 u. 75 Taf. VII). Er erhält sich länger als der übrige feinkörnige Dotter und ist noch kenntlich, wenn die erste Anlage des mittleren Keimblattes erscheint, also zu einer Zeit, in welcher die Keimscheibe sich schon ein gutes Stück auf dem Dotter ausgebreitet hat, wie Taf. VII Fig. 74 und Fig. 75 unter der hinteren Hälfte der Keimscheiben bei *m* zeigen. So giebt er nachträglich denjenigen Bezirk des Dotters an, auf welchem die Keimscheibe ursprünglich, vor ihrer Ausbreitung, gelegen hat. Dieser Bezirk befindet sich alsdann, wie ich vorgreifend mitteile, ungefähr unter dem Centrum des ausgewachsenen Blastoderms, etwas excentrisch nach vorn, woraus hervorgeht, daß das letztere bis dahin allseitig, jedoch stärker mit dem Embryonalrand, auf dem Dotter sich ausgebreitet hat. Eine genaue zahlenmäßige Bestimmung dieses Wachstums ist aber auf diesem Wege nicht zu ermitteln, da Form und Größe des Dottersockels sowie seines Mantels individuell schwankt und sich auch mit der Entwicklung verändert.

Auffallend ist die meist asymmetrische Ausbildung des Mantels, die besonders an Flachschnitten übersichtlich hervortritt und darin besteht, daß ein Theil seines Umfanges stärker entwickelt ist, und namentlich weiter in die Tiefe ragt, als der gegenüberliegende. Dies ist schon im Ovarialei nachweisbar. Eine konstante Beziehung dieser Anordnung zur Richtung der Teilungsebene des I. Furchungskernes existiert nicht. Zur Zeit der Embryonalanlage aber fand ich dann, wenn die Asymmetrie des Mantels kenntlich war, was meist der Fall, die schwächer entwickelte Stelle stets (ob aus Zufall?) am Vorderrand. Hier setzt sich oft der in die Tiefe sich senkende feinere Dotter undeutlich von dem dahinter gelegenen groben Dotter ab, während hinten eine schärfere Grenze gegen große Plättchen des davor befindlichen groben Dotters sichtbar ist. Später verwischt sich dann der vordere Teil des Mantels alsbald gänzlich, während hinten ein Ueberrest von ihm als flache Ausbreitung (Fig. 75 Taf. VII) sich noch eine Zeitlang erhält. Es wäre von Wichtigkeit, festzustellen, ob die Asymmetrie des Mantels wirklich, wie es den Anschein hat, in Beziehung zur Richtung der embryonalen Achse steht, in der Weise, daß die letztere in eine durch den Mantel gelegte Symmetrieebene fällt, und ferner, festzustellen, ob dies Verhalten auch für die im Ovarialei und während der Furchung nachweisbare Asymmetrie des Mantels gilt. Sollte sich dies herausstellen, dann wäre erwiesen, daß schon vor der Befruchtung die Richtung der späteren Embryonalanlage durch den Aufbau des Keimes vorgezeichnet ist. Damit wäre auch für die meisten *Torpedo*-Eier eine Orientierung des Keimes schon bei der Befruchtung und Furchung möglich, wodurch ein wesentliches Hilfsmittel zur Vertiefung unserer Kenntnis jener ersten Entwicklungsvorgänge gewonnen wäre.

Zur Entscheidung dieser Frage wäre aber eine eingehende Untersuchung an sehr reichem Material nötig, einmal wegen der individuellen Verschiedenheiten und zweitens deshalb, weil der feine Dotter kein unveränderliches Gebilde ist, sondern bekanntlich während der Entwicklung umgebaut wird. Der Verbrauch und die Neubildung dieser Substanz, ihre Verschiebung infolge der Ausbreitung der Merocytenkerne und des Blastoderms u. A. müßte hierbei beachtet werden. Daß die Symmetrieebene des Mantels mit der Richtung der ersten Furche nicht immer coincidiert, wäre kein Grund, die Untersuchung von der Hand zu weisen, da die Akten noch nicht darüber geschlossen sind, ob eine gesetzmäßige Beziehung zwischen der Richtung der I. Furche und derjenigen der Achse des Embryos bei den Wirbeltieren besteht.

Bei *Pristiurus* ist eine dem Mantel entsprechende Zone eines feineren Dotters nur angedeutet und würde von mir ohne Kenntnis der Verhältnisse von *Torpedo* übersehen worden sein. Am leichtesten ist er noch auf Flachschnitten des Keimes zu verfolgen. Seine Ausdehnung schwankt individuell beträchtlich und sein Inhalt besteht zunächst aus Elementen, die man nicht mehr zu den „Dotterkörnern“, sondern zu den kleineren „Dotterplättchen“ zu rechnen hat. Ueber die Veränderungen, welche der feine Dotter von *Pristiurus* vom Ende der Furchung ab erfährt, soll hier nicht gehandelt werden.

#### 4. Die Eihüllen.

Ich übergehe hier das Follikel epithel, da es für unseren Gegenstand nicht in Betracht kommt, und wende mich gleich den unter dem Epithel gelegenen Hüllen zu. Ueber diese finden sich in der Litteratur widersprechende Angaben, von denen keine als völlig zutreffend bezeichnet werden kann. Es erklärt sich dies aus dem Umstand, daß es sich hier um sehr dünne Membranen handelt, deren eine überdies nicht selbständig und nicht ablösbar ist.

LEYDIG (52) hat an den mit einer Hornschale versehenen, also befruchteten Eiern von *Pristiurus* keine Membran („Dotterhaut“) gefunden. SCHULTZ (75) giebt an, daß dem Ovarialei von *Torpedo*, und BALFOUR (86) sagt, daß dem reifen Ei der Selachier beim Eintritt in die Tube eine Hülle fehle. SCHENK (73) dagegen hat für Tubeneier von *Raja* eine feine Membran beschrieben, und HOFFMANN (81) stimmt ihm für *Pristiurus* bei. KASTSCHENKO (90) spricht sich am ausführlichsten über den Gegenstand aus: er meint, daß an Ovarialeiern der Selachier, die noch ein Keimbläschen besitzen, keine deutliche „Dotterhaut“, sondern höchstens ein scharfer Kontur der Dotteroberfläche vorhanden sei, und daß die „Dotterhaut“ erst zur Zeit der Richtungsteilungen gebildet werde.

Ich selbst konnte bei den untersuchten Selachiern *Pristiurus* und *Torpedo* zwei Hüllen feststellen. Abgesehen von den jungen Ovarialeiern, die, wie schon BALFOUR wußte, eine sehr dicke Membran besitzen, fand ich an ausgewachsenen, aber noch mit Keimbläschen versehenen Eiern oberhalb der Keimscheibe und deren Umgebung eine helle, anscheinend homogene Membran, die aber an günstigen Stellen eine feine Querstreifung erkennen läßt. Bei *Torpedo* erreicht sie nur eine Stärke von  $2\ \mu$ , bei *Pristiurus* ist sie noch feiner. Außerhalb des Keimes verdünnt sie sich und wird schwer verfolgbar; in der unteren Eihälfte konnte ich sie nicht konstatieren und vermute, daß sie sich überhaupt nicht weit über den Keim hinaus erstreckt oder doch jenseits dieses Gebietes so dünn wird, daß sie nicht in Betracht kommt. Da ihre Aufgabe nur in einem Schutze des Keimes bestehen kann, will ich sie „Keimhülle“ nennen. Ich habe sie früher (92), ehe ich ihr Verhalten näher untersucht und ihre geringe Ausdehnung kennen gelernt hatte, als Dotterhaut bezeichnet, reserviere aber jetzt diesen Namen für eine andere gleich zu beschreibende Bildung.

Die Unvollständigkeit der Keimhülle am ausgewachsenen Ei erklärt sich entwicklungsgeschichtlich. Sie stellt hier nur mehr den spärlichen Ueberrest einer ursprünglich das ganze Ei umhüllenden, dicken und radiär gestreiften Membran dar, die, wie erwähnt, bereits von BALFOUR (78b) beschrieben wurde. Dieselbe steht, wie ich (92) mitgeteilt habe, in Eiern von 1–2 mm Durchmesser auf der Höhe ihrer Entwicklung und erleidet von da ab mit dem weiteren Wachstum des Eies eine allmähliche Rückbildung, so daß sie schließlich nur noch oberhalb des animalen Eipoles als ein ganz dünnes Häutchen nachweisbar ist. Das Auftreten einer solchen vergänglichen und als Schutzorgan nutzlosen Hülle im jungen Ovarialei kann kaum anders als im Sinne einer phyletischen Reminiscenz gedeutet werden an einen Zustand, in welchem die Selachier kleine und wahrscheinlich entsprechend zahlreichere, mit einer schützenden Membran versehene Eier abgelegt haben, wie heute noch die übrigen Fische und viele Amphibien.

Unter der Keimhülle befindet sich noch eine zweite Membran, die ich jetzt als „Dotterhaut“ bezeichne. Sie bildet als ein schwächer lichtbrechender, schmalerer Saum den äußeren scharfen Kontur des Dotters, umschließt das ganze Ei und stellt, von der Keimhülle abgesehen, dessen einzigen Schutz nach dem Austritt desselben aus dem Ovarium dar. Eine selbständige, vom Dotter ablösbare Membran ist sie jedoch im

Gegensatz zur Keimhülle nicht, sondern nur die äußerste Grenzlamelle des protoplasmatischen Netzwerkes der Eirinde. Ihrer Innenfläche liegt eine Reihe kleiner Dotterkörner innig an, wodurch der Anschein eines gestrichelten Saumes entstehen kann, was z. B. im Bereich der Keimscheibe von *Torpedo* der Fall ist.

Auch während der Eireifung sowie während und nach der Befruchtung finde ich, wie ich vorgreifend bemerke, stets die beiden eben geschilderten Hüllen. Die Keimhülle stellt dann ein dünnes, durchsichtiges, leicht ablösbares Häutchen dar, das während der Furchungszeit über die noch nicht in die Fläche ausgewachsene Keimscheibe ein Stück weit hinausgreift. Da ich die Phase des Eindringens der Spermatozoen nicht beobachtet habe, könnte man vom Standpunkt KASTSCHENKO's aus den Einwand machen, daß die Keimhülle des befruchteten Eies mit derjenigen des Ovarialeies nicht identisch sei, daß mit anderen Worten die ursprüngliche Eimembran bis zur Befruchtung noch total verloren geht und während der Befruchtung etwa infolge Eindringens der Spermatozoen eine neue Hülle ausgeschieden wird, wie dies z. B. für das Ei des Seeigels angegeben wird.

Eine solche Annahme ist aber deshalb auszuschließen, weil im befruchteten Ei beide Richtungskörper unter der Keimhülle liegen. KASTSCHENKO's Angabe, daß dieselben bald innerhalb, bald außerhalb der während der Eireifung entstehenden „Dotterhaut“ sich befinden, erklärt sich offenbar dadurch, daß er das eine Mal nur die Dotterhaut nach Ablösung der Keimhülle vor sich gehabt hat, das andere Mal die Keimhülle selbst. Die darunter liegende Dotterhaut könnte im letzteren Falle leicht übersehen worden sein, da sie gerade an der Stelle, wo kurz zuvor das Richtungskörperchen abgegeben wurde, oft sehr undeutlich ist. Nach der Befruchtung kann man die Keimhülle auf dem Schnitte von der Dotterhaut am besten daran unterscheiden, daß sie sich über die Einsenkungen, die an der Oberfläche des Keimes entstehen, brückenartig hinwegspannt, während die Dotterhaut stets an der Oberfläche desselben haftet. Das letztere Verhalten tritt besonders deutlich während der Furchung zu Tage, denn dann senkt sich die Dotterhaut, der Oberfläche der Segmente folgend, mit den Furchen in die Tiefe.

Eine mikropylenartige Oeffnung habe ich in der Keimhülle des Selachiereies nicht gefunden. Es müßte auch eine derartige Einrichtung überflüssig erscheinen, da die geringe Dicke dieser Membran — von der noch dünneren Dotterhaut ganz abzusehen — dem Vordringen der Spermatozoen an keiner Stelle Widerstand entgegensetzen wird. Es stellt diese Beschaffenheit der Hüllen des Selachiereies vielmehr eine Einrichtung dar, welche das Eindringen mehrerer Spermatozoen bei der Befruchtung begünstigen muß.

## 5. Der Kerninhalt des Keimes.

Auf den Reifungsprozeß im Selachierei gehe ich hier nicht ein, sondern verweise auf meine frühere diesbezügliche Publikation (92). Hier möge nur in Kürze an zwei Thatsachen erinnert werden, welche für das Verständnis des Späteren in Betracht kommen: erstens, daß das älteste von KASTSCHENKO und mir im Ovarialei gefundene Stadium dasjenige der zweiten Richtungsspindel ist, die ich sowohl bei *Pristiurus* als auch bei *Torpedo* antraf, und zweitens, daß zu dieser Zeit außer der Richtungsspindel selbst keine sonstigen Kerne in der Keimscheibe und deren nächster Umgebung vorhanden sind. Der Abschluß des Keimes gegen das Follikel epithel durch die oben geschilderten Membranen ist ein scharfer und vollständiger, und läßt sich daher eine Einwanderung von Zellen des genannten Epithels oder der bindegewebigen Hülle zu dieser Zeit ausschließen. Dies zeigen alle zur Oberfläche senkrecht geführten Schnitte auf das klarste, während Schrägschnitte, wie immer, Täuschungen veranlassen können. Eine Untersuchung des gesamten Nahrungsdotters auf etwaige Kernbestandteile ist

wegen der Größe des Eies allerdings kaum durchführbar, aber sie wäre meines Erachtens auch nutzlos, denn, wie sich später zeigen wird, kommt überhaupt die Möglichkeit einer Einwanderung von Kernen oder Zellen durch den Nahrungsdotter hindurch in den Keim bei der Entwicklung nicht in Betracht.

## C. Die Befruchtung.

### I. Biologisches. Materialgewinnung.

Bei *Torpedo ocellata* trifft die Periode der Eireife und Befruchtung im Golf von Neapel in der Regel auf die zweite Hälfte des April oder auf Anfang Mai. Die Zahl der zur Befruchtung gelangenden Eier schwankt je nach der Größe des Tieres ziemlich beträchtlich und ist auch in den beiden Ovarien resp. Tuben ein und desselben Tieres meist eine etwas verschiedene. Ich fand im Minimum 3, im Maximum 22 frisch befruchtete Eier bei einem Individuum, was mit den Angaben in LO BIANCO'S wertvollen biologischen Notizen (90) übereinstimmt.

Die Befruchtung der *Torpedo*-Eier findet, wie schon A. SCHULTZ (77) richtig vermutete, wahrscheinlich in dem zu einem Uterus umgewandelten, erweiterten Abschnitte des Oviduktes statt, in welchem bekanntlich auch die weitere Entwicklung bis zur Geburt der Jungen vor sich geht. Das Vorhandensein von Befruchtungsstadien erkennt man schon bei Besichtigung des uneröffneten Tragsackes an dem Mangel von intrauteriner Flüssigkeit. Sämtliche Eier eines Tieres gelangen trotz ihrer beträchtlichen Größe offenbar gleichzeitig zur Befruchtung, denn man findet bei fast allen die gleiche Entwicklungsphase der Vorkerne. Erst zu Beginn der Furchung bleibt ein Teil der Eier merklich, etwa um eine halbe Kernteilung, hinter den übrigen zurück.

Die gleichzeitige Befruchtung sämtlicher Eier weist darauf hin, daß erstens die sämtlichen Eier sehr rasch hintereinander in den Uterus eintreten, und zweitens, daß zur Zeit ihres Eintrittes die Spermatozoen bereits in den Uterus vorgedrungen sind, denn anderenfalls müßten beim Vorhandensein einer größeren Zahl von (voluminösen) Eiern die proximal im Uterus gelegenen später befruchtet werden als die distalen. Freie Bauchhöhleneier, welche A. SCHULTZ gefunden haben will, sind mir niemals zu Gesicht gekommen, auch in dem proximal vom Uterus gelegenen Teil des Oviduktes traf ich niemals Eier an, was wieder darauf hinweist, daß dieser Abschnitt von den Eiern schnell passiert wird.

Bei *Pristiurus* ist, soweit meine Erfahrungen reichen, die Eireifung und Befruchtung an keine bestimmte Jahreszeit gebunden, womit aber nicht in Abrede gestellt werden soll, daß die Fortpflanzungstätigkeit zu bestimmten Zeiten des Jahres eine regere ist. So habe ich z. B. wiederholt in der zweiten Hälfte des April und im Mai weit mehr junge Stadien von diesem Squaliden erhalten als zu Beginn des Frühlings, im März und Anfang April. In dem unpaaren Ovarium von *Pristiurus* gelangen stets nur zwei Eier gleichzeitig zur Reife, von denen das eine in den rechten, das andere in den linken Ovidukt eintritt. Beide Eier werden hier gleichzeitig befruchtet und halten auch in der weiteren Entwicklung gleichen Schritt miteinander. Der Befruchtungsvorgang, d. h. die Kopulation der Vorkerne, vollzieht sich, während das Ei die Schalendrüse des Oviduktes durchwandert. Das Eindringen der Spermatozoen in die Keimscheibe findet spätestens beim Eintritte des Eies in die Schalendrüse statt, denn ich fand bei Eiern, welche erst mit einem Teil ihres Umfanges in die Drüse vorgerückt waren, Spermaköpfe und die ersten Umwandelungsprodukte von solchen vor. Es findet also die Befruchtung des Eies entweder gerade beim Eintritt desselben in die Drüse statt, oder kurz zuvor, während das Ei den proximal von der Drüse gelegenen Abschnitt des Oviduktes durchwandert. Dieser letztere Abschnitt des Oviduktes wird offenbar auch bei *Pristiurus* rasch von dem Ei

durchlaufen, im Gegensatz zu dem kurzen Schalendrüsenabschnitt, wie ich aus dem Umstand erschließe, daß ich in ihm niemals ein Ei vorfand. Die Keimscheibe befindet sich während der Befruchtung an dem bei der Wanderung durch den Ovidukt vorangehenden Ende des Eies, somit an der für die Aufnahme der Spermatozoen günstigsten Stelle.

Während das Ei den Drüsenabschnitt des Oviduktes durchsetzt, erhält es bekanntlich seine Eiweißhülle und seine Hornschale. Zuerst wird das abgerundete Ende der Schale (vergl. Fig. 1, Taf. I) gebildet als ein kurzer, kappenförmiger Ueberzug des bei der Wanderung vorangehenden Eiendes, welches die Keimscheibe trägt. Diese erste Anlage der Schale ist schon vorhanden, wenn nur erst ein Teil des Eies in die Drüse vorgerückt ist. Es setzt also die Schalenbildung mit dem Eintritt des Eies in die Drüse ein. Man sollte vermuten, daß zu Beginn der Schalenbildung die Keimscheibe schon besamt ist, aber ich kann darüber nichts Näheres angeben, weil in den jüngsten von mir gefundenen Befruchtungsstadien schon ein kurzes Schalenstück gebildet war.

Während das Ei weiter durch die Drüse vorgeschoben wird, schreitet die Bildung der anfänglich ganz weichen und glashellen Schalenanlage allmählich gegen das proximal gelegene Eiende vorwärts, welches zuletzt von dem breiten, mit zwei Spitzen versehenen Schalenende (Fig. 1 Taf. I) umschlossen wird. Noch bevor dies geschehen ist, ragt schon das abgerundete fertige Ende der Schale mit der Keimscheibe aus dem hinteren Umfang der Drüse heraus in den distalen dritten Abschnitt des Oviduktes, in welchem die Eier bis zu ihrer Ablage verharren<sup>1)</sup>. Da die Schalenanlage somit nicht gleichzeitig in ihrer ganzen Länge auftritt, sondern allmählich von ihrem abgerundeten zum breiten Ende heranwächst, kann man aus der Länge des Schalenstückes einen wenigstens ungefähren Rückschluß auf das Alter des in ihm vorgefundenen Befruchtungsstadiums machen. Wenn die Schale mit Ausnahme ihrer beiden Spitzen fertig ist und nur noch mit ihren breiten Enden in der Drüse steckt, ist die Befruchtung abgelaufen und die erste Furchungsspindel gebildet.

Noch während der ersten Furchungsteilungen zeichnet sich die Schale durch ihre hellere Färbung und weichere Beschaffenheit aus, die Eiweißhülle dagegen ist zäher als später. Die Keimscheibe liegt zu dieser Zeit noch am distalen Ende des Eies. Erst im weiteren Verlauf der Furchung verlagert sich das Ei innerhalb der Schale in der Weise, daß die Keimscheibe unter die eine, jeweils nach aufwärts gerichtete Breitseite der letzteren zu liegen kommt, wo sie bekanntlich meist näher dem hinteren als dem vorderen Rand der Schale sich befindet.

Zuweilen trifft man in einem oder beiden Ovidukten eine Schale, die statt des Eies nur Eiweiß enthält. Aus solchen, den Windeiern des Huhnes vergleichbaren Gebilden geht hervor, daß die Schalenbildung unabhängig von der Ovulation verlaufen kann. Derartige Schalen sind im Einzelnen ebenso gestaltet wie die normalen, nur sind sie erheblich kleiner, weil die Drüse bei ihrer Thätigkeit nicht durch das Ei ausgedehnt wurde.

Die Beschaffung des nötigen Untersuchungsmaterials war mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden. Mit der künstlichen Befruchtung, die ich bei *Torpedo* zur Zeit der Eireifung durch Injektion von Sperma in die Tube versucht habe, ließ sich kein Erfolg erzielen; die Eier traten bei den in Gefangenschaft gehaltenen Tieren nicht aus dem Ovarium aus. Bei *Pristiurus* und *Scyllium* muß ein solcher Versuch von vornherein noch aussichtsloser erscheinen, da man hier niemals sicher weiß, ob das betreffende Tier gerade ovarialreife Eier besitzt. Da ferner die in den Aquarien der Neapler Station gehaltenen Selachier sich daselbst, wie man mir mitteilte, nicht begatten, so war ich ausschließlich auf dasjenige Untersuchungsmaterial angewiesen,

<sup>1)</sup> Man findet in diesem Abschnitt der beiden Ovidukte bei *Pristiurus* 1–4 Eierpaare in verschiedenem Entwicklungszustand, also 2–8 Stück, wie ich früher schon mitgeteilt habe, nicht 6–8 Stück, wie SAMASSA mich sagen läßt.



welches mir der Zufall unter einer größeren Menge frisch eingefangener Tiere gerade zuführte. Daß unter diesen Umständen die Ausbeute keine allzu große war, darf nicht wunder nehmen, hat doch von den zahlreichen Forschern, die sich seit dem Bestehen der Neapler Station mit dem Sammeln und Untersuchen von Selachiereiern abgaben, meines Wissens überhaupt noch keiner vor mir ein Befruchtungsstadium zu beschreiben Gelegenheit gehabt. Immerhin erhielt ich bei einem wiederholten Aufenthalte auf den Inseln Procida und Ischia eine fast vollständige Serie der Eireifung und Befruchtung von *Pristiurus*. Weniger Glück hatte ich mit *Torpedo*. Es wurde zwar eine beträchtliche Zahl von Tieren während der Befruchtungszeit eingebracht, sie enthielten aber nur wenige und zudem ausschließlich spätere Stadien der Befruchtung. Hingegen konnte ich bei diesem Objekt während mehrerer Jahre wenigstens eine vollständige Entwicklungsserie aus der Furchungszeit sammeln, ein Material, das den leichter zu beschaffenden Furchungsstadien von *Pristiurus* und *Scyllium* bei weitem vorzuziehen ist.

## 2. Stadium I (Spermaköpfe in der Keimscheibe; *Pristiurus*).

Dieses jüngste Befruchtungsstadium, welches ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, fand ich in einem Ei von *Pristiurus*, das noch nicht völlig in die Eileiterdrüse eingedrungen war und eine Schalenanlage von 7 mm Länge besaß. Auf dem Schnitt fallen zunächst zwei Richtungskörper auf (Fig. 44b und c, Taf. II), die oberhalb der Keimscheibe in einem spaltförmigen Raum zwischen der Dotterhaut und der Keimhülle gelegen sind. Der größere und chromatinreichere der beiden Körper (Fig. 44c) ist zweifellos als die erste Richtungszelle anzusehen. Der kleinere zweite Richtungskörper (Fig. 44b) hat sich bei der Konservierung zusammen mit dem benachbarten Teile der Keimhülle, deren Innenfläche er anlagert, etwas von dem unterliegenden Keimscheibenstück (Fig. 44a) abgehoben. Doch zeigt das letztere noch deutlich die Einsenkung, in welcher der Körper lag und unterhalb derselben, nur 23  $\mu$  tief, den Eikern. Die Lage dieser beiden Gebilde entspricht nicht dem Centrum der Keimscheibenoberfläche, sie sind vielmehr der Peripherie noch stärker genähert als der Richtungskörper und die Vorkerne eines in Fig. 51a Taf. II bei schwacher Vergrößerung wiedergegebenen Uebersichtsbildes eines späteren Befruchtungsstadiums. Im Zellenleib der beiden Richtungskörper läßt sich eine mit Protoplasmakügelchen erfüllte periphere Zone von einer inneren helleren und feiner granulierten Schicht unterscheiden. Die letztere birgt den Kerninhalt, der aus einem ganz unregelmäßigen Chromatinknäuel und isolierten chromatischen Körnern und Körnerhaufen besteht. In späteren Stadien habe ich das Chromatin bei weitaus der Mehrzahl der Keimscheiben nicht mehr zerstreut im Richtungskörper vorgefunden, sondern in einem, höchstens zwei runden oder länglichen, intensiv gefärbten und kompakten Kernen, die bei starker Extraktion des Farbstoffes sich wiederholt in ein sehr engmaschiges, kräftiges, mehr einem Knäuel als der Ruhephase gleichendes Chromatingerüst auflösen lassen. Eine ausgebildete mitotische Teilungsfigur habe ich aber an den Richtungskörpern nie beobachtet und auch in späteren Stadien im Gegensatz zu KASTSCHENKO niemals mehr als 2 Richtungskörper angetroffen. Es kann also eine nachträgliche mitotische Teilung des ersten Richtungskörpers bei Selachiern nicht die Regel sein. Da das weitere Verhalten dieser Gebilde kein Interesse beansprucht, werde ich dieselben in der Beschreibung der folgenden Stadien übergehen.

Der intensiv gefärbte Eikern (Fig. 44a) ist noch von geringer Größe. Er mißt in seinem längeren, senkrecht stehenden Durchmesser 5  $\mu$ , im queren 4  $\mu$  und besteht aus einem kräftigen Chromatinknäuel. Zum großen Teil ist er direkt von der Keimscheibensubstanz umgeben, nur an seinem oberen Umfang schließt sich ein unregelmäßiges Lückensystem an, den Weg bezeichnend, auf dem er sich von der Oberfläche her

in die Tiefe der Keimscheibe einzusenken begonnen hat. Von einem Centrosom oder Strahlensystem ist in seiner Umgebung nichts zu erkennen.

Außer dem Eikern fanden sich in dieser Keimscheibe von *Pristiurus* noch drei Spermaköpfe<sup>1)</sup> in verschiedenen Stadien der Umwandlung zu Spermakernen begriffen. Sie liegen in einiger Entfernung voneinander in der mittleren Region der Keimscheibe, aber ziemlich tief. Zwei derselben befinden sich dem Boden der Keimscheibe näher als deren Oberfläche, also noch ziemlich weit von dem oberflächlichen Eikern entfernt, nur der eine, und zwar derjenige, welcher in seinem Bau dem Kopfe eines reifen Spermatozoons am nächsten steht, also zuletzt in die Keimscheibe eingedrungen sein dürfte (Fig. 44 d), nimmt eine Stellung ein, welche der Richtung seines Vordringens in das Innere der Keimscheibe entspricht. Er wendet seine Spitze nach abwärts und bildet mit der Oberfläche der Keimscheibe einen Winkel von 65°. Die beiden anderen müssen innerhalb der Keimscheibe sich gewendet haben, denn der eine von ihnen liegt horizontal (Fig. 44 f), der dritte kehrt seine Spitze nach aufwärts und bildet mit der Keimscheibenoberfläche einen Winkel von ca. 45° (Fig. 44 e). Infolge eines Versehens ist seine Abbildung auf Taf. II umgekehrt gestellt mit der Spitze nach abwärts, statt nach aufwärts.

In ihrem Bau unterscheiden sich die in der Keimscheibe gefundenen Spermaköpfe von den Köpfen reifer Spermatozoen aus dem Vas deferens von *Pristiurus* zwar ziemlich erheblich, doch zeigen sie noch Merkmale genug, welche sie mit vollster Sicherheit als Umwandlungsprodukte der letzteren erkennen lassen: der chromatische Kopfteil eines reifen Spermatozoons aus dem Vas deferens von *Pristiurus* beschreibt in der Regel 9 Spiralwindungen, deren vorderste scharf zugespitzt ist. Auf dieser gefärbten Spitze sitzt bekanntlich vorn eine ebenfalls spiralig gewundene, aber achromatische Spitze, der „Spieß“ oder das „Spitzenstück“. Beide Gebilde, die chromatische und die achromatische Spitze, sind nun an den Spermaköpfen unserer Keimscheibe erhalten. Sie liefern nicht nur den Beweis für die Spermatozoennatur dieser Gebilde, sondern zeigen zugleich das vordere Ende des ursprünglich spiraligen Kopfes an.

Der hinter der Spitze befindliche größere Teil des Kopfes hat sich hingegen bedeutend verändert, und zwar zeigen die 3 Spermaköpfe unserer Serie verschiedene Stufen der Umwandlung, deren letzte einen Anschluß an die Spermaköpfe der nächst älteren Keimscheibe bietet.

Der am wenigsten modifizierte Spermakopf der Fig. 44 d beschreibt noch eine einzige langgezogene Spirale, er hat sich verkürzt<sup>2)</sup> und an bestimmten Stellen verdickt. Während sein dünner mittlerer Abschnitt gegenüber dem Spermaköpfen aus dem Vas deferens im Querdurchmesser nur wenig zugenommen hat, ist am vorderen Ende eine kugelförmige Anschwellung aufgetreten, und läßt auch das hintere Drittel eine längliche, aber schwächere Auftreibung erkennen. Der zweite Kopf (Fig. 44 e) unterscheidet sich von dem ersten, abgesehen von dem stärkeren Volumen der vorderen Kugel dadurch, daß die hintere diffuse Verdickung auf Kosten des dünnen mittleren Abschnittes zugenommen und sich in eine Doppelschwellung umgewandelt hat. In dem dritten Kopf (Fig. 44 h) endlich ist der dünne, ursprünglich mittlere,

1) Diese ausnahmsweise geringe Zahl erklärt sich wahrscheinlich aus dem Umstand, daß die Besamung durch die Herausnahme des Eies unterbrochen worden ist.

2) Ein zuverlässiges Längenmaß für die Spermaköpfe des Vas deferens ist an den konservierten und gefärbten Präparaten, die mir vorliegen, nicht leicht zu geben, da die Krümmung der Windungen unter dem Einfluß der Agentien sich offenbar häufig verringert hat. An denjenigen Köpfen, die in Bezug auf die Regelmäßigkeit ihrer Windungen mir am besten erhalten scheinen und das Aussehen eines Pfropfziehers zeigen, beträgt die direkte Länge des chromatischen Teiles 22  $\mu$ , der Querdurchmesser weniger als 1  $\mu$ . Der Spermakopf der Fig. 44 d besitzt nun eine direkte Länge von 17  $\mu$  und an seiner dünnsten Stelle einen Querdurchmesser von reichlich 1  $\mu$ . Zieht man in Betracht, daß die ursprünglichen Spiralwindungen im Spermakopf der Fig. 44 d sich fast vollständig ausgeglichen haben, so muß die wirkliche Länge des Kopfes bedeutend zurückgegangen sein.

Abschnitt fast vollständig in der Bildung der Verdickungen aufgegangen und stellt nur mehr ein kurzes Halsstück dar, welches die vordere Kugel von der hinteren Doppelanschwellung scharf trennt.

Das auf den Kopf folgende stabförmige Mittelstück habe ich an den beschriebenen Spermaköpfen der Keimscheibe nicht wahrgenommen. Es ist aber deshalb doch möglich, daß das Gebilde in der vorliegenden Entwicklungsphase noch in seiner ursprünglichen Form existiert und nur infolge der Behandlung des Objektes nicht sichtbar ist. Ich habe an der einzigen Keimscheibe dieses seltenen Stadiums keine Versuche mit Fixierungs- und Färbungsmethoden zur Darstellung der feinen Strukturverhältnisse der Kerne anstellen wollen, sondern habe mich mit der für meinen Zweck ausreichenden und dabei sicheren Methode der Sublimatfixation und Stückfärbung in Boraxkarmin begnügt. Da, wo das vordere Ende des Mittelstückes zu suchen wäre, habe ich nun folgendes gesehen (Fig. 44d–f, Taf. II): Es sitzen dem hinteren Ende des Kopfes zwei sehr intensiv gefärbte, kurze Stäbchen auf, die entweder fast parallel verlaufen oder nach hinten etwas divergieren. Es ist mir wahrscheinlich, daß sie zusammen ein einheitliches Hohlgebilde vorstellen, einen Ring oder kurzen Cylinder, der im optischen Längsschnitt in Gestalt von 2 Stäbchen erscheint, doch ist eine sichere Analyse des kleinen Gebildes recht schwierig. Nach hinten ragt aus der Oeffnung desselben ein kleines, helles, in Karmin nicht gefärbtes Kügelchen vor.

### 3. Stadium II (weitere Umwandlung der Spermatozoonköpfe in Spermakerne; Pristiurus).

Von diesem Stadium steht mir ebenfalls nur ein einziges Ei zur Verfügung. Dasselbe entstammt dem gleichen Tiere wie das des Stadiums I, ist aber, wie schon die größere Länge des gebildeten Schalensstückes zeigt, trotzdem in der Entwicklung etwas weiter vorgeschritten.

Der Eikern (Fig. 45a, Taf. II) liegt hier ebenfalls in einiger Entfernung von der Mitte der Keimscheibenoberfläche und noch ebenso oberflächlich wie im Stadium I, nämlich  $22 \mu$  unter der Dotterhaut, bei einer Gesamttiefe der Keimscheibe von  $368 \mu$  daselbst. Seine Durchmesser haben sich auf 6 und  $7 \mu$  vergrößert, und mit dem Wachstum ist eine entsprechende Auflockerung des Chromatinknäuels eingetreten, dessen Fäden etwas feiner geworden sind. Auch die erste Anlage einer Kernmembran ist bereits sichtbar.

Außerdem enthält die Keimscheibe 8 Kerne (Fig. 45b–i), die sich durch geringere Größe und intensive Färbbarkeit vom Eikern scharf unterscheiden und untereinander große Uebereinstimmung zeigen. Sie liegen in schmalen, von Dotterkörnern freien Höfen und tragen noch deutlich die Merkmale der Spermaköpfe des vorigen Stadiums an sich. Speziell lassen sie sich in ihrer Form von dem am meisten umgestalteten Spermakopf der Fig. 44f leicht ableiten. Es besteht nämlich jeder derselben aus zwei annähernd gleich großen, kugeligen oder etwas abgeplatteten Stücken von der ungefähren Größe der vorderen Kugel des Spermakopfes der Fig. 44e u. f. Offenbar hat sich diese Kugel beim Uebergang zum Stadium II unverändert erhalten, während die beiden verdickten Abschnitte der hinteren Kopfhälfte zu einer zweiten Kugel konfluiert sind. Der dazwischen gelegene dünnere Halsabschnitt, dessen allmähliche Verkürzung wir während des I. Stadiums verfolgen konnten,<sup>1</sup> ist hierbei ganz in der Substanz der Kugeln aufgegangen. Die Spermakerne besitzen an ihrem einen (vorderen) Ende noch die achromatische Spitze. Von der nach hinten folgenden gefärbten Spitze ist bei einigen nichts mehr, bei anderen nur mehr das periphere, dünnere Ende zu sehen, während der breite, basale Teil offenbar schon in die Kugel einbezogen worden ist. Am gegenüberliegenden Ende findet sich noch der intensiv gefärbte Aufsatz, und zwar bei

einem Teil der Spermaköpfe noch ebenso deutlich vorragend wie im Stadium I. Bei 2—3 Köpfen ist dies Gebilde, zum Teil infolge von ungünstiger Lagerung, nicht zu übersehen; bei anderen erkenne ich, daß der Cylinder sich in die Substanz des Kopfes eingesenkt hat, in der Weise, daß er gerade noch mit seinem Rande hervorsieht. Es geht somit wahrscheinlich auch diese Bildung in dem Chromatin des Spermakernes auf. Aus der Einsenkung des Chromatincylinders ragt das ungefärbte Kügelchen noch hervor, das mir aber jetzt etwas größer zu sein scheint, als früher.

Die einzelnen Spermaköpfe dieser Serie zeigen verschiedene Grade der Umgestaltung zu einheitlichen Kernen. Es tritt dies außer in dem geschilderten Verhalten des Spießes und Cylinders namentlich in der Gestalt und Verbindungsweise der beiden Kugeln hervor, die in unserem Stadium miteinander zu verschmelzen im Begriffe sind. Einige Köpfe (z. B. 45 b und e) schließen sich durch längliche Form des hinteren Endes (in Wirklichkeit noch auffälliger als in der Figur) an das vorige Stadium (44 b) direkt an. Die Länge des ganzen Kopfes beträgt hier  $6 \mu$ , die Breite nur  $2\frac{1}{2} \mu$ . Bei diesen Köpfen ist auch die Einkerbung zwischen beiden Kugeln noch tief. Auf der anderen Seite treffen wir Köpfe, die in der Richtung von vorn nach hinten mehr zusammengeschoben d. h. kürzer und breiter ( $4,5 \mu : 3 \mu$ ) sind. Die vordere Kugel, die stets etwas kürzer ist als die hintere, ist dabei auffallend abgeplattet (z. B. 45 i). Hier sind denn

auch beide Hälften des Kerns weniger scharf voneinander abgesetzt, und ist die Verschmelzung derselben zu einer einheitlichen Kugel am weitesten vorgeschritten.

Ueber die Lage der Spermaköpfe in der Keimscheibe giebt das beistehende Rekonstruktionsbild, in welchem sämtliche Kerne auf die Keimscheibenoberfläche projiziert sind, teilweisen Aufschluß. Die Größe der Kerne wurde der Deutlichkeit zuliebe hier und in den anderen Textfiguren etwas übertrieben. Es geht aus der Figur zunächst hervor, daß die Verteilung der Spermaköpfe keine gleichmäßige ist, sondern daß die Mehrzahl, nämlich 5 Stück, in der Umgebung des Eikernes gelegen sind. Da die Figur über die Tiefenlage der Spermaköpfe keinen Aufschluß giebt, so bemerke ich, daß dieselben sämtlich unterhalb des ganz oberflächlichen Eikernes sich befinden. Speziell die in der Umgebung des Eikernes vorhandenen Spermaköpfe liegen  $160-180 \mu$  tief, bei einer

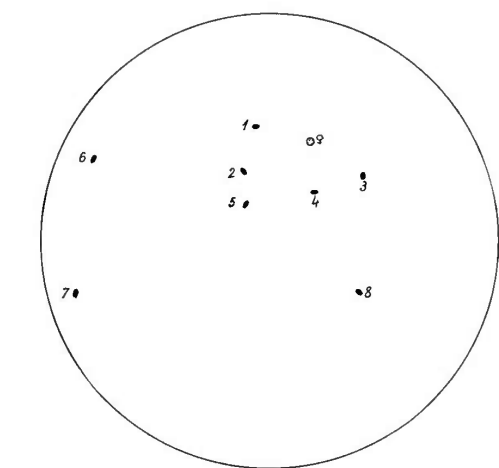


Fig. 2. Keimscheibe eines jungen Befruchtungsstadiums (Stadium II), von der Oberfläche gesehen. Sämtliche Kerne, nämlich der Eikern (♀) und 8 Spermakerne, auf die Oberfläche projiziert.

maximalen Tiefe der Keimscheibe von  $400 \mu$ . Nur der Spermakopf No. 2 befindet sich nicht ganz halb so tief wie die übrigen. Er liegt also dem Eikern ein wenig näher, als es nach der Figur den Anschein hat. Damit kommen die Kerne 1—4 in nahezu gleichen Abstand vom Eikern zu stehen. Auch unter sich halten die dem Eikern benachbarten Spermaköpfe 1—5 ziemlich gleichmäßige Distanzen ein, gleichmäßiger, als es nach der Figur, welche die Tiefenlage nicht berücksichtigt, scheinen muß.

Auch bei genauester Berücksichtigung der Lage der Spermakerne läßt sich in dieser Serie noch nicht erkennen, welcher derselben bei der Konkurrenz um den Besitz des Eikernes siegen wird. Es hat sich noch keiner in entscheidender Weise dem Eikern genähert.

Die Richtung, welche die länglichen Spermakerne zum Eikern einnehmen, ist eine verschiedene. Nur 4 von den 8 Köpfen stehen mit ihrem Längsdurchmesser annähernd radiär zu jenem Kern, wobei ihm aber die einen das vordere, die anderen das hintere Ende zukehren.

#### 4. Stadium III (der kopulierende Spermakern ist kenntlich, berührt aber noch nicht den Eikern; Pristiurus).

Das charakteristische Merkmal dieses Stadiums besteht darin, daß einer der Spermakerne dem Eikern so weit benachbart liegt, daß er mit Sicherheit als der zur Kopulation gelangende Kern angesehen werden kann. Ich werde denselben im folgenden den männlichen Vorkern nennen. Die übrigen Kerne entsprechen, wie gezeigt werden soll, den Merocytenkernen der Furchungszeit und sollen daher von jetzt ab als solche bezeichnet werden.

Es wurden aus diesem Stadium 6 Keimscheiben untersucht von 3 Eierpaaren, die unter sich eine etwas verschiedene Entwicklungsstufe aufweisen.

Das Lageverhältnis der Vorkerne erläutert der Schnitt der Fig. 46a, Taf. II. Der größere und hellere der beiden benachbarten Kerne ist der ♀ Vorkern; der kleinere, intensiver gefärbte der ♂. Letzterer befindet sich in allen Keimscheiben des Stadiums unter dem ♀, und zwar entweder senkrecht oder schräg unter ihm. Ein Vergleich mit den früheren Stadien lehrt, daß der Eikern inzwischen etwas in die Tiefe der Keimscheibe gerückt ist, dem zunächst benachbarten Spermakern entgegen, vielleicht angezogen durch die jetzt sichtbare Strahlung des letzteren Kernes. Daß auch der ♂ sich seinerseits dem ♀ genähert hat, ist bei einem Vergleiche mit Stadium I und II zwar wahrscheinlich, läßt sich aber mit der gleichen Sicherheit nicht beurteilen, weil der ♂ von den übrigen Spermakernen in den bisherigen Stadien nicht zu unterscheiden war, und weil außerdem geringe Ortsveränderungen der Kerne bei der leicht veränderlichen Form der frisch befruchteten Keimscheibe am konservierten Material sich nicht feststellen lassen. Eine Entscheidung wäre nur möglich an einer größeren Anzahl frisch befruchteter Eier.

Was die Struktur der Vorkerne anlangt, so ist der rundliche Eikern (Figg. 46c, 47, 48a) in unserem Stadium zu einem Durchmesser von 11–12  $\mu$  herangewachsen. Sein Chromatin bildet noch einen sehr gleichmäßigen Knäuel mit kleinen, rundlichen Maschenräumen. Es hat sich das färbbare Fadensystem seit dem Stadium II, entsprechend dem Wachstum des Kernes, wieder erheblich ausgezogen, ist feiner und lockerer geworden, so daß es in dieser Hinsicht der Struktur eines Ruhegerüsts näher steht, als dem kompakteren Knäuel eines mitotischen Kernes. Vom Ruhekern unterscheidet sich aber der vorliegende, abgesehen von dem Mangel eines Nucleolus und einer chromatischen Kernmembran, hauptsächlich durch die auffallende gleichmäßige Beschaffenheit des Chromatingerüsts. An dem etwas älteren Kerne der Fig. 48 (Sublimat) ist schon eine achromatische Kernmembran sichtbar, die jetzt während ihres Entstehens eine Zusammensetzung aus einer Schicht ungefärbter, wie Kügelchen aussehender, Felder aufweist. Im Gegensatz zu den Spermakernen läßt der Eikern eine Sphäre und Centrosom weder jetzt, noch in den früheren Stadien der Befruchtung erkennen, doch fällt es an einigen Keimscheiben auf, daß die Dotterkörner in radiären Reihen gegen diesen Kern gerichtet sind (Fig. 46c).

Die Struktur des ♂ Vorkerns soll zuerst an dem in Sublimatessigsäure fixierten Keimscheibenpaar der Fig. 46 und 47 geschildert werden, das ich für etwas jünger halte als die übrigen. Die Länge der Schale beträgt 11  $\mu$ , der Dotter ist noch nicht vollständig in die Eileiterdrüse eingetreten. Hier stellt der ♂ Vorkern (Fig. 46b und 47) eine völlig einheitliche Kugel von durchschnittlich 4  $\mu$  Durchmesser dar,

einem Teil der Spermaköpfe noch ebenso deutlich vorragend wie im Stadium I. Bei 2—3 Köpfen ist dies Gebilde, zum Teil infolge von ungünstiger Lagerung, nicht zu übersehen; bei anderen erkenne ich, daß der Cylinder sich in die Substanz des Kopfes eingesenkt hat, in der Weise, daß er gerade noch mit seinem Rande hervorsieht. Es geht somit wahrscheinlich auch diese Bildung in dem Chromatin des Spermakernes auf. Aus der Einsenkung des Chromatincylinders ragt das ungefärbte Kügelchen noch hervor, das mir aber jetzt etwas größer zu sein scheint, als früher.

Die einzelnen Spermaköpfe dieser Serie zeigen verschiedene Grade der Umgestaltung zu einheitlichen Kernen. Es tritt dies außer in dem geschilderten Verhalten des Spießes und Cylinders namentlich in der Gestalt und Verbindungsweise der beiden Kugeln hervor, die in unserem Stadium miteinander verschmelzen im Begriffe sind. Einige Köpfe (z. B. 45 b und e) schließen sich durch längliche Form des hinteren Endes (in Wirklichkeit noch auffälliger als in der Figur) an das vorige Stadium (44 b) direkt an. Die Länge des ganzen Kopfes beträgt hier  $6 \mu$ , die Breite nur  $2\frac{1}{2} \mu$ . Bei diesen Köpfen ist auch die Einkerbung zwischen beiden Kugeln noch tief. Auf der anderen Seite treffen wir Köpfe, die in der Richtung von vorn nach hinten mehr zusammengeschoben d. h. kürzer und breiter ( $4,5 \mu : 3 \mu$ ) sind. Die vordere Kugel, die stets etwas kürzer ist als die hintere, ist dabei auffallend abgeplattet (z. B. 45 i). Hier sind denn

auch beide Hälften des Kerns weniger scharf voneinander abgesetzt, und ist die Verschmelzung derselben zu einer einheitlichen Kugel am weitesten vorgeschritten.

Ueber die Lage der Spermaköpfe in der Keimscheibe giebt das beistehende Rekonstruktionsbild, in welchem sämtliche Kerne auf die Keimscheibenoberfläche projiziert sind, teilweisen Aufschluß. Die Größe der Kerne wurde der Deutlichkeit zuliebe hier und in den anderen Textfiguren etwas übertrieben. Es geht aus der Figur zunächst hervor, daß die Verteilung der Spermaköpfe keine gleichmäßige ist, sondern daß die Mehrzahl, nämlich 5 Stück, in der Umgebung des Eikernes gelegen sind. Da die Figur über die Tiefenlage der Spermaköpfe keinen Aufschluß giebt, so bemerke ich, daß dieselben sämtlich unterhalb des ganz oberflächlichen Eikernes sich befinden. Speziell die in der Umgebung des Eikernes vorhandenen Spermaköpfe liegen  $160-180 \mu$  tief, bei einer

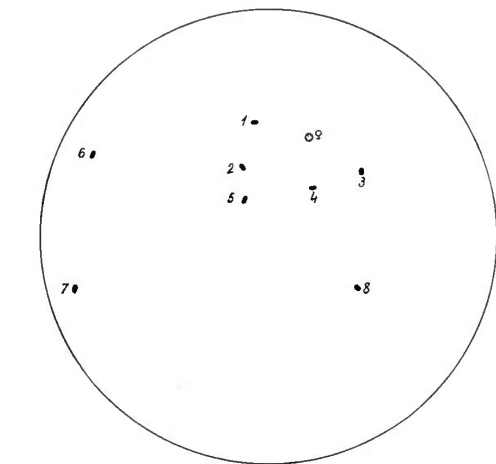


Fig. 2. Keimscheibe eines jungen Befruchtungsstadiums (Stadium II), von der Oberfläche gesehen. Sämtliche Kerne, nämlich der Eikern (♀) und 8 Spermakerne, auf die Oberfläche projiziert.

maximalen Tiefe der Keimscheibe von  $400 \mu$ . Nur der Spermakopf No. 2 befindet sich nicht ganz halb so tief wie die übrigen. Er liegt also dem Eikern ein wenig näher, als es nach der Figur den Anschein hat. Damit kommen die Kerne 1—4 in nahezu gleichen Abstand vom Eikern zu stehen. Auch unter sich halten die dem Eikern benachbarten Spermaköpfe 1—5 ziemlich gleichmäßige Distanzen ein, gleichmäßiger, als es nach der Figur, welche die Tiefenlage nicht berücksichtigt, scheinen muß.

Auch bei genauester Berücksichtigung der Lage der Spermakerne läßt sich in dieser Serie noch nicht erkennen, welcher derselben bei der Konkurrenz um den Besitz des Eikernes siegen wird. Es hat sich noch keiner in entscheidender Weise dem Eikern genähert.

Die Richtung, welche die länglichen Spermakerne zum Eikern einnehmen, ist eine verschiedene. Nur 4 von den 8 Köpfen stehen mit ihrem Längsdurchmesser annähernd radiär zu jenem Kern, wobei ihm aber die einen das vordere, die anderen das hintere Ende zukehren.

#### 4. Stadium III (der kopulierende Spermakern ist kenntlich, berührt aber noch nicht den Eikern; Pristiurus).

Das charakteristische Merkmal dieses Stadiums besteht darin, daß einer der Spermakerne dem Eikern so weit benachbart liegt, daß er mit Sicherheit als der zur Kopulation gelangende Kern angesehen werden kann. Ich werde denselben im folgenden den männlichen Vorkern nennen. Die übrigen Kerne entsprechen, wie gezeigt werden soll, den Merocytenkernen der Furchungszeit und sollen daher von jetzt ab als solche bezeichnet werden.

Es wurden aus diesem Stadium 6 Keimscheiben untersucht von 3 Eierpaaren, die unter sich eine etwas verschiedene Entwicklungsstufe aufweisen.

Das Lageverhältnis der Vorkerne erläutert der Schnitt der Fig. 46a, Taf. II. Der größere und hellere der beiden benachbarten Kerne ist der ♀ Vorkern; der kleinere, intensiver gefärbte der ♂. Letzterer befindet sich in allen Keimscheiben des Stadiums unter dem ♀, und zwar entweder senkrecht oder schräg unter ihm. Ein Vergleich mit den früheren Stadien lehrt, daß der Eikern inzwischen etwas in die Tiefe der Keimscheibe gerückt ist, dem zunächst benachbarten Spermakern entgegen, vielleicht angezogen durch die jetzt sichtbare Strahlung des letzteren Kernes. Daß auch der ♂ sich seinerseits dem ♀ genähert hat, ist bei einem Vergleiche mit Stadium I und II zwar wahrscheinlich, läßt sich aber mit der gleichen Sicherheit nicht beurteilen, weil der ♂ von den übrigen Spermakernen in den bisherigen Stadien nicht zu unterscheiden war, und weil außerdem geringe Ortsveränderungen der Kerne bei der leicht veränderlichen Form der frisch befruchteten Keimscheibe am konservierten Material sich nicht feststellen lassen. Eine Entscheidung wäre nur möglich an einer größeren Anzahl frisch befruchteter Eier.

Was die Struktur der Vorkerne anlangt, so ist der rundliche Eikern (Figg. 46c, 47, 48a) in unserem Stadium zu einem Durchmesser von 11–12  $\mu$  herangewachsen. Sein Chromatin bildet noch einen sehr gleichmäßigen Knäuel mit kleinen, rundlichen Maschenräumen. Es hat sich das färbbare Fadensystem seit dem Stadium II, entsprechend dem Wachstum des Kernes, wieder erheblich ausgezogen, ist feiner und lockerer geworden, so daß es in dieser Hinsicht der Struktur eines Ruhegerüsts näher steht, als dem kompakteren Knäuel eines mitotischen Kernes. Vom Ruhekern unterscheidet sich aber der vorliegende, abgesehen von dem Mangel eines Nucleolus und einer chromatischen Kernmembran, hauptsächlich durch die auffallende gleichmäßige Beschaffenheit des Chromatingerüsts. An dem etwas älteren Kerne der Fig. 48 (Sublimat) ist schon eine achromatische Kernmembran sichtbar, die jetzt während ihres Entstehens eine Zusammensetzung aus einer Schicht ungefärbter, wie Kügelchen aussehender, Felder aufweist. Im Gegensatz zu den Spermakernen läßt der Eikern eine Sphäre und Centrosom weder jetzt, noch in den früheren Stadien der Befruchtung erkennen, doch fällt es an einigen Keimscheiben auf, daß die Dotterkörner in radiären Reihen gegen diesen Kern gerichtet sind (Fig. 46c).

Die Struktur des ♂ Vorkerns soll zuerst an dem in Sublimatessigsäure fixierten Keimscheibenpaar der Fig. 46 und 47 geschildert werden, das ich für etwas jünger halte als die übrigen. Die Länge der Schale beträgt 11  $\mu$ , der Dotter ist noch nicht vollständig in die Eileiterdrüse eingetreten. Hier stellt der ♂ Vorkern (Fig. 46b und 47) eine völlig einheitliche Kugel von durchschnittlich 4  $\mu$  Durchmesser dar,

an welcher die Anhängsel des vorigen Stadiums, Spieß und färbbarer Cylinder, nicht mehr zu erkennen sind. Ein Wachstum hat der Kern seit jenem Stadium nicht erfahren, was sich auch darin ausspricht, daß seine Färbbarkeit nicht abgenommen hat. Ueber seine Struktur läßt sich infolge der kompakten Beschaffenheit so wenig ermitteln wie bisher. Bei starker Abblendung kann man kleine, rundliche Unterabteilungen in ihm erkennen, welche eine Zusammensetzung des Ganzen aus Kügelchen vortäuschen.

In unmittelbarer Nähe jedes Vorkerns, von ihm durch einen ganz schmalen, hellen Hof getrennt, befindet sich ein helles Kügelchen, das offenbar mit dem in früheren Stadien beschriebenen identisch ist, aber inzwischen etwas an Größe zugenommen hat. Es besitzt eine Strahlung und darf daher als Centrosom aufgefaßt werden. Die Strahlung ist nicht gleichmäßig im ganzen Umfang des Centrosoms ausgebildet, sondern auffallend stärker nach aufwärts gegen den Eikern zu, der in Fig. 46b im Anschnitt getroffen ist, und in der entgegengesetzten Richtung nach abwärts. Es läßt sich dies Verhalten ungezwungen dahin deuten, daß das Strahlensystem in derjenigen Richtung am deutlichsten in Erscheinung tritt, in welcher es am stärksten in Anspruch genommen ist. Es ist dies die Richtung gegen den oben gelegenen Eikern. Stellt man sich vor, daß diese Gebilde als kontraktile Fäden wirken, dann wird auch die gleichzeitige starke Entwicklung derselben in der Richtung nach abwärts verständlich, denn die unteren Strahlen wären dann als Antagonisten der oberen aufzufassen, welche eine Verschiebung des Centrosoms gegen den Eikern hin zu verhindern haben.

Eine etwas spätere Entwicklungsstufe zeigt der ♂ Vorkern in den zwei ältesten Eiern dieses Stadiums (Schalenstück von 21 mm Länge). Er hat, wie Fig. 48b demonstriert, im Umfang zugenommen (Durchmesser 5  $\mu$ ) und sich dementsprechend etwas aufgehellt und aufgelockert. An Stelle des einheitlichen, scharf abgerundeten Konturs sind leichte Hervorragungen der Oberfläche aufgetreten, die dem Kern ein maulbeerähnliches Ansehen geben. Infolge der Auflockerung läßt sich jetzt der wahre Bau des Kernes erkennen: er enthält einen sehr dichten und kräftigen Chromatinknäuel, der regelmäßige, rundliche, schwächer gefärbte Lücken frei läßt. Er ist somit ähnlich gebaut wie der ♀ Vorkern in einer jüngeren Entwicklungsphase, etwa wie im Stadium I. Wie bei jenem Kerne, so wird auch bei den Spermakernen infolge des gleichmäßigen Baues der Anschein einer Zusammensetzung aus Kügelchen erweckt.

Die Merocytenkerne. Die Zahl dieser Kerne beträgt in 4 daraufhin untersuchten Keimscheiben dieses Stadiums 17, 9, 20, 16. Ihre Lage innerhalb der Keimscheibe ist entsprechend ihrer Abstammung zwar eine sehr wechselnde, läßt aber doch in einigen Beziehungen Gesetzmäßigkeit erkennen. Ich will hierüber gleich an dieser Stelle zusammenfassend für die ganze Befruchtungszeit berichten, so daß ich bei der Beschreibung der folgenden Stadien auf die Lageverhältnisse dieser Kerne nicht mehr zurückzukommen brauche.

1) Die Merocytenkerne finden sich nicht nur peripher, sondern auch tief im Inneren der Keimscheibe, selbst in der Mitte derselben, vorausgesetzt, daß daselbst die Vorkerne nicht liegen.

2) Die im Randabschnitte der Keimscheibe gelegenen Kerne nehmen entsprechend der Form der Keimscheibe eine oberflächliche Lage ein, und zwar im allgemeinen um so mehr, je peripherer sie liegen. Die äußersten befinden sich zuweilen nur einige Mikromillimeter unter der Dotterhaut.

3) Im Gegensatz hierzu findet man in der vom Rande entfernten, also der centralen Region der Scheibe, niemals Kerne in ganz oberflächlicher Lage. Sie treten hier gewöhnlich erst in einer Tiefe auf, die mindestens einem Viertel der Gesamttiefe der Keimscheiben entsprechen dürfte. Die darüber befindliche Schicht der Keimscheibe ist aber auch die einzige, in welche sich die Merocytenkerne niemals verlieren.



4) Im vorliegenden Stadium finde ich die central gelegenen Merocytenkerne meist tiefer als den ♂ Vorkern, während später gewöhnlich ein erheblicher Teil von ihnen in gleicher Ebene mit den Vorkernen liegt (Fig. 51a und 53a) oder bei besonders tiefer Lage der letzteren sogar noch etwas oberflächlicher als diese. Ob dieser Unterschied zwischen den jüngeren und späteren Stadien ein zufälliger ist, könnte nur an einem reichlicheren Material der jüngsten Befruchtungsstadien entschieden werden. Aber wenn man die Verhältnisse des Stadiums I und II mitberücksichtigt, muß man es als wahrscheinlich bezeichnen, daß in der ersten Befruchtungszeit, etwa bis zur Kopulation der Vorkerne, ein Aufsteigen sämtlicher Spermakerne stattfindet, wobei der befruchtende den übrigen vorangeht (vergl. p. 16 und 18).

5) Die Merocytenkerne halten innerhalb der Keimscheibe sowohl unter sich wie zu den Vorkernen einen bestimmten minimalen, im Verhältnis zu ihrer Größe nicht unerheblichen Abstand ein (vergl. Fig. 51a und Textfigur 3), ein Verhalten, das schon für die jüngsten der untersuchten Befruchtungsstadien von mir bemerkt wurde.

Um zur Beschreibung unseres Stadiums zurückzukehren, so finde ich an einer in Sublimat fixierten Keimscheibe sehr deutlich über einem Teil der Spermakerne Einsenkungen der Keimscheibenoberfläche. Dieselben sind aber flacher als die von OPPEL (92) für das Reptilienei beschriebenen Vertiefungen, und zwar um so mehr, je tiefer der darunter befindliche Kern liegt. Ueber den tiefsten Kernen sind sie überhaupt nicht sichtbar; oberhalb der übrigen aber in unserer Serie so regelmäßig, daß sie dem Beobachter bei Durchmusterung der Schnitte die Lage der Kerne im voraus ankündigen. Häufig findet sich in ihrem Bereich eine Ansammlung sehr feinkörniger Substanz, welche ausnahmsweise noch den Kern enthalten kann, wenn dieser infolge seiner peripheren Stellung nahe an der Oberfläche verblieben ist. Daß diese Einsenkungen nur an einem einzigen Ei der Stadien I—III regelmäßig hervortreten, an den übrigen aber nur ab und zu einmal angetroffen werden, ist vielleicht nur die Folge des Konservierungsverfahrens, bei welchem Veränderungen der Spannungsverhältnisse der Keimscheibe schwer zu vermeiden sind; es ist klar, daß hierdurch die bei Selachiern an sich schon recht flachen Gruben leicht zum Verstreichen gebracht werden können.

Was die Beschaffenheit der Merocytenkerne anlangt, so stimmen diese, speciell die mehr im Inneren der Keimscheibe gelegenen, hinsichtlich Größe, Färbungsvermögen und Struktur so vollständig mit dem ♂ Vorkern überein, daß wohl kein Beobachter sie von ihm unterscheiden könnte. Es bedarf daher keiner besonderen Beschreibung dieser Kerne, und mögen nur in den Abbildungen die ♂ Vorkerne von Fig. 46b und 47 mit den Merocytenkernen von Fig. 46d und ferner der ♂ Vorkern der etwas späteren Phase von Fig. 48b mit dem Merocytenkern der gleichen Keimscheibe, Fig. 48c, verglichen werden.

An den mit Zusatz von Essigsäure fixierten Keimscheiben ist die Strahlung an den Merocytenkernen so deutlich wie am ♂ Vorkern wahrnehmbar. Hier wie an anderen Keimscheiben dieser und der folgenden Stadien zeigt sich die Wirkung des Centrosoms noch in einem Verhalten der Keimscheibensubstanz, das hier kurz erörtert werden mag. Diese Substanz erscheint jetzt nicht gleichmäßig verteilt, sondern besteht aus verdichteten Partien, die namentlich in ihrem unteren Abschnitte durch hellere, an Dotterkörnern ärmere Streifen voneinander getrennt werden. Die letzteren stellen eine Fortsetzung des feinkörnigen Keimbodens nach aufwärts dar. Das Verhalten ist einigermaßen aus dem Schnitt Fig. 51, Taf. II, zu ersehen, der 3—4 solcher Verdichtungszone aufweist. An vielen Keimscheiben ist das Verhalten bei weitem deutlicher als hier (vergl. Fig. 36 Taf. IV), namentlich bei Untersuchung der Schnitte in Alkohol ist es so auffallend, daß man meinen könnte, ein Furchungsstadium in schlechter Konservierung vor sich zu haben. Da sich in der Regel in jeder Verdichtungszone ein Kern nachweisen läßt, so hat man den Vorgang

an welcher die Anhängsel des vorigen Stadiums, Spieß und färbbarer Cylinder, nicht mehr zu erkennen sind. Ein Wachstum hat der Kern seit jenem Stadium nicht erfahren, was sich auch darin ausspricht, daß seine Färbbarkeit nicht abgenommen hat. Ueber seine Struktur läßt sich infolge der kompakten Beschaffenheit so wenig ermitteln wie bisher. Bei starker Abblendung kann man kleine, rundliche Unterabteilungen in ihm erkennen, welche eine Zusammensetzung des Ganzen aus Kügelchen vortäuschen.

In unmittelbarer Nähe jedes Vorkerns, von ihm durch einen ganz schmalen, hellen Hof getrennt, befindet sich ein helles Kügelchen, das offenbar mit dem in früheren Stadien beschriebenen identisch ist, aber inzwischen etwas an Größe zugenommen hat. Es besitzt eine Strahlung und darf daher als Centrosom aufgefaßt werden. Die Strahlung ist nicht gleichmäßig im ganzen Umfang des Centrosoms ausgebildet, sondern auffallend stärker nach aufwärts gegen den Eikern zu, der in Fig. 46b im Anschnitt getroffen ist, und in der entgegengesetzten Richtung nach abwärts. Es läßt sich dies Verhalten ungezwungen dahin deuten, daß das Strahlensystem in derjenigen Richtung am deutlichsten in Erscheinung tritt, in welcher es am stärksten in Anspruch genommen ist. Es ist dies die Richtung gegen den oben gelegenen Eikern. Stellt man sich vor, daß diese Gebilde als kontraktile Fäden wirken, dann wird auch die gleichzeitige starke Entwicklung derselben in der Richtung nach abwärts verständlich, denn die unteren Strahlen wären dann als Antagonisten der oberen aufzufassen, welche eine Verschiebung des Centrosoms gegen den Eikern hin zu verhindern haben.

Eine etwas spätere Entwicklungsstufe zeigt der ♂ Vorkern in den zwei ältesten Eiern dieses Stadiums (Schalenstück von 21 mm Länge). Er hat, wie Fig. 48b demonstriert, im Umfang zugenommen (Durchmesser  $5 \mu$ ) und sich dementsprechend etwas aufgehellt und aufgelockert. An Stelle des einheitlichen, scharf abgerundeten Konturs sind leichte Hervorragungen der Oberfläche aufgetreten, die dem Kern ein maulbeerähnliches Ansehen geben. Infolge der Auflockerung läßt sich jetzt der wahre Bau des Kernes erkennen: er enthält einen sehr dichten und kräftigen Chromatinknäuel, der regelmäßige, rundliche, schwächer gefärbte Lücken frei läßt. Er ist somit ähnlich gebaut wie der ♀ Vorkern in einer jüngeren Entwicklungsphase, etwa wie im Stadium I. Wie bei jenem Kerne, so wird auch bei den Spermakernen infolge des gleichmäßigen Baues der Anschein einer Zusammensetzung aus Kügelchen erweckt.

Die Merocytenkerne. Die Zahl dieser Kerne beträgt in 4 daraufhin untersuchten Keimscheiben dieses Stadiums 17, 9, 20, 16. Ihre Lage innerhalb der Keimscheibe ist entsprechend ihrer Abstammung zwar eine sehr wechselnde, läßt aber doch in einigen Beziehungen Gesetzmäßigkeit erkennen. Ich will hierüber gleich an dieser Stelle zusammenfassend für die ganze Befruchtungszeit berichten, so daß ich bei der Beschreibung der folgenden Stadien auf die Lageverhältnisse dieser Kerne nicht mehr zurückzukommen brauche.

1) Die Merocytenkerne finden sich nicht nur peripher, sondern auch tief im Inneren der Keimscheibe, selbst in der Mitte derselben, vorausgesetzt, daß daselbst die Vorkerne nicht liegen.

2) Die im Randabschnitte der Keimscheibe gelegenen Kerne nehmen entsprechend der Form der Keimscheibe eine oberflächliche Lage ein, und zwar im allgemeinen um so mehr, je peripherer sie liegen. Die äußersten befinden sich zuweilen nur einige Mikromillimeter unter der Dotterhaut.

3) Im Gegensatz hierzu findet man in der vom Rande entfernten, also der centralen Region der Scheibe, niemals Kerne in ganz oberflächlicher Lage. Sie treten hier gewöhnlich erst in einer Tiefe auf, die mindestens einem Viertel der Gesamttiefe der Keimscheiben entsprechen dürfte. Die darüber befindliche Schicht der Keimscheibe ist aber auch die einzige, in welche sich die Merocytenkerne niemals verlieren.

4) Im vorliegenden Stadium finde ich die central gelegenen Merocytenkerne meist tiefer als den ♂ Vorkern, während später gewöhnlich ein erheblicher Teil von ihnen in gleicher Ebene mit den Vorkernen liegt (Fig. 51a und 53a) oder bei besonders tiefer Lage der letzteren sogar noch etwas oberflächlicher als diese. Ob dieser Unterschied zwischen den jüngeren und späteren Stadien ein zufälliger ist, könnte nur an einem reichlicheren Material der jüngsten Befruchtungsstadien entschieden werden. Aber wenn man die Verhältnisse des Stadiums I und II mitberücksichtigt, muß man es als wahrscheinlich bezeichnen, daß in der ersten Befruchtungszeit, etwa bis zur Kopulation der Vorkerne, ein Aufsteigen sämtlicher Spermakerne stattfindet, wobei der befruchtende den übrigen vorangeht (vergl. p. 16 und 18).

5) Die Merocytenkerne halten innerhalb der Keimscheibe sowohl unter sich wie zu den Vorkernen einen bestimmten minimalen, im Verhältnis zu ihrer Größe nicht unerheblichen Abstand ein (vergl. Fig. 51a und Textfigur 3), ein Verhalten, das schon für die jüngsten der untersuchten Befruchtungsstadien von mir bemerkt wurde.

Um zur Beschreibung unseres Stadiums zurückzukehren, so finde ich an einer in Sublimat fixierten Keimscheibe sehr deutlich über einem Teil der Spermakerne Einsenkungen der Keimscheibenoberfläche. Dieselben sind aber flacher als die von OPPEL (92) für das Reptilienei beschriebenen Vertiefungen, und zwar um so mehr, je tiefer der darunter befindliche Kern liegt. Ueber den tiefsten Kernen sind sie überhaupt nicht sichtbar; oberhalb der übrigen aber in unserer Serie so regelmäßig, daß sie dem Beobachter bei Durchmusterung der Schnitte die Lage der Kerne im voraus ankündigen. Häufig findet sich in ihrem Bereich eine Ansammlung sehr feinkörniger Substanz, welche ausnahmsweise noch den Kern enthalten kann, wenn dieser infolge seiner peripheren Stellung nahe an der Oberfläche verblieben ist. Daß diese Einsenkungen nur an einem einzigen Ei der Stadien I—III regelmäßig hervortreten, an den übrigen aber nur ab und zu einmal angetroffen werden, ist vielleicht nur die Folge des Konservierungsverfahrens, bei welchem Veränderungen der Spannungsverhältnisse der Keimscheibe schwer zu vermeiden sind; es ist klar, daß hierdurch die bei Selachiern an sich schon recht flachen Gruben leicht zum Verstreichen gebracht werden können.

Was die Beschaffenheit der Merocytenkerne anlangt, so stimmen diese, speciell die mehr im Inneren der Keimscheibe gelegenen, hinsichtlich Größe, Färbungsvermögen und Struktur so vollständig mit dem ♂ Vorkern überein, daß wohl kein Beobachter sie von ihm unterscheiden könnte. Es bedarf daher keiner besonderen Beschreibung dieser Kerne, und mögen nur in den Abbildungen die ♂ Vorkerne von Fig. 46b und 47 mit den Merocytenkernen von Fig. 46d und ferner der ♂ Vorkern der etwas späteren Phase von Fig. 48b mit dem Merocytenkern der gleichen Keimscheibe, Fig. 48c, verglichen werden.

An den mit Zusatz von Essigsäure fixierten Keimscheiben ist die Strahlung an den Merocytenkernen so deutlich wie am ♂ Vorkern wahrnehmbar. Hier wie an anderen Keimscheiben dieser und der folgenden Stadien zeigt sich die Wirkung des Centrosoms noch in einem Verhalten der Keimscheibensubstanz, das hier kurz erörtert werden mag. Diese Substanz erscheint jetzt nicht gleichmäßig verteilt, sondern besteht aus verdichteten Partien, die namentlich in ihrem unteren Abschnitte durch hellere, an Dotterkörnern ärmere Streifen voneinander getrennt werden. Die letzteren stellen eine Fortsetzung des feinkörnigen Keimbodens nach aufwärts dar. Das Verhalten ist einigermaßen aus dem Schnitt Fig. 51, Taf. II, zu ersehen, der 3—4 solcher Verdichtungszone aufweist. An vielen Keimscheiben ist das Verhalten bei weitem deutlicher als hier (vergl. Fig. 36 Taf. IV), namentlich bei Untersuchung der Schnitte in Alkohol ist es so auffallend, daß man meinen könnte, ein Furchungsstadium in schlechter Konservierung vor sich zu haben. Da sich in der Regel in jeder Verdichtungszone ein Kern nachweisen läßt, so hat man den Vorgang

als eine Art Segmentierung aufzufassen, die von den Kernen ausgeht. Es grenzen die Spermakerne die unter dem Einflusse ihrer Attraktionssphären befindlichen Bezirke der Keimscheibe gegeneinander ab, ebenso wie dies später die ersten Furchungskerne thun.

Die Parallele mit den Furchungserscheinungen stimmt ferner insofern, als bei unserem Objekte, wie wir sehen werden, auch die ersten echten Furchungssegmente im Anfange nicht durch Furchen oder anderweitige Zellgrenzen voneinander geschieden sind, sondern gleichfalls nur durch Streifen lockerer Substanz. Freilich hat die von den Spermakernen ausgehende vorläufige Segmentierung nur kurzen Bestand, denn wenn erst mehrere Furchungskerne aufgetreten sind, entreißen diese, wie wir sehen werden, den Spermakernen die angemessenen Territorien der Keimscheibe. Auch ist diese Segmentierung nicht nur eine unvollständige, insofern sie unter der oberflächlichsten Schicht der Keimscheibe Halt macht, sondern auch eine unregelmäßige, wie bei der wechselnden Zahl und Lage der Spermakerne nicht anders zu erwarten. Die stark peripheren Kerne sind schon ihrer Lage nach von dem Vorgang ausgeschlossen, und auch manche der centralen bilden keine Verdichtungszone, sie liegen am Rande der letzteren oder in den hellen Septen, offenbar unterlegen in der Konkurrenz um Besitzergreifung der Keimscheibe.

Die peripher in der Keimscheibe gelegenen Merocytenkerne zeigen zumeist eine geringe Strukturverschiedenheit gegenüber den centralen. Im allgemeinen kann man sagen, daß sie in der Entwicklung gegen jene etwas zurückgeblieben sind; aber dieser Unterschied, der sich während der übrigen Befruchtungszeit ebenfalls geltend macht, ist ein so geringfügiger, daß er nicht etwa zu dem Schlusse nötigt, es möchten noch während des vorliegenden oder der späteren Befruchtungsstadien Spermatozoen nachträglich in die Keimscheibe eindringen. Im Gegenteil: aus dem auffallenden Umstande, daß ausnahmslos sämtliche Spermakerne der Keimscheibe<sup>1)</sup> zu jeder Zeit einander in der Entwicklung gleich oder sehr nahe stehen, darf man schließen, daß die Spermatozoen insgesamt in verhältnismäßig kurzer Zeit zu Beginn der Befruchtung sich in die Keimscheibe einbohren. Durch diesen prompten Eintritt der Polyspermie unterscheidet sich das Selachierei scharf von dem Reptilienei (vergl. OPPEL, 91, 92).

#### 5. Stadium IV (die Vorkerne in loser Berührung; Pristiurus).

Diesem Abschnitte sind 4 Keimscheiben zu Grunde gelegt, deren Vorkerne miteinander in Berührung stehen. Im Gegensatz zum folgenden Stadium ist die Vereinigung derselben jedoch noch keine innige. Sie findet nur vermittelt schmaler Flächen statt, zwischen denen wahrscheinlich noch ein sehr enger Zwischenraum liegt. Die 4 Keimscheiben entstammen 2 Eierpaaren von etwas verschiedenem Alter.

Im jüngeren Eierpaar beträgt die Schalenlänge 23 mm, der Dotter ist ganz in die Eileiterdrüse eingetreten. Das abgerundete Schalenende ragt schon ein wenig aus dem distalen Teile der Drüse hervor und ist bereits gelblich gefärbt. Das Verhalten der Vorkerne giebt Fig. 49a und b und Fig. 50 wieder. Der links gelegene ♂ Vorkern, der in Fig. 49a im Anschnitt, in Fig. 49b voll getroffen ist, erscheint gegen den weiblichen zu ein wenig in die Länge gestreckt; der letztere ist mehr rundlich, aber auch,

---

<sup>1)</sup> Gilt nur für die Spermakerne derjenigen Samenfäden, welche in die Keimscheibe selbst eingedrungen sind; diejenigen, welche direkt in den Dotter gelangt sind, verhalten sich anders, wie später gezeigt werden soll.

namentlich in Fig. 49a, gegen seinen Nachbarn eine Spur ausgezogen, so daß er im ganzen etwa birnförmige Gestalt besitzt. Seit dem Stadium III ist der weibliche Vorkern nicht mehr merklich gewachsen, wohl aber der männliche. Ich gebe hier ebenso wie für die übrigen Stadien die Maße an, weil aus denselben am besten hervorgeht, daß mir eine lückenlose Entwicklungsserie vom Stadium I an zur Verfügung steht. Es mißt:

in Fig. 49 der ♀ 11,5  $\mu$  : 12,5  $\mu$       in Fig. 50 der ♀ 10,5  $\mu$  : 12  $\mu$   
 „ ♂ 7 „ : 9 „                                      „ ♂ 6,5 „ : 7,5 „

Die Vorkerne des zweiten Eierpaares wurden bei starker Vergrößerung nicht abgebildet. Hin- gegen giebt das beistehende Rekonstruktionsbild (Textfig. 3) eine Uebersicht über die Lage der Kerne in der einen dieser beiden Keimscheiben, die horizontal geschnitten ist. Die Vorkerne verhalten sich in Bezug auf Form und Berührungsweise ebenso wie in den zwei erst erwähnten Serien, nur zeigt sich infolge der geänderten Schnittrichtung, daß sie mit ihren Längsachsen in einem stumpfen Winkel zu einander liegen. Die andere, nicht abgebildete Keimscheibe giebt infolge schräger Deckung der Kerne über diese Dinge keinen Auf- schluß. Beide Vorkerne sind gegenüber dem jüngeren Eierpaar gewachsen. In der abgebildeten Keim- scheibe mißt:

♀ 13,5  $\mu$  : 16  $\mu$       in der zweiten Keimscheibe ♀ 16  $\mu$  : 17  $\mu$   
 ♂ 7,5 „ : 11 „                                      ♂ 10 „ : 11 „

Daß dieses zweite Keimscheibenpaar weiter entwickelt ist als das erste, deutet schon die Länge des Schalenstückes an, welche 32 mm beträgt, und damit sogar die Eier des folgenden Stadiums noch etwas übertrifft. Es zeigt dies übrigens deutlich, daß die Länge des Schalen- stückes kein absolut zuverlässiges Kriterium für die Unterscheidung benachbarter Befruchtungsstadien bildet.

Nachdem die Vorkerne sich bis zur Berührung genähert haben, und eine nachweisbare Ortsveränderung derselben von jetzt an bis zum Ablauf der ersten Furchungsteilung nicht mehr statt- findet, sollen einige zusammenfassende Angaben über ihre definitive Lagerung gemacht werden:

Wie ursprünglich der Eikern (Textfig. 2), so liegen jetzt beide Vorkerne und später der sog. erste Furchungskern bei *Pristiurus* und *Torpedo* meist nicht genau unter der Mitte der Keimscheibenoberfläche, sondern, wie beistehende Figur und Fig. 51a Taf. II demonstriert, mehr oder weniger excen- trisch, woraus in ausgesprochenen Fällen eine excentrische Lage des ersten Furchen- netzes resultiert. Was die Tiefenlage der Vorkerne anlangt, so befinden sich diese in der oberflächlichen Hälfte der Keimscheibe, in der Mehrzahl der Fälle ungefähr an der Grenze des oberen und mittleren Drittels, nur selten tiefer, häufig dagegen noch ober- flächlicher. Die Stellung der Vorkerne zu einander ist vom Zeitpunkte ihrer Berührung ab bei *Pristiurus* eine verschiedene und zwar auch bei völlig gleichalterigen Eiern. Während früher der männliche stets unter dem weiblichen sich befand, eine Stellung, die sich aus der ursprünglich oberflächlichen Lage des letzteren Kernes ergab, ist dies von jetzt ab zwar noch bei der Mehrzahl der Eier, aber doch nicht mehr bei allen der Fall. Hierbei zeigte sich zugleich (ob zufällig?) stets eine Schiefelage der beiden Kerne zu einander (Fig. 50, 54, 55, 55a). In einigen anderen Eiern von *Pristiurus* aus mittleren und späteren Befruchtungs- stadien (Fig. 49b, 52a, 56a) lagen die Kerne in einer Horizontalen nebeneinander, in anderen wieder der

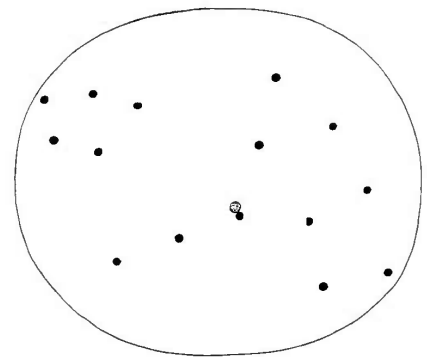


Fig. 3. Keimscheibe aus dem Befruch- tungsstadium IV, von der Oberfläche gesehen. Die Kerne auf die Oberfläche projiziert. Von 19 überzähligen Spermakernen sind 15 auf- genommen.

männliche schräg über dem weiblichen (Fig. 51a und b). Da nach meinen Beobachtungen über die jüngeren Stadien anzunehmen ist, daß auch in dem zuletzt erwähnten Falle der männliche ursprünglich unter dem weiblichen gelegen war, so müssen entweder die beiden Vorkerne bei ihrer Annäherung aneinander vorbei gelangt sein, oder es muß eine nachträgliche Drehung des kopulierenden Paares stattgefunden haben. Bei *Torpedo* habe ich den ♂ Vorkern bei allen 8 von mir untersuchten Keimscheiben aus der späteren Befruchtungszeit unterhalb des weiblichen gefunden (Fig. 53a und b).

Was die Struktur der Vorkerne anlangt, so hat speciell der männliche entsprechend seiner weiteren Größenzunahme wiederum an Färbungsvermögen eingebüßt, doch so, daß der Unterschied gegenüber dem weiblichen immer noch scharf hervortritt. Die Ursache der intensiveren Färbbarkeit des ♂ Kerns liegt hauptsächlich in dessen dichterem Chromatingerüst, das auch nicht so gleichmäßig verteilt erscheint wie beim weiblichen. Auch sind die einzelnen Gerüstfäden im allgemeinen noch kompakter als an letzterem. An den dünneren Schnitten des älteren Keimscheibenpaares erkennt man schon deutlich kleine Nucleolen, zum wenigsten an dem ♀ Vorkern.

Merocytenkerne sind in den Keimscheiben des jüngeren Eierpaares 41 u. 29, in denen des älteren Eierpaares 33 und (Textfigur 3) 19 vorhanden. Sie gleichen, soweit sie im Inneren der Keimscheibe gelegen sind, nach wie vor dem ♂ Vorkern völlig, wie ein Vergleich von Fig. 49c mit 49b u. 50 ergibt. Wenn dieselben, was in diesen Serien häufig der Fall ist, auch noch längliche Form besitzen, so kann man sie von ihnen in nichts unterscheiden. Ihre Größe variiert nur wenig. Die meisten dieser Kerne lassen Strahlung und Centrosomen erkennen, oft deutlicher als die Vorkerne. In den letzteren Fällen sind schon jetzt nicht selten zwei Strahlensysteme nachweisbar, von denen das eine in der Regel etwas kleiner ist als das andere. Sie liegen entweder benachbart auf derselben Seite des Kernes oder meist weiter auseinandergerückt, an nahezu gegenüberliegenden Stellen des Kernumfangs. Centrosom und Strahlung der Vorkerne sind nur an einer der 4 Keimscheiben zu verfolgen. Es sind hier ebenfalls bereits zwei Strahlensysteme und zwar an opponierten Stellen der Kerne, ein kräftiges (oben in der Figur) und ein schwächeres unten, zu erkennen.

## 6. Stadium V (innige Berührung der Vorkerne).

Dieses Stadium ist dadurch charakterisiert, daß die Vorkerne sich unmittelbar und mit breiten, ebenen oder gekrümmten Flächen berühren. Auch sind sie gegen die Kopulationsebene zu nicht mehr in die Länge gestreckt, sondern in den älteren Keimscheiben dieses Stadiums im Gegenteil etwas abgeplattet.

### a) *Pristiurus*.

Vom *Pristiurus* konnte ich hier wiederum 2 Keimscheibenpaare untersuchen, die verschiedene Entwicklungsgrade besitzen. Von einer der beiden jüngeren Keimscheiben (Schalenlänge der beiden Eier 29 und 31 mm) ist in Fig. 51a ein Schnitt mit den Vorkernen abgebildet, in Fig. 51b u. c die Vorkerne selbst bei starker Vergrößerung. In Fig. 51b ist der ♀ Vorkern im Anschnitt, in Fig. 51c ist er voll getroffen. Fig. 52 giebt die Vorkerne von einer der beiden älteren Keimscheiben (Schalenlänge der beiden Eier 26 und 27 mm Länge). Die Durchmesser der Vorkerne betragen im jüngeren Keimscheibenpaar:

- |                              |                       |
|------------------------------|-----------------------|
| 1) ♂ 11,5 $\mu$ : 12,5 $\mu$ | ♀ 16 $\mu$ : 17 $\mu$ |
| 2) ♂ 11 „ : 13 „             | ♀ 18 „ : 19 „         |

im älteren Keimscheibenpaar 3) ♂ 14  $\mu$  : 18  $\mu$       ♀ 16,5  $\mu$  : 23  $\mu$   
 4) ♂ 15 „ : 18 „      ♀ 21 „ : 26 „

Man sieht hieraus, daß vom Stadium IV zu den jüngeren Keimscheiben des Stadiums V und von diesen zu den älteren des gleichen Stadiums die beiden Vorkerne wiederum gewachsen sind, und zwar in ziemlich gleichem Maße, während innerhalb des Stadiums III und zwischen Stadium III und IV die Größenzunahme sich hauptsächlich auf die Spermakerne beschränkt hatte. In dem Entwicklungszustand der Fig. 52 haben die Vorkerne von *Pristiurus* ihre maximale Größe erreicht. Sie sind beide wieder merklich blasser geworden, da ihr Chromatingerüst sich auf einen größeren Raum ausgebreitet hat. Mehrere kleine Nucleolen sind in den Eikernen und im Stadium der Fig. 52 auch deutlich in den männlichen Vorkernen zu erkennen. An den beiderlei Vorkernen tritt jetzt die achromatische Kernmembran scharf zu Tage. Im Stadium der Fig. 51 zeigt sie noch ihre Zusammensetzung aus farblosen Kügelchen resp. Waben, während sie in Fig. 52 offenbar durch einen fortschreitenden Verdichtungsprozeß einheitliche Struktur angenommen hat.

Die zwei Centrosomen mit ihren Strahlungen sind an den Vorkernen der Fig. 52 so deutlich wie in keiner anderen Serie. Das größere derselben, in der Rinne zwischen beiden Kernen, an deren unterer Fläche gelegen, hat birnförmige Gestalt und reicht durch sein schmales, stielartig verlängertes, oberes Ende an den ♂ Vorkern heran, ohne ihn jedoch zu berühren. Das zweite Centrosom liegt auf dem nächsten Schnitt, und zwar am Eikern, da, wo dessen linker Umfang in den oberen umbiegt. Es wurde der Uebersichtlichkeit zuliebe mit in die Fig. 52a eingetragen. Dasselbe ist der Kernmembran entlang in die Länge gezogen und in der Mitte eingeschnürt. Die von ihm ausgehende Strahlung ist nicht so kräftig wie die des anderen. Die Strahlen zeigen alle ein perlschnurartiges Aussehen, als ob sie aus aufgereihten Kügelchen beständen.

Die Zahl der Merocytenkerne beträgt in den Keimscheiben des jüngeren Eierpaares 12 und 25, in denen des älteren 39 und 47. Daß die Kerne in ihrer Weiterentwicklung wie bisher genau Schritt mit dem ♂ Vorkern halten, lehrt ein Vergleich der Fig. 51b mit 51d und der Fig. 52a mit 52b.

Ganz kurz sei hier einer Eigentümlichkeit gedacht, die sich oft an den Merocytenkernen aus den tiefsten Schichten der Keimscheibe in späterer Befruchtungszeit findet und die in einer intensiveren Färbbarkeit nebst deutlicher, kräftiger Strahlung und Neigung zur Schrumpfung besteht. Ich würde die ganze Erscheinung als eine infolge unvollkommenen Eindringens der Fixierungsflüssigkeit bewirkte Alkoholschrumpfung ansehen und hier gar nicht erwähnen, wenn nicht auch wohl erhaltene Mitosen in dieser Region der Keimscheibe sich durch ihre kräftigeren Chromosomen und dichte Lagerung derselben auszeichneten.

In den zwei älteren Serien ist an fast sämtlichen Merocytenkernen eine doppelte Strahlenfigur mit Centrosomen zu sehen. Die letzteren nehmen meist eine opponierte Stellung an den Enden des länglichen Kernes ein und erscheinen nebst den von ihnen ausgehenden Strahlen fast stets etwas ungleich stark entwickelt. Wenn man nicht an allen Kernen beide Strahlenfiguren findet, so liegt dies zum Teil daran, daß sie in der Keimscheibensubstanz leicht zu übersehen sind, aber es kommen auch ausnahmsweise schon jetzt Irregularitäten in der Stellung der Centrosomen vor, insofern dieselben ungewöhnlich weit vom Kern abrücken können. Einen solchen Fall stellt Fig. 11 Taf. III vor. Ich finde an diesem sehr peripher gelegenen Kern nur die eine abgebildete Sphäre, die zwischen dem Kern und dem Rande der Keimscheibe liegt.

b) *Torpedo ocellata*.

In diesem Abschnitte sollen 5 Keimscheiben von *Torpedo* geschildert werden, deren Vorkerne sich innig berühren (Fig. 53 a und b). Es ist dieses schon vorgerückte Befruchtungsstadium das jüngste, welches ich von *Torpedo* erhielt. Vier von den untersuchten Keimscheiben unseres Stadiums stammen von demselben Muttertier ab und zeigen die Vorkerne in nahezu der gleichen Verfassung (Fig. 35 b). Die Größe des ♀ Vorkerns schwankt zwischen 20 und 23  $\mu$ , die des ♂ zwischen 16 und 20  $\mu$ . Wenn auch der Größenunterschied der beiden Kerne geringer ist als in dem gleichen Stadium von *Pristiurus*, so ist er innerhalb ein und derselben Serie doch deutlich genug, um das Geschlecht des Kernes mit Sicherheit erkennen zu lassen.

Die fünfte Keimscheibe gehört einem zweiten Muttertiere an, dessen übrige 3 Eier schon die erste Furchungsmitose zeigen. Die Vorkerne sind hier noch etwas größer als in den anderen (24 und 21  $\mu$ ) und gegeneinander stärker abgeplattet.

Ueber die Lage der Vorkerne wurde schon oben berichtet, und füge ich hier nur bei, daß allein in den zwei jüngeren Eiern dieses Stadiums der männliche die in Fig. 53 b abgebildete schräge Stellung unter dem weiblichen innehat, in den übrigen, ein wenig älteren Eiern und in denen des nächsten Stadiums dagegen fast senkrecht unter ihm liegt. Nur mit Hilfe weiteren Materiales wird sich entscheiden lassen, ob dies ein Zufall ist, oder ob bei der ersten Furchungsteilung bei *Torpedo* eine steilere Stellung der Vorkerne durch eine Drehung derselben zustande kommt. Die Berührungsfläche der Kerne ist entweder eben oder gekrümmt, in welchem letzterem Falle der weibliche den männlichen kappenartig umfaßt.

In ihrer Struktur sind die beiden Vorkerne einander sehr ähnlich. Nur in einem Teil der Fälle zeigt sich der männliche bei schwacher Vergrößerung etwas intensiver gefärbt. Jeder Vorkern enthält einen rundlichen Nucleolus<sup>1)</sup>, der in den jüngeren Keimscheiben des Stadiums kleiner ist und intensiver gefärbt erscheint als in den älteren. Durch die gleiche Eigentümlichkeit ließ sich auch der männliche vom weiblichen derselben Keimscheibe mehrmals unterscheiden; er ist eben auch in dieser Beziehung etwas in der Entwicklung zurückgeblieben.

Von den gleichalterigen Vorkernen von *Pristiurus* (Fig. 52) unterscheiden sich diejenigen von *Torpedo* am augenfälligsten durch den Besitz einer sehr regelmäßig gebauten Chromatinmembran und den Mangel einer so kräftigen achromatischen Hülle, wie sie dort existiert, ferner durch die weniger gleichmäßig feine Verteilung des färbbaren Gerüsts. Das letztere zeigt hier vollständig die Beschaffenheit wie in gewöhnlichen ruhenden Zellkernen. Ob auch bei *Pristiurus* die von den jüngeren Stadien her übernommene, an den Knäuel erinnernde einförmige Beschaffenheit des Gerüsts im weiteren Verlauf der Entwicklung noch einem typischen Ruhegerüste Platz macht, weiß ich nicht. Es scheint mir aber nicht wahrscheinlich, weil bei den nächst älteren Eiern (Stadium VI) bereits der Uebergang zum Knäuel sich einleitet, ohne daß bis dahin die Kerne weiter gewachsen wären. Fällt bei *Pristiurus* im Gegensatz zu *Torpedo* dieser Kernzustand aus, so würde das an sich nichts Auffallendes sein, denn die geschilderte Struktur mit ihrer feinen Verteilung des Chromatins, mit der Kernmembran und den Nucleolen kann wahrscheinlich die typische Ruhephase ersetzen.

<sup>1)</sup> Vielleicht kommen außer dem Hauptnucleolus noch mehrere kleinere vor. Wenigstens habe ich solche in Merocytenkernen häufig konstatiert.



Die Merocytenkerne verhalten sich in jeder Hinsicht wie bei *Pristiurus*. Es braucht daher über ihre Lage nichts und über ihren Bau nur wenig mitgeteilt zu werden. Sie gleichen in ihrer Struktur den Vorkernen, und dies gilt für die Majorität derselben in dem Maße, daß selbst die geringfügigen Unterschiede, welche die Pronuclei der einzelnen, verschieden alten Keimscheiben dieses Stadiums in Bezug auf Volumen des Kernes, Dichtigkeit des Gerüsts, Verhalten der Nucleolen u. a. bieten, immer auch an den Merocytenkernen wahrnehmbar sind.

Da der Strukturunterschied zwischen den beiderlei Vorkernen im vorliegenden Stadium von *Torpedo*, soweit er überhaupt noch kenntlich, jedenfalls sehr geringfügig ist, so kann man auch nicht behaupten, daß die Merocytenkerne speciell mit dem männlichen übereinstimmen, wie dies früher bei *Pristiurus* in so ausgesprochener Weise der Fall war.

In Bezug auf ihre Größe gleichen sie dem männlichen, meist sind sie sogar noch etwas kleiner als dieser. Nun würde man allein auf Grund des an sich sehr geringen Größenunterschiedes der Vorkerne kaum mehr als eine vage Vermutung über die Abstammung der Merocytenkerne bei *Torpedo* aussprechen können, indes die völlige Uebereinstimmung der Merocytenkerne von *Torpedo* mit denen von *Pristiurus* läßt kaum einen Zweifel, daß die gleichen Gebilde bei beiden Objekten auch die gleiche Herkunft besitzen. Uebrigens läßt sich statt eines direkten Beweises, der nur durch die jüngsten Befruchtungsstadien zu liefern wäre, wenigstens ein indirekter erbringen mit Hilfe jener später zu beschreibenden Spermakerne, welche, statt in die Keimscheibe, direkt in den feinkörnigen Dotter eindringen und sich vielfach auf jüngerer Entwicklungsstufe befinden als ihre Genossen. So habe ich an Eiern dieses Stadiums in der genannten Region des Keimes Spermakerne in allen möglichen Entwicklungsstufen von Stadium II—V vorgefunden. Wenn man vollends den in der Umgebung des Keimes gelegenen groben Dotter mit in Betracht zieht, dessen Kerninhalt ebenfalls erst später geschildert werden kann, so findet man noch im vorliegenden Stadium in jedem Ei eine mehr oder minder große Zahl von unzweifelhaften, teilweise wenig veränderten Spermatozoenköpfen, so daß an dem Vorhandensein einer physiologischen Polyspermie auch für *Torpedo* nicht der geringste Zweifel herrschen kann.

Zum Schlusse mag noch die Zahl der in unserem Stadium gefundenen Merocytenkerne genannt werden. Sie beträgt in den vier jungen Keimscheiben des Stadiums, die sämtlich dem gleichen Muttertiere entstammen: 56, 27, 24, 15.

Ein Unikum unter allen von mir untersuchten Selachiereiern stellt das fünfte, etwas ältere Ei dar, insofern es in seiner Keimscheibe nur einen einzigen Merocytenkern führt. Die Ursache dieser Erscheinung liegt nicht etwa in einem besonderen Verhalten der Keimscheibe, denn diese ist völlig normal und zeichnet sich sogar durch die schöne Erhaltung ihrer Kerne aus. Eine nähere Untersuchung zeigte vielmehr, daß auch der umgebende Dotter auffallend arm an Spermaköpfen und deren Umwandlungsprodukten ist. Speciell in dem die Keimscheibe unmittelbar umschließenden Teil des feinen Dotters ist nur noch ein einziger weiterer Spermakern vorhanden. Der Mangel an Merocytenkernen nicht nur in der Keimscheibe, sondern auch in deren Nachbarschaft weist darauf hin, daß das ganze Ei von weniger Spermatozoen als gewöhnlich heimgesucht wurde. Und der Grund hierfür scheint mir auf der Hand zu liegen: das Ei wurde einem *Torpedo* entnommen, dessen übrige 3 Eier merklich weiter entwickelt sind (siehe oben). Es ist also dasselbe ausnahmsweise später befruchtet worden als die übrigen, zu einer Zeit, in welcher offenbar die Hauptmasse der verfügbaren Spermatozoen bereits in die übrigen Eier eingedrungen war.

## 7. Stadium VI (Knäuelphase der Vorkerne; *Pristiurus* und *Torpedo*).

### a) *Pristiurus*.

An das zuletzt beschriebene Stadium von *Pristiurus* schließen sich dem Alter nach die Keimscheiben eines Eierpaares an, dessen Schalen bis auf das breite proximale Ende fertig gebildet sind. Die Vorkerne dieser Keimscheiben sind in Fig. 54 und 55 Taf. II abgebildet. Ihr Volumen hat seit dem Stadium der Fig. 51 und 52 nicht mehr zugenommen, höchstens dasjenige des ♂ Vorkernes um ein wenig. Augenfällig sind die erfolgten Strukturveränderungen der Kerne. Während noch in Fig. 52 das Chromatingerüst in gleichmäßig feiner Verteilung den Kernraum durchzieht, hat es sich jetzt zu bestimmten, intensiv gefärbten Fadenzügen konzentriert, die sich scharf von der farblosen Kerngrundsubstanz abheben. Im ♀ Vorkern liegen sie über einen größeren Raum verstreut, obwohl sie hauptsächlich nur die periphere Region des Kernes einnehmen. Sie lassen sich hier leicht überblicken als kurze, meist gekrümmte Mikrosomenketten (vergl. Fig. 55b), die man ohne Bedenken als Chromosomen bezeichnen würde, wenn ihre Zahl nicht dem Anschein nach größer wäre als die der Chromosomen späterer Teilungsphasen. In dem kleineren ♂ Vorkern ist der Fadenknäuel dichter als im weiblichen, daher man hier nicht imstande ist, einzelne Fadestücke gegeneinander abzugrenzen, abgesehen von einigen, die gerade ziemlich frei liegen. Es wäre möglich, daß hier ein kontinuierlicher Knäuel besteht, wie es auf den ersten Anblick den Anschein hat. Der Strukturunterschied zwischen beiden Knäueln ist jedenfalls nur dadurch bedingt, daß die Kerne gleichzeitig in Mitose eintreten, obwohl sie nicht völlig gleich weit entwickelt sind, sondern der männliche dem weiblichen in Bezug auf sein Wachstum und dementsprechend hinsichtlich der Verteilung des Chromatins voran ist.

Zum ersten Male tritt in diesem Stadium die Kerngrundsubstanz zu Tage. Sie scheint, wie dies auch in den Abbildungen zu erkennen, aus blassen Kügelchen zu bestehen, setzt sich also entweder aus einem sehr gleichmäßigen Netzwerk zusammen oder, was wahrscheinlicher ist, aus feinen Waben. Bei einiger Aufmerksamkeit kann man verfolgen, wie die Chromatinfäden in feine, äußerst schwach tingierte Züge auslaufen, die in der Wand der Wabenräume hinziehen. Der Nucleolus existiert noch, ist aber kleiner und undeutlicher geworden. An vielen Merocytenkernen ist er im Begriff, in Kügelchen zu zerfallen. Die achromatische Kernmembran ist in Fig. 54 noch kenntlich, in Fig. 55 dagegen nicht mehr, weshalb ich die Kerne dieser Keimscheibe als ein wenig weiter entwickelt ansehen möchte.

Die 30 und 16 Merocytenkerne der beiden Keimscheiben zeigen sämtlich den gleichen Entwicklungszustand wie die Vorkerne<sup>1)</sup>. Gerade in der vorliegenden Phase, in welcher das Aussehen der beiden Vorkerne wieder so verschieden ist, tritt die Zugehörigkeit der Merocytenkerne zum ♂ Vorkern recht scharf hervor. Die Uebereinstimmung ist eine völlige, so daß man allein aus diesem späten Stadium noch die gemeinsame Abstammung erschließen könnte.

In einer dritten, etwas älteren Keimscheibe von *Pristiurus* haben sich die Knäuel der Vorkerne erheblich verdichtet und dementsprechend verkleinert. Fig. 56a zeigt dieselben von der Oberfläche der Keimscheiben aus betrachtet (Horizontalschnitt). Die länglichen Knäuel liegen in einer Horizontalen nebeneinander, nur durch einen schmalen Spalt getrennt, und wenden einander ihre Breitseite zu; zusammen messen sie nur mehr 10 : 11  $\mu$ . Da sie in Größe und Bau sehr miteinander übereinstimmen, kann man jetzt auch beurteilen, daß sie beide annähernd das gleiche Chromatinquantum ent-

1) Bei *Torpedo* verhält sich dies jetzt anders; siehe unten p. 29.

halten; eine sichere Unterscheidung von Ei und Spermakern ist aus dem angeführten Grunde nicht mehr möglich, doch vermute ich, daß der links gelegene Knäuel wegen seiner etwas geringeren Größe und ein wenig engeren Windungen der männliche ist. Was die feinere Struktur der Kerne anlangt, so sind die Chromatinfäden wiederum etwas kräftiger geworden; ob ein kontinuierlicher oder segmentierter Knäuel vorliegt, kann ich nicht ermitteln, doch vermag ich stellenweise längere Strecken des Fadens zu verfolgen, innerhalb deren intensiv gefärbte Stücke (Chromosomen?) durch blässere verkettet sind. Der Nucleolus ist nicht mehr zu erkennen, ebensowenig die Kernmembran.

Die 23 Merocytenkerne dieser dritten Keimscheibe haben sich ausnahmslos in die gleichen eng gewundenen Knäuel wie die Vorkerne verwandelt (Fig. 56b). Viele derselben zeigen sogar dieselbe längliche Form wie jene und messen dann 9–12  $\mu$  in der Länge, 5–6  $\mu$  in der Breite, wobei die größeren etwas lockerer gebaut sind. An den letzteren kann man auch konstatieren, daß ein kontinuierlicher Chromatinfaden nicht existiert. Die meisten Merocytenknäuel sind im Gegensatz zu den Vorkernen in zwei oder mehr Unterabteilungen zerlegt, auch vereinzelte abgesprengte Schleifenstücke sind eine häufige Erscheinung. Es sind diese leichten Störungen an den Merocytenkernen noch ohne Bedeutung für den weiteren Verlauf der Mitose, der, solange die Kerne in der Keimscheibe verweilen, noch als ein normaler bezeichnet werden darf. Die Vorkerne sowie die meisten Merocytenkerne liegen in einem hellen, fein gekörnten Hof, der sich aber gegen die umgebende Keimscheibensubstanz nicht scharf abgrenzt und in welchen auch Deutoplasmakügelchen der letzteren vordringen. Der Hof ist von verschiedener Größe. Bei einem Teil der Kerne fast ganz verdrängt, besitzt er bei der Mehrzahl ungefähr die Größe des ehemaligen Kernbläschens. Ich glaube daher, daß er aus der Kerngrundsubstanz nach Schwund der Membran und Retraktion des Knäuels hervorgegangen ist.

#### b) *Torpedo ocellata*.

Von *Torpedo ocellata* habe ich ebenfalls 3 Keimscheiben aus der Knäuelphase der Vorkerne angetroffen. In der jüngsten derselben befinden sich die Pronuclei im Zustande der Fig. 55 von *Pristiurus*. Indessen ist die Größe und Strukturdivergenz zwischen Ei- und Spermakern geringer als dort. Es sind 13 Merocytenkerne vorhanden, die im Gegensatz zu *Pristiurus* noch sämtlich in der Ruhephase stehen.

In den 2 älteren, von 2 verschiedenen Muttertieren abstammenden Keimscheiben ist, wie in Fig. 56a, ein eng gewundener Knäuel von 16,5  $\mu$  Länge und 12  $\mu$  Breite vorhanden, der wegen seiner fast einheitlichen Beschaffenheit schon als erster Furchungskern bezeichnet werden könnte; bei genauerer Untersuchung fällt aber auf, daß derselbe, wie in Fig. 56a, aus zwei länglichen, mit ihren Breitseiten sich nahe berührenden Abteilungen besteht, die, wie bisher, schräg übereinander liegen. An der einen Serie ist der tiefere Kern entschieden etwas kleiner und dichter und darf höchst wahrscheinlich als der männliche angesprochen werden. Die 15 und 7 Merocytenkerne der beiden Keimscheiben befinden sich gleichfalls noch sämtlich in der Ruhephase.

Wenn wir zum Schluß uns ein zusammenhängendes Bild von den Strukturveränderungen der Kerne während der Befruchtung entwerfen, so gelangen wir zu folgendem Ergebnis: Zu Beginn der Befruchtung bildet der Eikern einen dicht gewundenen Chromatinknäuel, während die kleineren und intensiver gefärbten Spermakerne in diesem und dem zweiten Stadium mehr den Eindruck einer kompakten Chromatinmasse machen, in welcher nur bei starker Abblendung kleine, rundliche Unterabteilungen sichtbar werden. Erst am

Ende des Stadiums III und zu Beginn des Stadiums IV, nachdem die herangewachsenen Spermakerne sich aufgelockert und aufgehellt haben, tritt auch an ihnen eine Struktur deutlich hervor, und nun erkennt man, daß sie ebenfalls aus einem sehr dicht gewundenen Chromatinknäuel bestehen, ähnlich wie der Eikern im Stadium I und II. Mit ihrem Wachstum machen fortan die beiderlei Kerne die gleichen Veränderungen durch, wobei die Spermakerne stets zeitlich in der Entwicklung hinter dem Eikern zurückstehen, wenn auch der Unterschied nach und nach geringer wird. Diese Veränderungen bestehen darin, daß der Kern dem Ruhezustande zugeführt wird, indem sein Chromatinknäuel sich zu einem immer feiner werdenden Netzwerk ausbreitet, und Nucleolen nebst einer achromatischen Kernmembran auftreten. Aber das Ruhegerüst unterscheidet sich bei *Pristiurus* von demjenigen anderer Kerne durch seine auffallend gleichmäßige Beschaffenheit. Nicht nur die Maschenräume zeigen die gleiche sehr geringe Größe, sondern auch das Chromatingerüst ist gleichmäßig fein. Durch dies einförmige Verhalten erinnert die Kernstruktur noch am Schluß der Wachstumsperiode an den ursprünglichen Knäuel. Bei *Torpedo* ist vor der ersten Furchungsmitose ein weniger gleichmäßiges Kerngerüst vorhanden. Die Kerne, die auch eine sogen. chromatische Membran besitzen, unterscheiden sich hier in ihrem Aussehen nicht von den gewöhnlichen Ruhekernen. Nachdem der Kern seine maximale Größe erreicht hat, bildet sich bei *Pristiurus* und *Torpedo* das Ruhegerüst zum Knäuel der ersten Furchungsmitose um, indem das Chromatin sich wieder zu einem kräftiger färbbaren Faden konzentriert. Im Kernraum wird hierdurch ein ungefärbtes Netzwerk bloßgelegt, das ebenso enge und gleichmäßige Maschenräume umspannt, wie vordem das feine Chromatingerüst. Es sieht aus, als ob es aus blassen Kügelchen bestünde; ob in Wirklichkeit hier netzartig verflochtene Fäden vorliegen, oder ein Wabenbau — der Anschein spricht für das letztere — will ich nicht entscheiden. Ich vermute, daß diese ungefärbte Kerngrundsubstanz schon in den ersten Entwicklungsstufen der Kerne vorhanden war und dort die Veranlassung für die gleichmäßige Verteilung des Chromatins gab. Man sieht auch in der That schon im Stadium III, wenn die achromatische Kernmembran sich anlegt, einen beschränkten Teil jener Substanz bloßgelegt, denn es besteht alsdann die Membran aus einer Reihe ungefärbter Bläschen oder Wabenräume, welche dieselbe Größe wie die vom Chromatin umflossenen Räume des Kerninneren haben, gerade als ob sie aus ihnen durch Retraktion des Chromatins aus der äußersten Wandschicht des Kernes hervorgegangen wären. Liegt diese Struktur den Kernen von Anfang an wirklich zu Grunde, dann findet während des Kernwachstums eine bedeutende Vermehrung der Waben statt, denn die Zahl der wie Kügelchen erscheinenden Unterabteilungen des Kernbläschens nimmt während dieser Zeit erheblich zu. In der Vermehrung der Wabenräume hätten wir dann auch die Ursache für die immer feiner werdende Verteilung des zwischen und vielleicht anfänglich auch in ihnen gelegenen Chromatins zu suchen.

Nach Verlust der achromatischen Kernmembran und der Nucleolen zieht sich der dichter und kräftiger werdende Knäuel auf einen kleinen Raum zusammen, der von einem hellen, dem Umfang des ehemaligen Kernbläschens entsprechenden Hof umgeben ist. In dieser Phase sind die Knäuel der beiden Vorkerne noch voneinander zu unterscheiden.

## D. Die Furchung.

Bei der nachfolgenden Beschreibung werde ich stets von *Torpedo* ausgehen, weil dies Objekt für die Untersuchung des Furchungsvorganges geeigneter ist als *Pristiurus* und *Scyllium*.

### I. Stadium der ersten Furchungsteilung (Aster, Dyaster, Dispirem).

Von diesem Stadium habe ich 18 Keimscheiben untersucht, von denen 3 auf *Pristiurus*, 15 auf *Torpedo* entfallen. Die letzteren wurden 4 verschiedenen Muttertieren entnommen.

Ueber die Lage des ersten Furchungskernes wurde schon oben berichtet. Seine Teilungsachse<sup>1)</sup> lag bei den untersuchten *Torpedo*-Eiern entweder rein horizontal oder schräg gegen die Oberfläche der Keimscheibe geneigt, die Neigung ist aber eine geringe, niemals fand ich eine steile oder vertikale Stellung der Achse.

Die Phase der ersten Furchungsspindel habe ich an 7 Keimscheiben von *Torpedo* beobachtet.

Der Aster zeigt bei Polansicht (Fig. 57) längliche Form, was mit den Befunden in den ersten Furchungsstadien von *Cyclops* übereinstimmt (95b), wenn es auch nicht so ausgesprochen erscheint wie dort. Man wird nicht fehlgehen, wenn man diese Form auch bei *Torpedo* auf die Aneinanderlagerung der beiden Vorkerne zurückführt und die Kopulationsebene dementsprechend rechtwinklig zu der Längsachse der Kernplatte zieht. Ein deutlicher Spalt, wie er an dieser Stelle zu Anfang der Furchung bei *Cyclops* sich findet, ist bei *Torpedo* in der ersten Furchungsspindel nicht mehr vorhanden. Aber einigemal zeigte doch der Aster zwei verdichtete, offenbar den Vorkernen entsprechende Hälften. Es wird also auch bei unserem Objekt eine Durcheinandermengung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen während der ersten Furchungsteilung vermutlich nicht statthaben.

Bemerkenswert ist das Verhalten der Merocytenkerne innerhalb der 7 Keimscheiben von *Torpedo*. Während der Knäuelphase der Furchungskerne befanden sich bei diesem Objekt sämtliche Merocytenkerne noch im Ruhezustande (siehe p. 29). Das Gleiche ist auch in der vorliegenden Phase noch bei 3 Keimscheiben, die ich deshalb als die etwas jüngeren ansehe, der Fall. In Fig. 27 Taf. IV ist ein Rekonstruktionsbild von einem dieser Keime gegeben. Die mit *h* bezeichnete Spindel ist die des ersten Furchungskernes, die übrigen 14 unter sich völlig gleichen Ruhekerne (*m*) entsprechen den Merocytenkernen. Diese Deutung ist als eine völlig gesicherte zu betrachten, denn schon an ihrer Größe sind die Kerne leicht unterscheidbar.

Die beiden anderen, gleich entwickelten, Eier verhalten sich ebenso wie das abgebildete, nur besitzt jedes derselben 12 Merocytenkerne innerhalb seiner Keimscheibe. Was den Vortritt des ersten Furchungskernes bei der Teilung anlangt, so könnte man daran denken, daß dieser durch die centrale, d. h. der Eiachse nähere Lage des Kernes bedingt sei. Der erste Furchungskern befindet sich ja in der That doch meistens, auch wenn er nicht genau axial gelegen ist, der Keimscheibenmitte immer noch näher als die Merocytenkerne. Und da nun die Keimscheibensubstanz gegen die Peripherie zu ihre Beschaffenheit ändert,

1) Die Lagebeziehung der Kopulationsebene und der Achse der ersten Furchungsteilung zur Achse des Embryos muß sich bei *Pristiurus* feststellen lassen, weil hier der Embryo zur Eischale eine bestimmte Orientierung zeigt. Wie ich früher (89) nachgewiesen habe, wenden die Embryonen mit wenig Ausnahmen ihr Kopfende dem abgerundeten Pole der Eischale zu. Ueber den Winkel, welchen die Längsachse des Embryos zu der Längsrichtung der Schale bildet, vergl. meine frühere Arbeit (89, p. 369—370).

indem sie eine Spur grobkörniger und lockerer, also dem feinkörnigen Dotter ähnlicher wird, so könnte man vermuten, daß die Merocytenkerne bloß infolge dieser Veränderung ihrer Umgebung in der Entwicklung zurückbleiben.

Die Probe auf die Richtigkeit dieser Ansicht müßten jene Fälle liefern, in welchen der Furchungskern stark excentrisch, und infolge dessen einzelne Merocytenkerne der Keimscheibenmitte ebenso nahe oder näher liegen als er selbst. Wenn nur die Lage innerhalb der Keimscheibe über die Zeit des Eintrittes der Teilung entscheidet, dann dürften die letzteren Kerne nicht später, sondern müßten im Gegenteil ebenso bald oder früher als der Furchungskern mit der Mitose einsetzen. Das ist aber nicht der Fall. Das weiter unten erläuterte Rekonstruktionsbild von Textfig. 5 lehrt, daß auch in solcher Stellung die Merocytenkerne mit der Teilung im Rückstande sind.

An die beschriebenen Keimscheiben schließt sich eine vierte an, von deren 25 Merocytenkernen sich 20 in Ruhe befinden, während die übrigen 5 in die Knäuelphase eingetreten sind. Auffallenderweise sind

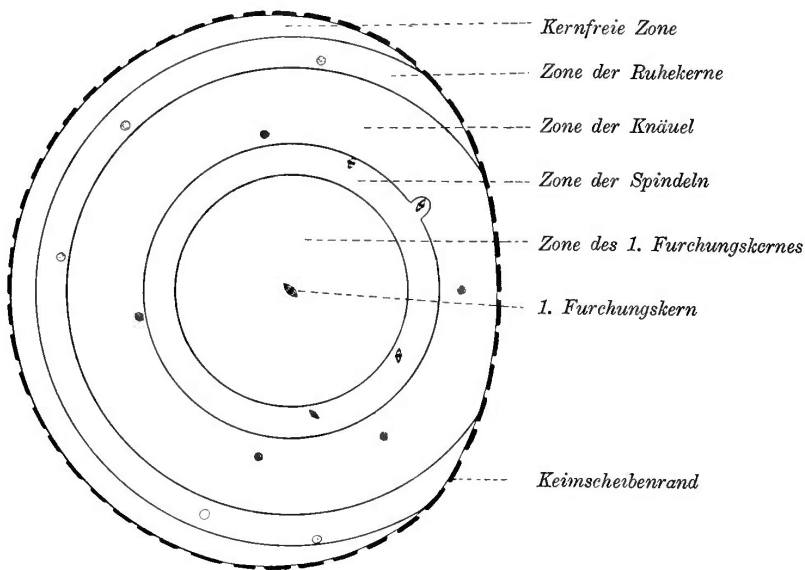


Fig. 4. Keimscheibe aus dem Stadium der 1. Furchungsspindel von der Oberfläche. Die Kerne auf die Oberfläche projiziert unter genauer Berücksichtigung ihrer Entfernung vom 1. Furchungskern. Die einzelnen Teilungsphasen der Merocytenkerne durch Kreislinien abgegrenzt, deren Centrum im Furchungskern liegt.

die letzteren Kerne gerade diejenigen, welche der ersten Furchungsspindel am nächsten liegen. Sie besitzen im Gegensatz zu einer späteren Phase des Knäuels noch eine Kernmembran, die völlig achromatisch ist. Das Chromatin bildet einen kräftigen Knäuel, der anfänglich locker den ganzen Kernraum durchsetzt und sodann auf das Centrum desselben sich zurückzieht.

In den 3 übrigen Keimscheiben endlich zeigen die Merocytenkerne außer den genannten zwei Phasen noch ein vorgerückteres Knäuelstadium ohne Kernmembran und den fertigen Aster. In Fig. 28 Taf. IV ist das Rekonstruktionsbild einer solchen Keimscheibe gegeben. Außer der großen Furchungsspindel (*h*) sind 14 Merocytenkerne vorhanden: 4 von ihnen bilden unter sich gleich große, aber merklich kleinere Spindeln als die des ersten Furchungskernes; 5 sind in der Knäuel- und 5 in der Ruhephase begriffen. Die beiden anderen gleich entwickelten Keimscheiben unterscheiden sich von der abgebildeten nur durch die verschieden große Zahl der Kerne. An diesen 3 Keimscheiben tritt wiederum die erwähnte Beziehung zwischen der Entfernung vom Furchungskern und dem zeitlichen Eintritt der Teilung zu Tage und zwar noch deutlicher als oben, weil die Merocytenkerne jetzt in drei verschiedenen Entwicklungsphasen sich befinden. In der vorstehenden Textfig. 4 habe ich dies Verhältnis für die Fig. 28 Taf. IV anschaulich zu machen versucht, indem ich die in der gleichen Phase befindlichen Merocytenkerne durch Kreislinien abgegrenzt habe, deren Centrum der Furchungskern bildet. Es ist hier im Gegensatz zu Fig. 28 die wirkliche Entfernung der Merocytenkerne vom Furchungskern eingetragen unter Berücksichtigung der verschiedenen Tiefenlage derselben. Aber man sieht, daß trotzdem das Bild sich nur wenig von der reinen Flächenprojektion der Fig. 28 unterscheidet, weil die meisten Merocytenkerne fast in der gleichen horizontalen Ebene

liegen. Der äußere gestrichelte Kontur der Zeichnung entspricht dem Rande der seitlich etwas abgeplatteten Keimscheibe in der Horizontalebene des Furchungskernes. Der letztere liegt exaxial, dem rechten Rande der Keimscheibe etwas genähert. In der kreisförmigen Zone, welche ihn umgiebt, fehlen die Merocytenkerne. In der nach außen folgenden ringförmigen Zone liegen die Merocytenspindeln; nur eine derselben ragt in die dritte Zone hinein; in dieser Spindelfigur ist aber auch die Aequatorialplatte im Gegensatz zu den übrigen noch nicht gebildet. Dann folgen in der dritten Zone wieder in ziemlich gleichen Abständen vom Furchungskern fünf noch mit Membran versehene Knäuel, schließlich in der vierten Zone fünf Ruhekerne.

Die Dyasterphase des ersten Furchungskernes fand sich an 8 Eiern von *Torpedo*. Das Verhalten der Merocytenkerne zeigt in sehr charakteristischer Weise eine Keimscheibe, deren beistehendes Rekonstruktionsbild (Textfig. 5) nach oben geschilderter Methode ausgeführt wurde. Der Dyaster des Furchungskernes liegt noch stärker exaxial, umgeben von einer kernfreien Zone. Von 16 vorhandenen Merocytenkernen sind 4, dem Furchungskern zunächst gelegene, in der Phase des Aster, in der folgenden Zone liegen 2 Knäuel ohne Membran, in der vierten Zone 3 Knäuel mit Membran und in der fünften Zone endlich 7 Ruhekerne. Nur einer der letzteren stört die sonst sehr regelmäßige Anordnung, indem er ein kleines Stück in die benachbarte Zone verschoben ist.

In Textfig. 5 ist wiederum ersichtlich, daß nicht die Lage der Kerne zur Keimscheibenmitte und der Eiachse für den zeitlichen Eintritt ihrer Mitose bestimmend ist, denn der exzentrische Furchungskern ist

hier allen Merocytenkernen in der Entwicklung vorangeeilt, obwohl er ebenso weit von der Eiachse entfernt ist, wie einige dieser Kerne. Ebenso tritt für die Merocytenkerne in Textfig. 4 und 5 hervor, daß ihre Entwicklungsphase nicht durch ihre Entfernung von der Mitte der Keimscheibe bedingt wird, sondern durch ihren Abstand vom Furchungskern. Es können einzelne Knäuel und selbst Asteren dem Rande der Keimscheibe näher liegen als Ruhekerne, wenn nur

ihre Distanz vom Furchungskern eine geringere ist. In Textfig. 5 liegen sogar die meisten Ruhekerne der Keimscheibenmitte ebenso nahe und ein Teil der Knäuel sogar erheblich näher als mehrere Spindeln. Man braucht in der Figur nur um die mit † bezeichnete Eiachse ein System von Kreisen zu legen, um sich dies Verhalten anschaulich zu machen.

Was mag die Ursache für diese gesetzmäßige Verteilung der einzelnen Kernteilungsphasen innerhalb der Keimscheibe sein? Man könnte daran denken, daß das ungleichmäßige Auftreten der Mitose die Folge einer entsprechend ungleichzeitigen Penetration der Spermatozoen in die Keimscheibe sei. Es müßte in diesem Falle der in der Mitose vorangehende, befruchtende Spermakern als erster in die Keimscheibe ein-

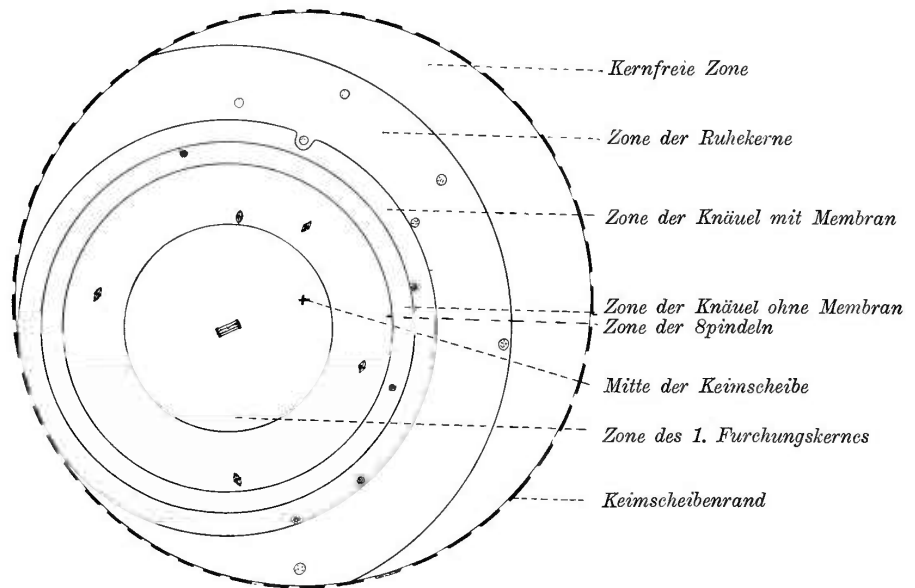


Fig. 5. Keimscheibe aus dem Stadium des ersten Furchungsdyasters. Darstellung wie in Fig. 4.

gedrungen sein, die darauf folgenden sich in dessen Umgebung aufgestellt haben, und die später kommenden wieder peripher von jenen, so daß die letzten am weitesten entfernt von dem ersten in Ruhelage gekommen wären.

So gut auch ein solcher Modus der polyspermen Befruchtung zu den Anschauungen stimmen würde, die ich mir über Polyspermie gebildet habe und die ich im Schlußkapitel darlegen werde, so habe ich doch ein Bedenken gegen die Annahme desselben. Es müßte nämlich in diesem Falle ein seltsam geregeltes Eindringen der Samenzellen bei *Torpedo* stattfinden: zuerst nur ein einziges Spermatozoon, dann eine Pause und danach die übrigen Spermatozoen entweder schubweise mit Pausen, die aber kürzer sein müßten als die erste, oder vielleicht kontinuierlich nacheinander. So müßte der Vorgang in allen oder doch der Mehrzahl der *Torpedo*-Eier verlaufen, denn ich habe die entsprechende Verteilung der Mitosen in allen einschlägigen Serien im wesentlichen immer in der gleichen Weise gefunden. Durch Untersuchung der ersten Befruchtungsstadien an einem reicheren Material müßte sich feststellen lassen, ob ein derartiger Rhythmus der Besamung thatsächlich vorkommt; für wahrscheinlich wird ihn wohl niemand halten<sup>1)</sup>.

Wenn aber das ungleichzeitige Eindringen der Spermatozoen nicht ausreicht, um die Entwicklungsunterschiede der Kerne bei der Mitose zu erklären, dann wird der Eintritt der letzteren entweder gar nicht oder nicht ausschließlich durch das Alter der Kerne, d. h. durch die Zeit ihres Verweilens in der Keimscheibe bestimmt, sondern muß ein anderer Faktor vorhanden sein, der entweder ausschließlich oder mitwirkend den Eintritt der Mitose reguliert, ein Faktor, welcher alle Kerne der noch ungeteilten Keimscheibe gemeinschaftlich beeinflußt. Ich erinnere hier daran, daß O. L. ZUR STRASSEN (98) in Rieseneiern von *Ascaris* sämtliche vorhandene Kerne in der gleichen Phase der Mitose gefunden hat, obwohl dieselben nicht gleichaltrig waren. Er gelangt zu einer Schlußfolgerung, die ich wörtlich citiere: „Es bleibt nur übrig anzunehmen, daß die im Inneren eines Rieseneies in Vielzahl enthaltenen Sphären und Chromosomen durch einen sie gemeinsam treffenden Reiz, einen Zustand des Protoplasmas, der in ihm sich fortpflanzt, soweit es zusammenhängt, zu gleichzeitiger Aufnahme ihrer mitotischen Thätigkeit bewogen werden.“ Die Keimscheibe von *Torpedo* unterscheidet sich nun von dem citierten Objekte dadurch, daß der gemeinsame Reiz die Kerne nicht gleichzeitig zur Mitose bringt. Er äußert vielmehr seine Wirkung zuerst am Furchungskern und dann erst an den Spermakernen, und zwar an ihnen successive, in der Reihenfolge ihrer Entfernung vom Furchungskern. So wird man zu der Vorstellung geführt, daß die Stätte des ersten Furchungskernes das Centrum darstellt, von welchem der die gemeinschaftliche Mitose veranlassende Reiz ausgeht, um sich peripher auf die übrigen Kerne zu verbreiten.

Die weiteren Keimscheiben aus der Dyasterphase des ersten Furchungskernes stimmen mit der zuletzt geschilderten in Bezug auf die zonale Verteilung der mitotischen Phasen im wesentlichen überein. Ich will nur ganz kurz die Entwicklungsphase der Kerne in den einzelnen Keimscheiben angeben. In einem Ei, welches sich dem Alter nach an das zuletzt beschriebene anschließt, befinden sich von 10 vorhandenen Merocytenkernen 7 im Spirem, 3 im Aster; in einem weiteren Ei finden sich 2, allerdings sehr peripher gelegene Ruhekerne, 4 Spireme, 5 Asten und schon 3 Dispireme. Es folgt eine dritte Keimscheibe mit 8 Asten und 2 Dyasteren und eine vierte (Fig. 29) in welcher die nur in der Zahl von 4 vorhandenen

1) Auch sollte man erwarten, daß der ungleiche Entwicklungszustand der Kerne, wenn er wirklich ein Ausdruck des ungleichzeitigen Eindringens der Spermaköpfe ist, sich schon vor der Mitose, während der Wachstumsperiode deutlicher kundgibt, als es in Wirklichkeit der Fall ist. Doch läßt sich die letztere Schwierigkeit allenfalls durch die Erwägung beseitigen, daß die einzelnen mitotischen Phasen rasch ablaufen, so daß während derselben auch geringfügige Entwicklungsunterschiede zum Vorschein kommen. Thatsächlich gleicht sich ja der Unterschied in der nachfolgenden, länger dauernden Kernruhe, wie wir sehen werden, wieder aus.



Merocytenkerne sämtlich den Dyaster erreicht haben. Es können also, wie hieraus sich ergibt, noch vor Ablauf der ersten Teilung alle Merocytenkerne der Keimscheibe die Phase des ersten Fruchungskernes einholen. Doch dürfte dies nicht die Regel sein, und vielleicht überhaupt nur an kernärmeren Keimscheiben vorkommen, denn ich habe noch nach Ablauf der ersten Teilung, wie später gezeigt wird, die Merocytenkerne etwas im Rückstande angetroffen.

In den noch übrigen 3 Keimscheiben dieser Teilungsphase war es mir nicht möglich, den ersten Furchungskern mit Sicherheit an seiner Größe zu erkennen. Es befinden sich in zweien dieser Eier die Kerne in allen Phasen von der Ruhe bis zum Dyaster, und im dritten in allen Phasen vom Knäuel bis zum Dyaster, und kann ich nur mit Rücksicht auf die anderen unzweideutigen Keimscheiben unseres Stadiums vermutungsweise annehmen, daß einer der Dyasteren den Furchungskern repräsentiert. Während der Knäuel und die Spindel des ersten Furchungskernes bei *Torpedo* an ihrer Größe stets leicht kenntlich sind, ist dies eben beim Dyaster weniger der Fall, weil diese Chromatinfigur nicht immer eine gleich gute Konservierung zeigt, auch in Keimscheiben, deren übrige Mitosen vortrefflich erhalten sind. Es ist daher bei Polansicht der Kernfiguren eine Unterscheidung zwischen Furchungskernen und Merocytenkernen nicht leicht. Hat man dagegen den Dyaster im Profil vor sich, so kommt man nicht in Verlegenheit. Es rücken nämlich (Fig. 29) die Tochtersterne des Furchungskernes weiter auseinander als die der Merocytenkerne, eine Erscheinung, die, wie später gezeigt werden soll, für das Verständnis der weiteren Entwicklungsvorgänge nicht unwichtig ist.

Die Dispiremphase der ersten Furchungsteilung habe ich nur an 2 Keimscheiben eines Eierpaares von *Pristiurus* gefunden. In dem einen Keim zeigen die Furchungskerne die von verschiedenen früheren Autoren gesehene und vor einigen Jahren von VAN DER STRICHT und mir selbst ausführlich beschriebene Bläschenstruktur, in der anderen sind sie schon im Uebergange zu gekerbten Ruhekernen begriffen. Von 7 Merocytenkernen des ersten, etwas jüngeren Eies sind 5 in der Spindelphase, 2 sehr peripher gelegene in der Knäuelphase. Unter den 10 Merocytenkernen des zweiten Eies zeigen 4 den Dyaster, 6 die Spindel. Es bleiben also auch bei der ersten Teilung von *Pristiurus* die Merocytenkerne gegenüber dem Furchungskern im Rückstand, und zwar ebenfalls um so mehr, je entfernter sie von ihm liegen. Dies Verhalten macht sich aber offenbar etwas später als bei *Torpedo* geltend, denn wir haben oben sämtliche Kerne von 3 *Pristiurus*-Keimscheiben gleichzeitig in der Knäuelphase vorgefunden. Möglicherweise bestehen auch in Bezug auf das geschilderte Verhalten bei *Pristiurus* individuelle Unterschiede.

Die Teilungsrichtung der Merocytenkerne ist vorwiegend eine horizontale oder schräge, wie die des ersten Furchungskernes, vereinzelt kommen aber auch vertikale Spindeln vor. Auf eine gesetzmäßige Beziehung zwischen der Teilungsrichtung des ersten Furchungskernes und derjenige der Merocytenkerne, wenigstens der ihm zunächst liegenden, scheinen mir meine Beobachtungen hinzudeuten. Ich habe nämlich unter den zahlreichen Merocytenmitosen niemals eine gesehen, deren Teilungsachse auch nur annähernd in die verlängerte Teilung des Furchungskernes fällt. Wenn diese, wie z. B. in Fig. 28 Taf. IV auf einen Merocytenkern zuläuft oder dicht an ihm vorbeiführt, dann steht die Teilungsachse des letzteren entweder schräg oder quer, niemals parallel zu ihr, so daß beim Ablauf der Teilung dem peripher vorrückenden jungen Furchungskern kein Merocytenkern entgegenrückt. Auch Fig. 30 Taf. IV zeigt dies Verhalten nach Ablauf der ersten Teilung noch deutlich. — Eine bestimmte Einstellung der Merocytenspindeln zum benachbarten Teil des Keimscheibenrandes existiert nicht; obwohl für den prompteren Verlauf der weiteren Entwicklung (Austritt aus der Keimscheibe) eine tangentiale Stellung dieser Spindel das Günstigere wäre, sieht man diese Figur doch auch häufig radiär zum benachbarten Teil des Keimscheibenrandes gerichtet.

## 2. Stadium von 2 Furchungskernen.

### a) *Torpedo*.

Von *Torpedo* habe ich 17 Keimscheiben von 4 Muttertieren aus dem Stadium mit 2 ruhenden Furchungskernen untersucht. Eine gute Uebersicht über das Verhalten der Kerne giebt das kombinierte Horizontalschnittbild der Fig. 30 Taf. IV. Man sieht hier in einer centralen Zone der Keimscheibe die beiden an ihrer Größe sofort kenntlichen Furchungskerne (*h*). Bei der Mehrzahl der Keimscheiben liegen dieselben, oder genauer der Mittelpunkt ihrer Verbindungslinie, stärker exaxial als in unserer Figur, was mit dem Verhalten der Serien früherer Stadien übereinstimmt. Meist befinden sich die 2 Kerne in annähernd der gleichen Horizontalebene (vergleiche das aus 6 Schnitten kombinierte Querschnittsbild der Fig. 37 Taf. IV, wo jedoch der Abstand der Furchungskerne infolge schräger Ansicht verkürzt erscheint), oder sie stehen schräg, niemals aber steil oder senkrecht übereinander, was ebenfalls in Einklang mit den Befunden des vorigen Stadiums steht.

An keiner der 17 Keimscheiben ist zwischen den Furchungskernen eine erste Furche aufgetreten, und ist man daher bezüglich der Diagnose des Stadiums allein auf das Verhalten der Kerne angewiesen.

Außer den Furchungskernen enthält die Keimscheibe der Fig. 30 noch 10 Merocytenkerne, deren wirkliche Stellung aus der Figur ziemlich zu erkennen ist, da so tief gelegene Kerne, wie z. B. in Fig. 37, hier nicht existieren. Diese sämtlichen Kerne befinden sich, entsprechend der centralen Stellung der Furchungskerne, in peripherer Lage und weisen eine ausgesprochen paarige Anordnung auf als Folge der vorausgegangenen Teilung. Der Abstand je zweier Schwesterkerne ist auch jetzt in der Phase der vollständigen Kernruhe erheblich geringer als zwischen den beiden Furchungskernen, wenn er auch in Wirklichkeit etwas größer sein kann, als es in Fig. 30 den Anschein hat, woselbst er, namentlich in den oberen Kernpaaren, infolge schräger Tiefenlage des einen Kernes, ein wenig verkürzt erscheint. Man kann daher beim Durchmustern der verschiedenen Serien die paarige Anordnung für weitaus die meisten Merocytenkerne ohne weiteres erkennen.

Die geteilten Merocytenkerne befinden sich im vorliegenden Stadium noch nahezu sämtlich innerhalb der Keimscheibe. Nur in ein paar Serien traf ich vereinzelte aus der Teilung hervorgegangene Kernpaare an, deren einer Paarling, von einer Knospe der Keimscheibensubstanz umhüllt, in den feinkörnigen Dotter vorragt; es kann sich also in Ausnahmefällen der Austritt der Kerne schon nach Ablauf der ersten Teilung vollziehen.

Die Furchungskerne messen im allgemeinen gegen  $22 \mu$ , die völlig ruhenden Merocytenkerne gegen  $14 \mu$ . Die stets in der Minderzahl vorhandenen, nicht selten ganz fehlenden Merocytenkerne der tiefsten Keimscheibenregion können beträchtlich größer sein als die übrigen (ca.  $18 \mu$ ). Diese Kerne finde ich jetzt auch stets heller als die übrigen. Im ganzen habe ich mit der Unterscheidung der Furchungskerne und der Merocytenkerne von *Torpedo* in diesem und dem folgenden Stadium auch bei stark excentrischer Furchung niemals Schwierigkeiten gehabt und hebe dies ausdrücklich hervor, gegenüber dem Verhalten einzelner Serien des vorigen Stadiums.

Der Entwicklungszustand der Merocytenkerne der Keimscheibe ist im vorliegenden Stadium ein verschiedener. Am jüngsten Ei, dessen Furchungskerne die Ruhephase noch nicht ganz erreicht haben, sind sämtliche Merocytenkerne, bis auf ein einziges, den Furchungskernen sehr benachbartes Paar, in der Entwicklung noch im Rückstande, nämlich im Dyaster und Dispirem. In 4 weiteren Keimscheiben, deren Furchungskerne sich schon in voller Ruhe befinden, trifft man die Merocytenkerne teils in Ruhe, aber noch kleiner und intensiver gefärbt als später, teils im Dispirem und Dyaster. Auch hier läßt sich die oben mit-

geteilte Beobachtung machen, daß immer die von den Furchungskernen entfernten Merocytenkerne weiter in der Entwicklung zurück sind. In den übrigen 12 Eiern sind zwar alle Merocytenkerne in Ruhe, aber in einem Teil derselben sind die bisherigen Entwicklungsunterschiede insofern zu bemerken, als die peripheren Merocytenkerne etwas kleiner und intensiver gefärbt erscheinen, also dem Dispirem noch näher stehen als die übrigen.

So tritt allmählich während der Ruhephase ein Ausgleich ein: die Merocytenkerne holen einander und die Furchungskerne ein, was ganz natürlich ist, wenn man bedenkt, daß die Ruhephase von ziemlich langer Dauer sein muß. Es geht das letztere aus der Thatsache hervor, daß sich sämtliche 17 Eier dreier verschiedener Muttertiere in dieser gleichen Entwicklungsphase befinden, während im vorausgegangenen Stadium alle möglichen Teilungsphasen im Uterus desselben Tieres nebeneinander lagen.

#### b) *Pristiurus*.

Eine Ergänzung zu dem eben geschilderten Material von *Torpedo* bilden 2 Keimscheiben von *Pristiurus*, deren 2 erste Furchungskerne in der Asterphase sich befinden. Die Spindeln liegen in der gleichen Ebene und nahezu horizontal, so daß auch für das folgende Stadium noch kein Tiefenkern zu erwarten ist. Zwischen den Kernen ist die erste Furche als oberflächlicher Einschnitt aufgetreten. Sie erstreckt sich schon über den größeren Teil der Keimscheibenoberfläche, in dem einen Falle in gerader Richtung, im anderen in einer Bogenlinie und liegt dabei ausgesprochen exzentrisch. Die Merocytenkerne befinden sich im Rückstande, sie weisen sämtlich die Ruhephase auf und zeigen wie bei *Torpedo* eine paarige Anordnung als Folge der vorausgegangenen Teilung. Die überwiegende Mehrzahl liegt wie bei *Torpedo* noch innerhalb der Keimscheibe.

Hieran schließt sich eine ältere Keimscheibe von *Pristiurus*, deren Furchungskerne im Uebergang vom Dispirem zur Ruhephase sind und die gleichfalls eine erste oberflächliche Furche zeigt<sup>1)</sup>. Die Merocytenkerne befinden sich hier sämtlich in Mitose, und zwar in verschiedenen Phasen derselben.

Ob auch während der zweiten Furchungsteilung eine regionale Verteilung der mitotischen Phasen stattfindet, kann ich aus Mangel an hinreichendem Beobachtungsmaterial nicht angeben, doch scheint es, daß die Furchungskerne den Merocytenkernen zu Beginn der Teilung voraneilen.

### 3. Stadium von 4 Furchungskernen.

#### a) *Torpedo*.

Eine Uebersicht über die Stellung der Furchungskerne giebt die aus 4 Flachschnitten kombinierte Fig. 31 Taf. IV Die 4 Kerne nehmen in der Figur die Ecken eines im Centrum der Keimscheibe gelegenen Parallelogramms ein, eine Verteilung, die auch an den übrigen *Torpedo*-Eiern dieses Stadiums kenntlich ist, wenn sie auch in Wirklichkeit nicht immer ganz so regelmäßig hervortritt, als es in unserer Figur den Anschein hat, weil die Kerne nicht genau in einer Ebene liegen. Die einander näher stehenden, durch die schmalen Seiten des Parallelogramms verbundenen Kerne sind die Produkte der zweiten Furchungsteilung, was, abgesehen von ihrer geringeren Entfernung, auch durch Reste von Verbindungsfäden aus der letzten Mitose erwiesen wird. Die Richtung der ersten Kernteilung ist somit durch die Längsseiten des Parallelogramms gegeben. Entsprechend dieser Kernteilung ist eine Furche aufgetreten. In der abgebildeten Region

1) Auch SAMASSA hat im Stadium von 2 Furchungskernen eine erste Furche „eben angedeutet“ gesehen.

der Furchungskerne ist sie noch sehr kurz, gegen die Oberfläche zu verlängert sie sich aber bis fast zu einem Drittel vom Durchmesser der Keimscheibe. In ihrem erweiterten Grunde liegen die 2 Richtungskörper, ein Verhalten, das sich auch bei den übrigen Keimscheiben findet. Eine zweite Keimscheibe (beistehende Textfig. 6) zeigt die nämliche Anordnung der Furchungskerne, nur mit dem Unterschiede, daß das Parallelogramm hier exzentrisch in der Keimscheibe gelegen ist. Die Furche ist in ihrem mittleren, zwischen 2 Kernen gelegenen, Abschnitt verengt, erweitert sich aber nach rechts und besonders nach links, welche Ausbuchtungen gegen die Tiefe zu noch stärker werden, während der mittlere Abschnitt sich schließt. Es ist beachtenswert, daß diese Furche die 2 einander näher stehenden, also aus der zweiten Teilung hervorgegangenen Kerne trennt; sie stellt somit im Gegensatz zu Fig. 31 eine unvollständige „zweite“ Furche dar. Offenbar enthält ihr linkes, in 2 Spitzen ausgezogenes Ende die beginnende Anlage einer „ersten“ Furche, so daß wir hier die Ausbildung einer T-Furche zu erwarten haben, an deren unterem

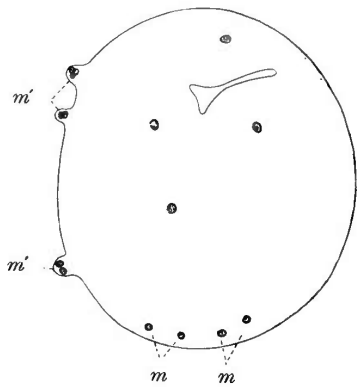


Fig. 6. Keimscheibe von *Torpedo* aus dem Stadium von 4 Furchungskernen. Alle Furchungskerne und ein Teil der Merocytenkerne (*m* und *m'*) auf die Oberfläche projiziert.

Schenkel sich nach links zu noch eine Nebenfurche anreihen wird. Nach dem geschilderten Verhalten ist anzunehmen, daß hier die längere zweite Furche der Zeit nach vor der ersten, kaum angedeuteten, aufgetreten ist.

In einer dritten Keimscheibe stehen die Kerne ähnlich wie in den beiden beschriebenen, nur erscheint das Parallelogramm auf der Projektionsfläche verzerrt, weil der eine der Kerne sehr tief liegt. Das letztere ist auch in einem vierten Ei der Fall, in welchem die Figur eines Parallelogramms in der Rekonstruktion überhaupt nicht mehr herauszufinden ist. Obwohl in diesen beiden letzteren Eiern die Furchungskerne bereits wieder in Spindeln umgewandelt sind, besitzt doch das eine derselben noch keine Furche. In dem gleichen Stadium hat SAMASSA (95) an einer einzigen untersuchten Keimscheibe von *Raja* und an einer unter 4 Keimscheiben von *Scyllium* (!) noch jede Furche vermißt.

Wir werden sehen, daß selbst noch im Achtkernstadium von *Torpedo* ausnahmsweise die Furchen fehlen können, wie ich das schon früher beschrieben. — Von gewissem Interesse ist das vierte *Torpedo*-Ei unseres Stadiums, denn dieses zeigt, ähnlich wie die Textfigur, eine unvollständige zweite Furche, die wie dort bei exzentrischer Kernlagerung den am meisten peripher gelegenen Kern abgrenzt. Im Gegensatz zu Textfig. 6 hat aber diese zweite Furche noch keine Spur eines Nebenschenkels, den man als Andeutung einer ersten Furche ansehen könnte. Hier kann also kein Zweifel sein, daß die zweite Furche vor der ersten aufgetreten ist, eine Störung, die in Zusammenhang mit dem verspäteten Erscheinen des Furchensystems überhaupt steht.

Dieser Anachronismus im Auftreten der Furchen ist wohl zu unterscheiden von dem, welchen ROUX (95) für das Froschei annimmt. Nach ROUX erscheint (bei in Zwangslage fixierten Eiern) die zweite Furche zeitlich ebenfalls vor der ersten, aber infolge einer ungewöhnlichen Einstellung der ersten Furchungsspindel, welche in diesem Fall sich so stellt, wie sonst die Spindeln bei der zweiten Teilung. Die der Zeit nach zuerst erscheinende Furche wird also hier durch die erste, in unserem Fall dagegen durch die zweite Kernteilung hervorgerufen. Es ist nicht gerade wahrscheinlich, daß im Amphibienei die gleiche Störung in der Reihenfolge der ersten Furchen wie bei Selachiern vorkommt, aber es dürfte sich doch nach den dargelegten Thatsachen empfehlen, auch hier in den Fällen von Anachronismus der Furchen vorsichtshalber nicht allein auf die Furchen, sondern auch einmal auf das Verhalten der Kerne zu achten.

Ueber die Richtung der zweiten Teilung läßt sich im vorliegenden Stadium auf Grund der Kernstellung folgendes aussagen: Die Achse der zweiten Furchungsteilung steht ebenso wie die der ersten horizontal oder mehr weniger geneigt, nicht aber vertikal.

Die Größe der Furchungskerne hat seit dem vorigen Stadium nicht abgenommen, hinsichtlich ihrer Struktur ist nur zu bemerken, daß die Kerne der Fig. 31 den bekannten gekerbten oder gelappten Bau besitzen, den man häufig bei den Furchungskernen zu Beginn der Ruhephase findet. Ich möchte besonders darauf hinweisen, daß sich an solchen Kernen im vorliegenden Stadium meist eine Zusammensetzung aus zwei Unterabteilungen erkennen läßt (vergl. p. 31), die ihrem ganzen Verhalten nach (besonders Stellung der beiden Hälften zur Ebene der vorausgegangenen Teilung) sehr wohl als die väterliche und mütterliche Hälfte des Kernes angesprochen werden können, wie ich dies für *Cyclops* (95 b) gezeigt habe. Es ist dieser Doppelbau der Kerne trotz der geringen Vergrößerung in Fig. 31 zu erkennen, einer Abbildung, die ich 6 Jahre vor meinen Beobachtungen bei *Cyclops*, also völlig unbeeinflusst von der dort vertretenen Ansicht, angefertigt habe. Auch in den übrigen Furchungsstadien habe ich dies Verhalten bei *Torpedo* oft beobachtet, so z. B. im Stadium von 32 Furchungssegmenten bei fast der Hälfte aller Kerne einer Keimscheibe. In ganz alten Furchungsstadien habe ich es dagegen immer nur an vereinzelt Kernen gefunden gerade wie bei *Cyclops* und offenbar aus denselben Gründen wie dort.

Die Merocytenkerne, deren Zahl in den verschiedenen Keimscheiben zwischen 12 und 72 schwankt, haben die Ruhephase nahezu oder vollständig erreicht, was dem Verhalten der Furchungskerne vollkommen entspricht. Daß die Merocytenkerne zugleich mit den Furchungskernen eine zweite mitotische Teilung durchlaufen haben, läßt sich mit Sicherheit annehmen, wenn auch der direkte Nachweis durch Zählung hier nicht wie bei jenen Kernen zu erbringen ist, infolge ihrer individuell schwankenden Zahl. Dafür zeigen aber auch noch viele der Merocytenkerne die Spuren einer frisch abgelaufenen Mitose in ihrer Struktur und in erhalten gebliebenen Verbindungsfäden. Da übrigens die Merocytenkerne bei *Torpedo* sich insgesamt noch an der vierten und in der überwiegenden Mehrzahl an der fünften und sechsten Furchungsmitose beteiligen, so kann es schon deshalb nicht zweifelhaft sein, daß sie sämtlich auch die zweite und dritte Furchungsteilung mit durchmachen. Leider habe ich bis jetzt das betreffende Stadium nur bei *Pristiurus* gefunden.

#### b) *Pristiurus*.

In 2 flach geschnittenen Keimscheiben von *Pristiurus* finden sich je 4 ruhende Furchungskerne regelmäßig gelagert wie in Fig. 31 von *Torpedo*. In der einen Keimscheibe ist eine erste Furche wie in der genannten Figur vorhanden, aber beträchtlich länger als dort und dabei nur oberflächlich. Auch besitzt sie schon einen kurzen Nebenschenkel, als erste Anlage der zweiten Furche. In der anderen Keimscheibe ist eine ebensolche Hauptfurche vorhanden; dieselbe entspricht aber, wie die Kernstellung lehrt, nicht der ersten, sondern der zweiten Teilung. In ihrem mittleren erweiterten Abschnitt ist die Furche nach beiden Seiten in einen kurzen und sehr oberflächlichen Nebenschenkel ausgezogen, so daß hier der Anfang einer Kreuzfurche vorliegt.

Die Merocytenkerne befinden sich zum größeren Teil schon in der Ruhephase. Ein anderer Teil zeigt noch die Struktur der Bläschenkerne, welche dem Dispirem entspricht.

Der Größenunterschied zwischen den Merocyten- und Furchungskernen tritt bei *Pristiurus* nicht ganz so deutlich hervor wie bei *Torpedo*, und daher kommt es, daß bei ersterem Objekt die Unterscheidung der beiderlei Kerne, besonders, wenn sie sich in verschiedenen Phasen der Mitose befinden, unmöglich

werden kann. In flach geschnittenen Keimscheiben wird man sich infolge der besseren Uebersicht, die man über die Stellung der Kerne hat, auch in solchen Fällen meist zurecht finden. An Vertikalschnitten aber versagt dies Hilfsmittel, und bleibt man daher, falls man nicht zur umständlichen Rekonstruktionsmethode greifen will, im Unklaren über die Zahl der Furchungskerne und damit über das Alter der Eier. Ich besitze mehrere solcher Keimscheiben von *Pristiurus* aus der ersten Furchungszeit, bei welchen aus diesem Grunde die Diagnose des Entwicklungsstadiums, das erste Erfordernis für eine exakte Untersuchung, nicht feststeht. Ich verzichte daher lieber auf eine Beschreibung dieser Objekte und erwähne dieselben nur, um etwaigen Nachuntersuchern den Rat zu geben, von den 2 gleichalterigen Keimscheiben, die man bei *Pristiurus* fast immer zur Verfügung hat, mindestens die eine in Flachschnitte zu zerlegen, wenn es sich um junge Furchungsstadien handelt. Es gilt das Gesagte nur für *Pristiurus*, denn bei *Torpedo* bin ich mit der Diagnose der Kerne in jungen Furchungsstadien stets zurecht gekommen.

#### 4. Die Merocytenkerne von *Torpedo* treten aus der Keimscheibe in den Dotter aus.

Das Stadium von 4 Furchungskernen bedeutet einen Wendepunkt in der Geschichte der Merocytenkerne von *Torpedo*. Wie ein Vergleich von Fig. 30 und 31 auf Taf. IV zeigt, haben diese Kerne ihre bisherige Stätte im Inneren der Keimscheibe verlassen und befinden sich nun in dem umgebenden feinkörnigen Dotter, aber nur in ganz geringer Entfernung von der Keimscheibe. Hier liegen sie meist am freien Ende von knospenartigen Ausbuchtungen der Keimscheibensubstanz (vgl. die Textfig. 6) in der Weise, daß ihr peripherer Umfang den Dotter berührt. In vielen Fällen sind diese Ausbuchtungen jedoch nur angedeutet oder fehlen ganz, in anderen Fällen hinwiederum, besonders in späteren Stadien, wenn die Kerne etwas weiter in den feinkörnigen Dotter vorgedrungen sind, trifft man längere Vorbuchtungen an als in Textfig. 6. Auf diese letzteren Bildungen habe ich schon in meiner ersten Publikation aufmerksam gemacht. Ich fand sie in dem jüngsten mir damals zugänglichen Stadium von 8 Furchungskernen, nannte sie „Kernstraßen“ und zog aus ihnen schon damals den Schluß, daß die Merocytenkerne ursprünglich innerhalb der Keimscheibe liegen müssen. Manche Kerne machen von dem geschilderten Verhalten eine Ausnahme, indem sie im vorliegenden Stadium noch innerhalb der Keimscheibe, wenn auch in geringer Entfernung von deren Rande, verweilen (*m* in Textfig. 6). Andererseits haben wir gesehen, daß schon im Stadium von 2 Furchungskernen einige, allerdings recht vereinzelte, Kerne den Austritt vollzogen hatten. Auf diese Vorläufer und Nachzügler unter den austretenden Kernen möchte ich besonderes Gewicht legen, denn sie ermöglichen meines Erachtens die Beantwortung der jetzt aufzuwerfenden Frage: Wodurch wird der Austritt der Kerne aus der Keimscheibe verursacht?

Man muß hier zunächst die Möglichkeit in Betracht ziehen, daß eine Ortsbewegung der Kerne beim Vorgange überhaupt nicht stattfindet, sondern nur eine Verlagerung der umgebenden Substanzen. Während die Furchungskerne resp. deren Centrosomen mit ihrer fortschreitenden Vermehrung ihre Herrschaft allmählich über weitere Abschnitte der Keimscheibe ausdehnen, werden sie, wie wir einmal annehmen wollen, die feineren Deutoplasmakörner aus den peripheren Teilen der letzteren an sich ziehen. In der That findet ja stets eine Konzentrierung feinkörniger Substanz um frisch geteilte Furchungskerne statt. Der Effekt davon würde sein, daß bei der Ausbreitung der Furchungskerne ein bestimmtes peripheres Gebiet der Keimscheibe von den feinsten Deutoplasmakörnern entblößt, gleichsam ausgelaugt würde, so daß es schließlich nur mehrere gröbere Körner und diese in lockerer Vereinigung enthält, daß es mit anderen Worten in feinkörnigen Dotter umgewandelt wäre. Auf diese Weise könnten Merocytenkerne, ohne sich im geringsten von der Stelle zu rühren, aus der Keimscheibe in den Dotter gelangen. Eine derartige Kon-

zentration und Verdichtung der Keimscheibe halte ich für möglich. Die in der ersten Furchungszeit auftretende Verkleinerung der Keimscheibe, die übrigens geringer ist, als es bei einem Vergleich der Fig. 30 mit 31 und 33 den Anschein hat, scheint fast auf einen solchen Vorgang hinzuweisen. Es ist das angeführte Erklärungsprinzip daher durchaus nicht von vornherein abzuweisen, aber es liegt auf der Hand, daß auf diese Weise höchstens geringfügige Verlagerungen herbeigeführt werden können. Nun finden sich aber in den häufig vorkommenden Fällen stark exzentrischer Furchung einzelne Merocytenkerne anfänglich im Centrum der Keimscheibe, während sie später, nach den zwei ersten Furchungsteilungen, an den Rand derselben gerückt sind. Es ist unmöglich, daß diese erhebliche Ortsveränderung nur eine scheinbare, durch Substanzumlagerung innerhalb des Keimes bedingte sei, denn es müßte sonst die ganze Keimscheibe während der zwei ersten Furchungsmitosen so von Grund aus umgeformt werden, daß ihr Centrum zur Peripherie würde. Dadurch müßte auch zugleich das Bild der exzentrischen Furchung verwischt werden, was nachweisbar nicht geschieht.

Wir sind daher genötigt, eine wirkliche Ortsveränderung der Kerne anzunehmen, auf welche auch die „Kernstraßen“ deutlich hinweisen. Hier muß ich zunächst den Gedanken zurückweisen, daß die Auswanderung der Merocytenkerne, die wahrscheinlich im direkten Anschluß an Teilungen derselben geschieht (man findet einzelne ausgetretene Kernpaare noch durch Fäden verbunden), durch das Auseinanderrücken der Tochterkerne bei der Mitose zustande käme. Mit dieser Annahme würde sich nicht einmal der Austritt der peripher in der Keimscheibe gelegenen Merocytenkerne erklären lassen, denn sobald deren Teilungsrichtung nicht parallel zur Tangente des nächststehenden Punktes der Keimscheibenperipherie liegt, würde der eine Tochterkern um so viel in die Keimscheibe hineinrücken, als der andere heraustritt. Erfolgt aber die Teilung wirklich rein tangential, dann ist wieder der Weg bis zur Keimscheibengrenze um ein Vielfaches größer als die Strecke, um welche die Tochterkerne bei der Mitose notorisch auseinanderrücken.

So bleibt uns nichts anderes übrig, als eine von der Teilung unabhängige Ortsveränderung, eine Wanderung der ruhenden Kerne, anzunehmen, die vermutlich mit Hilfe der protoplasmatischen Kernsphären ausgeführt wird. Und zwar ist diese Wanderung keine beliebige, sondern auf ein bestimmtes Ziel, den Dotter, gerichtete. Wenn wir nach der Ursache dieses Vorganges fragen, so bieten sich uns zwei Hauptmöglichkeiten der Erklärung. Erstens könnten die Merocytenkerne von dem Dotter angezogen werden, der infolge irgend welcher Eigenschaften, vielleicht seiner chemischen Beschaffenheit, eine anlockende Wirkung auf sie ausübt. Oder zweitens, es könnte vom Inneren der Keimscheibe eine abstoßende, die Merocytenkerne vertreibende Wirkung ausgehen. Die Thatsachen weisen nun ganz entschieden auf das letztere, und zwar speciell auf einen von den Furchungskernen ausgehenden Einfluß, hin. Es wurde früher (p. 36) bemerkt, daß schon im Stadium von 2 Furchungskernen vereinzelt Merocytenkerne die Keimscheibe verlassen. Dies geschieht vorzugsweise an denjenigen Stellen des Randes, gegen welchen infolge exzentrischer Furchung die Furchungskerne ausnahmsweise weit vorgeschoben sind. Im vorliegenden Stadium von 4 Furchungskernen treffen wir nun auf das Gegenstück zu dieser Erscheinung. Von den 4 zur Untersuchung gelangten Keimscheiben zeigen 2 eine ausgesprochen exzentrische Stellung der Furchungskerne (vergl. Textfigur 6), und hier ergibt sich nun, daß die von den Furchungskernen entfernt gelegenen Merocytenkerne (*m*) im Vergleich mit dem vorausgegangenen Stadium zwar ebenfalls gegen die Peripherie verschoben sind, aber im Gegensatz zu ihren Genossen (*m'*) die Keimscheibe nicht verlassen haben. Die gleiche Beobachtung läßt sich auch noch in den folgenden Furchungsstadien bei exquisit exzentrischer Lagerung der Furchungskerne machen. Daraus darf man schließen, daß die Merocytenkerne von den Furchungskernen aus der Keimscheibe verdrängt werden, sobald die letzteren Kerne infolge mitotischer Teilung ihre Herrschaft über weitere Gebiete der Keimscheibe ausdehnen.

Es findet mit der zunehmenden Zahl der beiderlei Kerne ein Kampf zwischen ihnen um den Besitz der Keimscheibe statt, wobei die zu dieser Zeit noch kleineren Merocytenkerne den größeren und vielleicht auch sonst infolge der Befruchtung besser ausgestatteten Furchungskernen weichen müssen. Die Ueberlegenheit der Furchungskerne in diesem Kampfe dokumentiert sich deutlich darin, daß die aus der Mitose hervorgegangenen Tochterkerne, entsprechend der umfangreichen Teilungsfigur, erheblich weiter auseinanderrücken als die Tochterkerne der kleineren Merocytenmitosen.

Ich will damit nicht behaupten, daß die Verdrängung der Merocytenkerne gegen die Peripherie ausschließlich durch das Auseinanderrücken der geteilten Hälften der Furchungskerne veranlaßt wird. Es kann dieser Einfluß vielmehr schon durch das einfache Wachstum und die Teilung der Sphäre ausgeübt werden, also sich schon vor der ersten Furchungsmitose geltend machen. Bei Durchmusterung einer größeren Anzahl von Keimscheiben aus der Befruchtungszeit erhielt ich jedenfalls den Eindruck, als ob die Merocytenkerne am Ende dieser Periode im allgemeinen etwas entfernter vom ersten Furchungskern stünden als zu Anfang, obwohl Sichereres hierüber sich nur durch genaue, an vielen Keimscheiben ausgeführte Messungen feststellen ließe. Auch habe ich einige Beobachtungen gemacht, die dafür sprechen, daß ein verfrühter Austritt der Merocytenkerne schon vor Ablauf der ersten Furchungsmitose vorkommt. Deutlich freilich tritt die Verschiebung der Kerne gegen die Peripherie zu erst nach Ablauf der ersten Furchungsmitose hervor (vergl. z. B. Fig. 27 mit Fig. 30 Taf. IV), wenn dieselbe auch für die meisten Kerne nicht ausgereicht hat, sie bis zur Keimscheibengrenze zu befördern. Das letztere besorgt in der Regel erst die zweite Furchungsmitose.

### 5. Stadium von 8 Furchungskernen.

Ich kann mich hier auf die Schilderung der Kerne beschränken, weil das Auftreten der Furchen in einem besonderen Kapitel besprochen wird.

Die 8 Furchungskerne liegen im allgemeinen noch in der gleichen Schicht der Keimscheibe wie früher. Indessen fand ich unter 11 genauer untersuchten Eiern von *Torpedo* doch mehrere, in denen 1—2 Kerne infolge wiederholter schräger Teilung so tief liegen, daß das zugehörige Furchungssegment die Oberfläche nicht oder höchstens mit einer Kante erreichen kann. Auch in der folgenden (vierten) Teilung stellen sich die meisten Spindeln bei *Torpedo* und den Squaliden horizontal, die übrigen schräg, nicht vertikal ein (vergl. Fig. 32 Taf. IV). Bemerkenswert ist, daß in Fällen von stark exzentrischer Furchung die peripheren Furchungskerne trotz ihrer weiteren Ausbreitung das Gebiet der Keimscheibe nirgends überschreiten, wie Fig. 33 zeigt. Die 4 exzentrisch gelegenen Spindeln in der oberen Hälfte dieser Figur stehen infolgedessen etwas näher beisammen als die übrigen 4 Mitosen, so daß sie kleinere Segmente bilden müssen; übrigens ist ihre wirkliche Entfernung wegen ihrer verschiedenen Tiefenlage eine etwas größere, als es nach dem kombinierten Bilde den Anschein hat.

Die Teilungen der Furchungskerne erfolgen noch synchron, und zwar trifft man die Kerne meist in genau der gleichen Phase der Mitose an. Nur die Keimscheibe der Fig. 33 macht eine Ausnahme, denn hier liegen auf der einen Seite der Furche 4 Asteren, auf der anderen 4 Dyasteren. Auch die Befunde des vorliegenden Stadiums weisen darauf hin, daß die Ruhephase zwischen den Furchungsteilungen von längerer Dauer ist, denn zwei Drittel aller untersuchten Keimscheiben enthielten Ruhekerne.

Ueber die Merocytenkerne kann ich mich hier und in den folgenden Stadien kurz fassen, da ich die Struktur und Lageveränderungen, welche sie nach ihrem Austritt in den Dotter erleiden, später im Zusammenhang schildern will. Ich teile daher bei den einzelnen Stadien nur mit, wie sich die Merocyten-



kerne in Bezug auf den zeitlichen Ablauf ihrer Teilungen zu den Furchungskernen verhalten. Im vorliegenden Stadium befinden sich 1) in allen denjenigen Eiern, deren Furchungskerne die Ruhephase einhalten, sämtliche Merocytenkerne ebenfalls in Ruhe, und zwar lassen sich da, wo die Furchungskerne durch ihren gelappten Bau die frisch abgelaufene Teilung anzeigen, auch an vielen Merocytenkernen die Spuren der eben vollendeten dritten Mitose erkennen. 2) In den Eiern, deren Furchungskerne den Knäuel zeigen, sind sämtliche Merocytenkerne in Ruhe. 3) In einem Ei, dessen Furchungskerne den Aster und Dyaster aufweisen, sind die meisten Merocytenkerne in die Teilung eingetreten, aber nicht bis über die Prophasen der Mitose hinaus gelangt. 4) In denjenigen Eiern endlich, in welchen sämtliche Furchungskerne in der Dyasterphase sich befinden, sind sämtliche Merocytenkerne in Mitose (beginnende und fertige Knäuel, Asteren, wenige Dyasteren). Daraus geht hervor, daß die Merocytenkerne, obwohl sie jetzt fast sämtlich im Dotter liegen, ihren ursprünglichen Rhythmus der Teilung beibehalten haben. Sie machen sämtlich die vierte Furchungsmitose gemeinschaftlich mit den Furchungskernen durch, setzen aber wiederum verspätet mit dieser Teilung ein, und zwar im allgemeinen um so mehr, je peripherer sie liegen. Nur die tief gelegenen Kerne machen hiervon eine Ausnahme, insofern sie gewöhnlich zu den ersten Merocytenkernen gehören, die sich teilen. An geeigneten Objekten kann man überdies noch nachträglich die Belege für die abgelaufenen synchronen Teilungen konstatieren: wiederholt habe ich im Stadium von 8 Furchungskernen die Merocytenkerne in Gruppen von je 8 Stück im Dotter bei einander gefunden. Eine solche Gruppe ist zweifellos die Nachkommenschaft eines einzigen Spermakernes, dessen Tochter- resp. Enkelkerne zusammen aus der Keimscheibe ausgetreten sind. Die Kerne einer solchen Gruppe befinden sich entweder in der gleichen oder in benachbarten Teilungsphasen. Derartige Gruppen lassen sich selbstverständlich nur unter zufällig günstigen Bedingungen innerhalb des Dotters von den übrigen Kernen abgrenzen, nämlich dann, wenn die Gesamtzahl der Merocytenkerne innerhalb eines Keimes oder einer bestimmten Region desselben keine zu große ist.

Aus dem Umstand, daß die Merocytenkerne auch nach erfolgtem Austritt in den Dotter sich im unmittelbaren Anschluß an die Mitosen der Furchungskerne karyokinetisch zu teilen fortfahren, geht hervor, daß der Reiz, welcher die aus verschiedener Quelle stammenden Kerne eines Eies zu gemeinsamer Mitose zwingt (s. p. 34), sich über die Keimscheibe hinaus in den feinkörnigen Dotter fortpflanzt.

## 6. Die Entstehung der ersten Furchen und Segmente.

### a) Die Vorgänge, welche zur Entstehung einer Furche führen.

Ueber die Art und Weise, wie die erste, resp. die ersten „Segmentationsfurchen“ entstehen, macht KASTSCHENKO nähere Angaben. Er berichtet, daß zuerst in den centralen Teilen der Keimscheibe und etwa in der Mitte der Dicke derselben 1—3 Vakuolen, welche von außen noch geschlossen sind („Furchungsvakuolen“), entstehen; sodann dringt von jeder Vakuole ein enger Kanal (der „Furchungskanal“) gegen die Oberfläche zu vor, woselbst er in eine trichterförmige Einsenkung der Oberfläche („Furchungstrichter“), die gewöhnlich zeitlich noch vor der Eröffnung der Kanäle sich vorfindet, mündet. Das Ganze erweitert sich dann zu einer „Furchungsspalte“, und zwar ebenfalls von innen nach außen. „Der Furchungsprozeß“, so resümiert KASTSCHENKO, „geht also von innen nach außen vor sich.“

Nach meinen eigenen Beobachtungen ist die Reihenfolge der Vorgänge eine etwas andere, indessen lege ich hierauf kein Gewicht und gehe auf die Sache nur deshalb näher ein, erstens weil eine vom Innern der Keimscheibe ausgehende Furchung doch eine auffallende, bei anderen Eiformen nicht vor-

kommende Erscheinung ist, und zweitens weil ich hierdurch Gelegenheit erhalte, ein eigentümliches Verhalten des Keimes zu berühren, das für den ganzen Verlauf des Furchungsprozesses von Bedeutung ist.

Ich habe die früheste Anlage der ersten Furche bei 5 Keimscheiben von *Pristiurus* aus dem Stadium von 2 und 4 Kernen und in einer Keimscheibe von *Torpedo* mit 4 Kernen gesehen und bei keiner derselben eine „Furchungsvakuole“, sondern allein den oberflächlichen „Furchungstrichter“, den ich wegen seiner Längenausdehnung lieber als „Furchungsrinne“ bezeichnen möchte, vorgefunden. Bei einigen dieser Eier breitet sich die Rinne schon über den größeren Teil der Keimscheibenoberfläche aus, bevor in der Tiefe die zugehörigen Vakuolen erscheinen.

Wie die erste, so fand ich auch die nächstfolgenden Furchen zuerst als oberflächliche Rinnen angelegt. Wenn man die Keimscheiben der Taf. I Fig. 5—7, welche 6—8 Segmente an der Oberfläche getrennt hervortreten lassen, an den Flachschnittserien in die Tiefe verfolgt, so bleiben von dem Furchennetz der Oberfläche nur eine oder wenige Hauptfurchen, offenbar die zuerst entstandenen, erhalten und erweitern sich gegen ihren Grund zu einer oder mehreren Vakuolen, während die später entstandenen Nebenschenkel dicht unter der Oberfläche verschwinden, so daß das Furchennetz gegen die Tiefe einfacher wird, aber dafür mehr in die Augen fällt.

Ich resümiere also, daß nach meinem Material die ersten Furchen bei Selachiern zuerst als Rinnen an der Oberfläche der Keimscheibe auftreten, was in Übereinstimmung mit dem Verhalten der holoblastischen Eier steht. Wenn sich die Furchenanlagen dann weiter entwickeln, so treten in der Tiefe unterhalb der oberflächlichen Rinne die Vakuolen KASTSCHENKO's in der Ein- oder Mehrzahl auf (Fig. 38 Taf. IV). Eine offene Kommunikation zwischen diesen Höhlen und der Oberfläche existiert, wie KASTSCHENKO ganz richtig angiebt, eine Zeitlang nicht, sondern bildet sich erst allmählich von der Tiefe gegen die Oberfläche zu aus (Fig. 39). Daß dem wirklich so ist, und nicht etwa ein vorhandener Spalt durch Kompression künstlich geschlossen wird, geht aus dem Verhalten der Richtungskörper hervor, welche sich in der Regel in die oberflächliche Furchungsrinne einlegen und hier liegen bleiben, bis ein von der Vakuole nach aufwärts dringender Kanal oder Spalt sich in die Rinne eröffnet, von wo ab sie dann am Grunde der Vakuole gefunden werden.

Es wäre aber irrig, wollte man, verleitet durch das Bild von Fig. 38, sich vorstellen, daß die von der Tiefe gegen die Oberfläche vordringenden Kanälchen oder Spalten die erste Scheidung der Segmente in der zugehörigen Keimscheibenschicht herbeiführen. Ganz abgesehen von den später zu beschreibenden Verdichtungszone um die Kerne, treten schon frühzeitig Vorläufer der Furchungsspalten auf in Gestalt von äußerst feinen Streifen, welche die oberflächliche Rinne gegen die Tiefe zu fortsetzen. Diese Streifen sind nur an hierfür geeigneten Serien, welche nicht zu dünn geschnitten und nicht zu stark aufgeheilt sind, deutlich zu sehen. So konnte ich schon an einer der oben erwähnten flach geschnittenen zweikernigen Keimscheiben von *Pristiurus* die erste Furche weit in die Tiefe unter die Region der Kerne als feine Linie verfolgen. Dieser Grenzstreifen der 2 ersten Segmente ist auch in der Tiefe von beträchtlicher Länge und reicht weit über die noch gemeinschaftliche Verdichtungszone der 2 Furchungskerne peripher hinaus, woraus man beiläufig ersieht, daß der Einfluß der Centrosomen sich erheblich über die verdichtete Zone ihrer Umgebung hinaus erstrecken kann. Das ist das erste, was ich von einer Furchenanlage in der Tiefe der Keimscheibe entdecken konnte.

Später wird dann dieser feine Grenzstreifen deutlicher und gewinnt das Aussehen der Dottermembran, in die er sich auch nach aufwärts fortsetzt. Das Verhalten ist dabei auf dem Vertikalschnitt folgendes (vergl. Fig. 39 Taf. IV): Die Dottermembran senkt sich von beiden Seiten her als Auskleidung der Furchungsrinne in die Tiefe, am Grunde der Rinne treten ihre beiden Blätter zu einer einzigen Scheidewand zusammen, die in die Tiefe tritt, um sich zur Auskleidung der inzwischen entstandenen Vakuolen abermals

zu spalten. Während der weiteren Entwicklung rückt dann die Spaltung der Scheidewand und Bildung eines Lumens von der Vakuole aus, und zwar diskontinuierlich, nach aufwärts vor und führt so eine vollständige Trennung der gegenüberliegenden Segmentflächen herbei, welche letztere alsdann von einer die Dotterhaut fortsetzenden Hülle überzogen sind. Aus dem Gesagten geht hervor, daß diese Umhüllung nicht etwa durch eine Einsenkung der Dotterhaut in die Tiefe entstanden ist, wie es später den Anschein hat, sondern daß sie — vielleicht mit Ausnahme der zuerst aufgetretenen Furchungsrinne — in loco als ein Produkt der oberflächlichen Schicht der Segmente sich ausgeschieden hat. Daß diese Hülle der Segmente keine selbständige Membran darstellt, sondern nur eine verdichtete Partie des unterliegenden Keimscheibengerüsts, braucht nach dem, was früher (p. 11) über die Dotterhaut mitgeteilt wurde, nicht besonders betont zu werden.

Was nun die Entstehung der eigentümlichen Furchungsvakuolen anlangt, so möchte ich diese darauf zurückführen, daß die sich abtrennenden Segmente unter dem Einflusse ihrer Sphären der Kugelgestalt zustreben. Dadurch entstehen oberhalb der Kerne an der freien Oberfläche der Keimscheibe die Furchungsrinnen und in gleicher Entfernung unterhalb der Kerne die Vakuolen als erste Erscheinungen der Zelldurchschnürung (Fig. 38), während in der dazwischen gelegenen Strecke der Teilungsebene der Zusammenhang gewahrt bleibt, gerade so, wie bei gewöhnlicher Zellteilung oder beim äqual sich furchenden holoblastischen Ei die trennende Rinne zuerst an der ganzen Peripherie der Teilungsebene auftritt. Aber diese Auffassung bedarf noch einer wesentlichen Ergänzung. Verhielt sich die Keimscheibe in Bezug auf den Zellteilungsvorgang wie ein total und äqual sich furchendes Ei, dann dürfte der Einschnitt zwischen den Segmenten sich nicht auf deren obere und untere Fläche beschränken, sondern müßte ringförmig die gesamte Außenfläche der Scheibe umgreifen. Er müßte sich also speciell auch über den seitlichen Umfang der letzteren erstrecken. Ohne Zweifel würden derartige Furchen auch an unserer Keimscheibe auftreten, wenn diese vom umgebenden Dotter völlig unabhängig wäre, wenn sie beispielsweise durch eine isolierende Flüssigkeitsschicht oder eine Membran oder vielleicht auch nur durch einen mangelnden Zusammenhang ihres Protoplasmas mit dem des Dotters von ihrer Umgebung geschieden wäre. Nun steht aber die Keimscheibe in organischem Zusammenhang mit dem übrigen Ei, insbesondere mit dem umgebenden feinkörnigen Dotter, und dieser Zusammenhang ist in ausgesprochener Weise an ihrem seitlichen Umfange vorhanden. Hier geht die Substanz der oberflächlichen Keimscheibenhälfte ganz allmählich in die Struktur des feinkörnigen Dotters über, so daß ein ähnliches Verhältnis zustande kommt, wie im inäqual sich furchenden holoblastischen Ei zwischen der animalen und vegetativen Hemisphäre. Auch die Furchungserscheinungen sind infolgedessen in dieser Region der Keimscheibe ähnliche wie dort, insofern daselbst die Abgrenzung der Segmente verspätet auftritt. Anders verhält sich aber die Verteilung der Substanzen am Keimscheibengrunde. Daselbst findet kein so allmählicher Uebergang zum Dotter statt, vielmehr lockert sich das Keimscheibenmaterial unvermittelter zu dem stark rarefizierten feinkörnigen Dotter auf, und der letztere vollends setzt sich ganz scharf gegen den unterliegenden groben Dotter ab. Bei *Torpedo* stößt sogar die tiefste Stelle der Keimscheibe fast unmittelbar an den Dottersockel an. Diese Verhältnisse sind nun von Einfluß auf die Furchung, insofern die Blastomeren am Boden der Keimscheibe unabhängiger und leichter abtrennbar vom Dotter sind als am seitlichen Umfang der Keimscheibe in den oberflächlichen Schichten. Es macht sich diese Erscheinung während der ganzen Furchungszeit geltend, was am geeigneten Ort besprochen werden soll. Sie ist aber schon bemerkbar, sobald die ersten Segmente sich abzugrenzen beginnen. Wenn nun die geteilten Furchungskerne, unter der Attraktionswirkung der Centrosomen, Kugeln verdichteter Keimscheibensubstanz um sich bilden, so dringen zwischen diese von unten her keilförmige Septa von lockerer, etwas grobkörnigerer Substanz ein. Es ist das im Grunde dieselbe Erscheinung, welche man schon vor der Kernteilung bei der Befruchtung antrifft (p. 21), wenn um die einzelnen Spermakerne Verdichtungszone

kommende Erscheinung ist, und zweitens weil ich hierdurch Gelegenheit erhalte, ein eigentümliches Verhalten des Keimes zu berühren, das für den ganzen Verlauf des Furchungsprozesses von Bedeutung ist.

Ich habe die früheste Anlage der ersten Furche bei 5 Keimscheiben von *Pristiurus* aus dem Stadium von 2 und 4 Kernen und in einer Keimscheibe von *Torpedo* mit 4 Kernen gesehen und bei keiner derselben eine „Furchungsvakuole“, sondern allein den oberflächlichen „Furchungstrichter“, den ich wegen seiner Längenausdehnung lieber als „Furchungsrinne“ bezeichnen möchte, vorgefunden. Bei einigen dieser Eier breitet sich die Rinne schon über den größeren Teil der Keimscheibenoberfläche aus, bevor in der Tiefe die zugehörigen Vakuolen erscheinen.

Wie die erste, so fand ich auch die nächstfolgenden Furchen zuerst als oberflächliche Rinnen angelegt. Wenn man die Keimscheiben der Taf. I Fig. 5—7, welche 6—8 Segmente an der Oberfläche getrennt hervortreten lassen, an den Flachschnittserien in die Tiefe verfolgt, so bleiben von dem Furchennetz der Oberfläche nur eine oder wenige Hauptfurchen, offenbar die zuerst entstandenen, erhalten und erweitern sich gegen ihren Grund zu einer oder mehreren Vakuolen, während die später entstandenen Nebenschenkel dicht unter der Oberfläche verschwinden, so daß das Furchennetz gegen die Tiefe einfacher wird, aber dafür mehr in die Augen fällt.

Ich resümiere also, daß nach meinem Material die ersten Furchen bei Selachiern zuerst als Rinnen an der Oberfläche der Keimscheibe auftreten, was in Uebereinstimmung mit dem Verhalten der holoblastischen Eier steht. Wenn sich die Furchenanlagen dann weiter entwickeln, so treten in der Tiefe unterhalb der oberflächlichen Rinne die Vakuolen KASTSCHENKO's in der Ein- oder Mehrzahl auf (Fig. 38 Taf. IV). Eine offene Kommunikation zwischen diesen Höhlen und der Oberfläche existiert, wie KASTSCHENKO ganz richtig angiebt, eine Zeitlang nicht, sondern bildet sich erst allmählich von der Tiefe gegen die Oberfläche zu aus (Fig. 39). Daß dem wirklich so ist, und nicht etwa ein vorhandener Spalt durch Kompression künstlich geschlossen wird, geht aus dem Verhalten der Richtungskörper hervor, welche sich in der Regel in die oberflächliche Furchungsrinne einlegen und hier liegen bleiben, bis ein von der Vakuole nach aufwärts dringender Kanal oder Spalt sich in die Rinne eröffnet, von wo ab sie dann am Grunde der Vakuole gefunden werden.

Es wäre aber irrig, wollte man, verleitet durch das Bild von Fig. 38, sich vorstellen, daß die von der Tiefe gegen die Oberfläche vordringenden Kanälchen oder Spalten die erste Scheidung der Segmente in der zugehörigen Keimscheibenschicht herbeiführen. Ganz abgesehen von den später zu beschreibenden Verdichtungszone um die Kerne, treten schon frühzeitig Vorläufer der Furchungsspalten auf in Gestalt von äußerst feinen Streifen, welche die oberflächliche Rinne gegen die Tiefe zu fortsetzen. Diese Streifen sind nur an hierfür geeigneten Serien, welche nicht zu dünn geschnitten und nicht zu stark aufgehellte sind, deutlich zu sehen. So konnte ich schon an einer der oben erwähnten flach geschnittenen zweikernigen Keimscheiben von *Pristiurus* die erste Furche weit in die Tiefe unter die Region der Kerne als feine Linie verfolgen. Dieser Grenzstreifen der 2 ersten Segmente ist auch in der Tiefe von beträchtlicher Länge und reicht weit über die noch gemeinschaftliche Verdichtungszone der 2 Furchungskerne peripher hinaus, woraus man beiläufig ersieht, daß der Einfluß der Centrosomen sich erheblich über die verdichtete Zone ihrer Umgebung hinaus erstrecken kann. Das ist das erste, was ich von einer Furchenanlage in der Tiefe der Keimscheibe entdecken konnte.

Später wird dann dieser feine Grenzstreifen deutlicher und gewinnt das Aussehen der Dottermembran, in die er sich auch nach aufwärts fortsetzt. Das Verhalten ist dabei auf dem Vertikalschnitt folgendes (vergl. Fig. 39 Taf. IV): Die Dottermembran senkt sich von beiden Seiten her als Auskleidung der Furchungsrinne in die Tiefe, am Grunde der Rinne treten ihre beiden Blätter zu einer einzigen Scheidewand zusammen, die in die Tiefe tritt, um sich zur Auskleidung der inzwischen entstandenen Vakuolen abermals

zu spalten. Während der weiteren Entwicklung rückt dann die Spaltung der Scheidewand und Bildung eines Lumens von der Vakuole aus, und zwar diskontinuierlich, nach aufwärts vor und führt so eine vollständige Trennung der gegenüberliegenden Segmentflächen herbei, welche letztere alsdann von einer die Dotterhaut fortsetzenden Hülle überzogen sind. Aus dem Gesagten geht hervor, daß diese Umhüllung nicht etwa durch eine Einsenkung der Dotterhaut in die Tiefe entstanden ist, wie es später den Anschein hat, sondern daß sie — vielleicht mit Ausnahme der zuerst aufgetretenen Furchungsrinne — in loco als ein Produkt der oberflächlichen Schicht der Segmente sich ausgeschieden hat. Daß diese Hülle der Segmente keine selbständige Membran darstellt, sondern nur eine verdichtete Partie des unterliegenden Keimscheibengerüstes, braucht nach dem, was früher (p. 11) über die Dotterhaut mitgeteilt wurde, nicht besonders betont zu werden.

Was nun die Entstehung der eigentümlichen Furchungsvakuolen anlangt, so möchte ich diese darauf zurückführen, daß die sich abtrennenden Segmente unter dem Einflusse ihrer Sphären der Kugelgestalt zustreben. Dadurch entstehen oberhalb der Kerne an der freien Oberfläche der Keimscheibe die Furchungsrinnen und in gleicher Entfernung unterhalb der Kerne die Vakuolen als erste Erscheinungen der Zelldurchschnürung (Fig. 38), während in der dazwischen gelegenen Strecke der Teilungsebene der Zusammenhang gewahrt bleibt, gerade so, wie bei gewöhnlicher Zellteilung oder beim äqual sich furchenden holoblastischen Ei die trennende Rinne zuerst an der ganzen Peripherie der Teilungsebene auftritt. Aber diese Auffassung bedarf noch einer wesentlichen Ergänzung. Verhielt sich die Keimscheibe in Bezug auf den Zellteilungsvorgang wie ein total und äqual sich furchendes Ei, dann dürfte der Einschnitt zwischen den Segmenten sich nicht auf deren obere und untere Fläche beschränken, sondern müßte ringförmig die gesamte Außenfläche der Scheibe umgreifen. Er müßte sich also speciell auch über den seitlichen Umfang der letzteren erstrecken. Ohne Zweifel würden derartige Furchen auch an unserer Keimscheibe auftreten, wenn diese vom umgebenden Dotter völlig unabhängig wäre, wenn sie beispielsweise durch eine isolierende Flüssigkeitsschicht oder eine Membran oder vielleicht auch nur durch einen mangelnden Zusammenhang ihres Protoplasmas mit dem des Dotters von ihrer Umgebung geschieden wäre. Nun steht aber die Keimscheibe in organischem Zusammenhang mit dem übrigen Ei, insbesondere mit dem umgebenden feinkörnigen Dotter, und dieser Zusammenhang ist in ausgesprochener Weise an ihrem seitlichen Umfange vorhanden. Hier geht die Substanz der oberflächlichen Keimscheibenhälfte ganz allmählich in die Struktur des feinkörnigen Dotters über, so daß ein ähnliches Verhältnis zustande kommt, wie im inäqual sich furchenden holoblastischen Ei zwischen der animalen und vegetativen Hemisphäre. Auch die Furchungserscheinungen sind infolgedessen in dieser Region der Keimscheibe ähnliche wie dort, insofern daselbst die Abgrenzung der Segmente verspätet auftritt. Anders verhält sich aber die Verteilung der Substanzen am Keimscheibengrunde. Daselbst findet kein so allmählicher Uebergang zum Dotter statt, vielmehr lockert sich das Keimscheibenmaterial unvermittelter zu dem stark rarefizierten feinkörnigen Dotter auf, und der letztere vollends setzt sich ganz scharf gegen den unterliegenden groben Dotter ab. Bei *Torpedo* stößt sogar die tiefste Stelle der Keimscheibe fast unmittelbar an den Dottersockel an. Diese Verhältnisse sind nun von Einfluß auf die Furchung, insofern die Blastomeren am Boden der Keimscheibe unabhängiger und leichter abtrennbar vom Dotter sind als am seitlichen Umfang der Keimscheibe in den oberflächlichen Schichten. Es macht sich diese Erscheinung während der ganzen Furchungszeit geltend, was am geeigneten Ort besprochen werden soll. Sie ist aber schon bemerkbar, sobald die ersten Segmente sich abzugrenzen beginnen. Wenn nun die geteilten Furchungskerne, unter der Attraktionswirkung der Centrosomen, Kugeln verdichteter Keimscheibensubstanz um sich bilden, so dringen zwischen diese von unten her keilförmige Septa von lockerer, etwas grobkörnigerer Substanz ein. Es ist das im Grunde dieselbe Erscheinung, welche man schon vor der Kernteilung bei der Befruchtung antrifft (p. 21), wenn um die einzelnen Spermakerne Verdichtungszone

ausbilden (Fig. 36 Taf. IV). Nur führt der Prozeß zu jener Zeit zu keiner Abtrennung von Segmenten, sondern wird mit der Ausbreitung der ersten Furchungssphären und der Verschiebung der Spermakerne gegen die Peripherie der Keimscheibe wieder rückgängig. Wenn dann im Anschluß an die Furchungsteilungen dasselbe Spiel sich wiederholt, so tritt in den hellen, lockeren Grenzstreifen zwischen den Verdichtungszone n frühzeitig eine Ablösung der Segmente auf, weil der Widerstand gegen die von den Centrosomen ausgehende Zugwirkung hier ein geringerer ist. So erklärt sich das Auftreten der Vakuolen in den tieferen Schichten der Keimscheibe gegenüber dem Randteil der oberflächlichen Schicht, und ferner erklärt sich daraus die unregelmäßige und oft sehr bedeutende Ausdehnung dieser Höhlen, die oft bis an den Boden der Keimscheibe selbst und bis an den groben Dotter heranreichen. Das letztere findet namentlich bei *Torpedo* statt, wo der Keimboden noch günstiger hierfür gebaut ist als bei *Pristiurus*. Da diese Substanz verschieden weit zwischen den Segmenten gegen die Oberfläche sich vorschiebt, so treten auch die Vakuolen in verschiedener Tiefe auf, doch sind die meisten und weitesten von ihnen in der unteren Hälfte der Keimscheibe vorhanden. Außerdem findet man in der tiefen Schicht des Keimes oft, besonders bei *Torpedo*, Hohlräume, die nicht den Segmenten entlang verlaufen. Manchmal läßt sich zeigen, daß sie durch Merocytenkerne veranlaßt sind, häufig aber läßt sich eine direkte Beziehung zu Kernen nicht erkennen. Es ist möglich, daß solche Lücken Kunstprodukte sind, wie auch die größeren Furchungsvakuolen wohl durch Schrumpfung der Umgebung erweitert sein mögen. Aber die Ursache für den Vorgang liegt in der Struktur der umgebenden Substanz begründet, sonst müßten Vakuolen auch in der oberflächlichen Schicht der Keimscheibe auftreten.

Was ich hier zeigen wollte, ist, daß die Entstehungsweise der Furchen im meroblastischen Selachierei sich von dem entsprechenden Vorgang im holoblastischen Ei ableiten läßt, wenn man auf die Struktureigentümlichkeiten der Keimscheibe und des umgebenden Dotters Rücksicht nimmt.

b) Reihenfolge, Richtung und Lage der ersten Furchen.

Nachdem das Auftreten der ersten Furchen im Stadium von 2 Furchungsspindeln und von 4 ruhenden Furchungskernen bereits beschrieben worden ist, sind noch die Beobachtungen aus dem Stadium von 8 Furchungskernen nachzutragen.

Unter 11 Keimscheiben von *Torpedo* aus dem letzteren Stadium zeigen zwei, die von demselben Muttertiere abstammen, auf den Schnitten noch keine Furche. Es können also hier, wenn überhaupt Furchen,

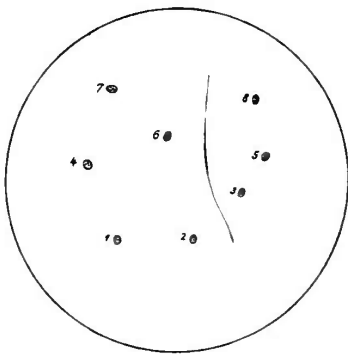


Fig. 7. Keimscheibe von *Torpedo* aus dem Stadium von 8 Furchungskernen (entspricht dem Oberflächenbild von Taf. I Fig. 2). Die Furchungskerne auf die Oberfläche projiziert.

dann nur ganz oberflächliche Rinnen angelegt gewesen sein, die sich bei der Konservierung verwischt haben. Bei den meisten übrigen Eiern, selbst denen mit 8 mitotischen Kernen, sind nur 1–2 Furchen oder eine Hauptfurche mit ein paar kurzen Nebenschenkeln vorhanden. So besitzt die Keimscheibe von Taf. I Fig. 2 eine einzige, etwas gebogene, noch nicht bis zum Rande durchschneidende Furche, deren weitester, mittlerer Abschnitt sich jedoch noch nicht in die unterliegende Vakuole eröffnet hat (Fig. 38 Taf. IV). Aus den Schnitten ergibt sich, wie die bestehende Textfigur 7 zeigt, daß auf der einen Seite der Furche 3, auf der anderen 5 Furchungskerne liegen, daß also eine „erste“ Furche vorhanden ist, welche weder der ersten, noch der zweiten der übrigen Eier zu vergleichen ist. Würde der untere Schenkel der gebogenen Furche zwischen die Kerne 1 und 2 einlenken, so könnte die Furche der ersten Kernteilung entsprechen. Es ist deshalb möglich, daß in unserer Keim-

scheibe der obere Schenkel als echte erste Furche sich angelegt hat, aber unvollständig geblieben ist, während der untere Schenkel eine Nebenfurche darstellt, die aus der dritten Kernteilung hervorgegangen ist. Es sind natürlich noch andere Möglichkeiten gegeben, die aber alle auf eine mindestens ebenso starke Abweichung von der normalen Reihenfolge der Furchen hinauslaufen.

Wenn schon die zuerst auftretende Furche mancherlei Abweichung von der Norm zeigt, so ist es klar, daß nach der ersten eine reguläre zweite Furche noch weniger häufig beobachtet wird. Doch kommen auch solche Fälle vor, wie die Kreuzfurche der Fig. 3 Taf. I von *Torpedo* zeigt. Es wird hier die Keimscheibenoberfläche durch eine vollständige und eine sie rechtwinklig schneidende unvollständige Furche in 4 fast gleich große Segmente zerlegt, deren jedes 2 Ruhekerne enthält. Die Kernpaare eines jeden Segmentes sind, wie aus ihrer benachbarten Stellung hervorgeht, Schwesterkerne, welche aus der dritten Kernteilung entstanden sind. Es entsprechen somit die beiden Furchen einer regulären ersten und zweiten. Die längere Furche eröffnet sich an ihrem oberen Ende und in ihrer Mitte in je eine große Vakuole, die basal konfluieren und bis zum Keimscheibenboden reichen. Sie ist offenbar die zuerst entstandene und entspricht wahrscheinlich der ersten Kernteilung. Die der zweiten Teilung zugehörige, kürzere Furche ist seichter und besitzt in der Tiefe, abgesehen von der Kreuzungsstelle, noch keine Vakuole. Eine jüngere Phase der gleichen Kreuzfurche wurde p. 39 für *Pristiurus* geschildert. Bei dieser war es ebenfalls möglich, aus der Stellung der 4 Kerne die beiden Furchen als reguläre erste und zweite zu erkennen. Eine ebenso regelmäßige Kreuzfurche mit zwei gleich langen Schenkeln hat BALFOUR für *Pristiurus* (?), allerdings ohne Berücksichtigung der Kerne, beschrieben. Ebenso bildet GERBE (72, Taf. XX Fig. 1) für *Raja* zwei sich rechtwinklig schneidende und dabei regelmäßig gebrochene erste Furchen ab. Ich erinnere mich, an einer frischen Keimscheibe von *Raja* ein ganz ähnliches Furchenbild gesehen zu haben. Oefters fand ich bei Selachiern eine Y- oder T-Furche, wie eine solche in stark exzentrischer Stellung in Fig. 33 Taf. IV wiedergegeben ist. Der querstehende Hauptschenkel stellt hier offenbar eine erste Furche vor, da er 4 Asteren von 4 Dyasteren scheidet; ob der senkrechte Nebenschenkel einer zweiten oder dritten Furche entspricht, läßt sich wegen dessen Kürze nicht entscheiden. Die Hauptfurche setzt sich in zwei Vakuolen fort, die hier ausnahmsweise schon bis in die Höhe der Kerne sich eröffnet haben. In einem anderen Ei des Achtkernstadiums fand sich nahe an den beiden Enden einer langen regulären ersten Furche je ein kurzer Nebenschenkel, so daß die Keimscheibe in 2 kleine Segmente mit je 1 Kern und 2 große mit je 3 Kernen zerlegt war. Aus der Kernstellung geht hervor, daß hier nach der ersten Furche nicht die zweite, sondern die dritte aufgetreten ist. In einem weiteren Falle traf ich eine Hauptfurche mit drei Nebenschenkeln, wodurch die Keimscheibenoberfläche in 5 Stücke getrennt war. Doch wird mit der Zunahme der Furchen jetzt die Unterscheidung zwischen Haupt- und Nebenschenkeln schwierig. Die am stärksten durchfurchte Keimscheibe unseres Stadiums von *Torpedo* stellt Fig. 4 Taf. I dar: obwohl die 8 Kerne noch im Ruhezustande sich befinden, sind doch schon 7 Segmente an der Oberfläche zu sehen, durch mehr oder weniger radiär gestellte Furchen getrennt.

Die wenigen Squalidenkeimscheiben, die ich aus diesem Stadium genauer untersucht habe, sind auf Taf. I Fig. 5—7 abgebildet. Sie sind sämtlich zur Eischale orientiert, und entspricht der nach abwärts gewendete Umfang der Figuren dem breiten Ende der Schale, also dem Embryonalrande der Keimscheibe. In Fig. 5 (*Pristiurus* mit 8 Ruhekerne) zerlegt das exzentrische Furchennetz die Keimscheibe in 6—7 unvollständig getrennte Stücke, die noch sämtlich mit dem Rande in Verbindung stehen, wie in Fig. 4. Die Schnitte zeigen, daß nur eine der Furchen an beschränkter Stelle in eine Vakuole eröffnet ist. In der Keimscheibe der Fig. 6 (*Pristiurus* mit 8 Ruhekerne) läßt sich allein die quer verlaufende Hauptfurche über die anderen hinaus gegen die Tiefe zu verfolgen und eröffnet sich hier in einige kleine Vakuolen; die

übrigen Furchen sind oberflächliche, offenbar später entstandene Nebenschenkel und trennen 7 Stücke der Keimscheibe ab, von denen das untere, große 2 Kerne führt. Es sind also hier beinahe sämtliche Segmente an der Oberfläche abgegrenzt. Eines derselben, in der Mitte gelegen, ist an der Oberfläche allseitig umfurcht. In Fig. 7 (*Scyllium canic.* mit 8 Spindeln) sind schon an der Oberfläche sämtliche 8 Segmente, und zwar die meisten total voneinander geschieden. Nach der Ausbildung der Furchen zu schließen, ist der Querzug, welcher das mittlere Segment von unten umgreift, die erste Furche, und folgt dann der in sie unten einmündende vertikale Schenkel.

Die mitgeteilten Befunde im Zusammenhalt mit denen der zwei vorigen Stadien ergeben über das Auftreten der ersten Furchen folgendes: Schon das zuerst erscheinende oberflächliche Furchennetz (die Furchenrinnen) kommt bei Selachiern verspätet zum Vorschein, und zwar, soweit mein Untersuchungsmaterial ein Urteil zuläßt, bei *Torpedo* in höherem Grade als bei *Pristiurus* und *Scyllium*. Die Verspätung schwankt individuell, namentlich stark bei *Torpedo*. Diese Abweichung von dem ursprünglichen Verhalten dürfte in einem Mißverhältnis zwischen der Masse des Deutoplasmas und der Menge des Protoplasmas innerhalb der anfänglich sehr voluminösen Segmente zu suchen sein. Die Verspätung im Auftreten der ersten Furchen hat eine weitere Störung im Gefolge. Es wird die Pause, die sonst zwischen dem Erscheinen derselben gelegen ist, verkürzt oder fällt ganz weg, so daß mehrere Furchen gleichzeitig erscheinen, eine Thatsache, die zuerst von KASTSCHENKO erwähnt worden ist. Ja es kann sogar, wie ich gezeigt habe, eine Furche, welche der zweiten resp. dritten Kernteilung entspricht, vor der ersten resp. zweiten Furche erscheinen. Es liegt auf der Hand, daß diese Störungen in der Reihenfolge der auftretenden Furchen um so beträchtlicher sein werden, je mehr sich das Erscheinen der Furchen überhaupt hinauszieht. Tritt in einer Keimscheibe mit 2 Furchungsspindeln eine Furche auf, so muß dies stets eine echte „erste“ Furche sein; erscheint sie erst im Stadium von 4 Kernen, so kann sie auch der „zweiten“ Furche anderer Eier homolog sein oder einer Kombination der ersten und der zweiten; und tritt sie vollends erst im Stadium von 8 Kernen auf, so wird die Zahl der gegebenen Möglichkeiten noch größer. Bei genauer Berücksichtigung der jeweiligen Zahl und Stellung der Kerne ergab sich nun, daß trotzdem das Auftreten der ersten Furchen keineswegs bis zur völligen Regellosigkeit gestört ist. Wenn KASTSCHENKO behauptet, daß „man nur in seltenen Fällen das ursprüngliche Erscheinen einer Segmentationsfurche bemerkt“, so geht er zu weit. Er selbst hat einmal eine erste Furche gesehen, ebenso SAMASSA und, wie es scheint, auch SCHULTZ. Ich selbst muß nach meinem reicheren Material sagen, daß das Erscheinen einer ersten Furche sogar die Regel bildet, selbstverständlich einer Furche, die nicht bis zum Rande der Keimscheibe durchschneidet. Die Stellung der Kerne, welche KASTSCHENKO nicht mitberücksichtigt hat, ergibt allerdings, daß die zuerst erscheinende Furche in einem Teil der Fälle nicht der ersten Furche holoblastischer Eier homolog ist. — Ferner kann auf eine reguläre erste Furche eine reguläre zweite folgen, ein Fall, der natürlich schon etwas seltener sein wird. Aber es sind jetzt schon eine Anzahl Keimscheiben mit den zwei ersten Furchen bekannt. Wenn sich auch aus den betreffenden Bildern von GERBE und BALFOUR nicht entnehmen läßt, ob die 2 Furchen zeitlich nacheinander aufgetreten sind, so konnte dies doch in einigen von mir beobachteten Fällen aus der sehr verschiedenen Länge und Tiefe der Furchen ersehen werden. Von einer dritten, der Aequatorialfurche des *Amphioxus* vergleichbaren Furche ist dagegen bei Selachiern keine Rede. In der Mehrzahl der Fälle erscheinen schon an Stelle der zweiten und ebenso an Stelle der dritten Furche Nebenschenkel der ersten, die sich zum Teil wiederum gabeln.



Da, wo sie in die Hauptfurche einmünden, findet meist eine Erweiterung statt, aber, wie Fig. 5 Taf. I zeigt, können einzelne Furchen auch selbständig entstehen.

Was die Lage des ersten Furchennetzes anlangt, so tritt dasselbe je nach der Lage des ersten Furchungskernes central oder exzentrisch an der Keimscheibenoberfläche auf. Ob im letzteren Falle eine Beziehung zwischen der Lage des ersten Furchennetzes und der Stelle des späteren Embryonalrandes existiert, ließe sich an einem ausgedehnten Untersuchungsmaterial von *Pristiurus* wohl feststellen. Meine diesbezüglichen Beobachtungen sollen weiter unten mitgeteilt werden.

Ihrer Richtung nach sind die ersten Furchen als meridionale aufzufassen, resp. von solchen abzuleiten. Da, wo die meridionale Richtung ziemlich rein zu Tage tritt, wie in Fig. 4 Taf. I, wird die Keimscheibe in eine Anzahl im Kranze stehender keilförmiger Stücke zerlegt, deren Spitzen gegen die Mitte der Keimscheibe gerichtet sind, während die Basen mit dem Dotter zusammenhängen. In der Regel zeigt aber schon das Furchennetz, welches durch die drei ersten Teilungen bedingt ist, Abweichungen von der meridionalen Anordnung, indem eine verschiedene Zahl von Furchen auch mehr oder weniger parallel zu einander verlaufen können (vergl. Fig. 5 und 6 Taf. I). Es herrscht eben hier eine ziemlich weitgehende individuelle Variabilität. An gut durchfurchten Keimscheiben findet man schon im vorliegenden Stadium ein oder selbst mehr als ein central gelegenes Segment an der Oberfläche allseitig abgegrenzt. In Fig. 6 Taf. I ist eine solche Furchungskugel vorhanden, ebenso in Fig. 7, wo außerdem noch eine zweite in Abtrennung begriffen ist. Eine weitere Abweichung von dem meridionalen Verlauf der Furchen zeigt sich darin, daß manche derselben nicht senkrecht zur Keimscheibenoberfläche, sondern schräg zu ihr in die Tiefe sich senken. Eine der äquatorialen Teilung entsprechende horizontale Spaltung habe ich jedoch bis zum Stadium von 8 Kernen nicht gesehen, wie auch bis dahin keine der Furchungsspindeln eine senkrechte Stellung einnahm. Es existiert im Stadium von 8 Furchungskernen nur eine einzige Schicht von Blastomeren, die gegen die Tiefe noch mit dem feinen Dotter zusammenhängen. Indessen habe ich doch an dem reichen Material von *Torpedo* 1—2 Kerne in einigen Keimscheiben in sehr tiefer Lage vorgefunden, wohin sie infolge wiederholter schräger Teilungsrichtung gelangt sein müssen. Es ist sehr möglich, daß die zugehörigen Segmente, die sich aber erst in einem späteren Stadium abgrenzen werden, die Oberfläche nicht mehr erreichen.

### c) Die Merocytenfurchen.

Der organische Zusammenhang zwischen der Keimscheibe und dem Dotter zeigt sich auch darin, daß die Abgrenzung der Blastomeren längere Zeit hindurch sich nur auf die Ebene der vorausgegangenen Kernteilung beschränkt. Es grenzen sich die Segmente nur gegeneinander nicht aber gegen den umgebenden Dotter ab, gleichsam als sei dieser bestimmt, durch ein peripheres Fortschreiten der Furchen die Segmente zu vervollständigen, wie die vegetative Hemisphäre im inäqual sich furchenden Ei dies für die ersten Blastomeren thut. Eine leichte rinnenförmige Einsenkung der Oberfläche zwischen dem schwach vorgewölbten Keimwall und der im intakten Zustand wohl ebenfalls ein wenig gewölbten Keimscheibenoberfläche (Taf. V Fig. 46, Taf. IV Fig. 38 rechts, die übrigens oft infolge Abflachung des Keimes bei der Konservierung besonders bei *Torpedo* ganz verstreicht (z. B. Taf. IV Fig. 35, 37 und 39) giebt nur eine

äußerliche Grenze an<sup>1)</sup>. Eine wirkliche Scheidung der peripheren Segmente von Dotter, eine „Abfurchung“ derselben, vollzieht sich erst in späterer Furchungszeit auf ganz allmähliche Weise.

Von diesem Verhalten zeigt sich nun eine beachtenswerte Ausnahme gerade während der Bildung der ersten Furchen, insofern an dem Rande der Keimscheibe bei *Torpedo* sowie bei *Pristiurus* und *Scyllium* eine Anzahl kleiner oberflächlicher Furchungskugeln auftritt (Taf. I Fig. 2, 3, 5—7). Die Zahl und Verteilung derselben ist weitgehenden individuellen Schwankungen unterworfen. An manchen Keimscheiben scheinen sie gänzlich zu fehlen. An den übrigen treten sie in sehr verschiedener Zahl und zwar an beliebigen Stellen des Randes entweder einzeln oder häufig auch in Gruppen auf. Ausnahmsweise können sie fast die ganze Peripherie der Keimscheibe umsäumen, wie in Fig. 7 Taf. I, wo durch sie die echten Furchungssegmente an der Oberfläche peripher fast vollständig abgegrenzt erscheinen; stellenweise bilden sie hier sogar zwei Reihen. Wenn die Zahl der kleinen Randkugeln einigermaßen beträchtlich ist, so kommt ein sehr sonderbares, inäquales Furchungsbild zur Erscheinung, welches sich gerade umgekehrt verhält wie sonst: in der Mitte liegen die großen, in der Peripherie die kleinen Kugeln. Man könnte dasselbe geradezu als paradoxes Furchungsbild bezeichnen wie ich früher vorgeschlagen habe [89]. Die meisten, aber keineswegs sämtliche, der kleinen Randkugeln sind nur an ihrem der Keimscheibe zugewendeten Umfang abgegrenzt und hängen peripher mit dem Dotter zusammen, wie die echten Furchungssegmente dies auch thun. Noch ausgesprochener ist diese Verbindung in der Tiefe, so daß man sie auf dem Vertikalschnitt nur ausnahmsweise allseitig abgegrenzt findet, wie z. B. in Fig. 38 Taf. IV. Daß eine solche vollständige Ablösung überhaupt vorkommt, im Gegensatz zu den gleichalterigen Furchungssegmenten, erklärt sich aus der geringen Größe unserer Gebilde.

Im Inneren der kleinen Randkugeln findet sich meist ein (ausnahmsweise auch mehrere) Merocytenkern, wie die aus 4 Horizontalschnitten kombinierte Fig. 32 Taf. IV demonstriert. Es kann daher nicht zweifelhaft sein, daß die Kugeln durch eine um die Merocytenkerne stattfindende Abfurchung ins Leben gerufen werden. Man darf sie daher als Merocytensegmente den echten Furchungssegmenten gegenüberstellen.

Es liegt auf der Hand, daß sich an diesem Furchungsvorgange an erster Stelle, wenn auch keineswegs ausschließlich, diejenigen oberflächlichen Merocytenkerne beteiligen werden, die noch innerhalb der Keimscheibe zurückgeblieben sind. Auf diese Weise können einzelne solcher Kerne durch einfache Abspaltung ihrer umgebenden Substanz aus dem Bereiche der Furchungssegmente herausgelangen, ohne dabei eine Ortsveränderung, eine Wanderung (vergl. p. 41) auszuführen (Fig. 38 Taf. IV). Es spielt dieser Vorgang zwar gegenüber der geschilderten Auswanderung eine untergeordnete Rolle, aber es trägt eine solche Substanzabbröckelung, wenn auch in geringem Grade, doch zur Verringerung des Keimscheibenumfangs während der Furchung bei.

Wenn die Umgrenzung der Kugeln eine sehr oberflächliche ist, so bedarf es an Horizontalschnitten öfters einer genauen Untersuchung, um die Zugehörigkeit des tiefer gelegenen Kernes auf den folgenden Schnitten festzustellen. Trotzdem ist es mir wiederholt begegnet, daß ich einen solchen Kern überhaupt nicht gefunden habe. Vielleicht war derselbe noch nachträglich aus der mit der Umgebung verbundenen Kugel verdrängt worden, da man doch nicht annehmen kann, daß er in der kurzen Zeit, die seit der Entstehung der letzteren verflissen ist, spurlos zu Grunde gegangen sei. Möglich wäre es auch, daß sich einzelne Kugeln ohne Beteiligung eines Kernes von abgesprengten Centrosomen aus gebildet haben könnten.

<sup>1)</sup> SOBOTTA (97), der auf diese Einsenkung Gewicht zu legen scheint, bezeichnet sie als „Grenzfurche“.

Die Merocytensegmente kommen ausschließlich in der oberflächlichsten Keimschicht vor und treten hier gleichzeitig mit der ersten Abgrenzung der Furchungssegmente auf. Offenbar begünstigt der letztere Vorgang ihre Entstehung. In der Keimscheibe erscheinen Furchen zuerst da, wo die Territorien benachbarter Furchungskerne aneinander stoßen, während sie dort lange Zeit ausbleiben, wo dies nicht der Fall ist (Grenze gegen den Dotter). In Uebereinstimmung damit zeigt sich nun, daß auch da, wo die Einflußsphären von Furchungs- und Merocytenkernen aufeinander treffen, eine Zellabgrenzung frühzeitig zustande kommen kann. Die Scheidung erfolgt aber nicht, wie dort, im Anschluß an eine Kernteilung, also zwischen Schwestersegmenten sondern zwischen zufällig benachbarten Zellen, deren Kerne ganz verschiedener Herkunft sind.

Bei der großen Mehrzahl der Merocytenkugeln geht die ohnedies unvollständige Zellabgrenzung alsbald wieder verloren; ganz vereinzelt aber, wahrscheinlich die von vornherein vollständig abgegrenzten (z. B. Fig. 38 Taf. IV), bleiben als solche erhalten und werden sich dann, solange ihr Kern normal bleibt, von den kleiner gewordenen Blastomeren der Keimscheibe nicht mehr unterscheiden lassen.

Was die Litteratur über den Gegenstand anlangt, so hat schon KASTSCHENKO (88b) vor mir (89) „kurze, halbkreisförmige, nach außen konkave Furchen“, welche periphere Partien der Keimscheibe centralwärts abgrenzen, erwähnt und auch bemerkt, daß diese Partien gewöhnlich Kerne enthalten. Was für Kerne dies sind, sagt er nicht; er hat offenbar nicht erkannt, daß eine Zellabgrenzung um Merocytenkerne vorliegt. SOBOTTA glaubt, daß ich im Anschluß an diese, wie er sagt, „seltsame Angabe von KASTSCHENKO“ zu meinen früher schon (89) über den Gegenstand gemachten Mitteilungen gelangt sei. Das ist nicht der Fall, denn auch ich hatte mit K.'s Beschreibung anfänglich nichts anzufangen gewußt und sie nicht weiter beachtet, bis ich, und zwar zuerst am frischen Material, die Merocytenkugeln gefunden habe. Die letzteren hat SOBOTTA bisher wohl kaum gesehen, denn er „kann den Verdacht nicht unterdrücken, daß es sich bei dieser Angabe um eine Verwechslung unabgegrenzter Furchungszellen handelt“. Wie man angesichts meiner früher gegebenen Abbildung (l. c. Fig. 5, wiedergegeben in Taf. IV Fig. 32 dieser Arbeit), die für jeden Kenner der Selachierfurchung ein ganz unzweideutiges Stadium von 8 Furchungssegmenten repräsentiert, in den kleinen Randkugeln „unabgegrenzte Furchungszellen“ vermuten kann, verstehe ich nicht ganz.

### 7. Stadium von 16 Furchungskernen.

Die Furchungskerne. Von *Torpedo ocell.* wurde aus diesem Stadium eine größere Anzahl von Eiern untersucht, die von 5 Muttertieren abstammen und mit einer einzigen Ausnahme alle Furchungskerne im Zustand voller Ruhe zeigen. Dann folgen in der Entwicklung 2 Keimscheiben von *Pristiurus* mit 16 Furchungsspindeln und eine von *Scyllium canic.* aus derselben Teilungsphase, jedoch mit einigen noch in der Knäuelphase befindlichen, tief gelegenen Furchungskernen. Den Schluß macht eine Keimscheibe von *Torpedo* mit 16 Dyasteren resp. Dispiremen. Es geht aus dieser Uebersicht hervor, daß die Teilungen der Furchungskerne noch jetzt synchron verlaufen.

Die Merocytenkerne. Was die Verteilung und Zahl dieser Kerne anlangt, so ist es mir bei *Pristiurus*, wo infolge der Größe des Keimes und der Kleinheit der jungen Merocytenkerne die gruppenweise Abgrenzung der letzteren erleichtert ist, wiederholt gelungen, nicht nur Gruppen von 8, sondern auch 16 Kernen nachzuweisen. Im letzteren Falle ist man sicher, die sämtlichen Abkömmlinge eines

Spermakernes in der fünften Generation vor sich zu haben. Das Auftreten so ausgedehnter Kerngruppen weist darauf hin, daß die Merocytenkerne, wenn sie einmal in den Dotter gelangt sind, nicht beliebig frei in dieser Substanz herumwandern. Zum mindesten ein Teil von ihnen führt sicher keine weiteren Ortsveränderungen aus als die im Anschluß an die Mitose erfolgenden. Bei Squaliden habe ich solche Kernverschiebungen nachträglich aus dem Verhalten des umgebenden Hofes ersehen können. Derselbe verzweigt sich nämlich oft entsprechend den Einzelkernen in knospenartige Ausbuchtungen.

In sämtlichen Eiern mit ruhenden Furchungskernen befinden sich die Merocytenkerne ebenfalls in der Ruhephase; einige lassen Anzeichen einer eben abgelaufenen Mitose erkennen. In den 3 etwas älteren Squalideneiern sind nicht alle Merocytenkerne mehr in der Ruhe, sondern eine Mehrzahl, namentlich die tief gelegenen, bereits im Knäuel. Ob die vorliegende fünfte Teilung noch von sämtlichen Merocytenkernen mitgemacht wird, kann aber durch solche Eier, deren Furchungskerne sich in den Prophasen der Mitose befinden, nicht entschieden werden. Doch ist das ältere *Torpedo*-Ei mit 16 Furchungsdyastreren hierfür gut geeignet. Hier zeigt sich nun gegenüber dem Stadium von 8 Segmenten, daß  $\frac{1}{6}$  der Merocytenkerne sich in der Ruhe befindet, ohne Anzeichen einer bevorstehenden Teilung aufzuweisen. Daß sich diese Kerne noch an der schon vorgeschrittenen Mitose beteiligen werden, ist fraglich; jedenfalls sind sie in stärkerem Rückstande, als dies in entsprechenden Phasen früherer Mitosen der Fall ist. Aber zum mindesten kann man behaupten, daß die Mehrzahl der Merocytenkerne mit den Furchungskernen auch noch eine fünfte Teilung durchlaufen kann.

Segmente und Furchen. Vom vorliegenden Stadium ab zeigt das oberflächliche Furchenbild des Selachiereies ein sehr charakteristisches Aussehen. Es ist im Centrum der Keimscheibe eine Anzahl von kleineren Blastomeren vorhanden, die an der Oberfläche allseitig abgegrenzt sind. Gegen die Tiefe zu hängen sie dagegen vorerst noch ununterbrochen mit der übrigen Substanz der Keimscheibe und dadurch auch mit dem Dotter zusammen. Peripher sind diese Blastomeren von einer einfachen Reihe größerer Segmente umschlossen, die auch an der Oberfläche noch vollständig mit dem Dotter<sup>1)</sup> und häufig auch unter sich mehr oder weniger im Zusammenhang stehen. Ich werde diese zweierlei Blastomeren von jetzt ab als „centrale“ und „periphere“ unterscheiden. Schon im Stadium von 8 Segmenten (Fig. 6 und 7 Taf. I) haben wir 1—2 centrale Segmente angetroffen, in der Abbildung des vorliegenden Stadiums, Fig. 8, sind ihrer 4 vorhanden. Ein Blick auf die Oberflächenbilder der folgenden Stadien (Fig. 9—11)<sup>2)</sup> lehrt, daß ihre Zahl rasch zunimmt und diejenige der peripheren Segmente alsbald überholt, wobei der Größenunterschied zwischen ihnen und den letzteren abnimmt. Diese Entwicklung des Furchenbildes ist nicht darauf zurückzuführen, daß etwa die centralen Segmente sich entsprechend ihrer Zahlzunahme lebhafter teilen als die peripheren. Wie wir sehen werden, teilen sich vielmehr alle Segmente der Keimscheibe lange Zeit hindurch — bis fast zum Auftreten der Keimhöhle — nahezu gleichmäßig. Es kommt die relativ stärkere Vermehrung der centralen Blastomeren nur auf Kosten der peripheren zustande, dadurch, daß die centralen Hälften der letzteren sich mit der fortschreitenden Furchung von den peripheren Hälften abgrenzen und somit zu centralen werden. Demgemäß rückt auch der ring-

1) Mit Ausnahme der Stellen, wo eine Merocytenfurchung statthat.

2) Die Abgrenzung der peripheren Segmente in Fig. 11 tritt infolge der Behandlung zu scharf hervor, in Wirklichkeit sind in diesem Stadium nur vereinzelte Blastomeren vom Dotter abgetrennt.

förmige, irreguläre Furchenkomplex, welcher die beiderlei Segmente scheidet, allmählich immer weiter gegen die Peripherie vor.

Zwischen dem Centrum und der Peripherie in der Selachierkeimscheibe besteht nur ein geringfügiger Strukturunterschied, und kann es daher nicht wunder nehmen, daß auch die Volumsdifferenz zwischen den centralen und peripheren Segmenten keine sehr bedeutende oder immer streng durchgeführte ist. In letzterer Hinsicht liefert fast jede Keimscheibe (vergl. Fig. 8—11 Taf. I) Beispiele dafür, daß einzelne centrale Segmente das Durchschnittsmaß der peripheren erreichen oder daß umgekehrt einzelne periphere über dasjenige der centralen nicht wesentlich hinausgehen. Und vollends in späterer Zeit gleicht sich mit fortschreitender Verkleinerung aller Zellen der Unterschied noch mehr aus.

Um zur Beschreibung unseres Stadiums zurückzukehren, so zeigt hier das Furchenbild vielfache Variationen. Vor allem schwankt schon die Zahl der an der Oberfläche sichtbaren Segmente. Bei *Torpedo* betrug sie nur ausnahmsweise 16, meist 11—14, hier und da noch weniger. Die Ursache für diese Erscheinung ist eine doppelte: Erstens das verspätete Auftreten der Furchen, das auch jetzt noch, wenn auch in weit geringerem Grade als früher, sich bemerkbar macht. Und zweitens finden sich bei *Torpedo* in der Mehrzahl der Keimscheiben schon jetzt einige tief gelegene Kerne, welche an der Oberfläche keine Segmente entstehen lassen.

Der Zahl nach verhalten sich bei *Torpedo* die peripheren Segmente zu den centralen im Oberflächenbilde meist ungefähr wie 3 : 1. Als extreme Fälle finde ich ein Verhältnis von 9 : 7 und 9 : 2.

Gegen die Tiefe zu wird das Furchennetz zunehmend einfacher, es verschwindet eine Anzahl von Furchen, offenbar die später entstandenen, während die übrig bleibenden, wie früher, gegen den Grund der Keimscheibe sich erweitern. An Horizontalschnittserien kann man daher noch jetzt die typischen ersten Furchungsbilder der früheren Stadien in der Tiefe wiederfinden. An den Vertikalschnittserien von *Torpedo* (Fig. 39 Taf. IV) zeigt sich, daß der Keim noch einschichtig ist. Denn auch da, wo sich tiefe Furchungskerne finden, sind in der Regel die zugehörigen Segmente nach aufwärts zu noch nicht durch eine horizontale oder schräge Furche abgegrenzt.

An den 3 Squalidenkeimscheiben dieses Stadiums hingegen sind sämtliche Segmente durch Furchen voneinander geschieden, zugleich liegen bei den 2 *Pristiurus*-Keimen sämtliche Kerne in nahezu der gleichen Horizontalebene (vergl. Fig. 34 Taf. IV), so daß alle 16 Segmente an der Oberfläche sich ausbreiten. Das Verhältnis der peripheren zu den centralen Segmenten beträgt in Fig. 34 12 : 4, im zweiten Ei von *Pristiurus* 11 : 5. Eine Keimscheibe von *Scyllium canic.* zeigt auffallenderweise ca. 4 tief gelegene Kerne<sup>1)</sup>, deren Segmente sich gegen die oberflächlichen unter Auftreten einer kleinen Furchungshöhle schon abgegrenzt haben. Dies Verhalten gleicht schon dem des nächsten Stadiums. Da hier zugleich eine größere Zahl tiefer Merocytenkerne sich findet, wird die Unterscheidung der letzteren von tiefen Furchungskernen einigemal unsicher, und ließ sich daher die Gesamtzahl der Furchungskerne nur auf 14—17 bestimmen.

Aus der Richtung der Spindeln in den 3 Squalideneiern läßt sich der weitere Gang der Furchung absehen. Es fällt hier auf, daß eine beträchtliche Zahl der Teilungsfiguren,  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$  aller vorhandenen, sich senkrecht oder sehr steil eingestellt haben, so daß eine Horizontalteilung für das folgende Stadium auftreten muß; und zwar sind es vorwiegend die kleineren, centralen Segmente, welche hiervon betroffen werden. Das letztere ist natürlich, denn es sind dies diejenigen Blastomeren, deren vertikaler Durchmesser den horizontalen beträchtlich übertrifft. Sie teilen sich daher nach dem bekannten HERTWIG'schen Gesetz in einer zu ihrem längsten Durchmesser senkrechten

1) SAMASSA (95, p. 148) beschreibt eine Keimscheibe unseres Stadiums von *Scyllium canic.* mit 14 oberflächlichen Segmenten und zweien, die nur mit der Kante die Oberfläche erreichen.

Ebene, also horizontal. In den peripheren Segmenten stehen infolge ihrer flacheren Form die Teilungsachsen vorwiegend horizontal, die einen mehr tangential, die anderen mehr radiär zum Rande der Keimscheibe. Im ersteren Falle (z. B. rechts in Fig. 34) werden wieder 2 periphere Segmente entstehen, im letzteren Falle (z. B. oben in Fig. 34) wird das Randsegment in ein peripheres und ein centrales zerfallen.

In der einzigen Keimscheibe von *Torpedo*, in der ich mitotische Kerne fand, trat der Unterschied in der Richtung der Teilungsachse zwischen den centralen und peripheren Segmenten noch schärfer zu Tage. Von den 5 centralen Segmenten zeigten 3 eine vertikale, 2 eine im Winkel von  $45^{\circ}$  geneigte Teilungsrichtung, während von 9 peripheren Segmenten nur ein einziges eine Neigung von ca.  $45^{\circ}$ , die übrigen eine geringere Neigung oder horizontale Stellung einhielten. Auch die 2 tief gelegenen Dyasteren besaßen hier eine horizontale Teilungsrichtung.

### 8. Stadium von 32 Furchungskernen.

Das Stadium von 16 Furchungskernen ist das letzte, in welchem die vorhandenen Furchungssegmente noch in einer Ebene liegen und daher vollzählig an der Oberfläche erscheinen können. Beim Uebergang zu 32 Segmenten findet stets eine Horizontalspaltung<sup>1)</sup> einer Anzahl von Furchungszellen statt, entsprechend den mitgeteilten Befunden über die Einstellung der Mitose bei der fünften Teilung. Wir sehen dementsprechend jetzt an der Oberfläche der Keimscheibe die Zahl der Segmente merklich hinter der wirklich vorhandenen zurückstehen; so sind z. B. von den 32 Segmenten in Fig. 9 Taf. I nur 24, und in einer Keimscheibe von *Pristiurus* nur 19 Stück an der Oberfläche sichtbar. Das Oberflächenbild dieses Stadiums ist ferner dadurch gekennzeichnet, daß die centralen Segmente an Zahl jetzt den peripheren nahekommen und sie sogar erreichen können (Fig. 8 Taf. I). Nach diesen Kriterien darf man annehmen, daß folgende von anderen Forschern abgebildete Keimscheiben sich im Stadium von 32 Furchungskernen befinden: Fig. 3 Taf. XIX von GERBE (72) mit 22, Fig. 28a von SOBOTTA (97) mit 20 oberflächlichen Segmenten und Fig. 3 Taf. I in BALFOUR'S Monographie.

Infolge der horizontalen Teilung machen sich auf den Vertikalschnitten einige neue Erscheinungen geltend. Da diese Spaltung vorwiegend die centralen Segmente betrifft, so begegnen wir in der oberflächlichen Schicht (Fig. 40 Taf. IV) jetzt zum ersten Male einer Anzahl vollständig abgeschnürter Furchungskugeln, in der Mitte der oberflächlichen Schicht der Keimscheibe gelegen. Seitlich und unten werden sie im Halbkreis von peripheren Segmenten umfaßt, die, mögen sie an der Oberfläche oder in der Tiefe der Keimscheibe liegen, noch mit dem Dotter und mehr oder weniger auch untereinander zusammenhängen und in der Regel größer sind als die ersteren. Das sehr regelmäßige Furchungsbild der Fig. 40 Taf. IV zeigt 4 solcher abgelöster Segmente, umgeben von 4 peripheren, 2 oberflächlichen und 2 tiefen.

Ferner sehen wir auf dem vorgeführten Vertikalschnitt, daß ein Hohlraum, die von mir schon früher (89) beschriebene Furchungshöhle, zwischen den beiden Schichten der Segmente aufgetreten ist. Ich brauche kaum zu bemerken, daß diese Höhle mit der früher von SCHENK (73) beschriebenen und von allen späteren Autoren als Kunstprodukt zurückgewiesenen Furchungshöhle nichts zu thun hat. Die

<sup>1)</sup> Dies Verhalten entspricht dem des Teleostier-Eies, bei welchem (vergl. SOBOTTA, 97) meist ebenfalls nach dem 16-zelligen Stadium eine Schichtung der Blastomeren in zwei Lagen auftritt.

Form und Ausdehnung der Höhle sowohl als die Anordnung der umgebenden Zellen ist durchaus nicht immer so regelmäßig, wie es nach unserer Figur den Anschein hat, vielmehr herrschen zwischen den einzelnen Keimscheiben und zwischen verschiedenen Stellen der gleichen Keimscheibe in dieser Hinsicht weitgehende Unterschiede. Häufig zerfällt die Höhle in mehrere getrennte Abteilungen, die je nach der Lage und Form der anliegenden Segmente in Ausdehnung und Gestalt beträchtlich wechseln. Ein solches irreguläres Höhlensystem zeigt der Vertikalschnitt der Fig. 46 Taf. V von einer *Pristiurus*-Keimscheibe. Der Hohlraum ist hier mehrfach unterbrochen und verzweigt, ja er dringt sogar zwischen periphere Segmente ein. Die Lücken zwischen den tiefen Zellen sind hier nichts anderes als die oben beschriebenen Furchungsvakuolen, die sich zum Teil nach aufwärts eröffnet haben. Offenbar entsteht das Höhlensystem auf die gleiche Weise wie jene ersten Lücken, nämlich durch das Bestreben der Segmente, sich abzurunden, soweit es ihre Umgebungen und ihre Verbindungen zulassen. Danach ist es selbstverständlich, daß der Höhlenkomplex bei Selachiern von Keimscheibe zu Keimscheibe, ja oft von Schnitt zu Schnitt in Form und Ausdehnung wechselt, entsprechend der variablen Gestalt und Stellung der Segmente. Nur wenn durch die erste Horizontalteilung eine größere Anzahl nebeneinander gelegener centraler Segmente gleichzeitig abgetrennt wird, wie in Fig. 40, dann wird, wie im holoblastischen Ei nach der ersten Aequatorialteilung, eine einheitliche Höhle entstehen.

Aber die Höhle und die Zusammensetzung ihrer Wand verändert sich bei Selachiern auch von Stadium zu Stadium. Ich teile hier vorgreifend über das Schicksal derselben folgendes mit: Wenn bei einer weiteren Teilung tiefe Furchungskugeln sich abermals horizontal spalten in je eine obere, freie und eine tiefe, mit dem Dotter in Verbindung bleibende Zelle, so entsteht zwischen diesen beiden Schichten wiederum ein Lückensystem, das aber wegen der geringeren Größe der Segmente jetzt enger ist, als das vorhergehende. Die darüber gelegene frühere „Furchungshöhle“ wird dabei eingeengt und schließlich mehr oder weniger vollständig ausgefüllt, nicht nur durch Verkleinerung der umgebenden Zellen, sondern auch dadurch, daß die neu abgelösten Kugeln von unten her in das Lückensystem sich einschieben. Dieser Vorgang wiederholt sich bei neuen Horizontalteilungen. Während dessen lösen sich aber auch tiefe Zellen in toto vom Dotter ab, wodurch Strecken des letzteren bloßgelegt werden. Infolge dieses Vorganges kommt es schließlich wieder zur Bildung einer ausgedehnteren Höhle, die aber jetzt zwischen der tiefsten Zellschicht der Keimscheibe und dem darunter befindlichen, mit Merocytenkernen und vereinzelt, noch nicht abgelösten Segmenten belegten Dotter liegt. Dieser Hohlraum ist die Keimhöhle, bei deren Entstehung aber noch andere Faktoren als die bloße Ablösung der Zellen vom Dotter mitwirken.

Um die Beschreibung unseres Stadiums wieder aufzunehmen, so finde ich in den untersuchten Squalideneiern die Furchungskerne in voller Ruhe. Bei *Torpedo* haben sie diese Phase noch nicht ganz erreicht, sondern weisen gekerbten Bau, zum Teil auch Zusammensetzung aus getrennten Bläschen, auf. Auch Verbindungsfäden deuten noch auf die frisch abgelaufene Teilung hin. Die Merocytenkerne verhalten sich dementsprechend, d. h. sie haben die Furchungskerne wie immer nach Ablauf einer Teilung fast vollständig eingeholt. Es befinden sich noch einige in der Dispiremphase, aber die meisten verraten nur mehr durch ihre kompakte Beschaffenheit und ihre intensive Färbbarkeit die eben abgelaufene Mitose. Eine Anzahl dieser Kerne dagegen zeigt die volle Ruhephase mit ausgebreitetem Gerüst, was darauf hinweist, daß sie die Teilung übersprungen haben (siehe oben).

### 9. Stadium von 64 Furchungskernen.

Bei Oberflächenbetrachtung unterscheidet sich das vorliegende Stadium von dem vorigen dadurch, daß die centralen Furchungskugeln an Zahl die peripheren schon merklich übertreffen, wie Fig. 10 Taf. I für *Scyllium canic.* demonstriert. In Taf. V Fig. 47 ist ein Vertikalschnitt aus diesem Stadium von *Torpedo oc.* abgebildet. Er bietet ein sehr regelmäßiges Verhalten, indem er bloß 2 Reihen von Zellen zeigt, die durch eine einheitliche Furchungshöhle geschieden sind. Die Anordnung ist die gleiche, wie in Fig. 40 des vorigen Stadiums, nur mit dem Unterschiede, daß die Zahl der Segmente größer geworden ist. An anderen Stellen der gleichen Keimscheibe ist die Lage und Form der Segmente eine weniger regelmäßige und daher die Furchungshöhle in irreguläre Unterabteilungen zerlegt. Ab und zu treten jetzt schon die Furchungskugeln in drei Schichten auf. In der vorliegenden Keimscheibe sind auch die Spalten zwischen den tiefen Zellen an ihrem Grunde erweitert und zwar häufig in viel stärkerem Maße, als auf dem abgebildeten Schnitt oder in der Fig. 46 des vorigen Stadiums. Wenn diese basalen Vakuolen ausgedehnt sind, so rufen sie eine weitgehende Abschnürung der tiefen Segmente vom Dotter hervor. Meist handelt es sich jedoch im vorliegenden Stadium nur um eine partielle Abtrennung. Indessen traf ich doch schon jetzt bei *Torpedo* zum ersten Male auf einige wenige vom Dotter total abgeschnürte Tiefensegmente. An solchen Stellen ist also der ursprüngliche Konnex zwischen der Keimscheibe und dem umgebenden Dotter aufgehoben, es ist eine „Abfurchung“ eingetreten.

Alle 64 Furchungskerne des geschilderten *Torpedo*-Eies befinden sich in Mitose, die centralen fast sämtlich in der Dyaster-, die peripheren in der Asterphase (Fig. 47). Die Teilungsrichtung der peripheren Segmente ist innerhalb der oberflächlichen Schicht fast durchgängig eine horizontale, während in der Tiefe die vertikale und schräge Spindelstellung etwas vorherrscht. In den centralen Kugeln überwiegt keine bestimmte Teilungsrichtung.

An Merocytenkernen enthält diese Keimscheibe die auffallend geringe Zahl von 16. Dieselben sind, abgesehen von einer sehr peripher und oberflächlich innerhalb einer Merocytenkugel gelegenen Spindel in zwei Gruppen zu je 7 und 8 Stück verteilt und weisen entweder die Ruhe- oder den Beginn der Knäuelphase auf. Sie haben teilweise schon eine beträchtliche Größe erreicht.

In der auf Taf. I Fig. 10 abgebildeten Keimscheibe von *Scyllium canic.* sind sämtliche 64 Furchungskerne in der Dyasterphase. Im übrigen stimmt dieselbe mit der von *Torpedo* überein, nur ist die Zahl der vertikal gestellten Mitosen hier eine geringere. Merocytenkerne sind 236 Stück vorhanden, von denen sich fast die Hälfte in der Knäuel- und Asterphase, die übrigen im Ruhezustande befinden. Im Gegensatz zu *Torpedo* haben hier, wie auch bei *Pristiurus*, diese Kerne ihre ursprüngliche geringe Größe noch beibehalten, nur wenige derselben machen hiervon eine Ausnahme.

Während ich in den beiden Keimscheiben von *Torpedo* und *Scyllium canic.* das Stadium von 64 Furchungskernen nachweisen und aus der synchronen Teilung der Kerne schon die Existenz eines Stadiums von 128 Segmenten vorherbestimmen konnte, habe ich bei *Pristiurus* denselben regulären Verlauf der Furchung an gleichaltrigen Eiern von jetzt ab nicht mehr vorgefunden. Ich zählte in drei Keimscheiben 56, 62, 73 Furchungskerne und gab bei einer vierten die fruchtlose Zählung auf. In diesen vier Keimscheiben befinden sich sämtliche Merocytenkerne in Mitose. Ich traf Spindeln, Dyasteren und namentlich viele Bläschenkerne. Hiernach habe ich die Vermutung, daß an diesen sowie noch anderen *Pristiurus*-Keimen das Ruhestadium in Wegfall gekommen ist, und die Bläschenkerne, die im



Dispirem auftreten, sich direkt in das Spirem der nächsten Teilung umwandeln. Zu dieser Ansicht bestimmt mich nicht allein der Umstand, daß ich die Ruhephase nie beobachtet habe, sondern noch andere Gründe, deren Darlegung mich aber zu sehr ins Detail führen würde. Daß gerade bei *Pristiurus* die Ruhephase übersprungen wird, würde sich übrigens leicht erklären lassen, weil bei diesem Objekt die Eier wegen der Kurzlebigkeit der eingefangenen Tiere von den Fischern sofort in Wassergefäße gebracht werden, wo sie höherer Temperatur ausgesetzt sind. Mit Rücksicht auf die übereinstimmenden Befunde von *Torpedo* und *Scyllium* ist es wahrscheinlich, daß auch bei *Pristiurus*, wenn die Eier sich ungestört langsam entwickeln, ein Stadium von 64 und 128 Kernen existiert.

Die *Pristiurus*-Eier zeigten ferner in diesen mittleren Furchungsstadien ein auffallendes Zurückbleiben der Zellteilung hinter den Kernteilungen, also ein Verhalten, wie es für den Beginn der Furchung die Norm ist. So fanden sich namentlich in den großen peripheren Segmenten des vorliegenden Stadiums häufig mehr als ein Kern, im Maximum sogar deren 7 vor. Die centralen Segmente sind zwar meistens einkernig, hängen aber oft noch mit den peripheren Schwestersegmenten zusammen. Da nun bei *Torpedo* und *Scyllium* in diesem Stadium schon fast alle Segmente, die peripheren natürlich nur unvollständig, voneinander getrennt sind, und dies bei *Pristiurus* schon im Stadium von 8 und 16 Kernen, also zu einer Zeit, in welcher noch recht voluminöse Segmente vorhanden waren, von mir beobachtet wurde, so wage ich vorerst nicht zu behaupten, daß das geschilderte Verhalten im vorliegenden Stadium das typische sei, sondern möchte die Möglichkeit offen lasseu, daß auch hier eine künstliche Beschleunigung der Entwicklung mit im Spiele ist. Man kann sich ganz gut vorstellen, daß infolge höherer Temperatur des Wassers die Kernteilungen so rasch verlaufen, daß die Zelldurchschnürungen hinter ihnen zurückbleiben.

#### 10. Die synchrone Teilung der Furchungskerne. Untersuchungsmethode für die späteren Furchungsstadien.

In der ersten Furchungszeit findet bei Selachiern eine synchrone Teilung der Furchungskerne statt, wie daraus hervorgeht, daß innerhalb derselben Keimscheibe die Kerne stets in der gleichen oder annähernd gleichen Phase getroffen werden. Die Folge dieses rhythmischen Verlaufes der Teilung ist eine Vermehrung der Abkömmlinge des ersten Furchungskernes in geometrischer Progression. Für die bisher beschriebenen Entwicklungsperioden habe ich auf diesem Wege bei *Torpedo* und *Scyllium canic.* sieben aufeinander folgende synchrone Teilungen der Furchungskerne konstatieren können. Diese Methode der Untersuchung ist die einzige, welche eine sichere Beurteilung der Entwicklungsvorgänge ermöglicht. Man gewinnt auf diesem Wege, indem man die aufeinander folgenden Generationen als Stadien aneinander reiht, zunächst eine subtile und dabei doch völlig naturgemäße Einteilung des Materials und kann so die Veränderungen, die sich von einer Generation der Kerne und ihrer Segmente zur anderen vollziehen, leicht kontrollieren. Es ist dies um so notwendiger, als die Furchung im Selachierei zahlreiche individuelle Variationen aufweist, die den Beobachter, welcher nicht mit diesen Kautelen arbeitet, zu verwirren geeignet sind. Aber noch wichtiger erscheint mir ein weiteres Moment. Die Hauptschwierigkeit bei der Untersuchung der früheren Entwicklungsstadien ist durch die Komplikation gegeben, welche die Anwesenheit der Merocytenkerne mit sich bringt. Es wird hierdurch der Untersucher fortwährend vor die Fragen gestellt, ob Furchungskerne, in den Dotter gelangend, sich in Merocytenkerne umwandeln, oder ob umgekehrt Merocytenkerne mit einem umgebenden Dotterstück sich abtrennen und Furchungskugeln liefern, oder ob beides zugleich oder keines

von beiden der Fall ist. Diese recht schwierigen und daher von der Forschung verschieden beantworteten Fragen lassen sich in exakter Weise nur auf dem eingeschlagenen Wege lösen.

So wird man es verstehen, daß ich bestrebt war, die Methode der Zählung auf möglichst späte Furchungsstadien auszudehnen. Diesem Unternehmen aber stehen einige Schwierigkeiten im Wege. Erstens ist das Zählen der Kerne in späteren Furchungsstadien wegen der Menge derselben keine leichte Aufgabe, namentlich an Flachschnitten, an denen die Zahl der Kerne eine größere ist als an Vertikalschnitten. Ich bin dabei so verfahren, daß ich von allen Schnitten einer Serie Prismenzeichnungen angefertigt habe, mit deren Hilfe man von Schnitt zu Schnitt die einzelnen Segmente identifizieren kann. So vermeidet man, durchschnittene Kerne zweimal zu zählen. In manchen, aber durchaus nicht allen Keimscheiben war ich bei einigen wenigen Kernen schwankend, ob es Furchungs- oder kleine, isolierte Merocytenkerne seien. Solche Kerne wurden als zweifelhaft notiert. Um möglichst unbeeinflusst zu sein, habe ich die Kerne nicht fortlaufend durch die ganze Serie addiert, sondern die für die einzelnen Schnitte gefundenen und notierten Zahlen erst am Schluß zusammengestellt.

Etwas ausführlicher muß ich einen anderen Umstand erläutern, der bei der Kernzählung älterer Keimscheiben in Betracht kommt. Schon in jungen Furchungsstadien kann bei *Torpedo*, wie wir gesehen haben, ein Teil der Kerne hinter den übrigen ein wenig bei der Teilung zurückbleiben. Die Differenz ist anfänglich eine sehr geringe und steigert sich nur langsam, denn noch bei der siebenten Teilung kann man alle Kerne gleichzeitig in Mitose vorfinden. Von da ab ist es aber nur mehr die Ruhephase, in welcher, offenbar wegen deren längerer Dauer, sämtliche Kerne zusammentreffen. Solche Keimscheiben mit lauter Ruhekernen sind zwar, weil für die Zählung direkt brauchbar, sehr wertvoll, aber leider sind sie immer nur in der Minderzahl zur Verfügung. Weit aus die meisten Keimscheiben dieser Altersstufe zeigen vielmehr neben Ruhekernen alle möglichen Phasen der Mitose. Derartigen Objekten steht man im ersten Augenblicke ratlos gegenüber. Da man nicht weiß, ob die Ruhekerne hinter den mitotischen zurückgeblieben oder ihnen vorangeeilt sind, wird man eine Zählung als aussichtslos unterlassen. Bei genauerem Zusehen aber ergeben sich doch auch hier für die Beurteilung einige Anhaltspunkte, mit deren Hilfe ich mich für alle Keimscheiben der zwei nächsten und für einen Teil derjenigen des an dritter Stelle folgenden Stadiums zurechtgefunden habe:

Es muß Jedem, der die Mitosen der Furchungskerne bei *Torpedo* näher betrachtet, auffallen, daß die einzelnen Teilungsphasen nicht regellos in der Keimscheibe durcheinander gemengt liegen, sondern daß eine gesetzmäßige Verteilung derselben herrscht. Und zwar sind es hier zwei Faktoren, die in unverkennbarer Weise auf den zeitlichen Ablauf der Teilungen einwirken. Erstens zeigt sich, daß die der Peripherie der Keimscheibe näher gelegenen, größeren Furchungssegmente und unter ihnen namentlich wiederum die an den Dotter grenzenden es sind, deren Kerne verspätet in Mitose eintreten. Es gilt dies für die oberflächlichen sowohl, wie für die tiefen unter den peripheren Segmenten, für erstere jedoch in höherem Maße als für die letzteren. Diese Erscheinung, die übrigens bei den einzelnen Eiern in einem individuell recht verschiedenen Grade hervortritt, hat ihr Analogon in dem Verhalten des inäqual sich furchenden holoblastischen Eies. Es ist in beiden Fällen offenbar das Mißverhältnis zwischen dem aktiven Protoplasma und den passiven deutoplasmatischen Bestandteilen, welches in den größeren Zellen die Teilung verzögert. Wie aber die Strukturunterschiede zwischen den peripheren und den centralen Segmenten der Keimscheibe des Selachiereies weit geringere sind als die zwischen den Mikromeren und Makromeren eines inäqual sich furchenden Wirbeltieres, z. B. des Frosches, so macht sich auch die verminderte Teilungsenergie hier in viel schwächerem Grade geltend als dort, so daß noch in recht vorgerückten

Furchungsstadien die Kerne der peripheren Segmente während der länger dauernden Ruhephase das Versäumte wieder einholen können.

In dem gleichen, ja vielleicht noch stärkerem Maße wirkt ein zweiter Faktor ein, der wahrscheinlich durch den Verwandtschaftsgrad, in welchem die einzelnen Kerne zu einander stehen, bedingt ist. Man findet nämlich sehr häufig Gruppen benachbarter Segmente in der gleichen Teilungsphase, was offenbar damit zu erklären ist, daß dieselben in einem der früheren Furchungssegmente eine gemeinsame Stammzelle haben. Diese Erscheinung tritt während der achten und zu Beginn der neunten Teilung am auffallendsten in der Weise zu Tage, daß eine ganze Hälfte der Keimscheibe hinter der anderen in der Teilung zurückbleibt. Wenn die Ursache hierfür wirklich in der verschiedenen Abstammung der Zellen liegt, so können im angeführten Fall nur die Derivate der ersten, höchstens noch die der zweiten Furchungsteilung in Betracht kommen. Entsprechend der wechselnden Lage jener ersten Furchen verläuft denn auch jetzt die Grenze zwischen den beiden Abschnitten der Keimscheibe durchaus nicht etwa immer genau durch die Mitte der letzteren. Auch kann sie in der Tiefe der Keimscheibe einen anderen Verlauf nehmen, als an der Oberfläche, vielleicht infolge schräg geneigter Stellung der ersten Furchungsebene. Da in etwas späterer Entwicklungszeit der hintere, embryonale Abschnitt der Keimscheibe dem vorderen in der Entwicklung merklich voraneilt, so wird man vielleicht geneigt sein, in der beschriebenen Erscheinung den Beginn dieser Entwicklungsdifferenz zu suchen. Leider aber läßt sich in den vorliegenden Stadien die Stellung des späteren Embryonalrandes bei *Torpedo*, dessen Eier mangels einer Eischale nicht orientierbar sind, nicht bestimmen. Wenn übrigens die beiden durch ihre Teilungsenergie unterschiedenen Zonen der Keimscheibe den Gebieten der 2 ersten Furchungssegmente entsprechen, so wird man mit Rücksicht auf die Befunde Roux's im Froschei auch daran denken, daß sie das Material für die rechte und linke Hälfte der Embryonalanlage enthalten. In diesem Falle würde es sich um ein für die weitere Entwicklung bedeutungsloses Voraneilen der rechten oder linken Embryonalfälfte handeln, das nur deshalb unsere Beachtung verdient, weil man ohne Kenntnis desselben sich in der Beurteilung der Furchungskerne kaum zurechtfindet.

Unter Rücksichtnahme auf die beiden geschilderten Faktoren kann man nun einen guten Teil der Störungen in dem Rhythmus der synchronen Teilungen überwinden und, wie bei der Schilderung der betreffenden Keimscheiben gezeigt werden soll, feststellen, welche Kerne den übrigen in der Mitose vorangeeilt und welche zurückgeblieben sind.

## II. Ablauf der siebenten Teilung und Stadium von 128 Furchungskernen (*Torpedo*).

Im vorliegenden und den folgenden Furchungsstadien soll nur *Torpedo ocell.* als das geeignete Objekt der Beschreibung zu Grunde gelegt werden.

Die jüngsten von mir untersuchten Keimscheiben unseres Stadiums schließen sich unmittelbar an die ältesten des vorigen an und zeigen die siebente Teilung der Furchungskerne im Ablauf begriffen. So ist bei einer Keimscheibe, die an der Oberfläche 54—60 Segmente, darunter 22 periphere aufweist, die überwiegende Mehrheit der Kerne im Beginn der Ruhephase, während eine kleine Minderzahl noch den Dyaster und das Dispirem aufweist. Bei einer etwas älteren Keimscheibe fand ich nur mehr 2 im Dispirem begriffene Kerne im Rückstand und bei einer dritten und vierten sämtliche in Ruhe. Diese 2 letzteren Keimscheiben repräsentieren somit das Stadium von 128 Segmenten und mögen daher in Bezug auf ihr Aussehen bei Oberflächen- und Schnittbetrachtung kurz gekennzeichnet werden.

An der Oberfläche fand ich bei der einen dieser Keimscheiben 68 Segmente, darunter 25 periphere; bei der zweiten 76 mit 26 peripheren. Das Verhältnis zwischen den beiderlei Segmenten ist an der Oberfläche somit jetzt ungefähr wie 1 : 2. Auf einem senkrechten Schnitt durch die Mitte der Keimscheibe (Fig. 48 Taf. V) sind durchschnittlich 23 Zellen vorhanden, die gewöhnlich in 3 Reihen übereinander lagern. Das Volumen derselben hat sich so weit verringert, daß die Teilungen der Zellen denen der Kerne jetzt fast auf dem Fuße folgen.

Die Abfurchung einzelner peripherer Segmente wird durch den vertikalen Schnitt der Fig. 48 und den horizontalen der Fig. 42 demonstriert. Der letztere lehrt, daß auch in der oberflächlichen Schicht schon jetzt eine Abfurchung peripherer Segmente vorkommt. In Wirklichkeit ist dieselbe aber geringer, als es nach dem abgebildeten Schnitte den Anschein hat, denn von den 11—12 abgelösten Randkugeln hängen die meisten in der Tiefe noch mit dem Dotter zusammen. Der Grad der Abfurchung schwankt übrigens individuell sehr erheblich. So ist dieselbe in der Serie der Fig. 48 am Boden der Keimscheibe eine weitgehende; an manchen Schnitten ist daselbst ein noch größerer Teil des Dotters bloßgelegt als auf dem abgebildeten. Ähnlich verhält sich eine zweite Serie dieses Stadiums, während man andererseits sogar etwas ältere Eier trifft, in denen dieser Entwicklungsvorgang noch lange nicht so weit gediehen ist. Die Ursache dieser Differenz ist möglicherweise nicht allein in Zuständen der Zellen selbst zu suchen, in ihrer Größe und dem Verhältnis zwischen Proto- und Deutoplasma, sondern vielleicht auch in der Beschaffenheit der Unterlage. Hier käme außer dem Verhalten des feinkörnigen Dotters auch die Anwesenheit der Merocytenkerne in Betracht. Es macht mir bei einer genauen Durchmusterung der Serien fast den Eindruck, als ob das Vorhandensein der Merocytenkerne in den angrenzenden Dotterabschnitten die Abfurchung begünstige. Man findet oft, wenn auch durchaus nicht regelmäßig, gerade in den frei gelegten Dotterstrecken Gruppen von Merocytenkernen (Fig. 48 Taf. V). Besteht ein solcher Einfluß, dann würden sich die individuellen Schwankungen der beginnenden Abfurchung leicht verstehen lassen.

Andererseits hat vielleicht die Ablösung der peripheren Furchungssegmente wieder einen Einfluß auf das Verhalten der Merocytenkerne, wie der senkrechte Schnitt der Fig. 48 und der durch den Keimscheibengrund geführte Horizontalschnitt der Fig. 43 zu demonstrieren geeignet wären. Der erstere weist oben, der letztere rechts unten an der Peripherie der Keimscheibe einige knospenartig gegen die Keimscheibe vorspringende Stellen des feinen Dotters auf, die in ihrem Inneren charakteristische Merocytenkerne enthalten. Solche „Merocytenknospen“ finden sich aber nur vereinzelt, und wurden die betreffenden Schnitte eigens zur Demonstration derselben ausgewählt. Eine totale Abfurchung derselben habe ich im Stadium von 128 Segmenten noch nicht beobachtet.

Das Hohlraumssystem, das zwischen den oberflächlichen und tiefen Zellen in den zwei vorhergehenden Stadien vorhanden war, ist jetzt so weit eingeengt, daß man es kaum mehr eine Furchungshöhle nennen kann. Mit der fortschreitenden Zellteilung sind unterhalb der oberflächlichen Schicht wiederum kleine und allseitig abgelöste Furchungskugeln erschienen, welche sich in die vorhandenen Lücken eingeschoben haben. Dafür ist jetzt unter dieser tieferen Schicht wiederum ein ausgedehntes Lückensystem aufgetreten (Fig. 48 und 43), namentlich zwischen den abgefurchten Tiefensegmenten und dem Dotter existieren größere Vakuolen, die gerade jetzt, wo die betreffenden Segmente noch relativ umfangreich sind, sich über größere Strecken ausdehnen. Indes ist auch diese Erscheinung wie die Abfurchung selbst individuellem Wechsel unterworfen. Diese tiefen Vakuolen, die schon von Beginn der Furchung an bemerkbar waren, kann man als Vorläufer der Keimhöhle auffassen.

Zum Schluß will ich das Resultat der Kernzählungen mitteilen, die ich an 3 Serien dieses Stadiums ausgeführt habe. Bei derjenigen Serie, in welcher 2 Dispireme und sonst ausschließlich Ruhekerne

vorhanden sind, ergab die Zählung 128 Furchungskerne, wenn die 2 Mitosen als rückständige aufgefaßt, d. h. die 4 Tochterknäuel als selbständige, den Ruhekernen gleichwertige Kerne gezählt wurden. Von den beiden ältesten, mit lauter Ruhekernen versehenen Keimscheiben fanden sich in der einen senkrecht geschnittenen ebenfalls genau 128 Furchungskerne. Nicht ganz so glatt war das Ergebnis an der anderen horizontal geschnittenen Serie. Bei dieser, einer der ersten, die ich gezählt hatte, waren 6 im Dotter gelegene Kerne als fragliche Merocytenkerne bezeichnet worden. Die Addition der Furchungskerne ergab nur 124 Stück. Mit Rücksicht auf die beiden anderen Keimscheiben kann es kaum zweifelhaft sein, daß unter den 6 mit Fragezeichen versehenen Kernen sich die fehlenden 4 Furchungskerne befinden.

## 12. Die achte Teilung und das Stadium von 256 Furchungskernen (Torpedo).

Ich habe von dieser Altersstufe 7 Keimscheiben von *Torpedo ocell.* untersucht, bei 3 derselben ist die achte Teilung noch im Gange, wenn auch schon vorgerückt, bei 2 ist sie fast, und bei weiteren 2 Keimscheiben vollständig abgelaufen.

In der jüngsten Keimscheibe (Taf. III Fig. 25) hat der vierte Teil der vorher vorhandenen 128 Furchungskerne die achte Teilung vollendet. Es sind Ruhekerne, denen man die soeben abgelaufene Mitose noch ansieht, denn sie zeigen geringe Größe und ziemlich kräftiges Gerüst und oft noch Einkerbungen ihrer Oberfläche (vergl. p. 35 u. 39). Diese Kerne nun befinden sich ausschließlich innerhalb der in Fig. 35 links gelegenen Hälfte der Keimscheibe, woselbst sie gegen die Peripherie zu meist Dispiremen und Dyasteren Platz machen (in Fig. 25 sind solche nicht getroffen). Innerhalb der rechts gelegenen Keimscheibenhälfte, welche die zurückgebliebene ist, trifft man in den exquisit central gelegenen Segmenten fast ausschließlich Dispireme oder ältere Dyasteren, und nur ausnahmsweise, wie in unserer Figur, einen Aster an; weiter gegen die Peripherie zu begegnet man daselbst jungen Dyasteren und Astenen und in den Randsegmenten nur Astenen nebst einigen wenigen Knäueln und Ruhekernen. Die letzteren unterscheiden sich als rückständige Ruhekerne durch ihre Größe, ihr helles Aussehen und ihr feines Gerüst von den bereits geteilten Ruhekernen der linken Keimscheibenhälfte. Ihre Lage inmitten der Prophasen der zurückgebliebenen Keimscheibenhälfte schließt vollends jede Verwechslung aus. So ist, wie an diesem einen Beispiele ausführlich gezeigt werden sollte, eine Beurteilung der Furchungskerne auf dem früher angegebenen Wege auch jetzt noch möglich. Dementsprechend ergibt auch eine Zählung, in der die geteilten Kerne als einfache, die ungeteilten als doppelte gerechnet wurden, die Zahl 258, also nur 2 Kerne mehr, als zu erwarten war.

In der nächst älteren Keimscheibe (Taf. V Fig. 49) zeigt schon die Mehrzahl der Kerne die eben geschilderten Merkmale der frisch abgelaufenen Teilung, die übrigen befinden sich zumeist in Anaphasen, einige wenige in Prophasen der achten Mitose; ruhende Mutterkerne sind nicht mehr vorhanden.

In dem dritten Ei überwiegt die Menge der kleinen Ruhekerne noch mehr. Nur in der zurückgebliebenen Keimscheibenhälfte zeigen sich noch Anaphasen und ganz peripher einige wenige Spindeln. Die Zählung ergab hier, wenn die nicht geteilten Kerne doppelt gerechnet wurden, 271 Stück, also 15 mehr, als zu erwarten war, was wahrscheinlich damit zusammenhängt, daß ich mehrere Merocytenkerne als Furchungskerne angesehen hatte. Im Protokoll fanden sich in der That nicht weniger als 11 Kerne mit einem Fragezeichen versehen, womit (s. oben) der Verdacht auf Merocytenkerne angedeutet war. Es ist eben in dieser Serie eine relativ große Zahl von Merocytenkernen im Dotter vorhanden, unter denen viele sich durch ihre ursprüngliche Beschaffenheit (geringe Größe, Nichtvereinigung zu Gruppen) auszeichnen. In solchen Eiern läuft man leicht Gefahr isoliert stehende Merocytenkerne für Furchungskerne zu halten.

In der vierten Keimscheibe ist kein einziger Furchungskern mehr in Prophase, es sind hier überhaupt nur mehr 14 Mitosen vorhanden, und zwar sämtlich Dyasteren und Dispireme, welche alle ganz peripher liegen unter Bevorzugung einer bestimmten Randpartie der Keimscheibe. Alle übrigen Furchungskerne stellen frisch entstandene Ruhekerne dar, oder zeigen den Uebergang von Dispiremen zur Ruhe. Das Resultat der Zählung war: 260 Furchungskerne, von denen 3 als fraglich bezeichnet waren.

Die fünfte Keimscheibe endlich hat, ebenso wie die vierte, das Stadium von 256 Segmenten so gut wie erreicht. Auch an den Zelleibern, mit Ausnahme eines einzigen, ist die Teilung abgelaufen. Die Kerne weisen schon fast alle die volle Ruhephase auf (blasse, abgerundete Kerne mit gleichmäßig fein verteiltem Gerüst), nur eine kleine Gruppe nahe dem Rande gelegener, aber abgefurchter Segmente ist in Bezug auf die Kernteilung noch im Rückstande. Es sind dies Furchungskugeln von auffallend geringer Größe, ihr entsprechend kleiner Kern ist bei 4 unter ihnen stärker gefärbt als in der fertigen Ruhephase, bei weiteren 4 läßt er noch eine Zusammensetzung aus Bläschen erkennen, befindet sich also im Uebergange vom Dispirem zur Ruhe. In dieser Gruppe finden sich nun 2 Mitosen, ein Dyaster und (als Ausnahme!) eine Spindel. Würde diese letztere in der Umgebung voll entwickelter Ruhekerne liegen, so könnte man daran denken, daß es ein Kern wäre, der schon in die neunte Teilung eintritt, also den übrigen voraneilt. Ihre Lage innerhalb einer Gruppe zweifellos zurückgebliebener Kerne schließt jedoch eine solche Annahme aus. Ich habe überhaupt niemals bis einschließlich zur neunten Teilung gesehen, daß einzelne Kerne dem Gros merklich voraneilen, dagegen ließ sich ein starkes Zurückbleiben kleiner Kerngruppen in mehreren Keimscheiben konstatieren. Daß solche Kerne gerade in ausnahmsweise kleinen Segmenten gefunden werden, ist auffallend. Vielleicht darf die Größe des Zelleibes nicht unter ein gewisses, für jede Entwicklungsperiode bestimmtes Minimum herabgehen, ohne daß die Teilungsenergie beeinträchtigt wird. Uebrigens habe ich, um ganz sicher zu gehen, in Keimscheiben, welche solche unmotiviert zurückgebliebene Kerne besaßen, die Kernzählung nicht für meine Schlußfolgerung verwertet.

In einem sechsten und siebenten Ei endlich hatten sämtliche Furchungskerne die Ruhephase erreicht. Sie sind bis auf wenige Ausnahmen zu großen und hellen Kernbläschen herangewachsen, die aber oft noch Einkerbungen der Oberfläche, nicht selten sogar weitgehende Trennung in zwei Hälften erkennen lassen (s. p. 39), nur einige wenige peripher resp. tief gelegene Segmente besitzen noch die kleinen Ruhekerne der vorangegangenen Phasen.

Aus den Kernverhältnissen dieser sieben Keimscheiben geht hervor, daß die Furchungskerne von *Torpedo* sich ein achttes Mal zusammen mitotisch teilen, wodurch ihre Zahl von 128 auf 256 anwachsen muß. Dies ergaben die Zählungen auch tatsächlich, denn die gefundenen Ziffern weichen so wenig von den zu erwartenden ab, daß dies auf Rechnung der Fehlerquellen gesetzt werden darf. Wenn auch ein Teil der Kerne in die Teilung später eintritt als die übrigen, so treffen sie doch in der darauffolgenden Ruhephase, dem Stadium von 256 Segmenten, mit ihnen wieder zusammen.

In Bezug auf die Abfurchung unterscheiden sich die Tiefensegmente des vorliegenden Stadiums von denen des vorigen nicht augenfällig, besonders wenn man die individuellen Unterschiede mit in Rücksicht zieht. Ist die Abfurchung der tiefen Segmente auf einer bestimmten Strecke eine beträchtliche, so kommt ein ausgedehnter Hohlraum darunter zustande, gegen welchen der Dotter, wenn er nicht gerade vorspringende Merocytenknospen enthält, sich mit scharfer Linie abgrenzt. Die Abfurchung der oberflächlichen Randsegmente finde ich in einigen Serien unseres Stadiums (vergl. Fig. 49 Taf. V) erheblich weiter gediehen als bisher, aber auch in dieser Beziehung herrscht individueller Wechsel.

Bei Oberflächenbetrachtung zeigen die 3 letzten Keimscheiben dieses Stadiums, welche bereits 256 Furchungssegmente besitzen, 112, 119 und 122 Kugeln, unter denen sich 31, 33 und 28 Randsegmente befinden. Auf Vertikalschnitten durch die Mitte der Keimscheibe zählte ich 30—36 Kugeln in 3—4, meist 4 Reihen geschichtet, in der obersten Reihe durchschnittlich 12 Segmente.

### 13. Die neunte Furchungsteilung (Torpedo).

Für Keimscheiben dieser Altersstufe kann ich folgende Kennzeichen angeben. An 2 Eiern, bei denen die vorliegende Teilung so ziemlich abgelaufen war, fand ich an der Oberfläche 210 und 193 Segmente. Auf dem Meridionalschnitt zählte ich ca. 56 Segmente in 4—5 Schichten, in der oberflächlichen Schicht ca. 15 Zellen. — Unter 16 untersuchten Eiern dieser Altersstufe, die von 6 Muttertieren abstammen, lassen sich 10 zwanglos in den Rahmen einer regulären neunten Teilung einordnen, und diese mögen zuerst geschildert werden.

Den Beginn der neunten Teilung zeigt eine Keimscheibe, die an der Oberfläche 115 Segmente aufweist, darunter 83 centrale. Die Untersuchung der Schnitte ergab 280 Kugeln, es haben sich also von den 256 Segmenten des vorigen Stadiums erst 12 wieder geteilt. In Taf. III Fig. 26 ist ein Horizontalschnitt durch diese Keimscheibe dargestellt mit Einzeichnung der Kerne aus einer Anzahl benachbarter Schnitte. Ein Blick auf die Verteilung der Mitosen lehrt, daß die obere Hälfte der Keimscheibe die zurückgebliebene ist. Hier finden sich, und zwar zumeist am Rande, noch einige Ruhekerne und Spireme nebst vielen Asteren. Anaphasen kommen in dieser Zone nicht vor. In dem unteren, vielleicht größeren, Abschnitt der Keimscheibe fehlen Knäuel- und Ruhekerne dagegen völlig, und sind ganz central fast nur Dyasteren und einige Dispireme vorhanden, die gegen den Rand zu allmählich Asteren Platz machen. In den tieferen Schichten schwinden am oberen Rande die Ruhekerne und darauf auch die Mutterknäuel. Hier ist der gesamte Rand ebenso wie der Boden der Keimscheibe ausschließlich von Asteren besetzt, die in der Zahl von 180 alle übrigen Phasen zusammen überwiegen. Es ist somit die oben erläuterte gesetzmäßige Verteilung der mitotischen Phasen an dieser Keimscheibe noch zu verfolgen. Bei der Zählung war die Unterscheidung dieser Furchungskerne von den Merocytenkernen durchweg leicht möglich, weil die letzteren in nur geringer Zahl und typischer Beschaffenheit und Stellung vorlagen. So ergab sich denn auch das erfreuliche Resultat von geradeaus 256 Furchungskernen, wenn die jungen Tochterkerne als halbe Kerne gerechnet wurden, und damit selbstverständlich die Zahl 512, wenn umgekehrt die noch nicht geteilten Kerne doppelt gezählt wurden.

In 6 etwas weiter vorgerückten Eiern kommen zu den geschilderten Phasen noch junge Ruhekerne hinzu. Inwieweit neben denselben noch vereinzelt zurückgebliebene Ruhekerne der vorigen Generation vorhanden sind, konnte hier nicht mehr mit der gleichen Sicherheit wie bei der achten Mitose festgestellt werden, da die Verteilung der mitotischen Phasen, wenn sie auch noch im allgemeinen die bisherige Gesetzmäßigkeit erkennen läßt, doch nicht mehr eine ebenso scharfe ist wie vordem.

Erst bei 3 weiteren, noch etwas vorgerückteren Keimscheiben der neunten Teilung betreten wir wieder festen Boden.

Bei einer derselben sind nur mehr 15 Mitosen vorhanden, die sämtlich in der Nähe des Randes liegen und somit sicher als zurückgebliebene betrachtet werden dürfen. In einer zweiten Keimscheibe treffen wir nur mehr 2 in der Nähe des Randes befindliche Dispireme, alle übrigen Kerne befinden sich in Ruhe und sind der überwiegenden Mehrheit nach groß und hell, während nur vereinzelt peripher gelegene durch geringes Volumen

und intensive Färbbarkeit die frisch vollzogene Teilung erkennen lassen. Die neunte Teilung ist hier in sämtlichen Zellenleibern abgelaufen, wenn auch einige wenige Kerne die volle Ruhe noch nicht erreicht haben. Wenn ich mich auch der Mühe einer Kernzählung hier nicht unterzogen habe, zweifle ich doch kaum, daß hier ein Stadium von 512 Segmenten vorliegt. Das Gleiche gilt für eine dritte Serie, in welcher sämtliche Furchungskerne sich im Ruhezustande befinden. In 2 Zellen allerdings sind große Mitosen vorhanden, diese Segmente sind aber ihrem Verhalten nach als abgefurchte Merocyten leicht kenntlich.

Aus den angeführten Thatsachen geht hervor: daß bei *Torpedo* die überwiegende Majorität der Furchungskerne annähernd gleichzeitig in eine neunte Teilung eintritt und fast zur gleichen Zeit auch wieder zur Ruhe gelangt. Bei einer Minorität von Kernen verzögert sich aber der Eintritt der Teilung in erheblichem Grade. Trotzdem können auch diese Kerne in der darauffolgenden Ruhephase mit den übrigen wieder zusammentreffen, so daß wahrscheinlich ein Stadium von 512 Segmenten zustande kommen kann.

Daß ein solches Verhalten für alle Eier von *Torpedo ocell.* giltig ist, muß ich jedoch nach meinem Material bezweifeln, denn bei 6 von den untersuchten 16 Keimscheiben war die Verteilung der Mitosen hierfür zu irregulär. So fanden sich speciell an Stellen, wo die neunte Teilung bereits abgelaufen sein sollte, Prophasen und große Ruhekerne, so daß der Verdacht vorliegt, es möchten dies nicht zurückgebliebene Kerne der neunten Teilung sein, sondern solche, welche bereits in die zehnte Teilung eingetreten sind, noch bevor die neunte an allen Segmenten abgelaufen ist. Speciell bei 3 Keimscheiben ist nach der Zahl der vorhandenen Segmente die Annahme wahrscheinlich, daß die neunte und zehnte Teilung ineinander geschoben sind. Daß in dieser Hinsicht individuelle Unterschiede sich geltend machen, ist durchaus nicht befremdend, bedarf es doch jetzt nur mehr geringfügiger Verschiebungen, um den an sich schon gestörten Rhythmus der Teilung vollends aufzuheben.

#### 14. Die zehnte Teilung und das Auftreten der Keimhöhle (*Torpedo*).

Nachdem bei einem Teile der Keimscheiben von *Torpedo* eine neunte Teilung und mit großer Wahrscheinlichkeit ein Stadium von 512 Segmenten sich konstatieren ließ, wird man erwarten dürfen, den Beginn einer zehnten Teilung bei diesem Objekte aufzufinden. In der That habe ich eine horizontal geschnittene Keimscheibe vor mir, die wohl zweifellos einer solchen Entwicklungsphase angehört. Die Zahl der Zellen ist an der Oberfläche noch die gleiche wie gegen Ende des vorigen Stadiums, und die Mehrzahl der Kerne befindet sich wie dort in voller Ruhe. Nur im Innern der Keimscheibe ist eine ziemliche Menge von Segmenten vorhanden, deren Kerne in Mitose begriffen sind, und zwar in den oberflächlichen Furchungskugeln in Prophasen, in den tieferen, also ganz im Centrum der Scheibe, vorwiegend in Anaphasen. Da die Kerne der Randzellen sämtlich die Ruhephase einnehmen, so handelt es sich hier um den Beginn einer Teilung, diese kann nach der Zahl der vorhandenen Segmente nur die zehnte sein.

Eine zweite, ebenfalls horizontal geschnittene Keimscheibe dieser Altersstufe zeigt die zehnte Teilung etwas vorgeschrittener. In der einen Hälfte dieser Keimscheibe findet sich schon eine ziemliche Zahl junger, kleiner Ruhekerne und peripher davon Mitosen, meist Anaphasen; in der anderen zurückgebliebenen Hälfte neben großen Ruhekernen Knäuel und Spindeln. Hieran schließt sich dann eine dritte Keimscheibe an, die, meridional geschnitten, auf dem Mittelschnitte 70 Segmente zeigt. Die im Innern



gelegenen Kerne sind hier zumeist schon geteilt, Mitosen, und zwar Spindeln, sind fast nur in den dem Rande nahe gelegenen Schichten zu finden.

Die Zahl der in einer Keimscheibe vorhandenen Mitosen ist jetzt eine beträchtlich geringere als bei der neunten Teilung, und es ist daher nicht anzunehmen, daß die Furchungskerne nochmals in einem gemeinsamen Ruhestadium, welches 1024 Segmente haben würde, zusammentreffen. Da ich in diesen Altersstufen die Segmente nicht mehr gezählt, sondern nur mehr abgeschätzt habe, so kann ich darüber nichts Bestimmtes aussagen.

Jedenfalls übertreffen die von mir untersuchten Selachier, die Squaliden sowohl als ganz besonders *Torpedo*, durch die Anzahl der synchronen Kern- und Zellteilungen die Eier aller übrigen Wirbeltiere, deren Furchung näher bekannt ist, das Amphioxusei mit eingeschlossen, in welchem nur die fünf ersten Teilungen von allen Blastomeren gleichzeitig durchlaufen werden. Diese Entwicklungsweise ist bei den Selachiern dadurch ermöglicht, daß infolge der meroblastischen Beschaffenheit des Eies die Keimscheibe nur feine, unter sich nahezu gleich große Deutoplasmabestandteile in fast gleichmäßiger Verteilung enthält. Infolgedessen verhält sich dieser Abschnitt des Eies den Furchungsteilungen gegenüber nahezu wie ein äqual oder wenigstens wie ein adäqual sich furchendes ganzes Ei, d. h. er wird in Segmente zerlegt, die beinahe den gleichen Dottergehalt besitzen und daher ihre Teilungen gleichzeitig vollenden können.

In ihrem Volum sind diese Blastomeren allerdings nicht völlig gleich, sondern weichen von dem äqualen Furchungstypus in zweifacher Hinsicht ab. Erstens sind die (p. 52) peripheren Segmente im allgemeinen etwas größer als die centralen, ein Verhalten, das besonders zu Anfang der Furchung ausgeprägt ist, sich aber später mehr und mehr verwischt, weil von den peripheren Segmenten centrale abgetrennt werden. Der Volumsunterschied ist aber, wie ich schon oben (p. 52) bemerkt, nicht etwa dadurch bedingt, daß, wie im inäqualen Ei, die großen Segmente sich weniger oft teilen als die kleinen. Es sind die Teilungen vielmehr gerade zur Zeit, in welcher die Volumsdifferenz am deutlichsten ist, noch streng synchron, natürlich abgesehen davon, daß in den peripheren Segmenten die Zelldurchschnürungen im allgemeinen etwas länger hinter den Kernteilungen im Rückstande bleiben als in den centralen Kugeln. Erst in vorgerückten Furchungsstadien treten die peripheren Segmente entsprechend ihrem etwas reicheren Dottergehalt auch ein wenig später in die gemeinschaftliche Mitose ein, holen aber noch vor Beginn der nächsten Kernteilung die centralen wieder ein. Bei *Torpedo* kann man das Verhalten, wie wir gesehen haben, bis zum Ablauf der achten, bei einem Teil der Eier sogar bis zu dem der neunten und dem Beginn einer zehnten Furchungsmitose verfolgen. Erst von da ab entzieht es sich der Kontrolle.

Die zweite Abweichung vom äqualen Typus der Furchung besteht darin, daß ein bestimmter Abschnitt, etwa eine Hälfte, der Keimscheibe häufig etwas größere Segmente führt als die übrige Keimscheibe, ein Unterschied, der namentlich in den peripheren Blastomeren hervortritt, aber durchaus nicht an allen Eiern nachweisbar ist. Meine Befunde an einigen orientierten Squalidenkeimscheiben sprechen dafür, daß die Zone der kleineren Segmente dem hinteren, embryonalen Abschnitt der Keimscheibe entspricht, doch wäre für die Entscheidung dieser Frage die Untersuchung eines größeren Materials nötig. Auch dieser Volumsunterschied der Blastomeren ist, wie ich in Bestätigung meiner früheren Angaben gegenüber SOBOTA (97) hier nochmals bemerke, nicht dadurch hervorgerufen, daß die Segmente des einen Abschnittes sich seltener teilen als die des anderen, sondern durch die exzentrische Lage des

ersten Furchungskernes, die in der Mehrzahl der Eier vorhanden ist und ein exzentrisches erstes Furchennetz nach sich zieht. Trotz der ungleichen Größe der Segmente gehen die Mitosen synchron vor sich bis zu dem oben für *Torpedo* und die Squaliden angegebenen Zeitpunkt. Nun setzen allerdings, wie ich für *Torpedo* mitgeteilt habe (p. 59), in späteren Furchungsstadien die Segmente der einen Keimscheibenhälfte gewöhnlich etwas später in die Mitose ein, und es ist dies möglicherweise gerade die Hälfte, welche die größeren Blastomeren führt, aber auch hier ist die Verspätung so geringfügig, daß sie sich noch vor Eintritt der nächsten Teilung wieder ausgleicht. Wenn infolge stark exzentrischer Lage jenes Furchungskernes ein bedeutender Volumensunterschied der Segmente zustande kommt, können schon in jungen Furchungsstadien (z. B. Fig. 33 Taf. IV) die Kerne der einen Keimscheibenhälfte um etwa eine Phase der Mitose hinter den übrigen zurückbleiben. Aber diese Differenz ist so geringgradig, daß sie nicht in Betracht kommt. Wenn meine Vermutung, daß die Zone der kleineren Segmente dem embryonalen Teil der Keimscheibe entspricht, sich als richtig erweist, so würde also daraus nicht folgen, daß schon während der von mir beschriebenen Furchungszeit die Zellvermehrung daselbst eine stärkere ist, sondern man würde den Schluß zu ziehen haben, daß die häufig vorkommende exzentrische Stellung des ersten Furchungskernes in der Weise geregelt ist, daß der Kern in diesen Fällen dem zukünftigen Embryonalrand näher steht als dem Vorderrand. Jedenfalls ist die exzentrische Lagerung dieses Kernes das Primäre, und erst sekundär können aus ihr geringfügige zeitliche Verschiebungen im Eintritt der Mitosen bei der Furchung resultieren.

In Eiern mit der ungefähren Zahl von 1000 Segmenten, also von einer Entwicklungsstufe, in welcher so ziemlich sämtliche Segmente eine zehnte Teilung durchgemacht haben können, tritt eine wichtige Veränderung im Inneren des Keimes auf: es erscheint zwischen der konvexen unteren Fläche des Zellenhaufens der Keimscheibe und dem anliegenden feinen Dotter der von mir früher (85) als Blastulahöhle beschriebene Raum, den ich jetzt mit dem indifferenten Namen „Keimhöhle“ bezeichnen werde („Segmentationshöhle“ KASTSCHENKO's, „Resorptionshöhle“ SAMASSA's).

Das erste Auftreten der Keimhöhle habe ich an einem reichen Material von *Torpedo ocell.* verfolgt. Ich fand sie fast durchweg in Keimscheiben, die auf dem Meridionalschnitt ca. 90 Segmente zeigen, ab und zu sogar schon bei 80 Blastomeren. Ausnahmsweise fehlt sie aber bei 90 Segmenten noch vollständig, wie Fig. 50 Taf. V zeigt. Die nachfolgende Beschreibung bezieht sich auf Eier mit 90—97 Furchungskugeln auf dem Meridionalschnitt. Auf einem solchen weist die oberflächliche Zellschicht der Keimscheibe 18—20 und selbst 21 Blastomeren auf, woraus sich die Gesamtzahl der oberflächlichen Zellen auf ca. 300 berechnet.

Zur Zeit ihres Auftretens stellt die Keimhöhle einen ziemlich engen Hohlraum dar, der sich aber gleich von Anfang an über eine beträchtliche Strecke der konvexen Keimscheibenunterfläche ausdehnen kann. An einer bestimmten Stelle des Keimscheibenrandes zeigt der sonst spaltartig enge Raum eine geringgradige Ausweitung, die späterhin bedeutend zunimmt, und diese Stelle entspricht, wie ich schon in meiner ersten Arbeit (85) mitgeteilt habe, dem hinteren oder embryonalen Rand. Sobald dieser ausgedehntere Abschnitt des Hohlraumsystems deutlich hervortritt, ist man daher imstande, die Keimscheibe zur Achse des künftigen Embryos zu orientieren. Fig. 51 Taf. V, stellt einen Meridionalschnitt dar, welcher den betreffenden Raum (*kh*) halbiert und daher ungefähr, d. h. soweit bei der noch kleinen Höhle eine genaue Bestimmung möglich ist, mit der Embryonalachse zusammenfallen dürfte. An diesem Medianschnitt erstreckt sich die

Höhle *kh* bis dicht unter die Oberfläche der Keimscheibe nach aufwärts, woselbst sie nur von einer einzigen Lage, allerdings zur Zeit noch ziemlich großer, Furchungszellen bedeckt wird. Von da senkt sie sich, durch einige Rundzellen unterbrochen, bis zum Keimboden herab. Nach vorn zu (links in der Figur) dringt sie nicht weit in die Masse der Furchungszellen ein. Aber am unteren Umfang dieses kompakten Zellenhaufens setzt sich die Höhle in einen engen, oft unterbrochenen Spalt fort, der sich schließlich verliert. Er reicht, wie gleich näher geschildert werden soll, an verschiedenen Keimscheiben der gleichen Altersstufe ungleich weit nach vorn und kann auch am Vorderrand wieder in die Höhe steigen. Immer aber findet am vorderen Rande ein innigerer Zusammenhang zwischen der Masse der Furchungszellen und dem Dotter statt als am Hinterrand. Der Vorderrand bewahrt in dieser wie in anderer Beziehung das ursprüngliche Verhalten am längsten und steht darin im vollen Gegensatz zum Embryonalrand.

Soweit die Höhle und die sie nach vorn fortsetzenden Spalten sich erstrecken, ist der feinkörnige Dotter über kürzere oder längere Strecken völlig freigelegt und mit glatter Oberfläche versehen. Dazwischen finden sich Stellen, die mit Zellen besetzt sind. Die letzteren liegen der Oberfläche des Dotters meist frei an, oft in Vertiefungen desselben ruhend, stehen aber auch ab und zu mit ihr in Verbindung und erscheinen dann wie in Abschnürung begriffene Knospen derselben. Solche sind in Fig. 51 in ungewöhnlich großer Zahl vorhanden. Auch in Fig. 52 ist eine derartige vom Dotter sich abtrennende Zelle zu sehen.

Im vorliegenden Stadium erscheint die Ausdehnung der Keimhöhle sehr verschieden bei Keimscheiben von derselben Zellenzahl, also der gleichen Altersstufe. Dieser Unterschied ist nicht allein, wie man zunächst vermuten möchte, durch die Behandlung hervorgerufen, denn die Ausbreitung der abgefurchten Dotterstrecken schwankt ebenso sehr wie die der Höhle. Es handelt sich demnach um individuelle Entwicklungsdifferenzen, die nun kurz gekennzeichnet werden mögen. Manchmal senkt sich in diesem ersten Stadium die Höhle am Hinterrande von der Oberfläche nur wenig zur Tiefe und erreicht kaum den Grund der Keimscheibe, in anderen Fällen aber umgreift sie den letzteren, als Spalt nach vorn gegen den Vorderrand vordringend, den sie sogar erreichen kann. Ebenso wechselnd ist auch ihre Ausdehnung unter der Oberfläche. Sie kann sich hier auf eine kleine Stelle der Keimscheibenperipherie beschränken, oder sie kann mit Unterbrechungen, meist nur als enger Spalt, den ganzen Rand umgreifen. In den meisten Fällen dehnt sie sich jetzt unter der Oberfläche als ganz schmale Spalte über ein Drittel oder über die Hälfte der Keimscheibenperipherie aus. In der Regel ist dann dasjenige Stück des Keimscheibenrandes, welches der größten Ausdehnung der Höhle gegenüberliegt, in der Abfurchung am weitesten zurück. In diesem Falle lassen sich Embryonalrand und Vorderrand leicht unterscheiden. In anderen Fällen ist aber die Orientierung schwierig oder unmöglich, z. B. dann, wenn der Spalt am Rande weit um sich greift, ohne irgendwo tief in das Innere vorzudringen, oder namentlich dann, wenn ausnahmsweise mehrere Spalten oder Höhlen gleichzeitig auftreten, die erst später zu einer gemeinsamen Keimhöhle konfluieren. Hier muß gleich darauf hingewiesen werden, daß sich in einem etwas späteren Stadium außer der großen, vom Embryonalrand ausgehenden Keimhöhle nicht selten ein kleiner, unter dem Vorderrand gelegener Hohlraum (*kh'* in Fig. 45 Taf. V) findet, wie ich schon in einer früheren Arbeit beschrieben habe. Wenn diese vordere Höhle zu einer Zeit auftritt, in welcher die eigentliche Keimhöhle noch mangelhaft ausgebildet ist, kann die Bestimmung des Embryonalrandes unmöglich sein, obwohl sich die Richtung der Embryonalanlage feststellen läßt.

### 15. Ueber das Verhalten der Merocytenkerne innerhalb des Dotters bis zum Auftreten der Keimhöhle (Taf. III).

Solange die Merocytenkerne in der Keimscheibe verweilen, unterscheiden sie sich im ruhenden Zustande nur durch ihre geringere Größe (Taf. III Fig. 1b) von den Furchungskernen (Fig. 1a). Auch ihre Mitosen stimmen mit denen der letzteren überein, abgesehen von geringfügigen Abweichungen, deren oben gedacht wurde. Erst mit der Eliminierung der Kerne aus der Keimscheibe beginnen Veränderungen an einem Teil dieser Gebilde bemerkbar zu werden in Bezug auf ihre gegenseitige Stellung, Form, Größe, Struktur und die Art ihrer Teilung. Diese Veränderungen, die sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung steigern, will ich hier flüchtig skizzieren, indem ich eine erschöpfende Darstellung darüber Anderen überlasse. Eine solche mit geeigneter Technik ausgeführte Specialuntersuchung wäre wahrscheinlich lohnend mit Rücksicht auf manche Fragen der Kernteilung, speciell die von dem regulären Typus der Mitose abweichenden Teilungsarten, und in Hinsicht auf das Problem der Genese der Riesenzellen. Auch beschränke ich mich hier auf den von mir oben beschriebenen Entwicklungsabschnitt, d. h. auf die Furchungszeit bis zum Auftreten der Keimhöhle. Diese Einschränkung hat den Vorteil, daß die Schilderung sich nur auf Kerne bezieht, deren Herkunft völlig sichersteht und deren erste Veränderungen sich schrittweise von einem Furchungsstadium zum anderen verfolgen lassen. In späteren Stadien ist das Verhalten der Kerne schwieriger zu beurteilen als zu Beginn der Furchung, weil man die Vorgeschichte derselben nicht kennt und im Präparat neben vielleicht unveränderten Kernen sicher auch solche vor sich hat, die während der vorangegangenen Zeit schon mancherlei Wandlungen in ihrer Struktur und der Art ihrer Teilung durchgemacht haben. Diese Nachteile hat der Dotter der späteren Entwicklungsstadien mit den übrigen Objekten (Knochenmark, pathologischen Neubildungen u. a.) gemein, in welchen man die Entstehung der Riesenzellen und der pluripolaren Mitosen bisher untersucht hat.

Damit will ich nicht etwa behaupten, daß eine Untersuchung der Kerne in späteren Entwicklungsstadien des Eies überflüssig wäre. Im Gegenteil, ich bedaure, daß ich mit Rücksicht auf die mir zu Gebote stehende Zeit auf das spätere Verhalten der Kerne nicht eingehen durfte. Doch kann ich hier wenigstens auf eine andere Arbeit neueren Datums verweisen, nämlich auf die im Jahre 1897 erschienene Abhandlung von HIS, welche eine eingehende Darstellung des Gegenstandes für das gleiche Objekt wie das meine enthält und ziemlich genau da einsetzt, wo meine eigenen Untersuchungen abbrechen. Die Angaben, welche HIS über die Eigentümlichkeiten der Merocytenkerne in älteren Entwicklungsstadien macht, stimmen in einigen wesentlichen Punkten recht gut mit den Resultaten zusammen, zu denen ich an jüngeren Stadien gelangt bin, was um so erfreulicher ist, als ich völlig unbeeinflusst und vor dem Erscheinen jener Arbeit meine Beobachtungen angestellt habe. Ich werde am Schluß unsere beiderseitigen Ergebnisse vergleichen.

Von den übrigen Autoren, welche die Kerne bei Selachiern untersucht haben, nenne ich ZIEGLER, H. VIRCHOW, KASTSCHENKO und SAMASSA. ZIEGLER's Beschreibung (92 und 94) beginnt mit einem noch älteren Stadium als die von HIS. Unsere beiderseitigen Befunde stehen daher nicht im Gegensatz zu einander, wenn sie auch in mehrfacher Hinsicht (z. B. bezüglich der Art der Teilung) verschieden lauten. H. VIRCHOW (97a und b) berücksichtigt die Merocytenkerne der Selachier erst vom Keimhöhlenstadium an und beschränkt sich vorerst auf eine Schilderung ihrer topographischen Verteilung<sup>1)</sup>. KASTSCHENKO (88b)

1) In diesen Arbeiten ergeht sich H. VIRCHOW in Klagen und Ausrufen des Staunens über die Mangelhaftigkeit seiner Mitforscher, was aber nicht immer völlig berechtigt ist. Wenn er z. B. in 97a p. 94 sagt, „merkwürdiger Weise sei die so ungemain leicht in die Augen fallende Thatsache“, daß unter der primitiven Darmhöhle das Syncytium fehlt, „übersehen und in dem Maße in ihrer Bedeutung verkannt worden“, daß man sogar das Gegenteil behauptet habe, so verweise ich ihn auf p. 32 meiner alten

teilt „über die definitiv im Nahrungsdotter verbleibenden Kerne“ nur wenig mit. Er sagt, daß er in der Hauptsache meine frühere Beschreibung bestätigen könne, und verweist auf eine ausführliche Darstellung, die er später zu geben gedenkt. SAMASSA (95) schildert die Kerne zwar nicht in zusammenfassender Weise, beschreibt aber doch recht eingehend ihr Verhalten für mehrere von ihm untersuchte Eier. Da es sich hierbei um Furchungsstadien handelt, werde ich im folgenden wiederholt seine Angaben zu berücksichtigen haben.

Ich wende mich nun der Beschreibung der Kerne von *Torpedo* zu und gehe dabei von jenen Exemplaren aus, die trotz ihres Aufenthalts im Dotter die ursprüngliche Beschaffenheit bewahren, d. h. sich im wesentlichen wie die Merocytenkerne der Keimscheibe verhalten (*m* in Fig. 32 und 34 Taf. IV *Pristiurus*). Es sind dies kleine, runde Kerne von normalem Chromatingehalt, die sich durch bipolare, ziemlich reguläre Mitosen fortpflanzen. An solchen Teilungsfiguren kann man die reduzierte Zahl der Chromosomen und Spindelfasern erkennen, ein Dokument für die Abstammung der Kerne aus Spermaköpfen, wie ich in einer früheren Arbeit dargelegt habe. In Fig. 4a Taf. III habe ich eine solche Spindel aus dem Stadium der vierten Teilung abgebildet, und in Fig. 3 zum Vergleiche eine Furchungsspindel aus dem gleichen Ei.

Diese Merocytenkerne liegen entweder isoliert oder bilden infolge wiederholter Mitosen die in p. 43 und 51 beschriebenen Gruppen. Die Einzelkerne einer solchen Gruppe teilen sich synchron weiter, denn man findet sie entweder sämtlich in Ruhe, oder sämtlich in Mitose. Fig. 12 Taf. III zeigt 3 solcher Merocyten-spindeln in ihrer gegenseitigen Stellung aus einer Gruppe von 8 Kernen im Stadium der vierten Teilung. Häufig läßt sich aus der Zahl der Einzelkerne einer solchen Gruppe noch nachträglich erkennen, wie viele Mitosen dieselben durchgemacht haben.

In großer Zahl finden sich solche Merocytenkerne im Dotter nur während der ersten Furchungszeit. Bei Squaliden erhalten sie sich entschieden länger als bei *Torpedo*, und ebenso dauern sie in den oberflächlichen Schichten des feinen Dotters länger aus als in den tiefen, wenn auch in dieser Hinsicht weitgehende Unterschiede von Ei zu Ei sich finden. Noch am Ende der von mir bearbeiteten Entwicklungsperiode begegnet man solchen Kernen.

Schon während der Furchung treten indessen andere Kernformen in den Vordergrund, die sich von den einförmigen kleinen Merocytenkernen durch ihre beträchtliche Größe und durch ihr ungemein wechselvolles Verhalten auszeichnen. Auch diese besitzen eine gruppenweise Anordnung, aber die Einzelkerne einer Gruppe halten hier vielfach keine ihrer Größe entsprechende Entfernung ein, wie das bei den oben geschilderten der Fall war und wie man es nach Ablauf einer regulären Mitose für Schwesterkerne erwarten müßte, sondern sind häufig einander auffallend näher gerückt, nicht selten bis zur direkten Berührung. Ich werde diese letztere für den Dotter so charakteristische Art von Kerngruppen zum Unterschiede von den bisher geschilderten als „Kernkomplexe“ bezeichnen.

Arbeit (85), wo dieses Verhalten schon berücksichtigt ist. Und wenn er weiter schreibt (97a p. 103 und 97b p. 600): „das primäre Syncytium zeigt jedoch ein topographisches Merkmal, welches so grob ist, daß man sich wundern muß, daß es in der Litteratur noch keine Erwähnung gefunden hat: das Syncytium ist nämlich“ „vorn reichlicher entwickelt wie hinten“ u. s. w.. so findet er auch darüber in der erwähnten Arbeit von mir auf p. 16 die Angabe, und in Fig. 3 und 4 die Abbildung. Auch später (89 p. 371) habe ich es nochmals kurz berührt. Bei meinen früheren Untersuchungen sowie neuerdings wieder habe ich mich bemüht, an orientierten Squalidenkeimscheiben zu ermitteln, ob eine entsprechende ungleiche Verteilung der Merocytenkerne schon während der Furchung nachweisbar ist. Es fällt ja bei Untersuchung der Furchungsstadien sofort auf, daß die Umgebung der Keimscheibe in sehr ungleicher Weise mit Merocytenkernen besetzt ist, ein Verhalten, das in der Entstehung dieser Kerne aus überzähligen Spermaköpfen seine naturgemäße Erklärung findet; daß aber eine gesetzmäßige Bevorzugung des vorderen Umfangs des Keimes schon zu dieser Zeit existiert, habe ich an den orientierten Eiern nicht nachweisen können. Aber für eine endgiltige Entscheidung der Frage ist wegen der Fehlerquellen, die der Orientierungsmethode anhaften, ein sehr reichhaltiges Material nötig.

Sehen wir uns nun diese Kernkomplexe etwas näher an, so zeigt sich, daß sie während der Furchung in den meisten Fällen nur aus 2 Einzelkernen (Fig. 10b) bestehen. Unmittelbar nach dem Austritt der Kerne aus der Keimscheibe, also nach der zweiten Furchungsteilung, habe ich überhaupt nie mehr als 3 Einzelkerne beisammen gesehen (Fig. 10c). Mit fortschreitender Furchung treten aber reichhaltigere Gruppen neben den einfachen auf. Einen der größten Kernkomplexe aus der von mir beschriebenen Entwicklungsperiode stellt Fig. 19b dar.

Das Volumen der Einzelkerne eines Komplexes ist anfänglich ein geringeres als das der Furchungskerne, bei *Torpedo* wird aber die Größe der letzteren, die während der Furchung etwas abnimmt, durch einzelne Merocytenkerne schon im Stadium der vierten Teilung erreicht und von da ab überholt (Fig. 42—44 Taf. V). In Taf. III Fig. 15—19a sind Merocytenkerne aus älteren Eiern der untersuchten Entwicklungszeit abgebildet und zum Vergleich ein Furchungskern (Fig. 19a) aus derselben Altersstufe. Das Volumen der Kerne innerhalb ein und desselben Komplexes ist oft, besonders wenn es sich nur um 2 Stück handelt, das gleiche (Fig. 10b), kann aber auch erheblich differieren, wie Fig. 10c für ein junges und Fig. 19b für ein späteres Furchungsstadium lehrt.

Die Struktur der Kerne zeigt weitgehende Unterschiede in Bezug auf die Masse und Dichtigkeit des Chromatingerüsts. Während ein Teil derselben in dieser Hinsicht mit den Furchungskernen übereinstimmt, zeichnen sich andere, namentlich größere Exemplare durch ein relativ lockeres oder feines, und andere wieder durch ein ungemein dichtes Chromatingerüst aus. Besonders die letztere Art von Kernen, die man kurz als chromatinreiche bezeichnen kann, kommt bekanntlich im Dotter in Menge vor. Neben der Größe und der Gruppenanordnung ist es hauptsächlich diese intensive Färbbarkeit, durch welche nach Ablauf der ersten Furchungsstadien sich viele Merocytenkerne schon bei schwacher Vergrößerung von benachbarten Furchungskernen auffallend unterscheiden. Ob die Verdichtung des Chromatins einen vorübergehenden Funktionszustand oder eine bleibende Eigenschaft darstellt, wäre noch festzustellen. Da solche Kerne sich unmittelbar in mitotische Knäuel umwandeln (Fig. 18) und andererseits auch aus Mitosen hervorgehen (Fig. 20), liegt der Gedanke nahe, sie als Vorstufen resp. Produkte der Mitose aufzufassen. Aber keinesfalls kann es sich hier um eine allgemeine Eigenschaft der Dottermi-osen handeln, weil auch chromatinärmere Kerne noch in späten Furchungsstadien sowohl in Mitose übergehen (Fig. 17, 19 links unten), als aus dieser hervorgehen können (Fig. 20).

Die Kernkomplexe können nun ausschließlich aus chromatinreichen Einzelkernen sich zusammensetzen, oder umgekehrt aus lauter Kernen mit gewöhnlicher Beschaffenheit des Gerüsts (Fig. 19b), oder endlich aus beiden Arten von Kernen (Fig. 15 und 18).

Auch verschiedene Phasen der Mitose finden sich nebeneinander oder neben Ruhekernen innerhalb eines Komplexes (Fig. 16—18). Da die Kerne eines solchen im allgemeinen gleichzeitig die Mitose durchlaufen, so handelt es sich hier wohl nur um Einzelkerne, die bei der Teilung ihren Genossen ein wenig vorangeeilt oder hinter ihnen zurückgeblieben sind. Zieht man noch in Betracht, daß auch die mitotischen Teilungsfiguren dieser Kerne vielfache Abnormitäten zeigen, so wird man sich von dem bunten Wechsel, den diese Kernbilder darbieten, eine ungefähre Vorstellung machen.

Bevor ich aber auf die Mitosen selbst eingehe, möge die Frage erledigt werden: Wodurch entstehen die für den Dotter so charakteristischen Kernkomplexe?

A priori sind hier verschiedene Möglichkeiten gegeben: abnormer Verlauf der Mitose, direkte Kernzerschnürung, Annäherung ursprünglich getrennter Kerne u. a. Eine Entscheidung läßt sich nur durch eine Untersuchung jener jungen Furchungsstadien herbeiführen, in welchen die Kernkomplexe zum ersten Male auftauchen. Es ist dies bei denjenigen Keimscheiben der Fall, in welchen die zweite Teilung

an den Furchungs- und Merocytenkernen soeben abgelaufen ist. Hier sollte man eine paarweise Anordnung aller aus der Keimscheibe stammenden Merocytenkerne erwarten, und diese findet sich auch zunächst bei jener Minderzahl von Kernen, welche die Keimscheibe noch nicht verlassen haben (*m* in der Textfig. 6 p. 38). Dieselben stehen in mäßigen Zwischenräumen zu zweien, sind also gerade noch so angeordnet, wie die Merocytenkerne der Keimscheibe in der vorhergehenden Generation nach Ablauf der ersten Teilung (vergl. Fig. 30 Taf. IV), es waren. Ob die Paare unter sich wieder zu je 2 einander genähert liegen, wie man mit Rücksicht auf die zwei bis jetzt zurückgelegten Teilungen erwarten könnte, läßt sich bei der geringen Zahl der zurückgebliebenen Kernpaare nicht entscheiden, doch sprechen Bilder, wie das der Textfig. 6, entschieden dafür, denn es liegt nahe, die 4 unteren Kerne dieser Abbildung als Enkelkerne eines einzigen Spermakernes aufzufassen.

Betrachten wir nun die übrigen aus der Keimscheibe ausgetretenen oder gerade im Austritt begriffenen Kerne (*m'* in Textfig. 6 und Fig. 31 Taf. IV), so zeigt die Mehrzahl derselben ebenfalls eine paarweise Anordnung, doch liegen, im Gegensatz zu den Keimscheibenkernen, die Paarlinge näher beisammen, zum Teil in unmittelbarer Berührung, zum Teil durch geringe Zwischenräume getrennt. Es sind dies die Anfänge der Kernkomplexe, die somit vom vierzelligen Stadium an datieren.

Berühren sich die Einzelkerne eines solchen Komplexes direkt, so könnte man bezüglich der Genese der Gruppe an eine abgelaufene direkte Kernzerschnürung denken, doch steht dem die Thatsache im Wege, daß zu Anfang der Furchung eine mitotische Teilung sämtlicher Merocytenkerne sich nachweisen läßt. Eher noch käme die Möglichkeit in Betracht, daß ein solcher Kernkomplex, der, wie z. B. in Fig. 10c Taf. III, auch aus mehr als zwei Stücken bestehen kann, ein in Rekonstruktion begriffener Tochterkern der letzten Mitose wäre. Es würde dann ein hoher Grad jener Kernzerklüftung vorliegen, welcher an den Furchungskernen beim Eintritt in die Ruhephase oft beobachtet wird (p. 39). In diesem Falle müßte aber der Kernkomplex in seinem gesamten Volumen einem einfachen merocytischen Ruhekern der gleichen Keimscheibe entsprechen, weil zu dieser Zeit die Merocytenkerne einer Keimscheibe unter sich noch gleich groß sind. Dies ist jedoch thatsächlich nicht der Fall. Denn wie ein Vergleich zwischen dem in der Keimscheibe zurückgebliebenen isolierten Merocytenkern der Fig. 10a Taf. III mit den jungen Kernkomplexen der Figg. 10b und c demonstriert, besitzen die letzteren ungefähr das doppelte Volumen der ersteren. Es tritt dies namentlich dann deutlich zu Tage, wenn der Komplex, was zu Anfang der Furchung meist der Fall ist, aus 2 gleich großen Kernen (Fig. 10b) sich zusammensetzt, denn dann ist jeder Einzelkern desselben gerade so groß wie ein isolierter Merocytenkern der gleichen Keimscheibe. So geht schon aus dem Volumen dieser primitivsten Kernkomplexe hervor, daß sie einer Vereinigung von zwei einfachen Kernen entsprechen.

Entscheidend für die Auffassung sind aber diejenigen Doppelkerne, deren Einzelstücke durch Zwischenräume voneinander getrennt sind (Fig. 31 Taf. IV). Der Abstand zwischen den Paarlingen ist nämlich hier ein sehr verschiedener, und damit sind alle nur denkbaren Uebergangsstufen gegeben zwischen den im Inneren der Keimscheibe befindlichen Kernpaaren mit normalem Abstand und jenen Paaren, deren Einzelkerne in Berührung stehen. Solche Zwischenstufen findet man schon nach Ablauf der ersten Teilung in fast jeder Keimscheibe von *Torpedo* (vergl. das obere Kernpaar von Fig. 30 und das untere linke von Fig. 31 Taf. IV), wenn man dicht an deren Rande und namentlich auch in ihrer tiefsten Schicht die Kernpaare durchmustert. Danach kann es nicht zweifelhaft sein, daß alle derartigen Kernpaare, die nach Ablauf der ersten und zweiten Mitose sich finden, Schwesterkerne dieser Mitosen sind, was übrigens auch viel-

fach durch Verbindungsfäden, die sich zwischen ihnen ausspannen, direkt bewiesen wird. Es muß also die Entstehung der Kernkomplexe durch eine Störung hervorgerufen werden, die während oder unmittelbar nach der Mitose einwirkt und entweder ein mangelhaftes Auseinanderrücken oder ein nachträgliches Wiedertzusammenschieben der Schwesterkerne hervorruft. Ich habe nun in den Mitosen der ersten Furchungsstadien in der That Abnormitäten gefunden, welche dieser Erwartung entsprachen, und will dieselben im Zusammenhang mit noch anderen Abweichungen, welche die bipolaren Mitosen der Merocytenkerne während der Furchung aufweisen, kurz schildern.

Was zunächst das Verhalten des Chromatins bei der Mitose im allgemeinen anlangt, so ist diese Substanz, wie schon aus der Beschaffenheit vieler Ruhekerne sich vermuten läßt, erheblich dichter gelagert als in den Mitosen der Keimscheibe. Es neigen daher solche Teilungsfiguren zu Verbackungen und bedürfen einer besonders sorgfältigen Behandlungsmethode. Die Chromosomen sind entweder von der gleichen oder von beträchtlicherer Größe als in den Furchungskernen. Das letztere ist der Fall bei den Mitosen der Fig. 13, wie ein Vergleich derselben mit der Furchungsspindel der Fig. 3 aus demselben Ei ergibt. Da diese Kerne aus dem Achtzellenstadium stammen, so ist also die Massenzunahme des Chromatins in den Merocytenkernen in ziemlich kurzer Zeit erfolgt.

Wenn wir die einzelnen Phasen der Mitose gesondert betrachten, so finden wir, wie schon erwähnt, Spireme, die direkt aus Kernen mit verdichtetem Gerüst hervorgehen (Fig. 18). Aber auch Kerne von gewöhnlicher Beschaffenheit wandeln sich in Knäuel um, wie Fig. 2 für ein junges und Fig. 17 für ein spätes Furchungsstadium lehrt. Im letzteren Falle konzentriert sich der Knäuel im Inneren des Kernbläschens auf einen beschränkten Raum. In der dadurch frei werdenden peripheren Zone habe ich wiederholt die Anlage der Spindel wahrzunehmen geglaubt (Fig. 17), welche sonach hier eine intranucleare wäre.

Die Spindelfigur zeigt vielerlei Abnormitäten; sie ist öfter stark in die Länge ausgezogen, manchmal seitlich verbogen, zuweilen unvollständig (selbst Halbspindeln kommen vor) und besitzt oft nur wenige, aber kräftige und auch irregulär verlaufende Fasern (Fig. 14, untere Spindel). Was das Verhalten der Chromosomen in der Spindel anbelangt, so habe ich im Gegensatz zu SAMASSA die Bildung einer äquatorialen Platte wiederholt gesehen, aber häufig fand ich allerdings die von jenem Autor erwähnte unregelmäßige Verteilung der Chromosomen. Die letzteren können sich (Fig. 4b) durch die ganze Länge der Spindelfigur erstrecken, so daß unter Umständen, wenn noch eine Verbackung dieser Substanz hinzukommt, das ganze Gebilde mehr einem Chromatinstab als einer Teilungsfigur gleichen kann. Damit sollen übrigens nicht alle Chromatinstäbe, besonders jene, die während der Keimblätterbildung oft vorkommen, als verdorbene Spindeln erklärt werden.

Häufig und für unsere Betrachtung wichtig ist auch eine irreguläre Verteilung des Chromatins während der Anaphasen, die darin besteht, daß die Tochterplatten durch eine oder mehrere Ketten von Chromosomen verbunden sind (Fig. 5a und b). Es mag in diesen Fällen eine Restitutio ad integrum eintreten können durch nachträgliche Beförderung der säumigen Chromosomen in die Tochterplatten. Aber es ist dies sicherlich nicht immer der Fall, denn ich habe die entsprechende Verteilung des Chromatins auch noch in den folgenden Phasen der Teilung angetroffen, so z. B. im Kerne der Fig. 6a, der ausschließlich, und in dem der Fig. 6b, der fast durchweg an Stelle der Chromosomen bereits die bekannten Chromatinbläschen enthält, die man oft in der Dispiremphase normaler Kerne findet. Das Gleiche bemerkte ich in Kernen, die (Fig. 7) den Uebergang der Chromatinbläschen zum Ruhegerüst zeigen. Wir sehen also hier trotz der schon vorgeschrittenen Metamorphose des Chromatins die beiden Kernhälften noch im Zu-



sammenhang durch Brücken dieser Substanz. Derartig verbundene Schwesterkerne können vielleicht ebenfalls noch in normale, sogar recht weite Distanz auseinanderrücken, worauf Fig. 9 hinzuweisen scheint, aber jedenfalls geschieht es auch — und darauf kommt es hier an — daß sie selbst nach völliger Durchtrennung der Brücke nebeneinander liegen bleiben. Fig. 8 zeigt ein derartiges, an die Phase der Fig. 6a und Fig. 7 sich unmittelbar anschließendes Kernbild, in welchem die Schwesterkerne sich völlig getrennt haben und dabei noch Reste der Verbindungsbrücke erkennen lassen.

In diesem Kernpaar haben wir den gesuchten Beginn der Komplexbildung vor uns. Es ergibt sich somit, daß die letztere, wie wir schon aus anderen Gründen vermuten mußten (p. 72), aus einer Abart der bipolaren Mitose hervorgegangen ist, bei welcher, wahrscheinlich infolge einer Funktionsstörung des motorischen Teilungsapparates, die Kernhälften nicht rechtzeitig voneinander getrennt und nicht in die gehörige Entfernung zu einander gebracht worden sind.

Solche Kernbilder, wie die der Fig. 6a, 7 und 8, hat man früher als Beweise für eine direkte Kernteilung angesehen. Heute wird wohl niemand daran zweifeln, daß es gestörte Mitosen sind. Zum Ueberfluß mag darauf hingewiesen werden, daß trotz der für die Erhaltung des Achromatins nicht gerade geeigneten Behandlung der Objekte doch ein Teil des achromatischen Teilungsapparates zu erkennen ist, z. B. in Fig. 8 die Sphären und in Fig. 6a außer diesen noch einige Verbindungsfäden. Auch Teilungsbilder wie die der Fig. 20 und 21 aus einem älteren Furchungsstadium muß man, obwohl der achromatische Teilungsapparat hier undeutlich ist, in dem gleichen Sinne auffassen. Jedenfalls habe ich im Gegensatz zu SAMASSA während der ganzen Furchungszeit kein einziges Bild gesehen, das mich zur Annahme einer direkten Kernteilung nötigte. Inwieweit die zuletzt geschilderten Teilungsbilder unter den von ARNOLD (87) aufgestellten Begriff der indirekten Fragmentierung fallen, ist dagegen eine andere Frage. Da nach ARNOLD dieser Vorgang sich von der Mitose im wesentlichen dadurch unterscheidet, daß die Anordnung der chromatischen Fäden im Stadium der äquatorialen Umordnung fehlt (l. c. p. 277), so könnte man allerdings schon während der Furchung einen guten Teil der im Dotter vor sich gehenden Kernteilungen der indirekten Fragmentierung beizählen. Aber ich glaube, daß mit der Aufstellung einer besonderen Kernteilungsart für den vorliegenden Fall nicht viel gewonnen wäre, sondern daß es vielmehr unsere Aufgabe sein muß, die fraglichen Teilungsbilder so weit als möglich von der normalen Mitose abzuleiten.

Außer den beschriebenen finden wir noch andere Störungen der Mitose, welche auf das Verhalten der Kernkomplexe weiteres Licht werfen. So begegnet man manchen in den Anaphasen begriffenen Mitosen, welche deutlich erkennen lassen, daß ungleiche Chromatinmengen an die beiden Kernpole gelangen, wie schon SAMASSA richtig angiebt. Daraus erklärt sich nun die oft ungleiche Größe der Schwesterkerne eines Komplexes. Häufig sind weitgehende Zerklüftungen einer oder mehrerer Tochterplatten, wie in Fig. 5b. Vermutlich werden aus einer solchen Mitose und vielleicht auch aus derjenigen der Fig. 6b 3 Tochterkerne hervorgehen, ein größerer und 2 kleinere. Es mögen während der Kernrekonstruktion in solchen Fällen unter Umständen<sup>1)</sup> die Störungen sich wieder ausgleichen durch nachträgliche Verschmelzung der Kernabschnitte, aber immer geschieht dies wohl nicht. Ich wüßte wenigstens für die ruhende, völlig isoliert gelegene, Kerngruppe der Fig. 10c, die aus dem Stadium von 4 Furchungskernen stammt und somit sicher aus einem einfachen normalen Kerne des Zweizellenstadiums durch Mitose hervorgegangen ist, keine

1) Bei den schon früher erwähnten abgesprengten Schleifen und gespaltenen Chromatinfiguren, die in verschiedenen Phasen der ersten innerhalb der Keimscheibe stattfindenden Mitosen vorkommen, ist dies gewiß der Fall. Sonst müßten schon im Zweizellenstadium Kernkomplexe auftreten. Die betreffenden Störungen der Mitose sind eben, solange die Kerne in der Keimscheibe verweilen, geringfügiger als später im Dotter.

andere Erklärung als die gegebene. Auch aus der Mitose der Fig. 5b läßt sich eine ähnliche Kerngruppe zwanglos ableiten.

So viel über die Entstehung der Kernkomplexe aus einer Störung der bipolaren Mitose. Es scheint nun die Annahme naheliegend, daß diese Gebilde sich auch noch in anderer Weise entwickeln können, nämlich aus den zuerst geschilderten primitiven Kerngruppen durch einfaches Aneinanderrücken der sich vermehrenden Einzelkerne. Man könnte sich denken, daß diese durch Zelleiber nicht abgegrenzten Kerne bei dem beschränkten Raume, der innerhalb einer Gruppe zur Verfügung steht, auch im Verlauf von normalen Mitosen aneinander geschoben werden und so zu den Gruppen der zweiten Art, den Komplexen, zusammentreten.

Hier muß zuvörderst bemerkt werden, daß diese Erklärung natürlich immer nur für einen Teil der Komplexe herangezogen werden könnte, nämlich für diejenigen, die innerhalb der primitiven Gruppen auftreten. Daß innerhalb der letzteren tatsächlich die gleichen Kernveränderungen sich einstellen, wie bei isoliert gelegenen Kernen, ist nicht zu bezweifeln. Ein Vergleich zwischen den Kerngruppen eines jungen mit denen eines mittleren Furchungsstadiums (Fig. 34 Taf. IV mit Fig. 41 und 42 Taf. V) zeigt dies zur Genüge. Was aber die Ursache dieser Veränderung anlangt, so scheint es mir unwahrscheinlich, daß völlig normale Kerne, speciell solche, deren motorischer Teilungsapparat vollkommen intakt ist, zu Komplexen sich vereinen. Solche Kerne werden eine etwa vorhandene Raumbeschränkung bei der Teilung überwinden und sich auseinanderschieben, so daß sie sich mit ihrer zunehmenden Vermehrung auch entsprechend in den Dotter ausbreiten werden. Die Gründe, warum ich dies annehme, kann ich allerdings erst später bei Besprechung der Polyspermie ausführlich vorlegen, und muß ich mich hier mit dem kurzen Hinweis begnügen, daß die Merocytenkerne, solange sie tatsächlich ein normales Verhalten darbieten, nämlich während ihres Aufenthaltes im Inneren der Keimscheibe, niemals Komplexe bilden, sondern trotz ihrer oft recht beträchtlichen Zahl sich immer gegenseitig in gewisser Entfernung halten, ebenso wie die jungen Furchungskerne in der noch ungeteilten Keimscheibe dies thun. Man muß daher annehmen, daß immer schon eine Störung an den Kernen gegeben ist, wenn sie diesem ihren ursprünglichen Verhalten untreu werden. Es werden somit meiner Auffassung nach die innerhalb der primitiven Gruppen gelegenen Kerne in Bezug auf Komplexbildung sich ebenso verhalten, wie die im Dotter verstreuten Einzelkerne.

Eine andere Frage freilich ist es, ob diese zur Komplexbildung führenden Störungen in der Lebens-  
tätigkeit der Kerne sich ausschließlich in der von mir oben beschriebenen Modifikation der bipolaren Mitose äußern, oder auch noch in anderer Weise. Voraussichtlich werden sich bei fernerer Untersuchung noch andere Vorgänge als die beschriebenen aufdecken lassen. Ich begnüge mich hier, darauf hinzuweisen, daß ebenso wie bipolare, so auch pluripolare Mitosen Kernkomplexe herbeiführen können. Da aber diese Abart der Mitose nachweislich auch als eine Folgeerscheinung der Komplexbildung auftritt, soll sie erst später beschrieben werden.

Wenn wir nun das weitere Schicksal der Kernkomplexe ins Auge fassen, so bieten sich, abgesehen von der unkontrollierbaren Eventualität eines nachträglichen Wiederauseinanderrückens der Kerne, zwei Möglichkeiten: entweder die Einzelkerne eines Komplexes verschmelzen später miteinander, oder sie thun das nicht, und es bleibt der Komplex als solcher erhalten.

Für die erstere Möglichkeit habe ich in der That in ein paar günstigen Fällen, die ich genauer untersuchen konnte, aus dem Verhalten der Centrosomen Anhaltspunkte gefunden. In dem Keim der Textfigur 6 nämlich besitzen die Furchungskerne und alle isoliert gebliebenen Merocytenkerne, z. B. der bei stärkerer Vergrößerung in Fig. 10a Taf. III wiedergegebene, je zwei einander opponierte Sphären als Vorbereitung zur folgenden Teilung. Da sich zu dieser Zeit noch alle Kerne gleichzeitig teilen, so habe ich mit besonderem

Interesse das Verhalten der Sphären in den neu entstandenen Komplexen dieses Eies untersucht. Solche Doppelkerne, wie die der Fig. 10b, sollten, da sie zwei einzelnen Merocytenkernen entsprechen, auch zwei bipolare Mitosen bilden und folglich im vorliegenden Stadium, wo noch alle Kerne sich synchron teilen, zwei Paar opponierte Sphären zeigen. Das ist aber nicht der Fall, die zwei Kerne besitzen insgesamt nur zwei Sphären, die opponiert an den voneinander abgewendeten Seiten des Kernpaares liegen. Tritt, wie ich annehme, dieser Doppelkern nahezu gleichzeitig mit den übrigen Kernen in die nächste Mitose ein, so wird eine bipolare, wenn auch vielleicht in der Anordnung des Chromatins etwas gestörte, Teilungsfigur entstehen mit einer doppelt so starken Chromatinmasse als die übrigen. Der Effekt der Mitose in Bezug auf die Kernvermehrung wird in diesem Falle = 0 sein. Ebenso fand ich beim Kernkomplex der Fig. 10c nur zwei Sphären am linken Umfang des größeren Kernes, nicht ganz so weit auseinandergerückt wie in Fig. 10b. Hier werden nicht bloß Kernindividuen, sondern zugleich abgesprengte Kernfragmente in der neuen Mitose wieder vereinigt werden, was an sich nicht weiter verwunderlich ist. Ob eine Kernverschmelzung, wie sie durch Fig. 10b und c wahrscheinlich gemacht ist, sehr verbreitet vorkommt, müßte sich durch nähere Verfolgung des Gegenstandes ergeben. Ich möchte es vorläufig bezweifeln, weil wir sonst, vorausgesetzt, daß die Kerne nicht im Wachstum erheblich zurückbleiben, mit fortschreitender Furchung eine große Menge isolierter bipolarer Mitosen von ganz erheblichen Dimensionen bekommen müßten, was thatsächlich nicht der Fall ist. Derartige Mitosen finden sich zwar, aber nur vereinzelt.

So werden wohl in den meisten Fällen die einmal gebildeten Kernkomplexe auch weiterhin erhalten bleiben. Die Einzelkerne derselben vermehren sich mitotisch, und dabei kommt es häufig zur Bildung zusammengesetzter Teilungsfiguren. Diese letzteren unterscheiden sich von denen, welche His für spätere Entwicklungsstadien beschrieben hat, durch die geringe Zahl der Einzelkerne. Auch ist der Zusammenhang der letzteren im allgemeinen ein weniger inniger als dort. Ferner zeigen sie, und darin stimmen sie mit denen von His überein, nicht den regulären stereometrischen Aufbau, wie ihn KROMPECHER (95) in Sarkomzellen gefunden hat. Es sind vielmehr unregelmäßige, mehr oder minder lose Vereinigungen von Einzelmitosen, konglomerierte Mitosen, zu deren Entstehung die nachbarliche Lage der Kerne die äußere Veranlassung giebt. Da nun die Kerne innerhalb eines Komplexes eine wechselnde Stellung zu einander einnehmen, und da ferner ihre Teilungsrichtung eine verschiedene ist, so werden auch die miteinander konfluierenden Mitosen ein sehr ungleiches Gesamtbild geben. Dazu kommt noch, daß die Einzelmitosen einer solchen Figur mancherlei andere Störungen, z. B. in der Verteilung des Chromatins, aufweisen, gerade so wie die selbständigen bipolaren Mitosen. Ferner, daß in einem Komplex neben pluripolaren auch bipolare Mitosen vorhanden sein können, daß öfter einzelne Kerne einer Gruppe ihren Genossen in der Teilung voraneilen oder hinter ihnen zurückbleiben u. a. m. Diese Komplikationen machen die Analyse der Teilungsfiguren manchmal recht schwierig, um so mehr als ihre achromatischen Bestandteile häufig durch den Dotter verdeckt sind. Ich verzichte daher auf eine detaillierte Schilderung dieser höchst variablen Kernbilder und erläutere nur als Beispiele 2 einfache und durchsichtige Fälle, welche das erste Auftreten von zusammengesetzten Mitosen erkennen lassen.

Fig. 14 zeigt 2 rechtwinklig zu einander gestellte Spindeln. Die Chromosomen der in der Figur horizontal gestellten oberen Spindel werden gegen den aufwärts gewendeten Pol der darunter liegenden vertikalen Spindel teilweise abgelenkt, so daß diese Mitose eine triasterähnliche Gestalt erhält und voraussichtlich in 3 Tochterkerne zerfallen wird, von denen der untere mit einer Tochterplatte der senkrecht stehenden Spindel sich vereinigen dürfte. Es wird in diesem Falle eine Gruppe von 4 ungleich großen Kernen entstehen. Die beiden Spindeln sind nach ihrer gegenseitigen Lage sicher Schwesterkerne, doch stehen sich ihre Chromatinfiguren nicht so nahe, daß man sie zu den Kernkomplexen im obigen Sinne rechnen müßte.

Es ist möglich, daß sie die Produkte einer normalen bipolaren Mitose sind, und daß die Störung hier gleich mit der Bildung einer zusammengesetzten Teilungsfigur einsetzt.

Etwas komplizierter liegt der Fall der Fig. 13 mit 3 Spindeln, von denen 2 unter Vereinigung ihrer Aequatorialplatten in ihrer oberen Hälfte sich seitlich berühren. Da, wo sie mit ihren oberen Polen zusammen treffen, vereinigen sie sich zugleich mit dem unteren Pole der dritten Spindel. Die Genese dieser Figuren durch Verschmelzung von 3 bis dahin einwertigen Einzelkernen liegt hier so klar, als ob sie *intra vitam* verfolgt worden wäre, denn es gehören diese 3 Mitosen der oben erwähnten Gruppe von 8 Spindeln an, von denen 3 Stück in Fig. 12 abgebildet sind. Sie entstammen somit einem (p. 43) Spermakern, der sich synchron mit dem ersten Furchungskern dreimal hintereinander durch bipolare Mitosen geteilt hat. Während oder nach der letzten dieser Mitosen werden diejenigen 2 Kerne, deren Aequatorialplatten verbunden sind, zu einem einfachen Komplex, wie in Fig. 10 b, zusammengetreten sein; infolgedessen erscheint jetzt bei der vierten Teilung eine zusammengesetzte Mitose, an welcher — und darin besteht die Komplikation des Falles — noch ein entfernter stehender dritter Kern teilnimmt. In der Folge muß es zu einer abnormen Verteilung der Kernsubstanzen und somit zu weiteren Störungen kommen. Soweit sich aus der Zahl der freien Spindelpole voraussehen läßt, werden aus der Teilungsfigur vier Tochterkerne entstehen, von denen einer Bestandteile aus allen 3 Aequatorialplatten erhalten und vermutlich größer werden wird als die übrigen. —

Mit den von His untersuchten Merocytenkernen einer späteren Entwicklungszeit stimmen die von mir geschilderten in mehreren wesentlichen Punkten überein, so in Bezug auf die sehr wechselnde Größe der Einzelkerne, welche namentlich gegen Schluß der oben beschriebenen Periode schon erheblich über das Maß der Furchungskerne hinausgehen kann, ferner in Bezug auf die Vereinigung der Kerne zu Komplexen, auf die mehrpoligen Teilungsfiguren und das Fehlen von amitotischer Vermehrung. Die Uebereinstimmung ist namentlich eine große, wenn man die von His beschriebenen Frühformen mit unseren Kernen vergleicht, denn die Zahl der zu einem Komplex verbundenen Einzelkerne ist bei jenen Jugendformen noch eine geringe (2—3 Stück), die Form eine rundliche, das Volumen immerhin noch ein mäßiges zu nennen, im Gegensatz zu den oft sehr kompliziert zusammengesetzten Kernkomplexen und den ungemein großen oft länglichen und gelappten Kernen der Spätformen. Auch hinsichtlich der chromatischen Teilungsfiguren ähneln die von His beschriebenen Frühformen unseren Kernen, während bei seinen Spätformen ein anderer Vorgang, eine Zerstäubung der Chromatinsubstanz bei der Mitose, auftritt. Ueber die Ursache, die zur Entstehung der Kernkomplexe führt, äußert sich His nicht. Er scheint, soviel ich seiner Beschreibung entnehme, die Bildung solcher Gruppen als eine selbstverständliche Folge der Vermehrung und Vergrößerung der Kerne anzusehen und die verschiedene Größe der letzteren als Folge ungleichen Wachstums. Wie ich gezeigt habe, lassen sich diese Verhältnisse für die ersten Furchungsstadien aus Störungen der Mitose ableiten.

Wenn man nach der Ursache für die oben beschriebenen Veränderungen der Merocytenkerne forscht, so könnte man zunächst daran denken, dieselben lediglich als Ausfluß von inneren Zuständen der Spermakerne aufzufassen, Zuständen, die etwa als Folge der ausgebliebenen Kopulation sich nach Ablauf einer gewissen Frist an den reduzierten Kernen geltend machen müssen. Der Umstand jedoch, daß bei *Torpedo* die Veränderungen genau zur Zeit des Austrittes der Kerne in den Dotter einsetzen<sup>1)</sup>, läßt vermuten, daß die Ursache derselben in der veränderten Umgebung der Kerne, d. h. in der Beschaffenheit des Dotters liegt. Und diese Vermutung wird nahezu Gewißheit, wenn man die folgenden Thatsachen berücksichtigt:

1) Daß einzelne Merocytenkerne auch innerhalb des Dotters ihre ursprünglich normale Beschaffenheit bewahren, widerlegt unsere Annahme nicht, sondern zeigt nur, daß ein Teil der Kerne resistenter gegen die Einwirkung der Umgebung ist als andere.

1) Von den sämtlichen Merocytenkernen, welche bei *Torpedo* (infolge exzentrischer Furchung) länger als die übrigen im Inneren der Keimscheibe verweilen, zeigt kein einziger die beschriebenen Störungen. Ich finde noch im Stadium von 16 und 32 Furchungskernen in einzelnen Eiern solche Kerne innerhalb der Keimscheibe, die trotz der wiederholten Mitosen, welche sie durchlaufen haben, doch ihr ursprüngliches Verhalten wie im Stadium von 2 Furchungskernen aufweisen, während andere ganz in der Nähe gelegene und sicher von dem gleichen Spermakern abstammende Kerne, die aber über die Keimscheibenperipherie hinausgeraten sind, mehr oder minder auffällige Veränderungen erkennen lassen.

2) Das Gegenstück zu den sub 1) aufgeführten Kernen bieten solche, die schon nach der ersten Furchungsteilung an die Grenze der Keimscheibe herangeschoben sind. An diesen zeigt sich, auch wenn sie noch innerhalb der peripheren Keimscheibensubstanz liegen, schon ein leichter Grad von Störung, der in einer größeren Annäherung der Schwesterkerne besteht, und zwar ist der Grad der Annäherung im allgemeinen um so stärker, je mehr die Kerne gegen den Dotter vorgerückt sind. Ebenso verhalten sich zu dieser Zeit Kernpaare, die in der tiefsten Schicht der Keimscheibe liegen, woselbst offenbar ähnliche Bedingungen herrschen wie an der Dottergrenze in der oberflächlichen Schicht.

3) Es gelangen schon während der Befruchtung Spermakerne in den Dotter und diese werden daselbst sehr frühzeitig, zum Teil noch während der Befruchtung selbst, in ihrer Entwicklung beeinflußt, und zwar durch die verschiedenen Dotterarten in sehr verschiedenem Grade. Diese Kerne sollen weiter unten geschildert werden.

In welcher Weise der Dotter auf die Lebensvorgänge in den Kernen einwirkt, ist ohne experimentelle Unterlage schwer zu beurteilen. Man findet in der einschlägigen Litteratur die Bemerkung, daß er in seiner Eigenschaft als Nährmaterial die Kerne zu einem üppigen Wachstum veranlasse. Wenn dem so ist, wäre wenigstens eine Eigenschaft vieler Merocytenkerne erklärt, nämlich ihre über das Maß der Furchungskerne hinausgehende Größe. Aber vorerst schwebt doch die ganze Annahme in der Luft, so lange nicht zweierlei nachgewiesen ist: erstens, daß der feinkörnige Dotter wirklich günstigere Ernährungsbedingungen bietet als die Keimscheibe, die ja während der ersten Entwicklungszeit ebenfalls von Deutoplasmakörnern erfüllt ist, und zweitens, daß die Größenzunahme der Merocytenkerne thatsächlich auf einem lebhafteren Wachstum derselben im Vergleich zu den Furchungskernen beruht. In letzterer Richtung könnten ebenso gut andere Ursache wirken, wie z. B. verlangsamte Vermehrung oder Wiedervereinigung geteilter Kerne. Ich möchte wenigstens auf diese Möglichkeiten hingewiesen haben, wenn ich auch über eine Beobachtung verfüge (s. p. 72), die thatsächlich lehrt, daß in einzelnen, normal und isoliert gebliebenen Merocytenkernen das Chromatin während der ersten Furchungsstadien sich etwas rascher vermehrt hat als in den Furchungskernen. Keinesfalls ist aber die Annahme eines lebhafteren Wachstums des Chromatins, auch wenn sie sich durch weitere Beobachtungen stützen läßt, ausreichend zur Erklärung der übrigen Erscheinungen, wie z. B. des abnormen Verlaufes der Karyokinese und der Komplexbildung, denn diese sind schon nach der zweiten Furchungsteilung zu beobachten, an Kernen, in denen sicher noch kein vermehrtes Wachstum stattgefunden hat. Es sind dies Störungen in dem achromatischen Teilungsapparat, die aus dem angeführten Grunde nicht etwa allein auf einem Mißverhältnisse zwischen der Stärke desselben und der Masse des Chromatins beruhen können. Was für Einflüsse diese Störungen veranlassen, bleibt vorläufig vollkommen dunkel. Man wird an Einwirkungen von Seite des protoplasmatischen Gerüsts denken können, das im feinen Dotter jedenfalls spärlicher oder vielleicht auch anders geartet ist als innerhalb der Keimscheibe. Aber es sind noch verschiedene andere Möglichkeiten gegeben. Keinesfalls reicht man mit der Annahme einer Steigerung der Ernährung durch den Dotter aus.

Außer den bis jetzt beschriebenen Merocytenkernen finden sich schon von der Befruchtungszeit an innerhalb des Dotters Kerne, die nicht aus der Keimscheibe ausgetreten sind, sondern von Spermaköpfen abgeleitet werden müssen, welche direkt in den Dotter eingedrungen sind. Diese Gebilde lassen, wie schon erwähnt, in recht augenfälliger Weise den Einfluß des Dotters erkennen und zeigen namentlich auch, daß die verschiedenen Abstufungen dieser Substanz in sehr ungleichem Grade auf die Kerne einwirken. Untersuchen wir in dieser Richtung zuerst:

1) den groben Dotter in der nächsten Umgebung des Keimes, so finden wir bei *Torpedo* in den uns zu Gebote stehenden älteren Befruchtungsstadien stets Spermaköpfe und Derivate von solchen. Die Zahl derselben schwankt individuell noch erheblicher als die der Merocytenkerne innerhalb der Keimscheibe: gänzlich vermißt habe ich sie an keinem daraufhin untersuchten Ei, doch waren manchmal ihrer nur wenige vorhanden, in anderen Fällen wieder zählte ich weit über 100 in einem den Keim ringförmig umgebenden Dotterstreifen, der nicht viel breiter war als der Durchmesser der Keimscheibe. Ihr Vorkommen ist auf jene oberflächliche Schicht des Dotters beschränkt, in welcher die Keimscheibe liegt. In dem unter dem Keimboden gelegenen Dottersockel (siehe p. 8) habe ich sie nie gesehen. Ob sie an der ganzen Oberfläche des umfangreichen Eies in den Dotter eindringen oder nur innerhalb der nächsten Umgebung der Keimscheibe, kann ich nicht mit Bestimmtheit angeben, da sich meine Untersuchungen nur auf die genannte Region des Eies beschränken. Jedenfalls aber konnte ich schon an dem untersuchten Dotterstück konstatieren, daß ihre Zahl in einiger Entfernung vom Keim merklich abnimmt. Wie dem auch sei, irgend welche Bedeutung für die Entwicklung des Eies können die in den groben Dotter geratenen Spermaköpfe nicht haben, da sie bald nach ihrem Eintritt in diese Substanz zu Grunde gehen.

Das letztere ergibt sich aus der Beschaffenheit derselben: ein Teil der Spermaköpfe, namentlich solche, welche der Oberfläche des Eies näher liegen, unterscheidet sich in seiner äußeren Form von den gleichen Gebilden aus dem Vas deferens nur durch die mehr oder minder weitgehende Auflösung der Spiralwindungen, gleicht also in dieser Beziehung den normalen Spermaköpfen der Keimscheibe. Aber in der feineren Struktur verrät sich doch schon an solchen Exemplaren die beginnende Degeneration durch eine feine Vakuolisierung der färbbaren Substanz, oft auch durch eine leichte diffuse Aufquellung derselben und durch andere Merkmale. Bei den meisten Spermaköpfen des groben Dotters geben sich aber stärkere Störungen auch schon in der äußeren Form kund. Die Köpfe erscheinen an einzelnen Stellen geknickt oder irregulär verschlungen und namentlich häufig mit cirkumskripten, offenbar durch Quellung hervorgerufenen Anschwellungen versehen, die in verschiedener Form, Größe und Zahl aneinander gereiht sind, oft verbunden durch Reste des ursprünglichen Chromatinfadens. Nicht selten finden sich hierbei Anklänge an die normale Umwandlung der Spermaköpfe durch Bildung zweier kugelartiger Anschwellungen, an denen, wie in unserem zweiten Befruchtungsstadium, noch der gefärbte Spieß und der cylindrische Aufsatz des hinteren Endes zuweilen herauszufinden ist. Von den normalen Doppelkugeln der Keimscheibe unterscheiden sich aber diese Gebilde dadurch, daß sie, obwohl meist schwächer tingiert, doch jede Struktur vermissen lassen. Sie gleichen eher gequollenen Chromatinanhäufungen als echten Kernen. Ihre anfänglich mehr rundliche Form macht alsbald einer eckigen oder zackigen Platz, was wohl eine Folge der Druckwirkung von seiten der Dotterplättchen ist. Nach der Häufigkeit dieser homogenen, äußerst variabel gestalteten Chromatingebilde zu schließen, dürften die meisten Spermaköpfe auf die geschilderte Art sich umgestalten, während ein direkter körniger Zerfall der noch fadenförmigen und bloß zusammengeknäuelten

Köpfe weniger häufig eintritt. Einer progressiven Entwicklung sind alle diese Bildungen nicht fähig, in-  
dessen findet man

2) im feinkörnigen Dotter ähnliche eckige Umwandlungsprodukte von Spermaköpfen, die in ihrer Struktur den Kernen der ersten Befruchtungszeit schon näher stehen, und die im Anschluß an die Mitosen der Keimscheibenmerocyten sich auch zu groben, dichten und irregulären Knäueln umgestalten können. Auch die noch unveränderten Spermaköpfe besitzen in dieser Zone ein mehr normales Aussehen.

3) Im Gegensatz hierzu existieren ebenfalls schon während der Befruchtung völlig gut erhaltene Kerne im feinkörnigen Dotter und zwar meist mehr in der Nähe der Keimscheibe, am seitlichen Umfange derselben, vorzugsweise in den oberflächlicheren Schichten. Diese Merocytenkerne, denn als solche darf man dieselben schon bezeichnen, sind fast stets in erheblich geringerer Zahl vorhanden als diejenigen der Keimscheibe. In Eiern, in welchen die letzteren in großer Menge sich finden, sind sie im allgemeinen ebenfalls zahlreicher vertreten als sonst. In ihrem Bau unterscheiden sie sich von denen der Keimscheibe während der Befruchtung nur dadurch, daß sie in ihrer Entwicklungsstufe hinter ihnen zurückstehen. Infolge dieses Umstandes kann man noch in den vorgerückten Befruchtungsstadien von *Torpedo* eine fast ebenso vollständige Entwicklungsreihe der Merocytenkerne aus Spermaköpfen sich vor Augen führen, wie sie für die Keimscheibe von *Pristiurus* oben geschildert wurde, wenn man die nächste Umgebung der Keimscheibe sorgfältig nach Kernen durchmustert. Die jüngsten Kerne, die ich hier fand, waren chromatinreiche Doppelkerne, wie sie im Befruchtungsstadium II von *Pristiurus* in der Keimscheibe angetroffen werden. Sie ließen einige Male sogar noch den Spieß und den Chromatinring erkennen. Im allgemeinen sind die verschiedenen Entwicklungsphasen in einem Keim so verteilt, daß die weniger stark zurückgebliebenen Kerne näher an der Keimscheibe liegen. Diese vermitteln also sowohl in Bezug auf Struktur als Lage einen Uebergang zu den Merocytenkernen der Keimscheibe, welch' letztere unter sich hinwiederum entsprechende, von ihrer Lage abhängige Entwicklungsdifferenzen aufweisen, was namentlich während ihrer Teilung zu Tage tritt (p. 32—37).

Das Verhalten dieser sub 3) geschilderten Merocytenkerne legt die Vermutung nahe, es möchten die Spermaköpfe, aus denen sie hervorgegangen sind, später in das Ei eingedrungen sein als die übrigen. Es läßt sich nun für den Dotter die Annahme eines merklich verspäteten Eindringens von Spermatozoen nicht mit der gleichen Bestimmtheit wie für die Keimscheibe selbst (p. 33) a limine abweisen, aber die Annahme einer verzögerten Besamung des Dotters reicht andererseits auch nicht aus, um das Verhalten der Kerne zu erklären. Es existieren nämlich die gleichen Kerne auch bei *Pristiurus*, bei welchem Objekte ich in der Lage war, die jüngeren Befruchtungsstadien zu untersuchen. Ich fand sie in allen Eiern der Befruchtungszeit, vom Beginn des Stadiums III an, ohne daß sich ihre Zahl von da ab auffallend vergrößert hätte, was doch der Fall sein müßte, wenn nach jener Zeit noch neue Spermakerne zu ihnen sich gesellt hätten. Vor allem aber hätte ich alsdann doch ab und zu unter ihnen einen frisch eingedrungenen Spermakopf antreffen müssen, oder Umwandlungsformen von solchen wie im Stadium I. Dies war aber nie der Fall. Die jugendlichsten Formen, die mir vorkamen, waren solche aus dem Stadium II und III. Diese aber traf ich dafür noch bis in die spätesten Befruchtungsstadien, ja bis zum Auftreten von 4 Furchungskernen. Nach alledem ist es wahrscheinlich, daß der jugendliche Zustand dieser Kerne in der Hauptsache durch eine Hemmung der Entwicklung bedingt ist, wenn auch möglicherweise einzelne Spermatozoen merklich später als die übrigen in den Dotter eindringen.

Entsprechend dem verlangsamten Wachstum setzt auch die erste Furchungsmitose verspätet an diesen Kernen ein. Erst nachdem diese Teilung innerhalb der Keimscheibe abgelaufen ist, findet man

außerhalb derselben Knäuel und vereinzelte Spindeln, welche letztere den schädigenden Einfluß des Dotters durch verschiedene Abnormitäten (Verbiegungen u. a.) erkennen lassen.

Daß sich stets alle diese Kerne an der ersten Furchungsmitose beteiligen, ist nicht anzunehmen, da im Stadium von zwei ruhenden Furchungskernen ein Teil von ihnen, namentlich die mehr peripher gelegenen, noch in Ruhe verharren, ja vereinzelte sogar die Entwicklungsstufe junger Befruchtungskerne aufweisen (s. vorige Seite). Aber sicher treten nicht wenige derselben in jene Karyokinese ein, und zwar thun sie dies, noch bevor ihr Wachstum vollendet ist. Selbst Kerne, welche noch auf der Entwicklungsstufe des Befruchtungsstadiums II sich befinden, können innerhalb des feinkörnigen Dotters sich unmittelbar, d. h. unter Umgehung der Stadien III—V, in Knäuel umwandeln, die sich infolge des übersprungenen Wachstums durch geringen Umfang und äußerst dichtes Gefüge auszeichnen. Fig. 22a und b Taf. III zeigen solche noch aus zwei Unterabteilungen zusammengesetzte jugendliche Spermakerne, von denen der eine (22a) in seiner oberen Hälfte, der andere (22b) total in die Knäuelphase übergegangen ist. Zum Vergleiche mag ein Merocytenkern der Keimscheibe (Fig. 2) dienen, der nach vollendetem Wachstum sich zum Knäuel umgestaltet. Dieses Verhalten ist ein weiterer Beleg (p. 43) dafür, daß der Eintritt der Mitose hier nicht durch einen bestimmten Entwicklungszustand des Kernes bedingt ist, sondern daß er durch einen Reiz hervorgerufen wird, welcher die Kerne gemeinschaftlich trifft und sich von der Keimscheibe auf den feinkörnigen Dotter fortpflanzt.

Ueber die Anaphasen dieser Teilungen liegen mir, wegen der früher erwähnten Lücke in meinem Material, keine Beobachtungen vor. Im Stadium von 2 Furchungsspindeln fand ich die erste Teilung im feinkörnigen Dotter bereits abgelaufen, es haben die betreffenden Merocytenkerne diejenigen der Keimscheibe somit eingeholt. Die meisten dieser Kerne lassen aber schon jetzt, nach der ersten Teilung, Störungen erkennen, wie sie an den übrigen Merocytenkernen später auftreten, nämlich dann, wenn diese in den Dotter eingetreten sind. Dies zeigt wiederum recht deutlich, daß die Umgebung es ist, welche die Störungen an den Kernen veranlaßt. Wenn alsdann nach der zweiten Teilung die Merocytenkerne der Keimscheibe in den feinen Dotter ausgetreten sind, kann man von ihnen nicht mehr die primär im Dotter vorhanden gewesenen Kerne unterscheiden, als höchstens durch das unzuverlässige Kriterium, daß die letzteren im allgemeinen weiter peripher liegen als die ersteren.

4) Wiederum anders verhalten sich Spermaköpfe, welche bei *Torpedo* dicht unter der Dotterhaut in der äußerst schmalen feinkörnigen Rindenschicht (p. 7) verharren. Sie können hier ihre normale Beschaffenheit völlig bewahren und sich in Kerne umwandeln, die ebenfalls vollständig normal sind, aber hinter denen der Keimscheibe in der Entwicklung zurückbleiben, und zwar noch stärker als die sub 3 aufgeführten Kerne. Oft liegen sie ein wenig in die Tiefe versenkt, von einem Hof feinkörniger Substanz umgeben, den sie von der Oberfläche aus auf ihrem kurzen Wege mit sich genommen haben. Mitosen treten an diesen Merocytenkernen sehr verspätet ein, die Teilungen aber und ihre Produkte liefern mit die besten Kernbilder, die man außerhalb der Keimscheibe findet. Da solche Kerne während der Befruchtung nur vereinzelt vorkommen und sich äußerst träge vermehren, bleibt ihre Zahl bei der Furchung immer eine sehr beschränkte. Es scheint, daß sie nicht einmal an allen Keimscheiben vorkommen, indessen werden sie auch, besonders an Flachschnitten, leicht übersehen.

So bieten die in das Ei eingedrungenen Spermaköpfe und ihre Derivate ein sehr verschiedenes Verhalten dar, je nach der Oertlichkeit, in welche sie gelangt sind: 1) Innerhalb der Keimscheibe wandeln sich die Spermaköpfe in völlig normale Kerne um, welche genau den gleichen Entwicklungsgang einschlagen wie der kopulierende Spermakern und erst bei ihrem Austritt in den Dotter Veränderungen einzugehen



beginnen. 2) Aus den Spermaköpfen, welche direkt in den die Keimscheibe umgebenden feinkörnigen Dotter gelangt sind, gehen, abgesehen von den stark peripher gelegenen, Kerne hervor, welche sich bis zur ersten Teilung ebenfalls noch normal verhalten, aber in ihrer Entwicklung hinter denen der Keimscheibe zurückbleiben, und zwar im allgemeinen um so mehr, je entfernter sie von letzterer sich befinden. Nach Ablauf der ersten Teilung treten aber an diesen Kernen, ebenso wie an den aus der Keimscheibe ausgestoßenen, Abweichungen von der normalen Entwicklung auf, und zwar wiederum im allgemeinen um so mehr, je peripherer sie liegen. 3) Innerhalb des groben Dotters endlich gehen die Spermaköpfe meist direkt zu Grunde, ohne sich in normale teilungsfähige Kerne umzuwandeln.

Man könnte hiernach vermuten, daß die jeweilige Entfernung von der Keimscheibe und speciell von der die Entwicklung beherrschenden Stelle der Befruchtungskerne den Grad und den zeitlichen Eintritt der Störungen bestimmt. Dem steht aber die Beobachtung im Wege, daß Spermaköpfe auch in ziemlich beträchtlicher Entfernung von dem Keimscheibenrande sich normal entwickeln können, sofern nur ihre Umgebung eine der Keimscheibe verwandte Struktur besitzt. Es ist dies der Fall bei den in der schmalen Rindenschicht des Dotters gelegenen Kernen. So läßt sich aus den angeführten Beobachtungen der Schluß ziehen, daß es der Einfluß der verschiedenen Eisubstanzen ist, welcher den Kernen ihre Entwicklungsweise diktiert.

Zum Schluß soll noch mittelst der beistehenden Tabelle eine Uebersicht über die Vermehrung der Merocytenkerne während der von mir untersuchten Entwicklungsperiode von *Torpedo* gegeben werden. Die erste Kolonne enthält für die einzelnen Eier die Zahl der Furchungskerne, die zweite diejenige der Merocytenkerne und die dritte das Verhältnis zwischen beiden, also die Zahlen, auf welche es uns hier ankommt. Die Merocytenkerne eines Komplexes wurden stets dann als selbständige Kerne gezählt, wenn sie vollständig von ihren Nachbarn getrennt waren. Unter den Kerngebilden des Dotters wurden die oben geschilderten Degenerationsprodukte peripher gelegener Spermaköpfe von der Zählung ausgeschlossen und dementsprechend während der zwei ersten Furchungsstadien außer den Kernen der Keimscheibe nur die in unmittelbarer Nähe des Keimscheibenrandes gelegenen und gut erhaltenen Merocytenkerne aufgenommen.

Wenn wir uns zunächst die Zahl der Merocytenkerne für die Zeit der Kopulation der Vorkerne und der ersten Furchungsmiitose ansehen, so ergibt sich eine weitgehende individuelle Schwankung von 2—59 Kernen für den einzelnen Keim. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle, nämlich in 16 unter 20 Eiern, bewegt sich die Ziffer der Merocytenkerne zwischen 10 und 30. In den folgenden Furchungsstadien zeigt diese Zahl unverkennbar eine allmähliche Zunahme, bis sie schließlich in einigen der ältesten Eier der Tabelle bis zu 300 ansteigt. Im Verhältnis zu den Furchungskernen aber bleibt, wie die Zahlen der Kolonne 3 lehren, die Vermehrung der Merocytenkerne entschieden im Rückstande. Es hat nach der Tabelle den Anschein, als ob dieses schon im Stadium von 2—4 Furchungskernen der Fall wäre, doch läßt sich angesichts der großen individuellen Schwankungen das Spiel des Zufalles hier nicht ausschließen. Ein geringgradiges Zurückbleiben der Merocytenkerne in diesen Stadien bedürfte übrigens keiner weiteren Erklärung, weil die mehr peripher gelegenen Kerne sich später teilen als die übrigen. Im Stadium von 8—32 Furchungssegmenten ist aber eine relative Abnahme dieser Kerne ganz unverkennbar, und von dem Stadium von 64 Furchungssegmenten an wird sie sehr auffallend, so daß von jetzt ab in den meisten

Tabelle über die Zahl der Merocytenkerne von *Torpedo ocellata* während der Furchung.

Zahl der F.-Kerne	Zahl der M.-Kerne	M.-Kerne F.-Kerne	Bemerkungen	Zahl der F.-Kerne	Zahl der M.-Kerne	M.-Kerne F.-Kerne	Bemerkungen
1	59	59	56 M.-Kerne in der Keimscheibe, 3 außerhalb derselben (s. Text)	8	56	7	
1	27	27		8	32	4	
1	27	27	inkl. 3 M.-Kerne außerh. d. Keimscheibe	8	56	7	
1	18	18	„ 3 „ „	8	72	9	
1	2	2	„ 1 M.-Kern „ „	8	44	5,5	
1	13	13		8	66	8,3	
1	15	15	1 M.-Kern außerh. d. Keimscheibe	16	92	5,8	
1	7	7	1 „ „ „	16	41	2,6	
1	15	15	1 „ „ „	16	50	3,1	
1	12	12	1 „ „ „	16	43	2,7	
1	12	12	2 M.-Kerne „ „ „	16	23	1,4	
1	25	25		32	82	2,6	
1	14	14		32	131	4,1	
1	24	24	1 M.-Kern „ „ „	64	16	0,3	die wenigen M.-Kerne meist groß
1	25	25	mehrere M.-Kerne außerh. d. Keimscheibe	128	42	0,3	
1	16	16		128	61	0,5	
1	10	10	„ „ „ „	128	22	0,2	die wenigen M.-Kerne meist groß
1	14	14	2 M.-Kerne außerh. d. Keimscheibe	128	ca. 130	ca. 1,0	ausnahmsweise viele M.-Kerne, darunter auch große
1	10	10	2 „ „ „	160	75	0,5	8. Furchungsteilung im Gang. M.-Kerne meist groß und in Ruhe
1	5	5	1 M.-Kern „ „ „	ca. 200	45	ca. 0,2	8. Furchungsteilung im Gang. M.-Kerne meist groß und in Ruhe
2	20	10		216	165	0,8	8. Furchungsteilung im Gang. Viele M.-Kerne in Mitose
2	22	11	2 M.-Kerne „ „	257—260	221	0,9	8. Furchungsteilung abgelaufen. Fast die Hälfte der M.-Kerne in Mitose
2	22	11	2 „ „ „	ca. 256	53	ca. 0,2	8. Furchungsteilung abgelaufen
2	12	6	4 „ „ „	ca. 256	37	ca. 0,1	8. „ „
2	34	17	14! „ „ „	280	33	0,1	9. „ „ im Beginn. M.-Kerne meist in Mitose
2	10	5		ca. 500	ca. 331	ca. 0,7	9. Furchungsteilung fast abgelaufen
2	30	15	6 „ „ „	ca. 500	ca. 48	ca. 0,1	9. „ „ abgelaufen
2	26	13	1 M.-Kern „ „ „	ca. 500	ca. 142	ca. 0,3	9. „ „
2	23	11,5	1 M.-Kern „ „ „	ca. 500	281	ca. 0,6	9. und 10. Furchungsteilung ineinander geschoben. Viele M.-Kerne in Mitose
2	24	12	6 M.-Kerne „ „ „				
2	27	13,5	3 „ „ „				
2	14	7	3 „ „ „				
2	19	9,5	1 M.-Kern „ „ „				
4	15	3,8					
4	58	14,5					
4	72	18					

Eiern die Merocytenkerne absolut hinter den Furchungskernen zurückstehen. In diesen späteren Furchungsstadien ist die mitotische Vermehrung der Merocytenkerne zwar eine etwas trägere geworden, aber in den vorhergehenden Stadien haben die Mitosen im Dotter nahezu gleichen Schritt mit denen in der Keimscheibe gehalten, und sollte man daher eine erheblich größere Anzahl von Kernen im Dotter erwarten. Es fragt sich nun: wie kommt dieser Ausfall zustande?

Man wird zunächst daran denken müssen, daß schon während der Furchung ein Teil der Merocytenkerne durch Degeneration zu Grunde geht. Die Beobachtung hierüber ergab folgendes: einen chromatolytischen Zerfall der Kerne, welcher in späteren Stadien der Blätterbildung innerhalb der extraembryonalen Keimhöhle in vom Dotter abgeschnürten Rundzellen vor sich geht (Fig. 78a Taf. VIII), habe ich während der Furchung nie gesehen. Hingegen finde ich während dieser Zeit Merocytenkerne von ungemeiner Chromatinarmut (Fig. 23 Taf. III). Es sind das gewöhnlich Kerne von ziemlicher Größe. Bei einigen tritt der Chromatinschwund in einem Teil des Kernbläschens auf, bei anderen gleichmäßig in dessen gesamtem Gerüst. Solche Kerne sind, wenn der Vorgang weit gediehen ist, auch bei kräftiger Karminfärbung vollkommen farblos und werden von dem Beobachter leicht übersehen. Daß sie dem Untergang ver-

fallen sind, ist möglich, aber als sicher möchte ich es nicht hinstellen, weil auch lebensfähige Kerne, wie das Beispiel des Keimbläschens lehrt, einen ebensolchen Mangel an färbbarer Substanz vorübergehend aufweisen können.

Eine andere, wahrscheinlich degenerative Kernveränderung setzt damit ein, daß eine Randpartie des Kerns defekt wird (Fig. 24 Taf. III). Es gehen an einer umschriebenen Stelle die Kernmembran und die angrenzenden Teile des Gerüsts verloren, so daß der Kern wie angenagt aussieht. Ferner begegnet man auch ab und zu Kernen im Ruhe- und Teilungszustande, welche Vakuolen enthalten. Doch muß zum Schluß ausdrücklich darauf hingewiesen werden, daß trotz der verbreiteten abnormen Teilungsvorgänge die Mehrzahl der ruhenden Kerne eine normale Struktur zeigt. Man ist eigentlich überrascht, daß aus solchen Mitosen<sup>1)</sup> immer wieder Ruhekerne hervorgehen, die in Bezug auf den Bau ihres Gerüsts nichts zu wünschen übrig lassen. Sehr groß ist also jedenfalls die Zahl der im feinkörnigen Dotter zu Grunde gehenden Kerne nicht, denn sonst müßte man sie in größerer Menge und nicht bloß vereinzelt treffen. Wenn wirklich ein namhafter Prozentsatz derselben schon während der Furchung verloren geht, so könnte das nur in der Weise geschehen, daß dieselben aus der nächsten Umgebung der Keimscheibe wegrücken in jene Regionen des Dotters, wo die Kerne an den Furchungsmitosen sich nicht mehr beteiligen und auch weitergehende Störungen erleiden. Von den hier vorhandenen Kerngebilden würden nachrückende Keimscheibenmerocyten bald nicht mehr zu unterscheiden sein, wenn sie unter dem Einfluß der Umgebung die gleichen Strukturveränderungen erfahren wie jene. Es ist daher sehr wohl denkbar, daß auf diesem Wege ein Ausfall in der Merocytenzahl zustande kommt. Aber eine weitere Möglichkeit ist in Betracht zu ziehen: die Wiederverschmelzung getrennter Kerne.

Wir haben gesehen, daß Kernkomplexe, die aus einer bipolaren Mitose entstanden sind, bei der nächsten Teilung wieder zu einer einzigen karyokinetischen bipolaren Teilungsfigur sich aufstellen können, statt deren zwei zu bilden, und wir haben ferner gesehen, daß die Kernkomplexe auch zusammengesetzte Mitosen bilden, bei welchen die Zahl der Kernpole geringer ist als die doppelte Zahl der Einzelkerne. In beiden Fällen muß die Ziffer der entstehenden Kernindividuen hinter der erwarteten zurückbleiben. Ob diese Wiederverschmelzungen eine so große Rolle spielen, daß sie allein, d. h. ohne die Annahme eines Kernunterganges, die Zahlenverhältnisse der Merocytenkerne erklären, ließe sich nur durch sehr eingehende Untersuchungen feststellen.

Die vorstehende Beschreibung bezieht sich nur auf *Torpedo*, soweit nicht ausdrücklich das Gegenteil angegeben. Die Merocytenkerne des sich furchenden *Squalideneies* verhalten sich im wesentlichen aber ebenso wie die von *Torpedo*, mit denen sie ja die gleiche Entstehung gemein haben. In den Einzelheiten freilich bestehen mancherlei Abweichungen, deren nähere Schilderung mich aber zu weit ins Detail führen würde. Ich erwähne nur, daß hier der Eintritt der Kerne in den Dotter weniger präcis erfolgt als bei *Torpedo*, wo die überwiegende Mehrzahl derselben im Anschluß an die zweite Teilung die Keimscheibe verläßt. Bei *Pristiurus* verweilen nach dieser Teilung relativ mehr Kerne in der Keimscheibe, besonders in deren oberflächlicher Schicht. Auch beschränken sie sich keineswegs ausschließlich auf die äußerste Randzone der Keimscheibe. Der Unterschied ist, wie ich glaube, durch das größere Volumen der *Pristiurus*-Keimscheibe bedingt, denn diese ist nicht nur absolut größer als bei *Torpedo*, sondern auch relativ, gegenüber dem Durchmesser der Kerne.

1) Daß die von mir beschriebenen Störungen der Mitose schließlich zum Kernuntergang führen, ist möglich, aber nicht erwiesen. Selbst für die amitotisch sich vermehrenden Kerne steht es trotz ZIEGLER (94) nicht unbestritten fest, daß sie dem Tode verfallen sind.

Auch der Einfluß der Umgebung macht sich bei *Pristiurus* weniger prompt geltend als bei *Torpedo*. Einerseits halten sich die in den Dotter ausgetretenen Kerne im allgemeinen längere Zeit frei von den früher beschriebenen Veränderungen, andererseits treten Störungen leichteren Grades (Bildung von Doppelkernen, von länglichen und birnförmigen Kernformen) schon an den in der Keimscheibe zurückbleibenden Kernen auf. Der Grund hierfür scheint mir folgender zu sein. Wie bei *Pristiurus* zwischen der Keimscheibe und dem feinen Dotter der Uebergang ein allmählicherer ist als bei *Torpedo*, so sind auch beide Zonen in Bezug auf den Einfluß, welchen sie auf die Kerne nehmen, weniger scharf voneinander geschieden.

Was die primär in den Dotter eindringenden Spermaköpfe anlangt, so habe ich solche im groben Dotter von *Pristiurus* nicht gesehen, obwohl ich wiederholt in der Umgebung des Keimes nach ihnen gesucht habe. Diese Gebilde entziehen sich nun freilich zwischen den intensiv färbbaren Plättchen des groben Dotters von *Pristiurus* leicht der Wahrnehmung, aber wenn sie so regelmäßig und in solcher Anzahl vorkämen wie bei *Torpedo*, würde ich ihnen doch einmal begegnet sein<sup>1)</sup>. Daß dagegen in den feinkörnigen Dotter Spermaköpfe ebenso wie bei *Torpedo* eindringen, scheint mir nicht zweifelhaft. Wenn ich sie auch als solche hier nicht direkt beobachten konnte, habe ich doch ihre Produkte, die oben geschilderten in der Entwicklung zurückgebliebenen Kerne, in fast allen Eiern, meist allerdings in nur sehr geringer Zahl, vorgefunden, und zwar wie bei *Torpedo* die näher bei der Keimscheibe gelegenen in normaler Verfassung, die entfernteren in Gestalt eckiger chromatinreicher Kerne. Auch innerhalb der sehr dünnen Rindenschicht finden sich in der Nähe der Keimscheibe Spermakerne.

## E. Allgemeines.

### I. Zusammenfassendes und Historisches über die Entstehung der Merocytenkerne.

Die ersten Autoren, welchen wir Angaben über die Kerne im Dotter des Selachiereies verdanken, haben diese Gebilde in so vorgerückten Entwicklungsstadien aufgefunden, daß sie der Frage nach der Herkunft derselben nicht ernstlich näher treten konnten. Auch fehlte bei dem damaligen Stand der Zellenlehre noch die genügende Basis für eine Inangriffnahme dieses Problems. So glaubte BALFOUR (74), der als Erster die Kerne bei Selachiern beschrieb, es offen lassen zu müssen, ob sie frei im Dotter oder durch Teilung präexistierender Kerne entstünden, und sah sich A. SCHULTZ, der einige Jahre darauf dieselben Gebilde bei *Torpedo* fand (77), veranlaßt, gegen die Möglichkeit einer Abstammung derselben vom Dotterplättchen aufzutreten. Der letztere Autor entschied sich übrigens, aber ohne irgend einen Beleg zu erbringen, dafür, daß sie durch Teilung oder Sprossung von Furchungskernen entstanden sein möchten. Ich selbst habe sie dann in meiner ersten Selachier-Arbeit (85) bis zu einem Stadium von 8 Furchungskernen zurück verfolgt. Da mir jüngere Stadien damals nicht zu Gebote standen, war ich darauf angewiesen, ihre Entstehung zu erschließen. Der Umstand, daß diese jungen Kerne im Gegensatz zu ihrem späteren Verhalten große Aehnlichkeit mit den Furchungskernen besitzen und daß sie zuweilen durch Streifen feinkörniger Substanz, durch „Kernstraßen“, mit der Keimscheibe in Verbindung stehen, bestimmte mich, sie als Abkömmlinge von Furchungskernen anzusehen, die in einem frühen Entwicklungsstadium aus der Keimscheibe in den Dotter austreten. Ich nannte sie Merocyten, von der Vorstellung ausgehend, daß sie einem Teil einer Furchungszelle entsprächen, nämlich dem Kern nebst umgebendem Protoplasma, welche Zellbestandteile sich von dem bei der Teilung durch sie nicht mehr bewältigten Deutoplasma emanzipieren.

<sup>1)</sup> Den Außenflächen der Dotterhaut dagegen haften hier Spermaköpfe häufig an. Daß sie aber die Membran durchbohrt hätten, davon konnte ich mich in keinem Falle sicher überzeugen.

Obwohl ich inzwischen eine andere Entstehungsweise der Kerne für die Furchungsstadien der Selachier nachgewiesen habe, behalte ich doch den Namen „Merocytenkerne“, der auch von einem Teil der Autoren angenommen wurde, bei. Den Ausdruck „Merocyten“ reserviere ich für diejenigen Zellen, die aus einer Abfurchung oder zelligen Abgrenzung der besagten Kerne hervorgehen. Wie ich schon früher (92) bemerkt habe, ist der Ausdruck Merocyten immer noch brauchbar, wenn man ihm die Bedeutung zu Grunde legt, daß er Zellen resp. Kerne bezeichnet, die für den Dotter des meroblastischen Eies charakteristisch sind. Von den übrigen für unsere Gebilde verwandten Namen ist das Wort „Dotterkerne“ und ebenso „Periblast“ zweideutig, weil sie auch in völlig anderem Sinne gebraucht werden. Die Bezeichnung „Parablast“ ist von HIS selbst jetzt aufgegeben worden. Den Ausdruck „Dottersyncytium“, dessen Annahme mir H. VIRCHOW empfiehlt (Verh. Anat. Ges. 1896), kann ich für die von mir geschilderten Kerne leider nicht acceptieren, weil er absolut nicht auf sie paßt, und ich doch einen Terminus, der von einem anderen Forscher geschaffen wurde, nicht in einem Sinne gebrauchen kann, welcher der Intention jenes Autors widerspricht. Der Begriff Syncytium wurde von HAECKEL (72) definiert als „ein Komplex von verschmolzenen Zellen“<sup>1)</sup>, das aber ist das Kernlager im Dotter des sich furchenden Selachiereies, wie ich gezeigt habe, nicht<sup>2)</sup>.

Meiner zuletzt besprochenen Publikation folgten im Jahre 1888 zwei Arbeiten von KASTSCHENKO, von denen namentlich die erste (88a) unsere Frage entschieden gefördert hat. In diesem Aufsatz zeigte der genannte Forscher, daß schon in einem Stadium von 2 Furchungskernen vor und während des Auftretens der ersten Furche die Merocytenkerne vorhanden sind, und daß die meisten von ihnen zu dieser Zeit innerhalb der Keimscheibe sich befinden. Wenn auch der zweite Punkt eine erfreuliche Bestätigung meiner Vorhersage bedeutete, so war dies bezüglich des ersteren nicht der Fall. Ich hatte mich über den Zeitpunkt, in welchem die Abspaltung der Merocytenkerne von den Furchungskernen erfolgen sollte, zwar, wie ich ausdrücklich hervorhob (l. c. p. 11), nur vermutungsweise geäußert, aber mit Rücksicht auf die periphere Lage derselben an einen äquatorialen Teilungsprozeß gedacht, der wie bei den übrigen Wirbeltieren nach dem Erscheinen der 4 ersten Furchungskerne vor sich gehen und die Merocytenkerne ebenso von den Furchungskernen abspalten sollte, wie im holoblastischen Wirbeltierei die Kerne der vegetativen Blastomeren von denen der animalen. Diese Hypothese und damit die Homologisierung des Vorgangs mit den Furchungsteilungen der übrigen Wirbeltiere war jetzt nicht mehr aufrecht zu erhalten, nachdem KASTSCHENKO gezeigt hatte, daß schon im Stadium von 2 Furchungskernen die Merocytenkerne vorhanden sind.

In seiner zweiten Publikation (88b) teilte KASTSCHENKO mit, daß er auch Keimscheiben untersucht hat, in welchen vor dem Erscheinen der ersten Furche eine Unterscheidung der zweierlei Kerne unmöglich gewesen sei. Es ist wahrscheinlich, daß diesen Angaben Serien aus der ersten Furchungsteilung zu Grunde liegen, die aber von KASTSCHENKO als solche nicht erkannt worden waren<sup>3)</sup>. Aus der Ähnlichkeit der sämtlichen Kerne und dem Fehlen der Merocytenkerne vor der Befruchtung schloß KASTSCHENKO ebenfalls auf eine gemeinsame Abstammung der letzteren und der Furchungskerne. „Die wahrscheinlichste Erklärung“, so sagt er, „scheint mir folgende zu sein: der erste sogenannte Furchungskern teilt sich wiederholt, infolgedessen

1) Also nicht „ein gemeinsames Protoplasma mit einer Anzahl von Kernen“, wie SOBOTTA, (97 p. 554) meint, der es für identisch mit einem „vielkernigen Plasmodium“ hält.

2) Nicht einmal das Verstreichen der um einen Teil der oberflächlichen Merocytenkerne auftretenden Furchen (s. p. 51) wird man als eine Syncytiumbildung auffassen dürfen, da es sich hier fast stets nur um oberflächliche Furchen handelt, die vorübergehend eine partielle Abgrenzung der Kugeln bewirken. Ob die ganz vereinzelt total abgeschnürten Kugeln ebenfalls nachträglich mit dem Dotter verschmelzen, ist sehr fraglich.

3) Daraus ist dem sorgfältigen Beobachter kein Vorwurf zu machen, denn in den von ihm untersuchten Squalidenkeimscheiben ist es in der That oft recht schwierig, die Teilungsfiguren des Furchungskernes und diejenigen der Merocytenkerne zu unterscheiden. Ich besitze selbst derartige ungefurchte *Pristiurus*-Keimscheiben, an denen ich nicht entscheiden kann, ob sie dem Stadium des ersten oder der 2 ersten Furchungskerne angehören, und die man selbst für noch älter halten könnte, wenn man annehmen wollte, daß das Auftreten der ersten Furchen sich stark verspätet habe.

ein vielkerniges Plasmodium gebildet wird. Dasselbe wird nachher allmählich vom Centrum nach der Peripherie in einzelne Zellen geteilt.“ Dabei bleiben, so nahm er weiter an, die peripheren Kerne außerhalb des Furchungsgebietes und verbreiten sich weiter nach der Peripherie, indem sie in den Dotter austreten. Diese Ansicht verzichtet auf eine scharfe Unterscheidung der beiderlei Kerne zu Anfang ihres Auftretens und bedeutet, wenn ich sie recht verstehe, eher einen Rück- als einen Fortschritt gegenüber der Entdeckung der vorausgegangenen Arbeit, daß schon im Stadium von 2 Furchungskernen Merocytenkerne vorhanden sind.

Ich selbst hatte schon vorher von Neapel die gleichen jüngsten Furchungsstadien erhalten und bei *Torpedo* außer dem Stadium von 4 und 2 Furchungskernen auch dasjenige der ersten Furchungsteilung gefunden. Auch im letzteren Stadium zeigten sich schon Merocytenkerne, deren Mitosen sich von der des ersten Furchungskernes in den meisten Keimscheiben von *Torpedo* leicht durch ihre geringere Größe unterscheiden ließen. Da diese Beobachtung mir bezüglich der Genese der Merocytenkerne Bedenken verursachte, wollte ich mit der Veröffentlichung derselben warten, bis ich die entscheidenden Befruchtungsstadien erhalten hatte. Indessen nach der zweiten Publikation von KASTSCHENKO glaubte ich doch meinen Befund nicht länger zurückhalten zu sollen, ich teilte ihn in einem Aufsatz mit (89), in welchem ich die Folgerung zog: daß die Merocytenkerne, wenn überhaupt von Furchungskernen, dann nur vom ersten derselben abgespalten werden können, bevor dieser in die Kerne der 2 ersten Blastomeren sich geteilt hat.

Erst ein erneuter Aufenthalt an der Neapler Station sollte mir die lange gesuchten Befruchtungsstadien und damit die Lösung des Rätsels bringen: es ergab sich aus der Untersuchung dieses Materiales (90, 91a und 91b), daß von den jüngsten Befruchtungsstadien ab eine Mehrzahl von Spermakernen in der Keimscheibe vorhanden ist, von denen einer als ♂ Vorkern mit dem Eikern kopuliert, während die übrigen selbständig bleiben und sich in die Merocytenkerne umwandeln, wobei sie die gleichen Strukturveränderungen wie der heranwachsende ♂ Vorkern durchlaufen und schließlich gleichzeitig mit ihm in die Mitose eintreten. Auf diese Weise kommt der schon vorher von mir beschriebene Befund der ersten Furchungsteilung zustande, welcher neben der ersten Furchungsmitose eine Anzahl kleinerer Mitosen in der Keimscheibe darbietet. Das gewonnene Resultat war somit nach zwei Seiten hin ein neues, denn es hatte nicht nur über die Entstehung der Merocytenkerne bei Selachiern Aufklärung gebracht, sondern gleichzeitig gelehrt, daß bei diesen Tieren physiologische Polyspermie existiert.

Ich habe diese Schlußfolgerung anfänglich nicht ohne Vorbehalt gezogen, denn noch war bei strenger Kritik ein Einwand möglich: die Uebereinstimmung der jungen Merocytenkerne mit dem ♂ Vorkern, wenn sie auch eine noch so frappante war und sich durch alle Entwicklungsphasen der Kerne an einem ausreichenden Material verfolgen ließ, war an sich noch kein zwingender Beweis für ihre Entstehung aus überzähligen Spermatozoen. Hatte ich doch selbst eben erst die Erfahrung gemacht, wie trügerisch es ist, aus der bloßen Aehnlichkeit der Kerne auf eine gemeinsame Abstammung derselben zu schließen. Ein strikter Beweis war nur dann erbracht, wenn es gelungen war, die Merocytenkerne ebenso wie den ♂ Vorkern durch eine ununterbrochene Stufenreihe jüngerer Befruchtungsphasen auf Spermatozoenköpfe zurückzuführen. Nun hatte ich zwar auch dieses Erfordernis gleich bei dieser ersten Untersuchung erfüllt, dank dem Umstande, daß in den zwei jüngsten Keimscheiben eine Mehrzahl von Spermaköpfen vorhanden war, welche in ihrer offenbar rasch verlaufenden Metamorphose zu Kernen untereinander nicht genau gleichen Schritt halten. So konnte ich hier eine kontinuierliche Entwicklungsserie von den fadenförmigen Spermaköpfen zu den fertigen Merocytenkernen der Keimscheibe vorlegen. Aber da dieselben nur an 2 Eiern gewonnen war, schien mir immer noch der Einwand strenger Kritiker möglich, daß ein übler Zufall mir 2 Objekte mit pathologischer Polyspermie in die Hand geführt habe. War doch damals unter dem Eindruck der wenige

1ahre zuvor publizierten Untersuchung von O. und R. HERTWIG (87) die Ansicht, daß die Polyspermie an sich ein pathologischer Vorgang sei, noch die herrschende.

Ich suchte nach weiteren Beweismomenten und fand (92), daß in späteren Stadien die normal verbleibenden Merocytenkerne, denen man in den zwei ersten Furchungsstadien ausschließlich und in den folgenden Stadien noch häufig begegnet, eine reduzierte Zahl von Chromosomen und Spindelfasern besitzen. Das war ein Merkmal, auf welches sich eine ganz beträchtliche Anzahl von Eiern prüfen ließ. Und nachdem ich nun schließlich meine Untersuchungen auch auf den die Keimscheibe umgebenden Dotter ausgedehnt und daselbst bei *Torpedo* während der späten Befruchtungs- und ersten Furchungsstadien an einem reichen Material ausnahmslos Spermaköpfe und wiederholt auch Zwischenstufen zwischen solchen und den Merocytenkernen gefunden habe, ist für mich, wie ich schon in einer Diskussion auf der 10. Anatomenversammlung zu Berlin (96) erklärt habe, auch das letzte Bedenken geschwunden. Ich stehe jetzt nicht mehr an, ohne jeden Vorbehalt folgendes zu behaupten:

Bei den von mir näher untersuchten Selachiern (*Torpedo* und *Pristiurus*) existiert physiologische Polyspermie, und zwar gilt dies bei *Torpedo* nicht nur für die Keimscheibe, sondern sicher auch für den umgebenden feinen und groben Dotter, während es bei *Pristiurus* nicht nachgewiesen, aber doch wahrscheinlich gemacht ist, daß Spermaköpfe außer in die Keimscheibe auch in den feinkörnigen Dotter eindringen. Die in die Keimscheibe und den umliegenden feinkörnigen Dotter gelangten Spermaköpfe wandeln sich in Kerne um und stellen die von allen bisherigen Untersuchern für die Furchungszeit<sup>1)</sup> beobachteten Dotter- oder Merocytenkerne dar, während die in den groben Dotter vorgedrungenen Spermaköpfe im wesentlichen einem baldigen Untergang anheimfallen.

Zu diesem Resultat, das wir nunmehr als ein gesichertes betrachten dürfen, bin ich, wie der Leser ersehen hat, erst durch wiederholte Untersuchungen gelangt, und nicht ohne mich eine Zeitlang auf falscher Fährte befunden zu haben. Der Irrtum war aber durch keine unrichtige Beobachtung und auch nicht durch unmotivierte Schlußfolgerungen veranlaßt, sondern nur durch den äußeren Umstand, daß ich erst nach mehrjährigen Bemühungen die entscheidenden jüngsten Entwicklungsstadien erhalten hatte und somit eine Zeitlang darauf angewiesen war, aus dem Verhalten der älteren Stadien auf das der mir unbekannteren jüngeren Rückschlüsse zu machen. Unter den gegebenen Materialverhältnissen hätte ich gar nicht anders vorgehen können und ich würde heute unter den gleichen Bedingungen genau die gleiche Schlußfolgerung ziehen müssen wie damals. Nachdem ich einmal in den Besitz der Befruchtungsstadien gelangt war, habe ich die richtige Deutung sogleich gegeben, anfangs nur zögernd und mit Vorbehalt, später nach eingehender Untersuchung des vermehrten Materials mit Bestimmtheit. Deshalb möchte ich auch His nicht beipflichten, wenn er (97) sagt, daß ich meine Ansicht über die Entstehung der Merocytenkerne wiederholt<sup>2)</sup> geändert habe. Ich habe sie im Grunde nur einmal geändert, nämlich dann, als ich an Stelle der Hypothese die tatsächliche Beobachtung bringen konnte. Wenn ich auch persönlich die verbindliche und anerkennende Beurteilung, welche His meinen Untersuchungen zu teil werden läßt, nur mit Dank hinnehmen kann, so scheint es mir doch sachlich nicht ganz gerechtfertigt, wenn gerade die Entdeckung der Merocytenentstehung

1) Ich rechne die Furchungszeit bis zum ersten Auftreten der Keimhöhle.

2) Die Angabe von His, daß ich eine Teilung der Merocytenkerne während der Furchung früher in Abrede gestellt hätte, beruht auf einem Versehen oder auf einem Druckfehler, denn es ist bei mir an dem von His citierten Ort von der „Befruchtung“, nicht von der Furchung die Rede. Für die Furchung habe ich Teilungen der Merocytenkerne von jeher beschrieben, aber während der Befruchtung, d. h. vor dem Auftreten der ersten Furchungsmitose, habe ich keine Teilungen jener Kerne gesehen, obwohl ihre Zahl während dieser Zeit etwas zuzunehmen scheint. Daran halte ich, wie aus dieser Arbeit zu ersehen ist, auch jetzt noch fest.

bei Selachiern in Zukunft als ein Paradigma wissenschaftlichen Irrsins gelten sollte. Wir haben in der Embryologie Beispiele größerer, d. h. weniger motivierter Irrtümer und auch eines wiederholteren Wechsels der Meinungen.

Zu diesen neuen Befunden haben meines Wissens nur wenige Autoren auf Grund eigener, bei Selachiern angestellter Beobachtungen Stellung genommen. SAMASSA (95) hatte bei einer in Neapel ausgeführten Untersuchung der Keimblätterbildung und Furchung von Haien Gelegenheit, 2 Keimscheiben von *Scyllium canic.* aus der Befruchtungszeit in Schnitte zu zerlegen. In einer derselben fand er die beiden Vorkerne in gegenseitigem Kontakt und „einander völlig gleich im Bau und Größe“, woraus hervorgeht, daß es sich um eine ziemlich fortgeschrittene Befruchtungsphase, etwa entsprechend meinem Stadium V von *Torpedo*, handelt. Außer den Vorkernen enthielt die Keimscheibe Merocytenkerne, die eine große „Ähnlichkeit“ mit den ersteren erkennen ließen. Wenn dieser Befund an sich auch nicht völlig beweisend ist, so stimmt er doch gut zu dem, was ich bei *Pristiurus* und *Torpedo* an einer ziemlich beträchtlichen Anzahl von Eiern immer in gleicher Weise beobachtet habe. SAMASSA zieht auch aus dieser Beobachtung und seiner Untersuchung des Furchungsprozesses den Schluß, „daß alles, was er gesehen, für die Annahme RÜCKERT's spricht, daß die Dotterkerne nicht von Furchungskernen abstammen, sondern wahrscheinlich von überschüssigen, in das Ei eingedrungenen Samenfäden“.

Des weiteren hat J. BEARD, wie er in einer vor 2 Jahren erschienenen vorläufigen Mitteilung erwähnt (96), bei *Raja radiata* während und kurz nach der Befruchtung die Merocytenkerne innerhalb der Keimscheibe und beim Auftreten der Furchen außerhalb derselben beobachtet. In Bezug auf ihre Genese sagt er, daß er sich genötigt gesehen habe, meine Beobachtungen zu bestätigen, obwohl er, bevor er selbst einen Einblick in den Gegenstand hatte, anderer Meinung gewesen sei. „The candid confession may be made“, so sagt er, „that no other interpretation appears to me possible, unless new facts should arise to throw more light upon the matter.“ So erfreulich diese zustimmende Angabe für mich ist, so würde sie doch an Wert gewinnen, wenn sich aus ihr entnehmen ließe, was BEARD bei *Raja* eigentlich beobachtet hat, ob er die Umwandlung der Spermatozoenköpfe in der Befruchtung an ausreichendem Material gesehen hat oder ob er sich allein auf die Uebereinstimmung der Merocytenkerne mit dem ♂ Vorkern während der späteren Befruchtungsstadien stützt. Der Vorbehalt, den er in seinem Nachsatz macht, läßt vermuten, daß das erstere nicht der Fall ist, denn sonst würde er sich wohl ohne Klausel ausgesprochen haben. Seine äußerst kurz gehaltene Mitteilung will, wie er selbst sagt, nur andere Forscher auf *Raja radiata* als ein für die Untersuchung der Selachierbefruchtung äußerst günstiges Objekt aufmerksam zu machen.

In einem Referat über die Befruchtung erwähnt SOBOTTA (96), daß auch er einige Befruchtungsstadien von *Torpedo* besitzt, welche mehrere, bis 8, Spermakerne im Keime zeigen.

Meine Angabe bezüglich der physiologischen Polyspermie wurde sehr bald auch insofern bestätigt, als mehrere Forscher ebenfalls an der Hand von Schnittserien den gleichen Befruchtungsmodus für Reptilien und Amphibien nachweisen konnten. Ehe ich auf diese Arbeiten eingehe, mag an einige ältere einschlägige Untersuchungen erinnert werden. Schon 1870 hat VAN BAMBEKE (70) bei Urodelen und ausnahmsweise auch bei Anuren die Eintrittsöffnungen mehrerer Spermatozoen in dem frisch befruchteten Ei gesehen und richtig gedeutet. Ferner hat v. KUPFFER zusammen mit BENECKE (78) einen von der gewöhnlichen Polyspermie abweichenden Vorgang für *Petromyzon* beschrieben, bei welchem nach Penetration eines einzigen befruchtenden Spermatozoons die Bestandteile von den Köpfen weiterer nur bis in den Eiraum vorragender Samenfäden durch einen vom Ei sich vorstülpenden protoplasmatischen „Zapfen“ aufgenommen und so passiv der Eisubstanz einverleibt werden. Später hat dann v. KUPFFER (82) bei *Bufo* das aktive Eindringen einer Anzahl von Spermatozoen in das Ei direkt am lebenden Objekt verfolgt.



Während BORN (86) und ROUX (87) für Anuren in Bestätigung der älteren O. HERTWIG'schen Angaben bei normaler Befruchtung nur ein Spermatozoon im Ei vorfinden konnten, haben nun mehrere neuere Autoren für urodele Amphibien das Vorkommen der Polyspermie an gefärbten Schnitten außer Zweifel gestellt. So konnte FICK (92 und 93) an einem reichen Material vom *Axolotl* in der großen Mehrzahl der Eier (also nicht konstant) mehrere und zwar bis zu 9 Spermatozoen auffinden. Diejenigen, welche auf der weißen Seite des Eies eindringen, bleiben in oberflächlicher Lage und entwickeln sich meist nicht weiter, sondern gehen unter Aufquellung alsbald zu Grunde, was mit meinen Beobachtungen über das Verhalten der Spermaköpfe im groben Dotter und in der peripheren Zone des feineren Dotters im Selachierei übereinstimmt. Die übrigen Spermaköpfe aber verhalten sich genau wie der befruchtende, mit Ausnahme des Umstandes, daß sie mit dem Eikern nicht kopulieren. Teilungen an diesen mit Sphären versehenen Kernen hat aber FICK nicht beobachtet, sowie er überhaupt das weitere Schicksal derselben nicht näher verfolgt hat. In dieser Hinsicht erhalten wir wertvolle Aufschlüsse durch eine später erschienene Untersuchung am Urodelenei. Ich meine damit nicht die in neuerer Zeit wiederholt citierten Angaben von GASCO (94), in denen die Polyspermie für den *Axolotl* nur auf Grund von Oeffnungen in der „Dotterhaut“ behauptet wird, sondern die Bearbeitung des *Triton*-Eies durch BRAUS (95). Dieser Forscher sah während der Befruchtung stets eine Anzahl von überzähligen Spermakernen „meist im weißen Dotter und in der Nähe der Eiperipherie, seltener dem animalen Pol oder dem Centrum genähert“ Diese mit Sphären versehenen Kerne gelangen bei der Furchung in die Macromeren, woselbst sie bei „vielen Eiern“ gefunden werden, aber immer nur in der Einzahl innerhalb einer Zelle. So ließen sie sich bis zum Blastulastadium verfolgen. Ihre Zahl betrug im Maximum 9. Bemerkenswert ist, daß diese Polyspermie an den Eiern frisch eingefangener Tiere, ja sogar an einem in der Freiheit abgelegten Ei besonders stark ausgeprägt konstatiert worden ist. Es kann sich daher hier nicht um eine Schwächung der Eier infolge langer Gefangenschaft der Tiere handeln, ein Einwand, der gegen die Befunde FICK's am *Axolotl*-Ei geltend gemacht worden ist. Von den Merocytenkernen der Selachierkeimscheibe unterscheiden sich die entsprechenden Gebilde des *Triton*-Eies darin, daß sie sich ausschließlich amitotisch teilen, wobei sie sich in polymorphe Kerne umwandeln. Sie verhalten sich somit von vornherein ähnlich, wie die Kerne der Selachier später nach ihrem Eintritt in den Dotter es thun, woselbst diese ebenfalls, und zwar infolge der veränderten Umgebung, Abweichungen! von der normalen Mitose zeigen und Eigenschaften der polymorphen Kerne anzunehmen beginnen. Der Umstand, daß die Kerne bei *Triton* von Anfang an in einer protoplasmaärmeren Region des Eies liegen, dürfte ein ursächliches Moment für das frühzeitige Auftreten der Störungen abgeben.

Die Angaben von BRAUS erhielten eine Bestätigung durch MICHAELIS (97), der bei *Triton* oft 2—3, ja „noch viel mehr“ Dotterlöcher und fast in jedem Ei 1—2 überzählige Spermaköpfe fand. Teilungen der Kerne sah er nicht, doch betrachtet er sein Material als nicht ausreichend, um hierin BRAUS widerprechen zu können.

Noch früher als bei den Urodelen wurde bei Reptilien physiologische Polyspermie durch OPPEL (91, 92) nachgewiesen. In der Keimscheibe der Blindschleiche fanden sich während und bald nach der Befruchtung 1—5 überzählige Spermakerne, in derjenigen der Ringelnatter während und nach Ablauf der ersten Furchungsteilung 9—37, also ungefähr ebensoviele wie in der Selachierkeimscheibe. Die Kerne liegen meist unter Dellen oder trichterförmigen Einsenkungen der Oberfläche. Bei der Ringelnatter scheint, soweit das Material ein Urteil zuläßt<sup>1)</sup>, die Polyspermie konstant zu sein, denn sie war in allen 12 unter-

<sup>1)</sup> Es handelt sich um die Eier nur eines einzigen Muttertieres, das nach erfolgter Begattung in Bozen eingefangen und hierhergesandt worden war.

suchten Eiern vorhanden. Auch die große Zahl der Spermakerne weist schon darauf hin. Bei *Anguis* fanden sich in 18 Keimscheiben 8 mal nur 1—2 überschüssige Spermakerne und 4 mal keine solchen. Hier- nach ist es leicht möglich, daß die Polyspermie bei diesem Reptil inkonstant ist, was natürlich von Belang für die Frage nach einem etwaigen Nutzen dieser Einrichtung wäre. Mit Bestimmtheit läßt sich aber aus den 4 monosperm besamten Keimscheiben ein solcher Schluß nicht ziehen, da 3 derselben auf die Zeit vor und zu Beginn der Kopulation und nur eine auf die der ersten Furchungsmitose fallen. Demgemäß muß man auch an die Möglichkeit denken, daß die überzähligen Spermakerne in diesen Fällen nur verspätet in die Keim- scheibe eindringen im Gegensatz zu dem Verhalten bei Selachiern. Auch die fertigen Kerne der Reptilien unterscheiden sich von denen der Selachier in mehrfacher Hinsicht. Die Teilungen, die hier mitotische sind, treten verspätet und, wie es scheint, irregulär auf, denn OPPEL konnte bei seiner sehr genauen Be- arbeitung in sämtlichen Eiern nur 2 deutliche Mitosen finden, was für die untersuchten ca. 200 Kerne der Ringelnatter ein sehr geringer Prozentsatz ist. Später erfolgen vermutlich doch wohl etwas mehr Teilungen, da in einer Keimscheibe mit 16 Furchungskernen von *Anguis* die Kerne in Gruppen beisammenliegen, meist gepaart, und sogar zu je 4, vielleicht zu je 8 Stück. Regelmäßige Mitosen fand aber OPPEL zu dieser Zeit nicht mehr, hingegen karyolytische Figuren. Die Kerne gehen dementsprechend noch während der Furchung verloren. — Auch bei *Lacerta viridis* wurden in einem jungen Furchungsstadium Mero- cytenkerne in der Keimscheibe durch OPPEL beschrieben, nebst Trichtern oberhalb derselben. Demnach dürfte die physiologische Polyspermie bei Reptilien eine verbreitete Erscheinung sein.

Unter den Wirbellosen wurde in neuerer Zeit bei Insekten physiologische Polyspermie von HENKING (92) eingehender beschrieben, nachdem schon früher durch BLOCHMANN (87 und 89) wiederholt kurz darauf hingewiesen war, daß in solchen Eiern manchmal 2—3 Spermakerne vorkommen. Nach HENKING trifft man bei *Agelastica*, *Pyrrhocoris* und *Lasius* „im Dotter nie mehr als 3, sehr oft 2, noch öfter aber nur 1 Samenelement“. Die Polyspermie ist also hier geringgradig und durchaus nicht konstant. Aber sie ist sicher nicht pathologisch, denn bei *Pyrrhocoris* fanden sich 50 Proz. polyspermer und nur 2—4 Proz. nicht entwicklungsfähiger Eier. Weiter teilt HENKING mit, daß „die überzähligen Samenfäden genau die gleichen Veränderungen durchmachen“ wie der kopulierende, aber nur bis zu den „die erste Teilung vor- bereitenden Phasen“, eine „völlige Teilung“ hat er nicht beobachtet und er zweifelt, ob „lebenskräftige Teilungen“ überhaupt an den Kernen vor sich gehen. Bezüglich des späteren Schicksals der Kerne citiert er ganz richtig meine Angabe, daß bei Selachiern nicht alle Merocytenkerne aus Spermakernen abzu- stammen brauchen, und fügt hinzu, daß man auch für Insekten dies betonen müsse.

Wenn man diese sämtlichen Litteraturangaben über die Polyspermie mit dem vergleicht, was ich in der vorliegenden Arbeit für Selachier mitgeteilt habe, so ergibt sich, daß bei keinem anderen bis- her untersuchten Ei die physiologische Polyspermie so ausgesprochen ist und so typisch abläuft wie hier. Schon die durchschnittliche Zahl der überschüssigen Spermatozoen ist bei Selachiern erheblich stärker als in den anderen Eiern, wenn wir von denen der einen von OPPEL untersuchten Ringelnatter absehen. Ferner ist die Polyspermie daselbst ausnahmslos in allen Eiern vorhanden, was bei den übrigen Tieren höchstens für Reptilien gilt, aber auch da noch nicht feststeht. Dann dringen die überzähligen Spermaköpfe bei Selachiern gleichzeitig oder nahezu gleichzeitig mit dem befruchtenden ins Ei und, was die Hauptsache ist, machen hier eine Reihe karyokinetischer Teilungen synchron mit denen des Furchungskernes durch, wovon bei den übrigen Eiern keine Rede ist. Nur bei Reptilien hat OPPEL ein paar ganz vereinzelte Mitosen zu Anfang der Furchung gesehen. Nach all dem kann schließlich auch der weitere Unterschied nicht wunder nehmen, daß die

Kerne überall sonst bald vollkommen zu Grunde gehen, während sie nur bei Selachiern über längere Zeit — zum mindesten über die von mir beschriebene Entwicklungsperiode — sich erhalten und vermehren.

Es ist nun weiter die Frage zu erörtern, ob außer den Spermakernen noch andere Gebilde für die Abstammung der Merocytenkerne des sich furchenden Selachiereies in Betracht kommen.

Was zunächst die Einwanderung mütterlicher Elemente in das Ei anbelangt, so ist eine solche in neuerer Zeit, so viel mir bekannt, von niemand mehr behauptet worden, aber es wird andererseits auch schwerlich Jemand in der Lage sein, diese Möglichkeit für sämtliche während der Befruchtung außerhalb der Keimscheibe auftretende Kerne mit aller Bestimmtheit auszuschließen. Ich selbst hatte früher (92) unter den Kernen der oberflächlichsten Schicht des Dotters einige mit einem auffallend scharf begrenzten, zellenleibähnlichen Hof gesehen und daraufhin die Möglichkeit einer Einwanderung von Zellen erörtert. Einen Beweis für einen solchen Vorgang habe ich aber damals nicht erbringen können und kann es auch heute nicht. Im Gegenteil, nachdem es mir inzwischen gelungen ist, bei *Torpedo* auch in dieser Region des Eies ein regelmäßiges Vorkommen von Spermaköpfen nachzuweisen, liegt keine Veranlassung mehr vor, für jene vereinzelt Merocytenkerne (p. 80) an eine andere Entstehungsweise zu denken als für die übrigen. Ich werde daher im folgenden von dieser Möglichkeit absehen, denn auch wenn sich bei einer Nachuntersuchung herausstellen sollte, daß doch ab und zu einmal eine der dem Ei auflagernden Zellen in dasselbe einwandert, so würde dies, da es nur ein vereinzelt Vorkommnis sein kann, meine Auffassung von der Entstehung der Merocytenkerne nicht alterieren.

Eine prinzipielle Bedeutung hingegen hat die andere Frage: ob außer durch die überzähligen Spermaköpfe auch durch die Furchungskerne Merocytenkerne geliefert werden? Hierauf kann ich bis zu der Entwicklungsstufe, welche dem Auftreten der Keimhöhle unmittelbar vorausgeht, eine ganz bestimmte Antwort auf Grund eingehender Studien geben.

Wie p. 57 ausgeführt wurde, müssen die Furchungskerne infolge ihrer synchronen Teilungen in geometrischer Progression sich vermehren; infolgedessen haben wir in der Zählung derselben ein Mittel, um festzustellen, ob solche Kerne in den Dotter abgegeben werden. Ist dieses der Fall, so muß sich sogleich ein entsprechendes Deficit an Furchungskernen herausstellen, welches weiterhin von Teilung zu Teilung in geometrischer Progression anwächst. Würde beispielsweise im Stadium von 8 Blastomeren nur ein einziger Furchungskern in den Dotter treten, so würde dies für das Stadium von 128 Segmenten schon einen Ausfall von 16 Stück geben, und zwar allein für den Fall, daß in der zwischenliegenden Zeit kein einziger weiterer Kern in den Dotter gelangt wäre. Nun war es aber, wie oben gezeigt wurde, möglich, bei *Torpedo* die Zählungen bis zum Beginn der neunten Teilung auszudehnen<sup>1)</sup> und bis dahin festzustellen, daß die Zahl der Segmente resp. der Furchungskerne hinter der zu erwartenden Ziffer nicht zurückbleibt. Bis zu einem kurz vor der Keimhöhlenbildung gelegenen Stadium

1) SOBOTTA ist es bei seinen bisherigen, offenbar ziemlich summarischen Untersuchungen nicht gelungen, die in geometrischer Progression stattfindende Vermehrung der Kerne von *Torpedo* über das Stadium von 64 Segmenten hinaus zu verfolgen. Er betont dabei durch gesperrten Druck, daß dies an „seinen“ Präparaten sich so verhalte. Das ist eine wohl angebrachte Vorsicht. Um so weniger verständlich ist es, daß SOBOTTA trotzdem zu dem Schluß gelangt, meine auf den Zählungen beruhende Beweisführung als ungenügend zurückzuweisen. Sobald nur an einem Objekte das von ihm nicht gefundene Stadium von 128 Furchungskernen nachgewiesen ist, so ist dies ein direkt verwendbarer und schlagender Beweis für meine Ansicht, daß bis dahin keine Furchungskerne an den Dotter abgegeben sind. Wenn dagegen SOBOTTA an seinen Präparaten eine geometrische Progression der Furchung nicht hat nachweisen können, so ist das ein negatives Resultat, das über die Abgabe oder Nichtabgabe von Furchungskernen an den Dotter nichts beweist und nichts widerlegt. — SOBOTTA bezeichnet die oben dargelegte Begründung meiner Ansicht als einen „Wahrscheinlichkeitsbeweis“. Ich möchte dem hinzufügen, daß meine Beweisführung jedenfalls sicherer und zwingender ist als alles, was er bei Selachiern zu Gunsten seiner Ansicht überhaupt vorbringen kann. Es wäre recht gut, wenn die sogenannten „Beweise“ in der Embryologie ihren Namen immer so verdienen würden, wie jener von mir gelieferte.

treten also, wie sich für *Torpedo* zahlenmäßig nachweisen läßt, Furchungskerne nicht in den Dotter aus und kommen daher für die Genese der Merocytenkerne sicher nicht in Betracht. Nur bis zu diesem Stadium indessen, bis zu welchem eine zahlenmäßige Entscheidung möglich ist, behaupte ich, wie ich ausdrücklich hervorhebe, eine ausschließliche Abstammung der Merocytenkerne von Spermaköpfen. Damit gehe ich jetzt einen kleinen Schritt weiter als in meinen früheren Publikationen, in denen ich ausnahmslos (90, p. 161; 91a, p. 253; 91b, p. 322; 92, p. 329; 94, p. 575) und ausdrücklich nur von den Merocytenkernen der „ersten“ oder „jungen“ Furchungsstadien gesprochen habe. Es ist deshalb auch nicht richtig, wenn von einigen Seiten immer wieder angegeben wird, daß ich eine Abstammung sämtlicher Merocytenkerne, also auch derjenigen aus den Keimblätterstadien des Selachiereies, von Spermaköpfen behauptet hätte, denn ich hatte die immer wiederkehrenden Worte „junge Furchungsstadien“ gerade deshalb gewählt, um die Möglichkeit offen zu lassen, daß eine Untersuchung der älteren, einer Kernzählung nicht zugänglichen Stadien ein Hervorgehen der Merocytenkerne aus Furchungskernen ergeben könnte. Ich will übrigens gern zugeben, daß ein solches Mißverständnis entstehen konnte, weil ich selbst es vermieden habe, mich über die Frage näher auszusprechen, bevor die älteren Stadien nochmals von mir bearbeitet waren.

Nun habe ich leider seit meiner ersten Arbeit über die Blätterbildung bei Selachiern (85) keine Gelegenheit mehr gefunden, jene späteren Stadien einer nochmaligen genauen Untersuchung zu unterziehen, obwohl der Wunsch dazu bei mir vorhanden war. Lag doch seit Auffindung der Polyspermie die Frage der Merocytenentstehung wesentlich anders als vor 14 Jahren. Damals waren die Kerne nur bis zu einem sehr jungen Furchungsstadium zurück verfolgt, und so mußte man zu Anfang der Furchung, nicht zu Ende derselben, ihren Ursprung suchen. An ein zweimaliges Auftreten derselben aber zu denken, war nicht die geringste Veranlassung gegeben. Erst nachdem sich die merkwürdige Entstehung der Kerne aus Spermaköpfen herausgestellt hatte, konnte man mit Rücksicht auf die übrigen nicht polyspermen Wirbeltiereier, namentlich die der Knochenfische, die Frage aufwerfen, ob nicht in späterer Entwicklungszeit nochmals solche Kerne aus anderer Quelle, aus Furchungskernen, sich bilden. Ich selbst habe das durchaus nicht verkannt, sondern habe ja gerade mit Rücksicht hierauf die Kernzählungen bis in möglichst späte Stadien ausgedehnt.

Aber wenn ich auch die Berechtigung des Problems an sich anerkenne, so muß ich es doch zurückweisen, wenn H. VIRCHOW und SOBOTTA vom hohen Roß aprioristischer Argumentationen herab dasselbe ohne weiteres entscheiden zu können glauben. Sagt doch der erstere (s. Diskussion zu SOBOTTA 96c), „es sei morphologisch undenkbar, daß eine zweifellos gleichwertige Formation wie das Syncytium der Teleostier und das der Selachier zwei so heterogenen Modi seine Entstehung verdanken solle“, während es SOBOTTA „a priori fast unglaublich scheint, daß die völlig homologen Gebilde bei Selachiern und Teleostiern auf eine so ungewein differente Weise entstehen sollen“. Auf den letzteren Satz habe ich zu erwidern, daß die Homologie oder „völlige“ Homologie bis jetzt noch nicht feststeht, sondern daß dies gerade der Punkt ist, welcher durch die Genese der Kerne entschieden werden soll. Ergiebt sich die gleiche Entstehung, so sind es homologe, ergiebt sich eine verschiedene Entstehung, so sind es analoge Kerngebilde, welche vielleicht genau die gleichen Funktionen erfüllen und auch einander durchaus ähnlich sind. Versteht H. VIRCHOW unter „der zweifellos gleichwertigen Formation“ ebenfalls eine homologe Bildung, so gilt auch für seinen Satz das Gesagte.

Daß die Kerne bei Selachiern und Teleostiern in ihrem Verhalten sehr ähnlich sind, beweist an sich nicht das Geringste für ihre gemeinsame Abstammung, denn die Eigentümlichkeiten, welche die Merocytenkerne der Furchungszeit in Bezug auf Größe, Form, Struktur und Vermehrungsweise

bei Selachiern zeigen, sind, wie ich dargethan habe, nicht eine Folge ihrer Abstammung, sondern vielmehr ihrer veränderten Lebensbedingungen innerhalb des Dotters. Dieser Einfluß der Umgebung wird sich aber an Derivaten von Furchungskernen, also an Teleostiermerocyten, ebenso geltend machen müssen, wie er es an den Abkömmlingen der überzähligen Spermaköpfe bei Haien thatsächlich thut.

Die Hauptsache aber scheint mir, daß die beiden Autoren übersehen, daß es sich hier nicht um die Anlage eines bleibenden Organs oder Organsystems, wie etwa des Gehirns oder des Verdauungssystems handelt, für welche allerdings eine verschiedene Entstehungsweise innerhalb der Klasse der Fische undenkbar wäre, sondern um eine vergängliche, rein embryonale Bildung, die in Anpassung an den Nahrungsdotter aufgetreten ist. Nun ist aber für den Nahrungsdotter der Knochenfische und Selachier durchaus nicht erwiesen, daß er aus gemeinsamer phylogenetischer Quelle stammt, sondern es ist, soweit wir in diese Vorgänge einen Einblick haben, im Gegenteil sogar sehr wahrscheinlich, daß er in beiden genannten Fischordnungen unabhängig erworben worden ist. Ist dies aber der Fall, dann sind auch die Dotterkerne in jeder der beiden Ordnungen eine selbständige Errungenschaft und können sehr wohl im polyspermen Selachierei von den vorhandenen Spermakernen abstammen, während sie im monospermen Teleostierei, wo solche Kerngebilde nicht zur Verfügung stehen, von Furchungssegmenten entnommen werden.

Ebensowenig beweisend ist das von SOBOTTA angeführte Verhalten der urodelen Amphibien; hier herrscht Polyspermie, aber es wird kein Merocytenlager gebildet, sondern die Spermakerne gehen nach einiger Zeit zu Grunde. Daraus folgt doch nicht, daß die Kerne bei Selachiern ebenfalls abortieren müssen. Ich glaube, daß man hier eher noch die Reptilien als die Amphibien anführen könnte: sie zeigen Polyspermie, aber wahrscheinlich gehen die überzähligen Spermaköpfe verloren, und wenn dies der Fall, dann werden die Merocytenkerne vom befruchteten Keime aus entstehen. Auch wenn sich dies herausstellen sollte, so liegt dennoch keine Berechtigung vor, das Gleiche auf die Selachier zu übertragen. Denn erstens ist es möglich, daß auch bei Reptilien „die Dottermasse in einer ganz anderen phylogenetischen Reihe erworben wurde“ wie schon SAMASSA (l. c. p. 142) mit Recht TODARO entgegengehalten hat. Und zweitens, selbst wenn sich erweisen ließe, daß dies nicht der Fall, daß vielmehr der Nahrungsdotter der Selachier und Reptilien ein gemeinsames Erbstück ist (das bei Amphibien mehr oder weniger verloren gegangen wäre), so bleibt doch immer noch die Möglichkeit, daß ein ursprünglich aus Spermaköpfen gebildetes Merocytenlager phylogenetisch durch ein von Furchungskernen stammendes verdrängt und ersetzt worden ist. Also mit theoretischen Spekulationen ist, von welcher Seite man auch der Frage beizukommen sucht, hier nichts auszurichten. Es ist zwar ein sehr einfaches und bequemes Verfahren, einen Fall, der zu einem anderen nicht recht stimmen will, nach ihm zu schematisieren, aber ein wissenschaftlicher Fortschritt wird damit nicht erzielt, sondern allein durch die Beobachtung der Thatsachen. Wie steht es nun in letzterer Beziehung um unsere Frage?

In der Diskussion zu einem Vortrag SOBOTTA's (96) teilte HIS auf dem 10. Anatomenkongreß mit, daß er sich bei Selachiern mit Bestimmtheit von einem Uebertritt von Blastomeren in den Dotter und einer Verschmelzung derselben zu einem „Syncytium“ überzeugt habe. Ich erwiderte hierauf (l. c. p. 97), daß ein strikter Nachweis hierfür schwer zu erbringen sei, denn erstens werde bald nach jenem Stadium, bis zu welchem ich die Zählungen durchgeführt, die Keimscheibe bis auf ihren vorderen Rand vom Dotter durch die auftretende Keimhöhle abgetrennt und zweitens seien die Bilder, welche ein Aufgehen von Furchungszellen im Dotter demonstrieren sollen, immer zweideutig und könnten ebensogut im Sinne einer Abfurchung peripherer Blastomeren aufgefaßt werden.

Seitdem hat HIS in einer ausführlichen Publikation (97) die Entstehung des Merocytenlagers aus Furchungszellen für *Torpedo ocell.* näher geschildert. Der Vorgang besteht nach ihm darin, daß von einem

Furchungsstadium mit 4—5 Zellschichten ab periphere Blastomeren am Rande und am Grunde der Keimscheibe durch Aufnahme reichlicher Dottermengen sich vergrößern und infolgedessen unter sich und mit dem Dotter in innigere Berührung treten, die schließlich zu einer Verschmelzung dieser Zellen untereinander und mit dem Dotter führt. Indem sich diese peripheren Zellen zugleich von den übrigen Keimzellen abspalten, soll „die nach außen offene Keimhöhle“<sup>1)</sup> entstehen. Nach dieser Auffassung handelt es sich um eine Vereinigung von bereits abgefurchten, allseitig freien Blastomeren. Es würde also von einem bestimmten Zeitpunkte an der bis dahin stattfindende Prozeß der Abfurchung nicht nur stillstehen, sondern wieder rückgängig werden, indem Blastomeren, die sich kurz zuvor von dem Dotter und von ihren Nachbarn abgetrennt haben, wieder mit diesen verschmelzen. Nach His können sogar mehrere Lagen von Zellen auf diese Weise mit dem Dotter konfluieren, wobei die Kerne der zuerst eingetretenen nach der Tiefe zu verschoben werden.

Ich kann nun nicht finden, daß His den Beweis für eine Wiedervereinigung abgefurchter Blastomeren mit dem Dotter erbracht hat, denn seine in Fig. 8 l. c. dargestellte Furchungszelle, deren Verhältnis zum Dotter den Ausgangspunkt der Beschreibung bildet, kann ebensowohl als eine noch nicht ganz abgefurchte Zelle angesehen werden, wie als eine mit dem Dotter in Verschmelzung begriffene. Auch kann der gleiche Einwand gegen die mit dem Dotter zusammenhängenden Zellen der übrigen Figuren, Fig. 9—11, gemacht werden<sup>2)</sup>. Ueberdies sehe ich nicht ein, warum His für die Ableitung seines „Syncytiums“ nicht auf jene Blastomeren rekurriert, die sich vom Dotter und untereinander noch nicht vollständig abgelöst haben. Solche Elemente erhalten sich, wie allerdings nur durch eine lückenlose Untersuchung der vorausgegangenen Furchungszeit zu erkennen ist, bis zu dem Stadium, mit welchem die Beschreibung von His beginnt, und kämen doch wegen ihrer peripheren Lage und wegen ihrer Verbindung mit dem Dotter zunächst in Betracht als Mutterelemente etwaiger Merocytenkerne. Im übrigen möchte ich, um in dieser Sache völlig objektiv zu sein, selbst darauf hinweisen, daß zur Zeit der auftretenden Keimhöhle (Taf. V Fig. 45) eine auffällige Vermehrung der im Dotter gelegenen Kerne stattfindet und daß in der That viele dieser Kerne, im allgemeinen diejenigen, welche der Keimscheibe näher liegen, von feinkörnigen Höfen umgeben sind, im Gegensatz zu den Merocytenkernen der früheren Stadien. Aber man befindet sich diesen Kernen gegenüber immer vor folgendem Dilemma. Entweder tragen dieselben noch den Charakter unveränderter Furchungskerne, dann ist immer die Möglichkeit gegeben, daß sie überhaupt keine Merocytenkerne sind, sondern Kerne von Blastomeren, die noch mit dem Dotter zusammenhängen oder vielleicht noch intimer als zuvor mit ihm sich verbunden haben, aber sich später trotzdem noch abfurchen; oder aber die Kerne zeigen das typische Aussehen von Merocytenkernen, und dann bleibt hinwiederum der Einwand, daß es von Spermaköpfen abstammende Merocytenkerne der vorausgegangenen Furchungszeit sind, die sich einen feinkörnigen

1) His weicht in seiner Schilderung des Keimhöhlenstadiums von der von mir gegebenen und von späteren Autoren bestätigten Darstellung nicht unwesentlich ab. Er nimmt an, daß das eine Ende der Keimscheibe — es ist das embryonale oder hintere — sich vom Dotter abtrennt, und unterscheidet es als „freien Pol der Scheibe“ von dem „angehefteten vorderen Pol“. Die sichelförmige Lücke, die er zwischen jenem Rande der Keimscheibe und dem Dotter beobachtet hat, faßt er somit als eine normale Oeffnung der Keimhöhle auf, als einen die Keimscheibe umgreifenden „Grubeneingang“. Ich zweifle nicht, daß His hier durch ein Artefakt getäuscht worden ist. Wenn man die Keimscheibe aus dem Dotter heraussticht oder -schneidet, ereignet es sich häufig, daß der zu dieser Zeit dünne Embryonalrand, welcher die Decke der Keimhöhle bildet, entzweireißt. Auch beim Einlegen der Keimscheibe in Flüssigkeiten kann dieses Ereignis infolge eines starken Diffusionsstromes eintreten. Durch die so entstandene Lücke stürzt die Fixierungsflüssigkeit, resp. der Alkohol, in die Keimhöhle und hebt dabei die Keimscheibe häufig von ihrer Unterlage ab, so daß ihr hinterer Rand mehr oder weniger aufgerichtet wird, eine Stellungsveränderung, die His ebenfalls als normalen Vorgang beschrieben hat.

2) Ich gehe nicht so weit, die Wiederverschmelzung von abgefurchten Blastomeren mit dem Dotter als etwas Undenkbares a limine abzuweisen, denn wir haben durch die Beobachtung des lebenden Objektes und das Experiment schon manchen unerwarteten embryonalen Vorgang kennen gelernt. Auch habe ich selbst, allerdings an jüngeren Keimscheiben, mit jener Möglichkeit gerechnet, weil an meinen Serien aus dem Stadium von 128 und 256 Blastomeren die Abfurchung am Boden der Keimscheibe stärker ist als in den unmittelbar folgenden Stadien. Ich habe an der betreffenden Stelle meiner Beschreibung die Frage gar nicht berührt, weil ich sie am abgetöteten Material nicht sicher entscheiden konnte.

Hof erworben haben und in lebhaftere Proliferation geraten sind. Schließlich könnte man auch den Umstand, daß am vorderen, mit dem Dotter längere Zeit in Verbindung bleibenden Umfang der Keimscheibe eine viel stärkere Ausbreitung von Merocytenkernen in den Dotter statthat als am übrigen Umfang (vergl. Fig. 52—58 Taf. V; Fig. 61 und 67 Taf. VI), ebenfalls zu Gunsten einer Abstammung dieser Elemente aus Blastomeren heranziehen. Beweisend ist freilich auch dieses Kriterium nicht im geringsten, denn es kommen für dies Verhalten mehrere ganz verschiedene Erklärungsmöglichkeiten in Betracht, deren Darlegung mich aber hier zu weit führen würde. Jedenfalls bietet das erörterte Problem, so wie es bisher in Angriff genommen worden ist, dem subjektiven Ermessen der einzelnen Forscher einen ziemlich weiten Spielraum, und kann auch durch die jüngste Arbeit von HIS nicht als erledigt gelten.

Es macht nun aber auch SOBOTTA in seinem Referat (l. c. p. 571) über die Entstehung des Merocytenlagers der Selachier einige auf eigener Beobachtung beruhende Angaben. Sie stehen im Widerspruch mit denen von HIS sowohl in Bezug auf die Zeit als die Art der Genese jener Bildung. Es sind die beiden Forscher eben nur darin einig, daß wie bei den Knochenfischen, so auch bei Selachiern in später Furchungszeit aus peripheren Blastomeren Merocytenkerne hervorgehen müssen. SOBOTTA seinerseits läßt die Kerne früher auftreten als HIS, und was den Entstehungsmodus anlangt, so schildert er zunächst an der Hand eines Schemas ziemlich ausführlich, wie die peripheren Segmente am Rande und in der Tiefe immer mit dem Dotter in Verbindung bleiben, während von ihren centralen Enden mit fortschreitender Furchung sich wiederholt neue, fertige Zellen abschnüren. Ich weiß nicht, ob SOBOTTA mit der Uebertragung dieses für das meroblastische Ei bekannten Furchungsmodus auf die Selachier etwas Neues zu bringen glaubt. Jedenfalls habe ich den in Rede stehenden Vorgang für diese Meroblastier schon vor 14 Jahren (85, p. 12) beschrieben, und zwar ohne mir damals einer Entdeckung bewußt zu sein. Für die Entstehung der Merocytenkerne aus Furchungskernen kommen selbstverständlich nur jene peripheren mit dem Dotter noch in Verbindung gebliebenen Zellen in Betracht (siehe oben), wenn man nicht mit HIS die unwahrscheinlichere Annahme einer Wiederverschmelzung schon abgelöster Zellen machen will. Von jenen Segmenten leitet denn auch SOBOTTA die Kerne ab, wobei er sich aber sehr kurz faßt und nur sagt, daß auf die beschriebene Weise Abkömmlinge der Furchungskerne im Dotter zurückbleiben, sich mitotisch vermehren und so das „Syncytium“ bilden. Die einzige einigermaßen brauchbare Angabe ist die, daß am Rande der Keimscheibe „in mittleren Furchungsstadien ein Verschwinden der äußeren Begrenzung der Randzellen auftritt“. Mit dieser äußeren Begrenzung der Randzellen ist es aber trotz SOBOTTA's „Grenzfurche“ (vergl. p. 50) nicht weit her, denn diese Segmente hängen, natürlich mit Ausnahme der abgefurchten, von Anfang an mit dem Dotter breit zusammen. Alle übrigen Punkte aber, auf die es hier ankommt und welche die Entscheidung der Frage zu einer schwierigen machen, sind bis jetzt einfach übergangen. Infolgedessen gelten denn die oben gegen HIS gemachten Einwände auch für SOBOTTA. Er sagt übrigens selbst, daß er „noch nicht imstande“ ist, seine Angaben „als absolut sicher und erschöpfend hinstellen zu können“. Ich zweifle nicht, daß er uns bald in einer gründlichen Arbeit auch die Beweise für seine von ihm so lebhaft verfochtene Ansicht vorführen wird. Vom prinzipiellen Standpunkt aus habe ich, wie schon erwähnt, nichts gegen dieselbe einzuwenden.

## 2. Schicksal der Merocytenkerne während der Furchung.

Bezüglich der Form- und Strukturveränderungen der Kerne während der von mir beschriebenen Entwicklungsperiode verweise ich auf die an sich schon zusammenfassende Darstellung von p. 68 und behandle hier nur die Frage, ob während der in Rede stehenden Embryonalperiode eine Abfurchung von

Merocyten vorkommt, d. h. ob die von mir untersuchten, ausschließlich aus Spermaköpfen stammenden Kerne mit ihrer Umgebung sich als Zellen abschnüren können, die sich den Blastomeren beimengen, oder ob ein solcher Vorgang, der unleugbar etwas Befremdendes an sich hat, nicht existiert. Daß beim Auftreten der ersten Furchen eine im allgemeinen kleine, individuell aber sehr wechselnde Anzahl von Merocytenkernen einen Anlauf zur Abfurchung nimmt, wurde p. 49 beschrieben. Wir haben dort gesehen, daß jene Kerne sich fast nur mit oberflächlichen Furchen umgeben, die bald darauf wieder verstreichen. Dieser Vorgang stellt nur in Ausnahmefällen (z. B. Fig. 38 Taf. IV) eine echte Abfurchung dar.

Aber in den späteren Furchungsstadien kommt eine Abfurchung vereinzelter Merocytenkerne zweifellos vor. Man sieht solche Kerne mit ihrer dotterhaltigen Umgebung erstens in Gestalt von Knospen zwischen die tiefen Blastomeren vorragen (Taf. V Fig. 43 und 49). Aber man trifft sie auch in jener vorgerückten Furchungszeit als völlig abgeschnürte Zellen zwischen den echten Furchungssegmenten an und nicht einmal immer in der tiefsten Schicht der Keimscheibe. An ihrem charakteristischen Kerninhalt sind die Bildungen meist leicht kenntlich. Ihre Zahl ist eine wechselnde, aber stets nur sehr geringe. In einem Teil der Eier fehlen sie zu dieser Zeit ganz, in solchen mit sehr zahlreichen Merocytenkernen sind sie dagegen gewöhnlich vorhanden. Da es nun auch Merocytenkerne giebt, die nur schwer sich von Furchungskernen unterscheiden lassen, so ist es nicht auszuschließen, daß man hier und da eine Zelle der gefurchten Keimscheibe für ein Furchungssegment nimmt, während sie in Wirklichkeit ein abgefurchter Merocyt mit normal gebliebenem Kern ist. Das geringe Plus von Furchungskernen, welches ich bei meinen Zählungen (p. 61) im Stadium der achten Teilung stets erhielt, möchte ich auf diese Ursache mitzurückführen. Ich würde diese Möglichkeit hier gar nicht berühren, wenn ich nicht einen bestimmten Anhaltspunkt für meine Auffassung hätte. Ich bin nämlich ab und zu einer unvollständig abgefurchten Kugel begegnet, deren Kern sich kaum merklich, höchstens durch sein etwas größeres Volum, von einem Furchungskern unterschied, aber durch seine Zugehörigkeit zu einem anliegenden Merocytenkernkomplex sich mit Sicherheit als Merocytenkern diagnostizieren ließ. Furcht eine solche Knospe sich ab — und das kommt nachweislich bei Merocytenknospen vor — so wird niemand imstande sein, sie von einer Furchungskugel zu unterscheiden.

Ueber das weitere Verhalten abgefurchter Merocyten ist bei der Keimblätterbildung zu berichten. Doch möchte ich hier, wie schon in früheren Mitteilungen, nicht unterlassen, es auszusprechen, daß eine Beteiligung solcher von Spermaköpfen stammenden Merocyten an dem Aufbau des Embryonalleibes aus allgemeinen Gründen nicht wahrscheinlich ist. Wenn sich auch in einer späteren, von mir nicht näher dargestellten Entwicklungsperiode künftig eine namhaftere Abfurchung von solchen aus Spermaköpfen stammenden Merocyten nachweisen lassen sollte, so werden vermutlich die so entstandenen Zellen doch nur untergeordnete Leistungen zu vollbringen haben. Daß abgefurchte Merocyten während der Blätterbildung in die Keimblätter eintreten, daran halte ich auch heute noch fest, ohne den Gegenstand inzwischen einer erneuten Untersuchung unterzogen zu haben. Es ist möglich, daß ich früher die Zahl und Bedeutung dieser Elemente überschätzt habe, aber an der Thatsache selbst ist deshalb kaum zu zweifeln, weil bei einer Anzahl dieser Gebilde noch während ihres Aufenthaltes in den Keimblättern die Kerne den Charakter von Merocytenkernen an sich tragen. Es sind rundliche, meist große, dotterreiche Zellen, welche Kerne in der Ein- und Mehrzahl, von verschiedener Größe und Struktur, nicht selten auch die charakteristischen Kernkomplexe des Dotters, enthalten. Diese Zellen finden sich im außerembryonalen Entoblast zwischen den noch zerstreuten, normalen Zellen (Taf. VII Fig. 74 u. 75), aber auch in dem bereits zu einem Epithelblatt geformten außerembryonalen Ektoblast. Einigemal habe ich sie auch innerhalb der Embryonalanlage selbst, am Umschlagsrand (Taf. VI Fig. 61 u. 65 und Taf. VII Fig. 76), angetroffen.



Ob diese späteren Merocyten noch von den Spermakernen abstammen oder von Furchungskernen, und ob sie sich als Bestandteile der Keimblätter erhalten oder zu Grunde gehen, wie das für die frei in der Keimhöhle gelegenen (Taf. VIII Fig. 78a) nach dem Verhalten ihrer Kerne (p. 82) anzunehmen ist, und ob endlich drittens neben diesen, in ihrem Aussehen als Merocyten leicht kenntlichen, Gebilden noch andere, den Keimscheibenzellen gleichende, Elemente in namhafter Zahl aus den Merocytenkernen des Dotters sich abfurchen, wie ich das früher angenommen hatte, das alles sind Fragen, die einer erneuten, eingehenden Bearbeitung bedürfen.

### 3. Ueber die Polyspermie der Selachier.

Für die folgenden Betrachtungen haben wir von der Thatsache auszugehen, daß die Polyspermie bei Selachiern eine durchaus regelmäßige Erscheinung darstellt, denn es wurden ausnahmslos in allen Keimscheiben der von mir untersuchten Species während der Befruchtung und der ersten Furchungszeit überzählige Spermakerne oder deren Teilungsprodukte gefunden. Die Zahl dieser von mir an Schnittserien untersuchten Keimscheiben ist aber eine ausreichende, um das Spiel des Zufalls auszuschließen. Sie beträgt für die Befruchtungszeit bis zum Dispirem des ersten Furchungskernes: 45, bis zum vollständigen Ablauf der ersten Furchungsteilung: 64. Dazu kommen noch über 100 Eier aus demjenigen Teil der Furchungszeit, für welchen die ausschließliche Abstammung der Merocytenkerne aus Spermakernen nachzuweisen ist.

Der Grad der Polyspermie unterliegt jedoch, wie sich denken läßt, nicht unerheblichen individuellen Schwankungen. So fanden sich während der Befruchtung innerhalb der Keimscheibe selbst<sup>1)</sup> unter 19 Kernen von *Pristiurus* im Minimum<sup>2)</sup> 7, im Maximum 47 überzählige Spermakerne, in 3 dieser Keimscheiben waren weniger als 10 vorhanden, in 4 mehr als 30, in der Mehrzahl, nämlich in 11 unter 19 Keimscheiben, 10—30. Aehnlich war das Verhältnis in 20 Keimscheiben vom *Torpedo*. Das Minimum war in einem Falle ein einziger überzähliger Spermakern innerhalb der Keimscheibe, und daran schloß sich ein zweiter Fall mit 4 solchen Kernen daselbst, das Maximum betrug 56, in 3 Keimscheiben waren weniger als 10 vorhanden, in den übrigen 16: 10—30. Nach diesen Zahlen hat es übrigens den Anschein, als ob bei *Torpedo* stärkere Schwankungen nach unten hin vorkämen als bei *Pristiurus*. Es würde sich eine solche Thatsache leicht dadurch erklären lassen, daß hier in jedem Ovidukt nur ein Ei, dort in der Regel deren mehrere gleichzeitig befruchtet werden. Mag nun bei dem lebendig gebärenden *Torpedo* die Besamung in dem zum Uterus erweiterten Abschnitt des Oviduktes vor sich gehen, wie ich vermute, oder in dem proximal davon gelegenen Abschnitt, mögen die Spermatozoen schon vor dem Eintritt der Eier dortselbst vorhanden sein oder erst nachträglich eindringen, immer würden die vorangehenden Eier mehr Chancen für eine reichliche Besamung haben als die zuletzt eintretenden. Der in p. 27 geschilderte extreme und offenbar seltene Fall mit nur einem einzigen überzähligen Spermakern innerhalb der Keimscheibe, zu dem noch ein zweiter Kern im feinen Dotter kommt, liefert, wie an jener Stelle dargethan wurde, ein recht schlagendes Beispiel dafür, daß ein ganz ausnahmsweise spät befruchtetes Ei auch ausnahmsweise schwach besamt wurde.

Was die Ursache der physiologischen Polyspermie bei Selachiern anlangt, so muß dieselbe zunächst in dem Mangel solcher Schutzvorrichtungen gesucht werden, welche bei anderen Eiern

1) Die Kerne außerhalb der Keimscheibe sind nicht mitgezählt im Gegensatz zu der Tabelle von p. 82.

2) Abgesehen von dem wahrscheinlich noch nicht fertig besamten Ei des Stadiums I.

das Eindringen von mehr als einem Spermatozoon verhindern. Es wird weder wie beim Seeigel während der Befruchtung eine von der Unterlage sich abhebende Membran gebildet (siehe p. 12), noch ist vor der Befruchtung im reifen Ei eine ausreichende Schutzhülle vorhanden. Was den letzteren Punkt anlangt, so habe ich schon in einer früheren Mitteilung (92 p. 333) das Zustandekommen der Polyspermie auf den Mangel einer schützenden Eihaut zurückgeführt, indem ich darauf hinwies, daß im reifen Ei nur eine sehr dünne Membran existiert, die dem Eindringen der Spermatozoen keinen Widerstand entgegengesetzt, so daß die letzteren an verschiedenen Stellen an den Keim gelangen können<sup>1)</sup>. Ueber die Beschaffenheit der von mir seitdem näher untersuchten und jetzt als „Keimhülle“ bezeichneten Membran ist auf p. 11 der vorliegenden Arbeit ausführlich berichtet. In weiterer Verfolgung der dort aufgestellten phylogenetischen Hypothese gelangt man zu der Vorstellung, daß die Polyspermie bei Selachiern infolge der mit dem Wachstum des Eies einhergehenden Rückbildung einer ursprünglich vorhandenen starken Eihaut eingeführt worden ist. In diesem beschränkten Sinne ist es auch vielleicht berechtigt, einen kausalen Zusammenhang zwischen der Polyspermie und der Größe des Eies anzunehmen, eine Ansicht, auf die ich gleich zurückkommen werde.

Es darf aber nicht übersehen werden, daß außer diesem, ich möchte sagen grobmechanischen, Schutzapparat der Eihüllen noch feinere, vielleicht auf chemischen Prozessen beruhende Einrichtungen bestehen, welche das Eindringen von Samenzellen in die Eisubstanz verhindern oder einschränken, denn es finden sich bei Tieren mit äußerer und auch mit innerer Befruchtung nicht selten abgestorbene Spermatozoen innerhalb der Eihülle, die trotz unmittelbarer Berührung mit der Eisubstanz in diese nicht eingedrungen sind. Schon O. und R. HERTWIG haben in ihren wichtigen experimentellen Untersuchungen über die Befruchtung des Seeigeleies (87) aus dieser Beobachtung einen solchen Schluß gezogen und dem Eiprotoplasma eine die Spermatozoen abweisende Kraft zugeschrieben. In welcher Weise man sich die Wirkung der letzteren zu denken habe, ist in jener im Jahre 1887 erschienenen Abhandlung nicht ausgeführt. Es sind natürlich verschiedene Möglichkeiten gegeben. So kann man sich auf Grund der Erfahrungen über positive und negative Cytotaxis die Vorstellung machen, daß in dem Protoplasma infolge des Eintrittes eines Spermatozoons eine chemische Umsetzung vor sich geht, vermöge deren eine bis dahin positive, die Spermatozoen anlockende Cytotaxis oder eventuell auch nur ein indifferenten Zustand in eine negative, die Spermatozoen abstoßende Cytotaxis übergeführt wird. Oder es könnte in einem bestimmten Moment der Befruchtung eine die Spermatozoen schädigende Substanz an der Eioberfläche ausgeschieden werden. Wie dem auch sei, wenn im monosperm befruchteten Ei die Ueberfruchtung wirklich durch die Thätigkeit des Eiprotoplasmas verhindert wird, so muß man annehmen, entweder, daß diese Kräfte im Protoplasma des polyspermen Eies nicht vorhanden sind, oder, daß sie erst durch das Eindringen einer Mehrzahl von Spermatozoen ausgelöst werden. Mir scheint die letztere Möglichkeit, daß auch in dem polyspermen Ei Schutzvorrichtungen gegen eine allzuweit gehende Ueberfruchtung existieren, nach dem Befund am Selachierei keineswegs ganz abweisbar zu sein, denn es ist hier die Ueberfruchtung, wenn sie auch graduell schwankt, doch keine unbegrenzte. Nur in 3 Fällen unter 39 fanden sich mehr als 40 überzählige Spermaköpfe in der Keimscheibe vor, im extremsten Falle 56, während doch in der Keimscheibe Platz für eine weit größere Anzahl wäre, wenn sie daselbst so gedrängt liegen würden, wie das in manchen der künstlich geschwächten Seeigeleier nach den Abbildungen von O. und R. HERTWIG oder

1) Im Gegensatz zu jenen mit einer undurchdringlichen Hülle versehenen Eiern, bei welchen das Spermatozoon durch eine, überdies wahrscheinlich leicht verschließbare, Mikropyle nur zu einer beschränkten Stelle der Eizelle Zugang findet.

vollends in den bastardierten Anureneiern von BORN der Fall ist. So viel über die unmittelbaren Ursachen der Polyspermie.

Bei phylogenetischer Betrachtung des Gegenstandes wird man indessen, da die polysperme Befruchtung zweifelsohne keine primäre, sondern eine sekundär erworbene Eigenschaft des Eies darstellt, sich die weitere Frage vorzulegen haben: Ob diese Abänderung des ursprünglichen Befruchtungsmodus solche Vorteile, sei es für den Befruchtungsakt selbst oder für die Weiterentwicklung des befruchteten Eies, also in jedem Falle für die Erhaltung der Art, bietet, daß dadurch ihr phylogenetisches Auftreten im Sinne der DARWIN'schen Theorie motiviert erscheint. Was zunächst die Weiterentwicklung des befruchteten Eies anlangt, so muß die Frage nach dem Nutzen der von den Spermaköpfen stammenden Merocytenkerne vorerst vertagt werden, bis das letzte Schicksal dieser Kerne völlig aufgeklärt ist. Auch wenn sich ergeben sollte, daß dieselben durch eine zweite, von Furchungskernen stammende, Generation von Merocytenkernen gegen den groben Dotter zu verdrängt werden und daselbst bald zu Grunde gehen, so wäre ihre Nutzlosigkeit während der vorangegangenen Furchung noch nicht erwiesen. Sie könnten während dieser Zeit auf die Beschaffenheit des die Keimscheibe umgebenden Dotters von Einfluß sein oder könnten die Abfurchung der peripheren Blastomeren begünstigen. Aber es ist ebenso gut möglich, ja vielleicht sogar wahrscheinlicher, daß sie in den gedachten Fällen ohne besonderen Nutzen für das Ei sind.

Wie steht es nun mit dem Nutzen der Polyspermie für den Befruchtungsakt selbst?

In seinem bekannten und vortrefflichen Referate über die Befruchtung (92) hat BOVERI den Gedanken ausgesprochen, es möchte der Umstand, daß Polyspermie gerade bei den größten Eiern vorkommt, kein Zufall sein, sondern vielleicht die Folge einer Anpassung an das Volumen des Eies. In einem großen Ei besteht bei Polyspermie mehr Aussicht, daß eines der Spermatozoen den Eikern rechtzeitig auffindet, als bei Monospermie. Diese an sich sehr einleuchtende Idee hat Anklang gefunden. Auch SOBOTTA hat sich in einem späteren Referate über die Befruchtung (96) ihr angeschlossen und sie im Gegensatz zu BOVERI mit der ihm eigenen Bestimmtheit vorgetragen, obwohl er einige Zeilen zuvor noch mit ebensolcher Bestimmtheit behauptet: „ein Eindringen der Spermatozoen in den eigentlichen Dotter ist überhaupt unmöglich“. In Wirklichkeit handelt es sich bei den von mir untersuchten Selachiern um eine Polyspermie des Keimes, nicht um eine solche des ganzen, großen Eies. Ob bei *Pristiurus* Spermaköpfe überhaupt in den groben Dotter gelangen, ist nach meinen Untersuchungen sehr fraglich (p. 84). Bei *Torpedo* dringen sie zwar in diese Substanz ein<sup>1)</sup>, denn sie wurden von mir in einer den Keim umgebenden Zone des groben Dotters, die ich gewöhnlich mitsamt der Keimscheibe geschnitten, vorgefunden. Aber sie gehen hier sehr bald zu Grunde (s. p. 78). Es ist daher nicht anzunehmen, daß dieselben, wenn sie in einiger Entfernung von der Keimscheibe in das Ei sich einbohren, durch den Nahrungsdotter hindurch zu der letzteren gelangen und dort die Kopulation mit dem Eikern vollziehen können<sup>2)</sup>. Es kommen somit für die Befruchtung nur diejenigen Spermaköpfe in Betracht, welche direkt von oben in die Keimscheibe und allenfalls noch in den sie seitlich umschließenden feinen Dotter eindringen. Dies ist aber ein verschwindend kleiner Bruchteil des ganzen Eies, und wird man daher nicht annehmen dürfen, daß die Polyspermie eine Anpassung an das große Volumen des Eies sei. Höchstens käme in dieser Hinsicht das Volumen des Keimes in Betracht, das im Verhältnis zu demjenigen

1) Sie thun dies, obwohl es von SOBOTTA wegen „des Widerstandes der Dotterbestandteile“ für „unmöglich“ erklärt wird.

2) Dies stimmt mit der Beobachtung von FICK (93) überein, nach welcher beim *Axolotl* die in die weiße Hälfte des Eies eindringenden Spermatozoen in der peripheren Eischicht liegen bleiben und sich meist daselbst nicht weiter entwickeln.

der Kerne gewiß als ein beträchtliches bezeichnet werden muß; ob aber der Unterschied zwischen manchen Selachierkeimen, z. B. denen von *Torpedo ocell.*, und größeren monosperm befruchteten Eiern, z. B. denen einiger Anuren, so bedeutend ist, daß sich daraus für die Selachier die Notwendigkeit der Polyspermie für die Erhaltung der Art ableiten läßt, steht doch dahin. Jedenfalls kann man sich die phylogenetische Einführung der Polyspermie auch noch auf eine andere Weise erklären, gegen die sich meines Erachtens am wenigsten einwenden ließe: der unmittelbare Anlaß für die Polyspermie bei Selachiern wird der Verlust der Eihaut gewesen sein, es traten in das so gut wie nackte und gegen eine Ueberfruchtung diesmal nicht reagierende Ei eine Mehrzahl von Samenfäden ein, und dieser Befruchtungsmodus wurde beibehalten, einfach deshalb, weil er infolge bestimmter, gleich zu besprechender Einrichtungen des Eies vollkommen unschädlich war. Daß damit ein größerer oder geringerer Vorteil für das Gelingen der Befruchtung und die Weiterentwicklung des Eies verbunden war, ist eine wohl mögliche, aber nicht notwendige Annahme. Es reicht für die Erklärung vollständig aus, wenn wir wissen, daß das Ei gegen die Nachteile und Gefahren, welche das Eindringen einer Mehrzahl von Spermaköpfen mit sich bringen kann, geschützt war oder sich durch Anpassung zu schützen vermochte. Das letztere ist bei dem ganzen Polyspermie-Problem offenbar der springende Punkt und soll daher zum Schluß jetzt erörtert werden.

Die Gefahren, welche der Entwicklung des Selachiereies durch die Polyspermie drohen, sind, wie ich glaube, zweifacher Art. Ich will sie im folgenden gesondert besprechen und gleichzeitig die Einrichtungen erörtern, durch welche sie meines Erachtens verhütet werden. Zuvor muß ich aber die verschiedenen Formen der Polyspermie kurz kennzeichnen. Bei der durch O. und R. HERTWIG künstlich hervorgerufenen pathologischen Polyspermie<sup>1)</sup> des sonst monosperm befruchteten *Echinus*-Eies tritt häufig eine Mehrzahl von Spermakernen mit dem Eikern in Kopulation oder in nachbarliche Beziehung, woraus infolge der überzähligen Centrosomen eine pluripolare erste Furchungsmiiose und in deren Gefolge eine abnorme oder völlig pathologische Weiterentwicklung des Eies resultiert. Es kommen aber in den auf Monospermie eingerichteten Eiern neben der pathologischen Polyspermie auch Fälle einer — wohl meist geringgradigen — Polyspermie vor, in welchen die überzählig eingedrungenen Spermaköpfe sich anscheinend ganz indifferent verhalten und die Kopulation der Vorkerne sowie die normale Fortentwicklung des Eies nicht im mindesten stören. Diese letztere Art der Polyspermie sollte man von der pathologischen unterscheiden, weil sie einen unschädlichen Vorgang darstellt. Auch zur physiologischen darf man sie nicht rechnen, da sie für die betreffende Eiart doch etwas Abnormes ist. Für die folgende Betrachtung ist eine Unterscheidung dieser Mittelform der Polyspermie jedenfalls unerlässlich, und werde ich daher dieselbe unter dem Namen indifferente Polyspermie gesondert besprechen. Der pathologischen Polyspermie diametral gegenüber steht die physiologische. Diese ist dadurch charakterisiert, daß in die Eier der von ihr befallenen Tierspecies konstant oder doch sehr häufig und damit sicher unter völlig normalen Bedingungen mehrere Spermatozoen eindringen (Selachier, Urodelen, Reptilien, Insekten, s. p. 88). Solche Eier sind an die Polyspermie angepaßt, d. h. es müssen in ihnen nicht nur Einrichtungen bestehen, welche das Eindringen mehrerer Spermatozoen ermöglichen (siehe p. 97), sondern auch Schutzvorrichtungen existieren, welche verhindern, daß die überzähligen Spermatozoen mit dem Eikern kopulieren und so die Entwicklung des Eies stören.

1) Unter den verschiedenen Veröffentlichungen, die über pathologische Polyspermie vorliegen, halte ich mich fast ausschließlich an die genannte wichtige Arbeit, weil sie infolge genauer Berücksichtigung der an den Kernen vor sich gehenden Veränderungen am meisten Einblick in die Ursachen der pathologischen Entwicklung des Eies gewährt.

Und wenn wir nun versuchen, diesen Einrichtungen auf die Spur zu kommen, so werden wir uns kein geeigneteres Objekt auswählen können als gerade die von mir untersuchten Selachier, weil hier die physiologische Polyspermie unter allen bis jetzt bekannt gewordenen Objekten am ausgeprägtesten und am typischsten in Erscheinung tritt, wie p. 90 dargethan wurde. Warum kopuliert hier von den überzähligen Spermakernen, die ebenso lebensfähig sind wie der befruchtende, und die oft in beträchtlicher Zahl vorhanden sind, kein einziger mit dem Eikern?

SOBOTTA hat für diese Frage folgende Lösung versucht, die ich am besten mit des Verfassers eigenen Worten referiere: „Bei den kleinen Eiern Wirbelloser“ „handelt es sich um ein ungefähr gleichzeitiges Eindringen mehrerer Samenfäden in einen kleinen Raum, so daß das Anziehungsvermögen des Eikerns auf alle Spermatozoen gleichzeitig wirkt. Bei den großen dotterreichen Eiern ist dieses Vermögen wahrscheinlich schon durch die Anwesenheit des Dotters erschwert; ferner aber dringen die Spermatozoen in so großen Abständen voneinander ein, daß eben nur einer vom Eikern angezogen wird, nämlich der nächstliegende. Nachdem das geschehen ist, können die übrigen Spermakerne in keine Beziehung mehr zum Eikern treten und sind damit unschädlich gemacht.“ Hier wäre zuvörderst wieder zu erinnern, daß es sich bei Selachiern gar nicht um eine Polyspermie des „großen dotterreichen Eies“, sondern um eine solche der Keimscheibe handelt. Ob die feinen Deutoplasmakörner der Keimscheibe ein beachtenswertes, mechanisches Hindernis für die Annäherung der Spermakerne bilden, mag unerörtert bleiben; ich glaube es nicht, aber es kommt, wie wir gleich sehen werden, auf diesen Faktor nicht an. Jedenfalls aber ist die Keimscheibe unseres meroblastischen Eies erheblich größer als das *Echinus*-Ei, und es wird niemand in Abrede stellen, daß sie infolgedessen ceteris paribus den Gefahren der Polyspermie gegenüber entsprechend günstiger gestellt sein muß als jenes kleines Ei. Ich füge absichtlich hinzu „ceteris paribus“, denn zwischen einer *Torpedo*-Keimscheibe mit 30 oder 40 oder gar 57 Spermakernen und einem Seeigeli mit deren 2 — auch diese Zahl genügt, wie wir durch die Untersuchungen von O. und R. HERTWIG wissen, für die Bildung einer pluripolaren Furchungsmitose — wird der Unterschied schon geringer. Aber ich will auch in Bezug hierauf SOBOTTA alles zugeben, was er will, und auch weiter mit ihm annehmen, daß wirklich immer alle Spermaköpfe in großen Abständen voneinander in die Keimscheibe eindringen, was vorerst auch noch nicht erwiesen ist. Ich halte mich vielmehr zunächst nur an das, was man bei Selachiern tatsächlich beobachtet in jenen jüngsten Befruchtungsstadien, in welchen die Kopulation der Vorkerne noch nicht vollzogen ist. Hier liegen mehrere Spermakerne in ziemlich gleicher Entfernung vom Eikern unterhalb desselben in der Tiefe der Keimscheibe. Die Unterschiede der Entfernung sind so gering, daß man nicht einmal annähernd bestimmen kann, welcher von ihnen sein Ziel erreichen wird. Es ist aus ihrer Lage allein absolut nicht zu verstehen, warum nur ein einziger von ihnen mit dem Eikern später kopuliert. Auch stehen diese Kerne in nahezu der gleichen, speciell die dem Eikern näheren in genau der gleichen Entwicklungsphase. Und wenn nun, wie man annehmen muß, einer dieser Kerne seinen Konkurrenten den Vorsprung abgewinnt und früher mit dem Eikern zusammentrifft als die übrigen, so können doch diese sich nachträglich noch mit dem kopulierenden Kernpaar vereinigen. SOBOTTA behauptet, dies sei unmöglich, und es seien nach erfolgter Kopulation die übrigen Spermakerne „unschädlich gemacht“. Er übersieht aber dabei, daß dieser Vorgang nach den experimentellen Untersuchungen von HERTWIG im Seeigeli tatsächlich statthat und, soviel ich dieser Arbeit entnehme, daselbst nicht einmal selten ist. Es finden dort nachträgliche Vereinigungen von Kernen noch nach Auftreten der ersten Furchungsmitose statt. Nebenbei bemerkt, ist es vielleicht sogar die Regel, daß bei pathologischer Polyspermie die ersten Spermakerne nicht gleichzeitig, sondern nacheinander mit dem Eikern sich vereinigen, wenigstens sollte man dies vermuten, wenn bei normaler Befruchtung, wie auch SOBOTTA glaubt, von einer gewissen Ent-

fernung ab die Anziehung hauptsächlich vom Spermakern ausgeht. Dann wird der nächstgelegene Spermakern den Eikern an sich heranziehen, und erst darauf wird der zweitnächste Spermakern in gleicher Weise die Vereinigung bewirken können.

Wie dem auch sei, keinesfalls kann man mit Hilfe der von SOBOTTA herbeigezogenen Faktoren das Ausbleiben einer pluripolaren Furchungsmitose im Selachierei erklären. Dem aufmerksamen Leser von SOBOTTA's Referat wird es nicht entgehen, daß der Autor hier wieder das gleiche Argument vorführt wie für die Erklärung der Polyspermie überhaupt: das große und dotterreiche Ei bedarf, so meint er einerseits, der Polyspermie, weil Gefahr vorliegt, daß bei der großen Entfernung und bei den mechanischen Hindernissen des Dotters ein einziger Samenfaden den Weg zum Eikern nicht findet. Und wenn man nun fragt, wodurch wird alsdann verhindert, daß nicht manchmal auch 2 oder mehr Spermakerne den Weg zum Eikern finden, so erhält man wieder die Antwort: eben durch die Größe und den Dotterreichtum des Eies, denn diese müssen die gleichzeitige Annäherung mehrerer Spermakerne erschweren. Nun dringt in Wirklichkeit eine sehr verschiedene Anzahl von Spermaköpfen in die Keimscheibe ein — zwischen 2 und 57 habe ich bei Selachiern gezählt — und doch soll es das Ei nur vermöge seiner Größe und seines Dotters fertig bringen, daß just immer ein einziger zum Eikern gelangt, keiner mehr, aber auch keiner weniger! Was muß das für ein wunderbares Ei sein, das so etwas kann! Ich glaube, daß sich SOBOTTA die Lösung des Problems doch etwas gar zu leicht gemacht hat.

Viel näher der Wahrheit war schon BOVERI, als er in seinem Referat als Erster die vorliegende Frage aufwarf und vorläufig ganz allgemein dahin beantwortete, es möchten wohl am Eikern Einrichtungen vorhanden sein, welche nur einen einzigen Spermakern zur Konjugation zulassen, Schutzvorrichtungen, über deren Natur uns freilich bis jetzt jegliche Vorstellung fehle. In ähnlichem Sinne spricht sich FICK (93) aus, indem er sagt, „es macht den Eindruck, als ob durch die Kopulation sozusagen „die Affinität des Eikernes gesättigt sei und er nun keine Anziehungskraft auf andere Samenkern mehr ausübe“. Es war jedenfalls ein richtiger Gedanke von beiden Forschern, die Kerne selbst für den Vorgang verantwortlich zu machen. Speziell an den Eikern zu denken, liegt ja nahe, wenn man von der Ansicht ausgeht, daß die Konjugation der Vorkerne durch eine vom Eikern ausgeübte Anziehung veranlaßt wird. Ich will die verschiedenen Möglichkeiten, welche sich bei Weiterverfolgung dieses Gedankens ergeben, nicht näher ausführen, da eine andere bis jetzt nicht näher gewürdigte Erscheinung der Polyspermie nicht auf den Eikern, sondern vielmehr direkt auf die Spermakerne hinweist:

Bei der durch äußere Eingriffe verursachten pathologischen Polyspermie des Seeigeleies kommt nämlich nicht nur eine Vereinigung mehrerer Spermakerne mit dem Eikern zustande, sondern es treten auch Spermakerne untereinander zusammen und erzeugen pluripolare Teilungsfiguren, die also neben der ersten Furchungsmitose und unabhängig von ihr im Ei erscheinen. Dieser Vorgang findet nun in der Selachierkeimscheibe gleichfalls nicht statt. Im Gegenteil, die Spermakerne halten hier immer gewisse minimale, im Verhältnis zu ihrer Größe nicht unbeträchtliche Entfernungen zu einander ein (vergl. Fig. 27 und 28 Taf. IV und Textfigur 2 und 3). Das tritt in jeder Keimscheibe zu Tage, aber naturgemäß am deutlichsten dann, wenn eine größere Anzahl solcher Kerne vorhanden ist, sei es nun, daß sie gleichmäßig die ganze Keimscheibe erfüllen oder, was häufiger geschieht, nur einen mehr oder minder großen Teil derselben. In diesem Falle halten die Kerne sogar auffallend gleichmäßige Abstände zu einander ein.

Nicht zu dünne Flachschnitte durch frisch befruchtete Keimscheiben, welche eine gute Uebersicht über das Lageverhältnis der Kerne geben, erinnern deshalb, wie ich schon oben hervorgehoben, wegen der regelmäßigen Verteilung der Kerne geradezu an Furchungsbilder mit verwischten Segmentgrenzen, namentlich wenn sich, wie p. 21 geschildert wurde, Verdichtungszone von Keimscheibensubstanz um die

Spermakerne ausbilden, die sich durch helle, lockere Substanzstreifen voneinander absetzen. Daß bei den Furchungskernen eine reguläre Verteilung herrscht, ist natürliche Folge des Umstandes, daß dieselben aus einem einzigen Mutterkern hervorgegangen sind durch wiederholte Mitosen, bei welchen die Tochterkerne in gleichmäßigen Abständen auseinanderrücken. Und nun finden wir eine ähnliche Anordnung bei Kernen vor, die nicht aus einem gemeinschaftlichen Stammkern durch Teilung entstanden sind, Kernen, die vielmehr von außen her in die Keimscheibe eingedrungen sind. Das ist sehr auffallend und sicher kein Zufall! Wäre die Verteilung der Spermakerne in der Keimscheibe eine beliebige, nur bedingt durch den zufälligen Ort ihres Eintrittes an der Oberfläche und die individuelle Energie ihrer Bewegung im Inneren der Keimscheibe, so würden wir eine andere Anordnung derselben vorfinden. Es wäre dann unausbleiblich, daß unter den oft recht zahlreichen Kernen ab und zu auch einige in innigere Nachbarschaft geraten müßten, so daß die Entstehung einer pluripolaren Mitose bei der nachfolgenden Teilung in Frage käme, wie wir solche innerhalb des Dotters so häufig auffinden. Ich habe nun, wie oben erwähnt, nicht weniger als 64 Keimscheiben aus der Befruchtungszeit bis zum völligen Ablauf der ersten Furchungsmitose auf die Lage sämtlicher in ihnen vorhandener Kerne genau durchsucht. Unter diesen zahlreichen Spermakernen habe ich im Inneren der Keimscheibe auch nicht 2 angetroffen, welche einander erheblich näher gestanden wären, als es von mir in den eben citierten Figuren dargestellt wurde. Dementsprechend fand sich auch unter den zahlreichen Mitosen dieser Kerne keine einzige mehrpolige Figur vor, noch ließen sich die Teilungsprodukte einer solchen im Stadium von 2 Furchungskernen erkennen. Das für diesen Entwicklungsabschnitt untersuchte Material ist hinreichend, um das Spiel des Zufalls auszuschalten; es nötigt uns zu dem Schluß: daß irgend eine gesetzmäßig wirkende Einrichtung bestehen muß, welche es verhindert, daß die Spermakerne, wenn sie eine bestimmte nachbarliche Distanz erreicht haben, sich noch weiter einander nähern.

Es liegt auf der Hand, das diese Einwirkung direkt weder vom Eikern noch von der Keimscheibenssubstanz ausgehen kann, sondern nur von den Spermakernen selbst, natürlich den Spermakernen im weiteren Sinne d. h. einschließlich ihrer Centrosomen und Strahlungen. Daß der Eikern zufällige Annäherungen der Spermakerne untereinander unmittelbar verhindern könnte, ist nicht denkbar; ich kann mir wenigstens nicht vorstellen, wie er eine solche die nachbarlichen Spermakerne voneinander verscheuchende Thätigkeit ausüben könnte. Wirkt er anziehend auf jeden einzelnen dieser Kerne, so wird er im Gegenteil die Annäherung derselben untereinander befördern. Und was vom Eikern, das gilt auch von der Keimscheibenssubstanz. Es ist unmöglich, anzunehmen, daß diese gerade der Annäherung zweier Spermakerne direkt ein Hindernis entgegenstellen sollte, während sie doch die übrigen Ortsbewegungen derselben gestattet. Nur eine mittelbare Einwirkung könnte man sich vorstellen, indem man annimmt, daß eine bestimmte Beschaffenheit der umgebenden Eisubstanz vorhanden sein muß, damit die Kerne die Fähigkeit, sich gegenseitig in gewisser Entfernung zu halten, ausüben können; darauf werde ich am Schluß noch zurückkommen. Vorerst aber müssen wir festhalten, daß die Nichtannäherung der Spermakerne und ihre Nichtvereinigung zu gemeinsamen, pluripolaren Teilungsfiguren weder durch den Eikern noch durch die Eisubstanz bedingt sein kann, sondern nur durch ein diesen Kernen selbst zukommendes Vermögen, sich von einer gewissen Entfernung an gegenseitig abzustößen. Während also zwischen den ungleichnamigen Kernen ein Anziehungsvermögen, besteht zwischen den gleichnamigen bei der normalen polyspermen Befruchtung ein Abstoßungsvermögen<sup>1)</sup>.

1) Nur für den Fall der normalen polyspermen Befruchtung stelle ich vorerst diesen Satz auf. Es sind also unter den gleichnamigen Kernen hier nur die männlichen Geschlechtskerne gemeint. Ob auch die weiblichen, wenn sie in Mehrzahl vorhanden

Worauf dieses Verhalten der Kerne beruht, kann ich nur vermutungsweise angeben. Unter den verschiedenen Möglichkeiten, die sich bieten, sagt mir am meisten die Annahme zu, daß es sich um eine in das Gebiet der negativen Cytotaxis gehörige Erscheinung handeln möge. Von den bekannten Vorgängen dieser Art würde sich der in Rede stehende darin unterscheiden, daß die Abstoßung nicht eine Zelle, sondern einen der Ortsveränderung fähigen, mit Centrosom und Sphäre versehenen Kern betrifft. Man müßte danach den Vorgang genauer als negative Karyotaxis bezeichnen. Ob hierbei die Spermakerne aktiv Bewegungen ausführen, muß vorerst dahingestellt bleiben. Sie sind bei Selachiern stets von rundlicher Form und auch von einer Struktur, die nicht gerade auf amöboide Eigenschaften hindeutet, aber beweisen läßt sich damit nichts, denn während der Abtötung könnten sich ja die Kerne verändert haben. Im ganzen scheint mir die andere Möglichkeit viel wahrscheinlicher, daß die Kerne hier passiv mit Hilfe ihrer Sphären bewegt werden. In diesem Falle hätte man sich vorzustellen, daß der die Abstoßung bewirkende Reiz auf die Spermastrahlung einwirkt und dieselbe zur Retraktion zwingt. Welcher Art der Reiz ist, läßt sich natürlich auf nicht experimentellem Wege kaum erraten. Man kann an eine chemotaktische Wirkung denken, indem man annimmt, daß der Spermakern einen Stoff ausscheidet, welcher den benachbarten Kern oder dessen Sphäre negativ chemotaktisch beeinflusst. Doch könnte man gegen das letztere einwenden, daß in solchem Falle der von der Kernsubstanz gelieferte Stoff doch an erster Stelle auf die eigene Sphäre des Kernes einwirken und diese vom Kern vertreiben würde. Deshalb liegt es vielleicht näher die Wirkung von Berührungsreizen (negative Thigmotaxis nach VERWORN) anzunehmen, welche durch das Aufeinanderstoßen benachbarter Spermastrahlungen von deren Enden ausgelöst werden und die letzteren zum Rückzug zwingen. Es würden dann die Sphären aufeinander treffender Spermakerne voneinander gleichsam abprallen. Diese Form der negativen Thigmotaxis würde von den bisher bekannt gewordenen Fällen dieser Art darin abweichen, daß der Reiz durch die Berührung des Protoplasmas mit einer gleichartigen, nicht mit einer festeren Substanz ausgelöst wird.

Wie man sich auch vorläufig die Einwirkung der Spermakerne aufeinander vorstellen mag, die Annahme, daß von einer gewissen Entfernung an eine gegenseitige Abstoßung derselben statthat, scheint mir aus den eben angeführten Gründen unabweislich. Und diese Annahme erklärt nun alle weiteren Erscheinungen, durch welche die physiologische Polyspermie der Selachier von der künstlich hervorgerufenen pathologischen bei Seeigeln sich unterscheidet. Sie macht es verständlich, daß die Spermakerne niemals so nahe zusammenrücken, um zu pluripolaren Mitosen sich vereinigen zu können, und daß sie da, wo sie in großer Zahl auf einem kleinen Raum beisammen liegen, sogar eine einigermaßen regelmäßige Stellung zu einander einnehmen. Es geschieht das letztere offenbar deshalb, weil sie in diesem Falle die geringsten zulässigen Abstände gegeneinander einhalten.

Aber vor allen Dingen erklärt unser Prinzip auch die weitere viel wichtigere Thatsache, daß immer nur ein Spermakern mit dem Eikern kopuliert. Gehen wir hierbei

---

sind, sich gegenseitig abstoßen, müßte erst festgestellt werden. In der einschlägigen Litteratur habe ich nun einen Fall gefunden, der in der That hierfür spricht: ZUR STRASSEN (98) teilt in seiner Arbeit über die Riesenbildung bei *Ascaris*-Eiern mit, daß in einem, durch Verschmelzung zweier nackter unbefruchteter Eier entstandenen, Dopperei oft die beiden weiblichen „Pronuclei“ sich in die „größte erreichbare Entfernung“ zueinander stellen, was, wie der Autor selbst sagt, „auf eine gegenseitige Abstoßung zu deuten scheint“. „Ebenso oft äußert sich aber“ wie er weiter mitteilt, „jene Beziehung der weiblichen Pronuclei in anscheinend entgegengesetzter Weise“, insofern sie verschmelzen und gemeinsame Richtungsspindeln von doppelter Größe und Chromosomenzahl bilden. „Dies geschieht“, so fährt ZUR STRASSEN fort, „sehr häufig bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers, während noch die beiden ersten getrennt und diametral gelegen sind, so daß der Umschlag der Stimmung hier notwendig zwischen beide Ereignisse verlegt werden muß. — Seltener ist schon der erste Richtungskörper gemeinsam ausgestoßen worden.“ Da das Abstoßungsvermögen der Kerne, wie weiter unten gezeigt werden soll, höchst wahrscheinlich auf der Thätigkeit der mit der bei der Eireifung auftretenden Rückbildung jenes achromatischen Teilungsapparates zusammenhängen. Darauf komme ich noch am Schluß dieses Abschnittes zurück.



aus von den Befruchtungsstadien I und II. Zu dieser Zeit (Textfig. 2, p. 18) werden von den in der Keimscheibe vorhandenen Spermakernen diejenigen, welche vermöge ihrer Lage überhaupt imstande sind, um den Besitz des Eikernes zu konkurrieren, nicht allein bestrebt sein, sich diesem Kerne zu nähern bzw. denselben an sich heranzuziehen, sondern sie werden ihre Konkurrenten gleichzeitig in einer gewissen Entfernung von sich selbst halten. Daher wird derjenige Spermakern, welcher infolge irgendwelcher zufälliger Umstände, etwa eines frühzeitigeren Eindringens in die Keimscheibe oder einer besser gewählten Penetrationsstelle, oder infolge einer größeren Bewegungsenergie über seine Mitbewerber siegt und die Kopulation vollzieht, den Eikern zugleich vor der weiteren Annäherung der übrigen Spermakerne decken. Und zwar wird eine Annäherung überschüssiger Spermakerne nicht nur während des Vollzugs der Kopulation verhindert werden, sondern auch später in der Wachstumsperiode der vereinigten Vorkerne. Auch zur Zeit der ersten Furchungsmitose wird dies vermutlich der Fall sein<sup>1)</sup>, weil die beiden Strahlungen der letzteren von derjenigen des kopulierenden Spermakerns abstammen und damit wahrscheinlich ebenfalls die Eigenschaft besitzen werden, die übrigen Spermakerne abzuweisen. Damit sind diese für den ganzen Verlauf der Befruchtung unschädlich gemacht. Das Gleiche wird dann auch für die zweite Furchungsmitose gelten, deren Teilungsfiguren infolge des verspäteten Auftretens der Furchen gleichfalls noch mit einer Anzahl von Spermamitosen zusammen in der einheitlichen, ungeteilten Keimscheibensubstanz liegen und daher der gleichen Gefahr ausgesetzt sind, wie die der ersten Teilung. Offenbar fungiert auch hier der Schutzapparat sehr prompt, denn ich habe in der Keimscheibe vor dem Austritt der Spermakerne (ebenso wie später) niemals eine pluripolare Furchungsmitose gesehen oder auch nur eine Kernstellung, welche an den Eintritt einer solchen Eventualität denken ließe.

Wenn aber die Kerne aus der Keimscheibe in den Dotter gelangt sind, verlieren sie das Vermögen, sich gegenseitig abzuweisen. Schon im Randgebiet der Keimscheibe und namentlich auch in deren tiefster Schicht stehen die Schwesterkerne nach den ersten Mitosen vielfach einander auffallend nahe. Besonders bei *Pristiurus* ist dies der Fall. Aber vollends innerhalb des Dotters selbst treten noch weitergehende Vereinigungen auf, nämlich die oben geschilderten Komplexe ruhender Kerne und pluripolare Teilungsfiguren. Auf welche Vorgänge man auch im Einzelnen die Entstehung jener Kernvereinigungen zurückführen mag, eines ist klar, daß dieselben nicht zustande kommen könnten, wenn die Kerne jene frühere Eigenschaft noch besäßen. Dann würden eben die infolge irgend einer Ursache, vielleicht eines gestörten Mechanismus der Mitose, einander zu stark genäherten Kerne schließlich doch noch auseinanderrücken müssen. Da nun die Komplexbildung, wie oben gezeigt wurde (p. 76), auf den Einfluß der veränderten Umgebung zurückgeführt werden muß, so kommen wir zu dem Schluß, daß auch das Abstoßungsvermögen von der Beschaffenheit des Stratums, in dem die Kerne liegen, beeinflußt wird: im Inneren der Keimscheibe fungiert es ganz normal, in deren Peripherie ist es schon herabgesetzt, und im feinen Dotter ist es noch stärker beeinträchtigt. Dies scheint wiederum darauf hinzuweisen, daß wir die protoplasmatische Umgebung der Kerne als die Substanz ansehen müssen, an welche das Abstoßungsvermögen gebunden ist. Denn wenn wir auch nicht alle Eigenschaften, durch welche die Keimscheibe sich vom Dotter unterscheidet, kennen, das Eine wissen wir, daß ein Hauptunterscheidungsmerkmal ihr größerer Reichtum an Protoplasma ist.

Das Gesagte bezieht sich nur auf die Selachier. Daß die Spermakerne auch in den übrigen physiologisch polyspermen Eiern sich bei der Befruchtung einander abweisen, ist zwar a priori sehr wahrscheinlich, aber aus den bis jetzt bekannten tatsächlichen Befunden noch nicht mit voller Sicherheit zu ent-

<sup>1)</sup> Wie die Experimente im Seeigelei lehren, können bei pathologischer Polyspermie überzählige Spermamitosen noch mit der ersten Furchungsmitose konglomerieren.

nehmen. Die meisten Anhaltspunkte gewährt noch unter den oben erwähnten Arbeiten die eingehende Beschreibung OPPEL's für die Reptilien. Die Uebersichtsbilder Fig. 1 und 2, die er für die Befruchtung von *Anguis* in seiner ersten Arbeit giebt (91), zeigen im Ganzen die nämliche Kernstellung wie bei Selachiern. In seiner Fig. 2 stehen allerdings 2 Kerne einander sehr nahe, aber man hat hier zu berücksichtigen, erstens daß die Kerngröße in diesen halbschematischen Bildern im Interesse der Deutlichkeit wohl übertrieben ist (?), und zweitens, daß die Kerne auf die Oberfläche projiziert sind und somit in Wirklichkeit weiter voneinander abstehen können als in der Figur. Auch glaube ich, daß es in der sehr gewissenhaften Bericht-erstattung erwähnt wäre, wenn mehrere Spermakerne in unmittelbarer Nachbarschaft gefunden worden wären. Davon sagt aber OPPEL nichts, sondern er giebt vielmehr ausdrücklich einmal das Gegenteil an und zwar noch dazu für das relativ recht späte Stadium von 4 Furchungskernen (*Lacerta*). Erst für ein Stadium von 16 Furchungsmittosen (*Anguis*) wird bemerkt, daß Abkömmlinge eines gemeinsamen Stammkernes in Gruppen von 2, 4 und vielleicht sogar 8 Stück auftreten. Aber auch da ist in den, genau nach der Natur gezeichneten, Figuren der ausführlichen Arbeit (z. B. Fig. 23 und 24) die Stellung der „beisammen liegenden“ Kerne noch keine so nahe wie in den Kernkomplexen des Selachierdotters. Und dabei liegen diese Kerne schon „in der Regel an der Grenze gegen den grobkörnigen Dotter oder sogar in letzterem selbst“. Es wäre mit Rücksicht auf das Verhalten der Selachierkerne durchaus nicht zu verwundern, wenn zu dieser Zeit und an dieser Stelle schon Kernvereinigungen auftreten würden. Nach den Figuren 3 und 4 der ersten Arbeit scheint dies auch der Fall zu sein, aber es gilt für diese Abbildungen das Gleiche, was oben über Figur 1 und 2 derselben Arbeit gesagt ist. Jedenfalls geht aus den Uebersichtsbildern über die Befruchtung von *Anguis* folgendes hervor: es kann hier eine Konkurrenz mehrerer Spermakerne mit Rücksicht auf ihre Entfernung vom Eikern sehr wohl in Betracht kommen, wenn sie auch infolge der spärlichen Zahl und des verspäteten Eindringens und noch anderer Umstände vielleicht geringer ist als bei Selachiern. Und zweitens findet eine Kopulation der Spermakerne untereinander während der Befruchtung nicht statt. Das aber sind die Uebereinstimmungspunkte mit Selachiern, auf die es mir hier ankommt.

Man wird dann die weitere Frage stellen, ob das von mir erschlossene Abstoßungsvermögen ausschließlich den Spermakernen der auf physiologische Polyspermie eingerichteten Eier zuzuschreiben ist, oder den Spermakernen aller Eier ganz allgemein zukommt? Da sich auf Grund der bis jetzt vorliegenden Beobachtungen und Experimente, soweit sie mir bekannt sind, eine Entscheidung hierüber nicht treffen läßt, so müssen wir vorderhand mit beiden Möglichkeiten rechnen und sie gegeneinander abwägen. Fassen wir zunächst die erstere ins Auge, so würden sich in diesem Falle die pathologischen Erscheinungen, welche eine zufällig oder absichtlich hervorgerufene Polyspermie in sonst monosperm befruchteten Eiern im Gefolge hat, sehr einfach erklären lassen: nämlich durch den Mangel jener von mir postulierten Schutzvorrichtung. Es würde also in diesen Eiern die Polyspermie an sich genügen, um stets pluripolare Mitosen und damit eine gestörte Weiterentwicklung entstehen zu lassen, soweit nicht etwa zufällige äußere Umstände<sup>1)</sup> eine Annäherung der Kerne überhaupt unmöglich machen. Die Eier würden im Falle einer eintretenden Polyspermie allen Nachteilen derselben preisgegeben sein, weil sie, im Gegensatz zu den auf Polyspermie eingerichteten, des Schutzmittels gegen Kernvereinigungen entbehren.

Wenn auch eine solche Auffassung ganz plausibel klingt, so scheint sie mir doch eine Schwierigkeit zu bieten, insofern sie den Eiern mit physiologischer Polyspermie allen übrigen gegenüber eine Sonder-

<sup>1)</sup> z. B. wenn nur sehr wenige, etwa 2, Spermakerne in ein größeres Ei eindringen und der eine derselben infolge einer ungünstigen Penetrationsstelle gar nicht in die Lage kommt, mit dem anderen um den Besitz des Eikerns zu wetteifern.

stellung anweist: in der einen Kategorie von Eiern würden die Spermakerne die Fähigkeit besitzen, sich gegenseitig abzuweisen, in der anderen nicht. Man könnte sich dies zwar verständlich machen, wenn man sich vorstellt, daß in der ersten Gruppe von Eiern die Spermakerne in Anpassung an das Auftreten der Polyspermie ihr Abstoßungsvermögen erst erworben oder ausgebildet haben. Aber einfacher wäre es doch, wenn man nicht gezwungen wäre, den Spermakernen in den zweierlei Eigruppen verschiedene Eigenschaften zuzuweisen. Und meines Erachtens ist dies auch nicht nötig, sondern kommt man vollständig mit der Annahme aus, daß das Abstoßungsvermögen den Spermakernen aller Eier ganz allgemein zukommt und in Wirksamkeit ist, sofern nur diese Eier normal sind. Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, würden die pathologischen Erscheinungen, welche die Polyspermie in den durch äußere Eingriffe beeinflussten Seeigeleiern nach sich zieht, nicht durch die Polyspermie an sich bedingt sein, wie es O. und R. HERTWIG annehmen, sondern durch eine Störung der Funktion der Spermakerne, infolge deren dieselben das Vermögen, sich gegenseitig in Entfernung zu halten, verlieren. Ohne auf die Frage einzugehen, inwieweit die Spermakerne ihre Sphären durch direkte Entnahme von Eiprotoplasma aufbauen, kann man doch mit Bestimmtheit aussprechen, daß sie einschließlich ihres mit in das Ei gebrachten protoplasmatischen Zubehöres jedenfalls in Stoffaustausch mit den Substanzen der Eizelle stehen. Wenn daher das Ei vor der Besamung vergiftet oder sonstwie geschädigt wird, wie das in den Experimenten von O. und R. HERTWIG geschehen, so können die später eindringenden Spermatozoen und ihre Umwandlungsprodukte nachträglich mitbeeinflusst werden. Uebrigens weist die von HERTWIG gefundene Thatsache, daß die Spermatozoen vor ihrem Eintritt in das Ei gegen die gleichen Agentien verhältnismäßig resistent sind, geradezu darauf hin, daß es dem Eiprotoplasma entnommene Substanzen der Spermakerne sind, welche in ihrer Funktion gestört werden, eben wahrscheinlich die Sphären<sup>1)</sup>. Auch die übrigen, durch mechanische und thermische Einflüsse, durch Ueberreife, Bastardierung u. a. hervorgerufenen Fälle von pathologischer Polyspermie stehen, soweit ich sie übersehe, mit meiner Auffassung nicht in Widerspruch. Eine besondere Stellung nimmt die durch Bastardierung erzeugte Polyspermie ein, insofern die Eisubstanz hier mindestens zu Anfang für die normale Befruchtung geeignet ist und nur gegen die ihr fremden Eindringlinge abnorm reagiert, ebenso wie andererseits die Spermatozoen gegenüber der ihnen fremden Umgebung dies wahrscheinlich thun. In dieser Hinsicht sind ähnliche Bedingungen gegeben wie bei denjenigen Spermakernen der Selachier, die im Dotter verweilen. Auch hier sind die Kerne sowie das umgebende Medium jedes für sich von Haus aus normal, und doch wird der reguläre Gang der Kernentwicklung gestört, wenn beide Bildungen einige Zeit miteinander in Vereinigung sind.

Wenn die von mir versuchte Deutung der pathologischen Polyspermie richtig ist, dann muß man bei dieser zwei Vorgänge scharf auseinanderhalten:

- 1) den Vorgang der Polyspermie an sich, der dadurch bedingt ist, daß das Ei die Fähigkeit verliert, überschüssige Spermatozoen von der Penetration abzuhalten;
- 2) den Vorgang abnormer Kernvereinigungen, der dadurch hervorgerufen ist, daß die Spermakerne die Eigenschaft, sich von einer gewissen Entfernung an gegenseitig abzuweisen, einbüßen.

Beide Effekte wären also, obwohl sie möglicherweise in letzter Instanz durch die gleichen Veränderungen des Protoplasmas veranlaßt sein könnten, von einander unabhängig, es könnte der erste eintreten, der zweite aber ausbleiben.

---

<sup>1)</sup> Man könnte gegen meine Vermutung geltend machen, daß einige der in den HERTWIG'schen Versuchen angewandten Mittel, wie z. B. besonders das Nicotin, die Strahlungen im Ei nicht vermindern, sondern im Gegenteil verstärken. Dies widerlegt aber nichts, denn wenn die Sphären in ungewöhnlicher Stärke sich entwickeln, kann ihre Funktion doch alteriert sein.

Unter letzteren Gesichtspunkt würden alle jene Fälle von indifferenten Polyspermie fallen, in welchen die überzähligen Spermakerne vom Eikern nicht so weit entfernt stehen, daß schon aus diesem Grunde (siehe unten p. 109) eine Störung der Befruchtung ausgeschlossen ist. So ist z. B. das Seeigeelei so klein, daß hier jedes überzählig eingedrungene Spermatozoon in der Lage sein müßte, die Befruchtung zu stören, und doch haben O. und R. HERTWIG in solchen Eiern, die infolge schwacher Nicotinisierung nur geringgradig geschädigt waren, ab und zu keine Störung der Entwicklung beobachtet. Es war hier der Zustand eingetreten, den ich als indifferente Polyspermie bezeichne. Immer waren in die so behandelten Eier nur wenige, zum Teil nur 2 Spermakerne eingedrungen, und diese hatten in den meisten Eiern pathologische Erscheinungen hervorgerufen. Nur in einem kleinen Teil der Fälle war das letztere nicht geschehen. Ich frage: warum ist in diesen Ausnahmefällen die Bildung einer pluripolaren Mitose ausgeblieben? Wenn im Seeigeelei die Polyspermie an sich schon genügen würde, um die Entwicklung zu stören, wenn sie eo ipso pathologische Erscheinungen machen würde, dürften solche Fälle niemals eintreten, denn daß die wenigen, 1 bis 2, überschüssigen Spermatozoen den Eikern wegen zu großer Entfernung nicht erreichen können, darf man hier deshalb nicht annehmen, weil das Ei sehr klein ist. Wird doch in der Schilderung der übrigen Versuche ausdrücklich mitgeteilt, daß sich die Spermakerne auch dann dem Eikern nähern und ihm sich anlegen, wenn sie von entgegengesetzten Punkten der Eioberfläche eingedrungen sind. Der Weg zum Eikern ist eben hier auch bei der denkbar ungünstigsten Penetrationsstelle immer noch ein sehr kurzer. Oder will man behaupten, daß in diesem Falle die einzelnen Spermakerne von Haus aus eine verschiedene vitale Energie besitzen? Da wäre es doch merkwürdig, daß gerade nur bei schwacher Nicotinisierung ab und zu Eier gefunden werden, in denen die überzähligen Spermatozoen so energielos sind, daß nicht eines von ihnen mit dem Eikern kopuliert. Ich meine, gerade der Umstand, daß die Eier wenig geschädigt sind, giebt hier den Fingerzeig für die Deutung: die schwache Vergiftung mit Nicotin hat ausgereicht, um den Schutzapparat in seiner Funktion gegen Ueberfruchtung herabzusetzen, und zwar in geringem Grade herabzusetzen, denn es sind nur wenige Spermaköpfe eingedrungen; sie hat aber nicht vermocht, den zweiten Schutzapparat, denjenigen gegen die pathologischen Kernverschmelzungen, zu beeinträchtigen.

Daß die letztere Schutzvorrichtung auch im Echinidenei wirklich existiert, möchte ich noch aus einem weiteren Resultate der interessanten Versuche von O. und R. HERTWIG schließen. Wenn hier infolge stärkerer Schädigung des Eies durch konzentriertere oder länger einwirkende Nicotininlösungen eine größere Anzahl von Spermakernen eindringt, so „erreichen diese niemals alle Anschluß an den Eikern. Entweder fügt sich ihm nur ein einziger oder deren 2 oder 3 an, während die übrigen in einiger Entfernung vom Eikern ihre Wanderung einstellen“. „Im allgemeinen läßt sich hier beobachten, daß, je stärker der Grad der Ueberfruchtung ist, eine um so größere Anzahl von Spermakernen eine ganz oberflächliche Lage in der Dotterrinde beibehält. Zuweilen sind sie in derselben ziemlich gleichmäßig verteilt, zuweilen zu einzelnen Gruppen zusammengedrückt.“ Wenn im Seeigeelei allen Spermakernen der Weg zum Eikern freistünde, was hält sie dann ab, sich in größerer Zahl an ihn anzulagern? Bei der Anziehung, welche zwischen dem Eikern und den Spermakernen existiert, sollte man erwarten, daß sie sich insgesamt an ihn herandrängen würden. Statt dessen machen, wenn nur 1 bis 3 Kerne dies gethan haben, die übrigen in gemessener Entfernung, sogar in der Dotterrinde, Halt. Ich glaube, das läßt sich kaum anders verstehen, als durch die Annahme, daß auch im Seeigeelei Kräfte vorhanden sind, welche eine Annäherung überzähliger Spermaköpfe an den Eikern verhindern, und daß diese Kräfte durch das Nicotin herabgesetzt, aber nicht vernichtet sind. Die 2 oder 3 Spermaköpfe, welche mit dem Eikern kopuliert haben, waren nicht imstande, sich gegenseitig genügend abzustößen, aber ihren vereinten Strahlen gelingt es, eine Annäherung weiterer Kerne zu verhindern.

Daß die Spermakerne hier ebenso wie im Selachierei die Eigenschaft besitzen, sich gegenseitig in Entfernung zu halten, darauf weist endlich der oben citierte Satz direkt hin, nach welchem sie in der Eiterrinde „ziemlich gleichmäßig verteilt“ liegen können. Dieses Lagerungsverhältnis ist den Untersuchern aufgefallen, sonst hätten sie dasselbe nicht notiert. Und das ist nun ganz die gleiche Beobachtung, die ich im Selachierei gemacht habe, und welche der Ausgang für die von mir vertretene Auffassung ist. Daß im geschädigten Seeigellei eine solche Verteilung nicht immer vorhanden ist, beweist nichts gegen mich, sondern zeigt nur, daß eben jenes Abstoßungsvermögen in verschiedenem Grade beeinträchtigt werden kann.

Wenn Eier mit monospermer Befruchtung groß sind, dann wird im Falle einer Besamung durch mehrere Spermatozoen die Entscheidung, ob es zu pathologischer oder indifferenter Polyspermie kommt, selbstverständlich auch von zufälligen Nebenumständen mitbeeinflusst werden. Dringen aber nur wenige, vielleicht nur 2 Spermatozoen ein, und gerät das eine von ihnen in weite Entfernung vom Eikern, so wird die Bildung einer pluripolaren Furchungsmitose ausbleiben können, ohne daß abstoßende Kräfte in Wirksamkeit zu treten brauchen<sup>1)</sup>. Aber diese Faktoren betrachte ich nur als Nebenumstände, denn das Beispiel der stark überfruchteten Selachierkeimscheibe lehrt ganz deutlich, daß sie zur Erklärung der Erscheinungen der physiologischen Polyspermie nicht ausreichen.

Ich zweifle nicht, daß sich durch geeignete Experimente wird feststellen lassen, ob die von mir angenommene Schutzvorrichtung gegen die Vereinigung der Kerne auch den auf Monospermie eingerichteten Tieren zukommt oder nicht. Daß einer solchen Verallgemeinerung vorläufig nichts im Wege steht, wollte ich durch die vorstehende Ausführung gezeigt haben. Wird sie durch Versuche widerlegt, so ist deshalb eine Erklärung für das physiologisch polysperme Selachierei nicht erschüttert. Es verhält sich dann eben dieses Ei anders als die monosperm befruchteten. —

Außer durch die bisher besprochenen Kernvereinigungen droht der Entwicklung des polysperm befruchteten Selachiereies noch von anderer Seite eine Gefahr. Wenn sich die Kopulation der Vorkerne vollzogen hat, befindet sich neben dem sogen. ersten „Furchungskern“ noch eine mehr oder minder große Anzahl von Spermakernen innerhalb der Keimscheibe. Diese Kerne verhalten sich dem Furchungskern gegenüber nicht rein passiv, in dem Sinne wie etwa ein Deutoplasmakorn der Keimscheibe, das von benachbarten Kernsphären angezogen und bei der Teilung einer der Tochterzellen einverleibt wird, sondern, um einen näher liegenden Vergleich zu wählen, etwa wie der von mir beschriebene (95), im Ei einverleibende zweite Richtungskern bei *Cyclops*, der, selbst nicht mehr aktiv thätig, bei der ersten Furchungsteilung in eine der beiden ersten Furchungszellen gerät und die Furchungsteilungen nicht im geringsten stört. Die Spermakerne vielmehr, im Besitz eines Centrosoms und einer Kernsphäre, vermögen ebenso wie der Furchungskern selbst eine Attraktion auf die umgebende Keimscheibensubstanz auszuüben. Daß das letztere wirklich der Fall ist, wird durch die p. 21 beschriebenen, in der Umgebung der Spermakerne während der Befruchtung auftretenden Verdichtungszone bewiesen. Diese zeigen, daß die Spermakerne ermittelst ihrer Sphären umgebende Territorien der Keimscheibe ebenso sich zu eigen machen wie der erste Furchungskern. So steht diesem letzteren Kern im Anfang der Embryonalentwicklung nur ein sehr beschränktes Gebiet der Keimscheibe zur Verfügung. Der weitaus größere Teil dieser für den Aufbau des Embryos bestimmten Substanz, die durch den ersten Furchungskern in Zellen zerlegt werden soll, befindet

1) Das Gleiche wird der Fall sein, wenn überzählige Spermatozoen in eine Region eines großen und dotterreichen Eies eindringen, deren Substanz ihre Lebensthätigkeit (z. B. die Bewegungsenergie) und Entwicklungsfähigkeit beeinträchtigt. Im physiologisch polyspermen Selachierei wenigstens spielt der grobe Dotter eine solche Rolle, und im *Triton*-Ei (BRAUS) verhält sich die vegetative Hemisphäre vielleicht ähnlich.

sich noch unter der Wirkung der Spermakerne, die ihm diesen Besitz auch weiterhin streitig zu machen sich anschicken, indem sie sich ebenso wie er selbst durch normale Mitosen, gleichzeitig mit ihm, vermehren. Wenn sich dieses Lageverhältnis der Kerne nicht alsbald ändert, so wird im Anschluß an die ersten Mitosen nur ein beschränkter Teil der Keimscheibe in entsprechend kleine Furchungssegmente zerlegt werden, der größere Teil würde in diese Bildungen nicht eingehen, sondern wahrscheinlich von den Abkömmlingen der Spermakerne ebenfalls durchfurcht werden, wie wir ja thatsächlich in jungen Furchungsstadien der Selachier um Merocytenkerne, die zufällig innerhalb des Randbezirkes der Keimscheibe verblieben sind, Zellabgrenzungen wahrnehmen können, und wie in holoblastischen Eiern bei pathologischer Polyspermie in Wirklichkeit eine Zerstückelung der Eisubstanz durch die Spermaköpfe beobachtet wird. Einer solchen Störung der Entwicklung, deren Konsequenzen ich hier nicht weiter ausmalen will, wird nun dadurch vorgebeugt, daß die Abkömmlinge der Spermakerne rechtzeitig die Keimscheibe verlassen und in den Dotter gelangen, „rechtzeitig“, d. h. bevor eine cellulare Abgrenzung der von den Furchungskernen beherrschten Territorien eintritt. Da diese im meroblastischen Selachierei verspätet erscheint, genügt es, wenn die Auswanderung der Spermakerne erst nach einigen Teilungen erfolgt. Sie ist, wie wir gesehen haben, im wesentlichen zwischen der zweiten und dritten Furchungsteilung abgelaufen.

Wodurch dieser für die normale Weiterentwicklung notwendige Kernaustritt bewirkt wird, habe ich bereits an früherer Stelle (p. 41) ausführlich erörtert und dort dargethan, daß es sich dabei nicht um eine aktive, freiwillige Wanderung der Spermakerne handeln kann. Da deren Abzug von ihrer Stellung zu den Furchungskernen abhängt, wie die Fälle verfrühten und verspäteten Austrittes infolge stark exzentrischer Lage der Furchungskerne lehren, so ist man zu der Annahme genötigt, daß sie von den Furchungskernen verdrängt werden, welche letztere allmählich ihre „Herrschaft über zunehmend weitere Abschnitte der Keimscheibe ausdehnen“.

Diese Auffassung des Vorganges hatte ich mir vor Jahren auf Grund der Beobachtungen über die Kernstellungen bei exzentrischer Furchung gebildet und sie damals niedergeschrieben. Als ich einige Jahre später, mit dem Problem der Polyspermie beschäftigt, dazu gekommen war, ein Abstoßungsvermögen zwischen den in der Keimscheibe gelegenen Spermakernen anzunehmen, sah ich zu meiner Ueberraschung, daß ich zweimal, auf ganz verschiedenem Wege vorgehend, auf das gleiche Erklärungsprinzip geführt worden war, denn die Vertreibung der Spermakerne durch die Furchungskerne ist im Grunde nichts anderes als wiederum eine zwischen diesen beiderlei Kernen stattfindende Abstoßung, die sich von dem gleichen Vorgang bei der Befruchtung nur dadurch unterscheidet, daß der Kampf jetzt von vornherein ein ungleicher ist. Die Kerne sind unter sich nicht mehr gleichwertig und halten sich nicht wechselseitig zurück wie vordem, sondern die größeren und mit ausgedehnteren Sphären versehenen Furchungskerne behaupten und erweitern ihr Terrain, indem sie die Spermakerne vom Platze drängen. Erst wenn diese bis an die Grenze des Dotters geschoben sind, gehört die Keimscheibe ganz den Furchungskernen. Eine Ausnahme tritt nur dann ein, wenn irgendwo ein Spermakern im Randgebiet der Keimscheibe zurückbleibt. Dann kann ein ihn umgebendes beschränktes Territorium der letzteren für die Furchungssegmente verloren gehen, indem es sich von diesen abgliedert.

Aus OPPEL's Beschreibung (92 p. 276) und aus seinen Uebersichtsbildern (91) entnehme ich, daß auch bei Reptilien die überzähligen Spermakerne mit der Vermehrung der Furchungskerne gegen die Peripherie rücken aus dem jeweiligen Furchungsgebiet hinaus. Ob man auch hier den Nachweis führen kann, daß es sich dabei um eine Verdrängung durch die Furchungskerne handelt, wird sich bei näherer Untersuchung in Zukunft zeigen. Im holoblastischen Urodelenei geraten nach der Schilderung von BRAUS die Abkömmlinge der Spermakerne in die Makromeren, woselbst sie „meist in der Nähe der Eiperipherie“

egen. Man könnte daran denken, daß sie in dieser Stellung durch die Sphären der Furchungskerne zurückgehalten werden. Es machen hier die sich amitotisch vermehrenden Spermakerne, obwohl in Besitz von Strahlungen, den Furchungskernen doch keine nennenswerte Konkurrenz durch Besitzergreifung der Eisubstanz. Auch sah BRAUS nur einmal ein Zellterritorium um einen solchen Kern sich abgliedern.

Um zu den Selachiern zurückzukehren, so kann man also hier die wesentlichen Erscheinungen der Polyspermie, diejenigen, welche die Ueberfruchtung hier zu einem unschädlichen und physiologischen Vorgang machen, nämlich die Nichtvereinigung der überzähligen Spermakerne unter sich und mit dem Eikern und zweitens die Eliminierung derselben aus der Keimscheibe durch das gleiche Prinzip erklären: durch die Annahme eines den Kernen zukommenden Vermögens, sich gegenseitig abzustößen.

Wenn diese Eigenschaft wirklich, wie ich annehme, an die Kernsphäre gebunden ist, wird sie nicht nur dem Spermakern zukommen, sondern mit Centrosom und Sphäre von diesem auf den ersten Furchungskern übergehen. Daß sie damit auch auf alle späteren Körperzellen übertragen wird, ist wahrscheinlich. In der That erscheint der Gedanke naheliegend, daß Apparate, welche, wie die Sphären, die Funktion haben, Bestandteile aus ihrer Umgebung an sich heranzuziehen, zugleich die Eigenschaft besitzen müssen, sich untereinander abzuweisen, sonst würden sie ja, wenn sie in einem gemeinschaftlichen Raum zusammenreffen, unter sich selbst in Kollision geraten, indem sie sich wechselseitig ihre eigene Substanz, das zähflüssige Protoplasma, aus dem sie bestehen, zu entziehen suchen. Das Vermögen, sich gegenseitig abzustößen, das somit eine für die Sphären notwendige Eigenschaft wäre, würde sich allerdings innerhalb einer eukaryotischen Zelle nicht anders manifestieren können als nur in der Einleitung der Mitose, beim Auseinanderweichen der geteilten Centrosomen und ihrer Sphären. Von diesem Falle abgesehen, würde es nur an Kernen zur Äußerung kommen, die in der Mehrzahl innerhalb einer gemeinsamen Grundsubstanz frei und verschiebbar liegen. Wie sich solche Kerne in Bezug auf ihr Abstoßungsvermögen verhalten, wäre noch im Einzelnen näher festzustellen. Eine dieser Bildungen habe ich selbst oben beschrieben, nämlich das Lager der Merocytenkerne im feinen Dotter des Selachiereies während der Furchung. Wie dargelegt wurde, muß man annehmen, daß die Kerne unter dem Einfluß dieser Umgebung in ihrem Abstoßungsvermögen beeinträchtigt werden und infolgedessen zu Komplexen und pluripolaren Mitosen zusammentreten, so daß wir hier ähnliche Verhältnisse bekommen wie bei pathologischer Polyspermie.

Aber es ist noch ein anderer Fall genauer untersucht, in welchem ebenfalls Kerne, die frei beweglich in einem gemeinschaftlichen Stratum liegen, sich miteinander vereinigen, ein Fall, der ein völlig normales entwicklungsgeschichtliches Geschehen darstellt, ich meine das Zusammentreten der Vorkerne bei der Befruchtung. Wenn meine Ansicht, daß die Sphären (mit Centrosom) sich gegenseitig abstoßen, richtig ist, dann kann die Kopulation jener Kerne nur unter der Bedingung vor sich gehen, daß mindestens bei einem derselben jener Apparat entweder verschwindet oder in seiner Funktion alteriert wird. Und das erstere ist nun hier in der That der Fall. Der weibliche Geschlechtskern geht, wie jetzt durch zahlreiche übereinstimmende Untersuchungen bei den verschiedensten Tierformen nachgewiesen ist, jenes Apparates vor der Kopulation verlustig<sup>1)</sup>. Diese Thatsache spricht sehr für die Richtigkeit der vorgetragenen Auffassung: Es tritt bei unserem Objekt ein einziges Mal in der ganzen Entwicklung der Fall ein, daß 2 Kerne unter

1) Wenn mit dem Verlust von Centrosom und Sphäre das Abstoßungsvermögen verloren geht, so folgt daraus selbstverständlich nicht, daß es immer erhalten sein muß, wenn diese Gebilde vorhanden sind.

völlig normalen Erscheinungen (im Gegensatz zu den Kernverschmelzungen im Dotter) miteinander sich vereinigen, und damit trifft zusammen der wiederum einzig dastehende Fall, daß ein lebensfähiger, durch normale Mitose sich vermehrender Kern Centrosom und Sphäre verliert. Dieses Zusammentreffen ist so auffallend, daß man daraus auf einen kausalen Zusammenhang schließen darf. So kann man mit Hilfe des von mir angenommenen Abstoßungsprinzipes nicht nur die Eigentümlichkeiten der physiologischen Polyspermie, sondern ein bei jeder, auch der monospermen Befruchtung beobachtetes und bisher unverstandenes Phänomen, den Verlust des Ovocentrosoms, verständlich machen.

## **F. Kurze Beschreibung der Stadien vom Erscheinen der Keimhöhle bis zum Auftreten des mittleren Keimblattes.**

### **1. Vom Auftreten der Keimhöhle bis zum Beginn der Gastrulaeinstülpung.**

In dem früher (p. 66) geschilderten Stadium des ersten Auftretens der Keimhöhle, an das ich hier anknüpfe, zeigt die Keimscheibe bei Oberflächenbetrachtung (Taf. I Fig. 12) noch die ursprüngliche kreisrunde Form. Bei durchfallendem Licht kann man am Rande entsprechend der sich ausbildenden Höhle durchscheinende Stellen erkennen. Wenn die Keimhöhle größer wird (Fig. 13 Taf. I), fällt am Embryonalrand, an welchem sie zunächst ihre weitere Ausdehnung gewinnt, ein helles, durchscheinendes, vorerst schmales Feld von mondsichelförmiger Gestalt auf. Dieses vergrößert sich nach und nach, indem gleichzeitig die Keimscheibe in die Länge auswächst (Fig. 14). In diesem Stadium ist die Orientierung der Keimscheibe leicht möglich, und wollen wir nun an einem Vertikalschnitt, welcher in die Achse des zukünftigen Embryos fällt, die Veränderungen, die im Inneren eines solchen Keimes vor sich gegangen sind, studieren.

Fig. 52 Taf. V stellt den betreffenden Medianschnitt dar von einer Keimscheibe von *Pristiurus*, die etwas älter ist als die früher (p. 66) beschriebene der Fig. 51 von *Torpedo*. Die Figur ist, ebenso wie alle folgenden der gleichen Tafel, so gestellt, daß der Embryonalrand nach rechts sich wendet. In diesem rechts gelegenen Abschnitt des Keimes erreicht die Keimhöhle ihre größte Vertikalausdehnung. Sie erstreckt sich hier von der freigelegten Oberfläche des Keimbodens nach aufwärts bis fast an die Oberfläche der Keimscheibe, von welcher sie nur durch das zur Zeit sehr dünne Zellenblatt des Embryonalrandes geschieden wird. Dieses letztere entspricht dem durchscheinenden Sichelfeld der Oberflächenbilder. Nach rückwärts (rechts in der Figur) steht dasselbe mit dem Dotter in Verbindung, sein dem letzteren aufliegender Rand erscheint im Oberflächenbild (Fig. 13 und 14) als ein nicht durchscheinender schmaler Streifen, der (*Pristiurus*) von hellgelber Farbe ist. Nach vorn setzt es sich in den jetzt noch unveränderten Hauptteil der Keimscheibe fort, der noch die Form einer plankonvexen Linse besitzt und sich an den Oberflächenbildern der Fig. 13 und 14 als ein orangefarbiges, am Rand etwas helleres, kreisförmiges Feld bemerkbar macht. Die untere Fläche dieser Zellenmasse ist, wie Fig. 52 und 53 Taf. V zeigen, durch eine spaltförmige, nach vorn gerichtete Fortsetzung der Keimhöhle ebenfalls vom Dotter abgetrennt. Diese Spalte ist in Fig. 52, vielleicht infolge der Behandlung, sehr weit. Mehr der Natur entsprechend dürfte ihr Verhalten in dem etwas älteren Medianschnitt der Fig. 53 sein. Sie erstreckt sich bei den einzelnen Serien verschieden weit am



vorderen Umfang der Keimscheibe nach aufwärts. Hier ist die einzige Stelle, wo noch ein ausgedehnter Zusammenhang zwischen der Keimscheibe und dem Dotter statthat.

Ein etwas älteres Keimhöhlenstadium zeigt der Medianschnitt der Fig. 54 von *Torpedo*. Der verdünnte embryonale Randteil der Keimscheibe ist erheblich länger geworden, und dementsprechend hat sich die darunter gelegene Keimhöhle ausgebreitet. Unterhalb der noch ganz ursprünglich gebauten vorderen Hälfte der Keimscheibe setzt sich die Höhle in ein System von, meist engen, Spalten fort. In Fig. 76 Taf. VII ist der dünne Embryonalrand eines nahezu gleichalterigen Eies von *Torpedo* bei stärkerer Vergrößerung abgebildet. Die Randzellen, unter denen sich ein abgefurchter mehrkerniger Merocyt (Ausnahme!) befindet, sind hier vom Dotter abgerissen.

Der Medianschnitt der Fig. 55 Taf. V, der ein ebenfalls schon vorgerücktes Keimhöhlenstadium repräsentiert, gehört *Pristiurus* an. Ein Vergleich mit einer jungen Keimscheibe (Fig. 53) des gleichen Objektes läßt in mehrfacher Hinsicht einen Fortschritt erkennen. Das dem Embryonalrand entsprechende verdünnte Keimhöhlendach und die darunter gelegene Höhle haben sich in sagittaler Richtung ausgedehnt, wenn auch nicht in dem gleichen Maße wie in dem Ei der Fig. 54 von *Torpedo*. Sehr deutlich ist hier schon eine Differenzierung der oberflächlichsten Zellenlage zu einem Cylinderepithel, also der Beginn einer Blattbildung wahrnehmbar. Man sieht an der Oberfläche ein Stratum regelmäßig gestellter Cylinderzellen, zwischen welche von der Tiefe aus rundliche oder birn förmige Elemente sich keilartig einschieben. In den tieferen Schichten der kompakten Keimscheibe haben die Zellen noch ihre Kugelform bewahrt oder zeigen infolge gegenseitiger Abplattung polyedrische Formen.

Am Embryonalrand ist die Epithelbildung zwar etwas weiter vorgeschritten als im übrigen Bereich der Keimscheibe, aber doch noch nicht abgeschlossen, denn es schieben sich auch hier zwischen die Cylinderzellen noch vereinzelt rundliche oder längliche Elemente von unten her ein (vergl. Taf. VI Fig. 63, welche den Embryonalrand der Keimscheibe der Fig. 55 bei stärkerer Vergrößerung wiedergibt). Auf diese mit dem Epithelblatt verbundenen, d. h. ihm innig anliegenden Zellen folgt gegen die Tiefe zu eine mehr lockere Ansammlung von Zellen, die unmittelbar am Rande, also am Dotter, am stärksten ist und am weitesten in die Tiefe reicht. Hier enthält sie nach aufwärts zu vielfach kleine Zellen oft von länglicher Form, welche den Anschluß an das Cylinderepithel herstellen, während gegen die Tiefe zu mehr größere kugelige Elemente folgen, die zerstreut, einzeln oder in Gruppen, stehen. Nach vorn zu wird diese Ansammlung rasch schwächer, nur vereinzelt kugelige Zellen lehnen sich hier lose an die Unterfläche des in Bildung begriffenen Epithelblattes an und senken sich dann noch weiter vorn, an der Hinterfläche des kompakten Furchungszellenhaufens, wieder in die Tiefe.

So entsteht ein vielfach unterbrochenes, aufwärts gerichtetes Gewölbe von runden Zellen, welches die Keimhöhle nach oben abschließt. Die Höhle selbst aber wird dadurch, daß die Hauptansammlung der Zellen unmittelbar am Rande statthat, von hinten her etwas eingeengt.

Diese Veränderungen sind im Stadium der Fig. 56 Taf. V (*Pristiurus*) noch weiter gediehen. Die Keimscheibe ist wiederum in die Länge gewachsen, der verdünnte hintere Abschnitt nimmt jetzt mehr als ein Drittel von deren gesamter Länge ein, und die davor gelegene geschlossene Masse der Furchungszellen hat sich ebenfalls gestreckt und ist dabei flacher geworden. Noch immer ist diese Masse vorn am tiefsten und wird nach hinten zu allmählich niedriger. Die Blattbildung in der oberflächlichen Schicht hat nur im hinteren Abschnitt des Blastoderms Fortschritte gemacht und ist hier, wie der Schnitt Fig. 64 Taf. VI bei stärkerer Vergrößerung erkennen läßt, nahe am Hinterrand, ein wenig vor der Stelle, wo dieser am Dotter haftet, am weitesten gediehen. Hier stehen auf einer kurzen Strecke hohe und schmale Cylinderzellen fast genau in einer Reihe; die Kerne bilden nahe der Oberfläche ebenfalls eine Reihe, und

nur ab und zu stört eine tiefere Zelle den regulären Aufbau dieses einzeiligen Epithels. Nach abwärts zu grenzt sich dasselbe in scharfer Linie ab. Es stehen hier keine Rundzellen der tieferen Schicht mit ihm in Verbindung. Dieser fertige Abschnitt des epithelialen Blastoderms ist dünner als die unmittelbar davor und dahinter gelegenen Strecken, zu deren Beschreibung ich nun übergehe.

Nach vorn zu wird das Epithel zunächst ein mehrzeiliges, indem tiefe Cylinder- oder kegelförmige Zellen sich zwischen die oberflächlichen einschieben, und sodann ein mehrschichtiges. Es lagern sich von unten her Rundzellen, wie früher, an die Cylinderzellen, und damit verschwindet jede Abgrenzung des oberflächlichen Epithelblattes gegen die tiefe Zellenmasse. Da hier noch nicht so viele tiefe Zellen zwischen die oberflächlichen eingedrungen sind wie hinten, stehen die letzteren weniger dicht, was namentlich bei Betrachtung der Kerne hervortritt, und sind nicht so stark seitlich komprimiert, also niedriger, Doch soll damit nicht gesagt sein, daß das Aufwärtsdrängen der tiefen Zellen in die Reihe der oberflächlichen die geschilderten Gestaltungsvorgänge allein bestimmt. Es sind hierbei möglicherweise noch andere Faktoren, wie die Eigenvermehrung der Epithelzellen und ihr Eigenwachstum, mit im Spiel.

Nach hinten dagegen von jener verdünnten Stelle wölbt sich das Blastoderm in diesem Stadium ein wenig nach aufwärts vor, und diese Biegung geht noch weiter hinten in eine zweite über, deren Konkavität nach oben sieht. Dann endet der Hinterrand am Dotter. Diese zur Zeit noch leichte S-förmige Biegung ist der Beginn des später zu schildernden Umschlages, mit welchem die Bildung der Gastrulahöhle sich einleitet. In dieser der Umschlagsstelle entsprechenden Zone verdickt sich nun das Blastoderm wieder etwas und erscheint gegen die Tiefe zu nicht abgeschlossen. Kleine, meist längliche, oft spindelförmige Zellen bilden hier die Fortsetzung der oberflächlichen Lage, wie das schon im vorigen Stadium (Fig. 55 und 63) kenntlich war. Sie stehen meist mit ihren Längsachsen geneigt oder selbst horizontal, als ob das oberflächliche Epithelblatt sich hier im rechten Winkel einbiege. Doch stellen sie kein geschlossenes Blatt dar. Gegen die Tiefe zu treten daselbst wieder, wie im vorigen Stadium, mehr runde Zellen in loser Verbindung auf, die, indem sie nach vorne zu die Keimhöhle im Bogen überbrücken, sich gerade so verhalten wie früher. Nur hat diese Zellenanhäufung am Embryonalrande wiederum zugenommen, wodurch die Keimhöhle abermals ein wenig von hinten und oben her eingeengt worden ist.

Eine ähnliche Gesamtkonfiguration, wie der Medianschnitt der Fig. 56, zeigt derjenige der Fig. 60 Taf. VI von *Pristiurus*. Die Verteilung des Zellenmaterials und die Lagerung der Keimhöhle ist hier im wesentlichen die gleiche wie dort. Aber die Blattbildung ist noch weit zurück, sie steht sogar erheblich derjenigen des Stadiums der Fig. 55 nach. Dieses von mir mehrmals gefundene Verhalten ist ein Beispiel für eine zeitliche Verschiebung von zwei sonst parallel verlaufenden Entwicklungsprozessen.

Für *Torpedo* scheint der zuletzt geschilderte Gang der Entwicklung der Regel zu entsprechen, wie das Keimhöhlenstadium der Fig. 71 und namentlich der Fig. 72 Taf. VII zeigt. Die Ausbildung eines aus Cylinderzellen zusammengesetzten epithelialen Blastoderms steht hier noch aus, und doch ist der Keim der Fig. 72, ähnlich wie der von *Pristiurus* in Fig. 56, in die Länge gezogen, und ist sogar schon ein Umschlag des verdickten Embryonalrandes eingeleitet.

Zur Ergänzung der Sagittalschnitte mag eine Querschnittserie durch eine *Pristiurus*-Keimscheibe dienen (Fig. 67a—c Taf. VI), die derjenigen der Fig. 55 in der Entwicklung nahesteht. Sie ist aber etwas jünger als jene, wie die geringere Ausbildung des oberflächlichen Cylinderepithels und die etwas schwächere Ansammlung von Rundzellen am Embryonalrand erkennen läßt.

Der Schnitt der Fig. 67a, durch das vordere Drittel der Keimscheibe vor der Keimhöhle geführt, zeigt die Zellenmasse des gefurchten Keimes noch bis zum Dotter herabreichend und mit steilen Seiten-

rändern (wie der Vorderrand der Fig. 55) abfallend. Zwischen der Unterfläche derselben und dem Dotter findet sich nur ein unterbrochenes Spaltensystem, das die eigentliche Keimhöhle mit einer in dieser Serie vorhandenen kleinen vorderen Höhle verbindet. Der Schnitt der Fig. 67b geht hinter der Mitte der Keimscheibe durch und zeigt denjenigen vorderen Teil der Keimhöhle, welcher von oben her durch die Masse der Furchungszellen noch stark eingeengt ist. Er lehrt, daß die Keimscheibe sich auch gegen den Seitenrand zu dünn auszieht, wenn auch vielleicht nicht ganz in dem gleichen Grade wie der Hinterrand im Bereich der Medianschnitte. So erhebt sich die Keimhöhle nach beiden Seiten zu und erhält auf dem Querschnitt Kalottenform. Auf den nach hinten folgenden Schnitten wird das Keimhöhlendach allmählich auch in der Mitte dünner, und gewinnt der Hohlraum daselbst seinen größten Vertikaldurchmesser (nicht abgebildet). Der Schnitt der Fig. 67c, der durch den Embryonalrand geführt ist, zeigt das hintere Ende des Keimhöhlendaches. Die Höhle selbst ist aber hier infolge der Erhebung ihres Bodens wieder niedrig. An den Seitenrändern des Schnittes liegt jederseits in der Tiefe eine geringe Anhäufung von Rundzellen. Es ist das die gleiche Ansammlung, der wir am Embryonalrande der Fig. 55 begegnet sind. Diese setzt sich also von der Medianebene aus auf die seitlichen Teile des Keimscheibenrandes fort, um sich allmählich nach vorn zu verlieren. In Fig. 67b ist sie noch bemerklich.

Ehe wir die Stadien der Keimhöhle verlassen, will ich nochmals (s. p. 55) darauf hinweisen, daß für die Entstehung dieses Hohlraumes nicht allein die Abfurchung, sondern wahrscheinlich auch die beginnende Ausbreitung des Zellenmaterials der Keimscheibe als mechanisches Moment in Betracht kommt. Diese Ausbreitung geschieht zuerst vom Embryonalrand aus in der Richtung nach rückwärts, und kann man sich vorstellen, daß daselbst die an den Dotter sich anstemmenden Randzellen der oberflächlich sich ausbreitenden Schicht den Dotter nach hinten verschieben, so daß zwischen dem letzteren und der kompakten Masse der angrenzenden tieferen Keimscheibenschicht ein Hohlraum entsteht. Später greift dann allmählich der gleiche Vorgang von hinten aus auf den Seitenrand über und drängt auch hier den Dotter von der Masse der Furchungszellen weit ab (Fig. 67b). Daß in der vorderen Hälfte der Keimscheibe trotz der hier schließlich ebenfalls stattfindenden Blastodermausbreitung keine ebensolche Höhlenentwicklung zustande kommt, erkläre ich mir durch das Dazwischentreten eines anderen am Rande stattfindenden Prozesses. Es kommt hier unter der oberflächlichen Schicht eine Ansammlung von Zellen zustande, welche überall, wo sie auftritt, die Keimhöhle verdrängt. Da der Vorderrand sehr spät auswächst (s. Fig. 56 und 57), so kann man sich denken, daß an ihm die Höhlenbildung infolge Eingreifens des geschilderten Faktors ganz unterdrückt wird.

## **2. Vom Beginn der Gastrulaeinstülpung bis zum Auftreten des mittleren Keimblattes.**

Zwei Stadien der beginnenden Gastrulaeinstülpung zeigen die Medianschnitte der Fig. 57 und 58 Taf. V. Der Gesamthabitus der Keimscheibe hat sich, mit Ausnahme des Embryonalrandes, von dem Stadium der Fig. 56 bis zu dem der Fig. 57 nur wenig geändert. Nur der vordere Umfang der Keimscheibe hat sich nach vorn zu etwas mehr ausgezogen, er ist flacher geworden und läuft zugespitzt aus. Die Keimhöhle ist hier offenbar artefiziell etwas vergrößert, und ebenso ist die sattelförmige Einsenkung des Blastoderms an der Grenze des mittleren und hinteren Drittels ein Kunstprodukt. Die Bildung eines geschlossenen, aus hohen Cylinderzellen bestehenden Keimblattes erstreckt sich jetzt weiter nach vorn als in Fig. 56.

Im Stadium der Fig. 58 ist schon in dem größten Teil der Keimscheibe die Bildung des oberflächlichen Blattes abgeschlossen. Nur vorn hängt es gegen die Tiefe zu noch mit einem Rest des ursprüng-

lichen Furchungsmaterials zusammen. Dieser Zellenhaufen hat sich wiederum in die Länge gestreckt und verflacht und ist nach vorn zu von dem oberflächlichen Blatt ein wenig überwachsen worden, so daß das letztere an seinem Vorderende frei auf dem Dotter ruht. Die Masse jener Rundzellen hat sich erheblich verringert, es ist das fehlende Material in der Bildung des oberflächlichen Blattes aufgegangen. Ob dasselbe noch eine andere Verwendung gefunden hat, ist schwer zu beurteilen. Doch muß man mit der Möglichkeit rechnen, daß ein Teil desselben und zwar speciell die tieferen, der Keimhöhle zugewandten, meist rein kugeligen und oft auch etwas größeren Zellen, sich am Dach der Keimhöhle nach hinten verschoben haben und in die am Embryonalrand vorhandene lockere Ansammlung tiefer Zellen übergegangen sind. Jedenfalls hat diese schon früher beschriebene Zellenanhäufung inzwischen wieder erheblich zugenommen und sich nach vorn ausgedehnt. Aber für den Zuwachs könnten auch andere Momente in Betracht kommen, wie z. B. Eigenvermehrung der Zellen oder die früher von mir angenommene Abfurchung vom Dotter aus. Durch diese Zellenansammlung ist die Keimhöhle noch weiter von hinten her eingeengt worden. Sie ist jetzt so weit nach vorn verschoben, daß sie fast ganz im Bereich der vorderen Hälfte des Keimes liegt.

Von besonderem Interesse sind aber die Vorgänge, die sich am Embryonalrand abgespielt haben. Das neugebildete oberflächliche Blatt wird, wie schon für das vorhergehende Stadium beschrieben, nach hinten zu niedriger und einzeilig (vergl. Fig. 64). Nun schließt sich in jenem jungen Stadium der Fig. 56 und 64 an die eigentliche verdünnte Strecke nach hinten noch ein Randstück an, das im Gegensatz zu dem vorhergehenden an seiner Unterfläche nicht abgegrenzt ist. Es setzt sich vielmehr hier in lose vereinigte, spindelförmige Zellen fort, die ihrerseits wieder nach vorn in die kurz vorher erwähnte tiefe Schicht der zerstreuten Rundzellen übergehen. Dieses in Fig. 64 noch horizontal gegen den Dotter fortlaufende Randstück ist nun in einer etwas älteren Keimscheibe (Fig. 65), die ich als Zwischenstadium hier einschiebe, senkrecht nach abwärts umgebogen, so daß zwischen ihm und dem Dotter ein nach oben offener, spaltförmiger Raum ( $d$ ), die erste Anlage der Gastrulahöhle, entstanden ist. In Fig. 57 ist es schräg nach vorn abgebogen und in Fig. 58 und 66 bis zur Horizontalen, so daß es jetzt parallel dem nicht abgebogenen Nachbarstück und unter ihm verläuft, infolgedessen der Gastrulaspalt nach hinten sich öffnet. Es hat sich also das Randstück um einen Winkel von  $180^\circ$  abgebogen. Der nach aufwärts konvexe vordere Schenkel der beschriebenen S-förmigen Biegung des Embryonalrandes von Fig. 64 ist zum Umschlagsrand geworden, und der hintere, nach aufwärts konkave Schenkel des S von Fig. 64 sieht in Fig. 65 nach hinten, in Fig. 66 nach unten, indem er die dorsale Begrenzung der noch kurzen Gastrulahöhle bildet.

Auch die spindelförmigen Zellen der ursprünglich tiefen Schicht haben die Biegung mitgemacht, denn in Fig. 64 stehen sie horizontal und schräg nach hinten geneigt, in Fig. 65 schräg nach vorn-oben und horizontal und in Fig. 66 meist senkrecht. Auch haben sie sich untereinander und mit den der freien Oberfläche zugewandten Zellen enger zusammengeschlossen und stellen mit ihnen jetzt ein fertiges<sup>1)</sup> Blatt dar, das geschichtet ist und dicker als das oberhalb des Umschlages zurückgebliebene. Wir müssen dieses umgeschlagene Blatt jetzt als Entoblast bezeichnen. Es stellt vom Umschlagsrand bis zur Anheftung am Dotter die erste Anlage der dorsalen Darmwand dar und ist als „embryonaler“ oder „gastraler Entoblast“ anzusprechen. Das darüber gelegene oberflächliche Epithelblatt aber, soweit es sich aus dem Furchungsmaterial herausdifferenziert hat, also im Stadium der Fig. 58 schon im weitaus größten Teil des Keimes, darf als Ektoblast bezeichnet werden, natürlich unter der Voraussetzung, daß nach einmal geschehenem Umschlag keine weitere Umrollung des oberen in das untere Blatt am Embryonalrand mehr statthat. Soweit der Ektoblast sich gegen die Tiefe zu abgegrenzt hat, darf das darunter befindliche ungeordnete Zellen-

1) An seiner oberen Fläche ist es jedoch nicht scharf und linear abgegrenzt, sondern läuft, den Enden der einzelnen Zellen entsprechend, in Vorsprünge aus. Vergl. auch den Querschnitt der Fig. 77b.

material ebenfalls Entoblast genannt werden, und zwar im Gegensatz zum embryonalen „außerembryonalen“ oder „Dotterentoblast“. Hierzu gehört im Stadium der Fig. 58 die ganze hinter der Keimhöhle befindliche, lockere, tiefe Schicht, während in der davor gelegenen die Scheidung der zwei primären Blätter noch nicht vollständig durchführbar ist. Nach hinten geht der Dotterentoblast ganz allmählich in den embryonalen über, indem die länglichen, spindel- und birnförmigen Zellen, die im Stadium der Fig. 58 schon hinter der Keimhöhle vereinzelt zwischen den ursprünglichen runden zu finden waren, an Zahl überwiegen und schließlich die letzteren ganz verdrängen. Dabei ordnen sie sich mehr und mehr zu paralleler Stellung und rücken immer dichter zusammen<sup>1)</sup>, bis schließlich ganz unmerklich der Uebergang zum geschlossenen Keimblatt hergestellt ist.

Als mechanische Ursache für die Entstehung des Umschlages dürfte vielleicht ebenfalls das Auswachsen des Randes mit in Betracht kommen. Der sich ausbreitende Rand würde eine Zeit lang, namentlich während der Keimhöhlenbildung, den angrenzenden Dotter vor sich herschieben, schließlich aber einen Widerstand finden und sich falten. Selbstverständlich will auch diese Erklärung nicht den Anspruch machen, eine erschöpfende zu sein.

Für die folgenden Stadien lege ich *Torpedo ocell.* zu Grunde, weil hier infolge der langsameren Ausbreitung der Keimscheibe auf dem Dotter die weiteren Phasen der Blätterbildung, speciell die Vorgänge am Seitenrande, klarer liegen als bei *Pristiurus*. Ich greife zunächst zu dem Medianschnitt der Fig. 73 Taf. VII zurück, welcher dem der Fig. 57 von *Pristiurus* nahe steht. Der Umschlag am Embryonalrande ist erfolgt, aber die Bildung des Ektoblastes ist nur in einem beschränkten hinteren Abschnitt der Keimscheibe abgeschlossen. Gegenüber dem Schnitt der Fig. 72 von *Torpedo* ist die Keimscheibe erheblich in die Länge gewachsen. Darin stimmt sie mit der gleichalterigen *Pristiurus*-Keimscheibe überein. Doch unterscheidet sie sich von dieser dadurch, daß ihr vorderer Abschnitt bedeutend in die Länge ausgezogen und abgeflacht ist. Die Keimhöhle erscheint als ein flaches Lückensystem vor dem Embryonalrande. Wahrscheinlich ist sie nur infolge der Behandlung hier so unscheinbar.

Die Keimscheibe der Fig. 74 zeigt, obwohl sie nicht länger ist als diejenige des vorhergehenden Stadiums, doch eine erheblich vorgeschrittenere Entwicklungsstufe, welche sich an diejenige der Fig. 58 von *Pristiurus* anreihet. Hier ist in der ganzen Länge der Keimscheibe der Ektoblast abgegrenzt. In seinem vorderen Drittel, entsprechend der verdünnten Zone der Fig. 73 des vorigen Stadiums, stellt er nur einreihiges Epithel dar, das hinten cylindrische, nach vorn zu aber kubische Zellen führt. Dies Epithel, das wir als außerembryonalen oder Dotterektoblast bezeichnen dürfen, verdickt sich nach hinten zu allmählich, bis es an der Stelle seiner mächtigsten Entwicklung 3 und selbst 4 Reihen von Kernen führt. Diese Zone ist offenbar aus der mittleren Verdickung des Blastoderms der Fig. 73 hervorgegangen. Noch weiter hinten, oberhalb des embryonalen Entoblastes wird das Epithel wieder etwas niedriger, aber nicht wie bei *Pristiurus* einreihig, sondern läßt 2 Reihen von Kernen unterscheiden. Indes sticht es doch auch hier sehr deutlich von dem dickeren, stärker geschichteten, Embryonalentoblast ab. Der Dotterentoblast, der jetzt infolge der totalen Abgrenzung des äußeren Blattes sich vom vorderen Umfang der Keimscheibe an bis zum Embryonalentoblast als eine gesonderte Schicht präsentiert, umschließt im vorderen Teil des mittleren Drittels des Blastoderms die Keimhöhle und breitet sich an deren Boden in dünner, aber ununterbrochener, an ihrer Decke in auffallend dicker Lage aus. Ich vermute, daß diese letztere Zellenanhäufung ein

<sup>1)</sup> Diese Beschreibung schildert nur einen fertigen Zustand an den einzelnen Stellen des Entoblastes für das vorliegende Stadium und will nichts über die Ursache der Zellenanordnung besagen. Die Genese wäre nur durch sehr eingehende Abwägung der in Betracht kommenden Möglichkeiten klarzulegen.

Ueberbleibsel aus der mittleren Verdickung des Blastoderms der Fig. 73 ist. Auch am hinteren Umfang der Keimhöhle ist der Dotterentoblast jetzt, sowie in früheren (Fig. 58) und späteren (Fig. 75) Stadien auffallend dicht, gleichsam als ob das Zellenmaterial an der Wand der Höhle sich anstauen würde.

Der Dotterentoblast führt jetzt vorwiegend längliche, besonders spindelförmige Elemente, zwischen denen vereinzelte runde, oft auffallend große, dotterreiche Zellen sich finden und zwar außerhalb sowie namentlich innerhalb der Keimhöhle. Diese „Megasphären“, die sich von den übrigen Zellen auch durch einen ungewöhnlichen Kerninhalt auszeichnen, sind wohl sicher als abgefurchte Merocyten anzusehen.

Bis zum Stadium der Fig. 75 ist die Keimscheibe erheblich in die Länge gewachsen. Der embryonale Entoblast ist jetzt mehr als doppelt so lang als im vorhergehenden Stadium, dafür ist er, wie es scheint, absolut ein wenig dünner als vorher und jedenfalls gegenüber dem embryonalen Ektoblast jetzt merklich verdünnt. Dies gilt aber nur für den auf dem Schnitt getroffenen axialen Teil der Embryonalanlage, welcher die Chorda zu liefern hat.

Die verdickte, geschichtete Zone des äußeren Blattes ist jetzt nur mehr auf das hintere Drittel der Keimscheibe beschränkt. Dieser „embryonale“ Ektoblast reicht nur wenig über das Gebiet des Urdarmes nach vorn hinaus. Der geschilderte embryonale Teil der beiden primären Keimblätter geht nach vorn allmählich in den außerembryonalen über. Der einzeilige Dotterektoblast besteht zur Zeit noch aus kubischen oder niedrig cylindrischen Zellen. Der Dotterentoblast hat jetzt noch deutlicher als im Stadium der Fig. 74 den Charakter eines Mesenchyms angenommen dadurch, daß seine Zellen mittelst ihrer Fortsätze sich verbinden. Viele dieser Zellen haben mehr als 2 Fortsätze, sind also sternförmig, was in der Figur nicht zum Ausdruck gelangt ist. Die Keimhöhle findet sich jetzt in der Mitte der vorderen Hälfte des Blastoderms. Ihre Ausdehnung ist eine individuell verschiedene. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird sie von hinten her noch weiter eingeengt (vergl. das Oberflächenbild der Fig. 19 Taf. I). Ihr Boden ist in der Mitte von einem dünnen Belag von Zellen bedeckt, der sich peripher rasch verdickt, indem er in denjenigen Teil des Entoblastes übergeht, welcher die Keimhöhle seitlich und von hinten umschließt. Es ist dies eine ziemlich hohe, dichte Lage des extraembryonalen Entoblastes, die schon im vorhergehenden Stadium (Fig. 74) sich durch ihr dichtes Gefüge auszeichnet. Das Gleiche ist auch jetzt noch der Fall, wie der Längsschnitt der Fig. 75 und der Querschnitt der Fig. 78a zeigen. Auch vor der Keimhöhle wird der Entoblast höher als an deren Grunde, wenn auch lange nicht in dem Maße wie dahinter, und reicht hier bis zum Rande der Keimscheibe. Die Zellenansammlung an der Keimhöhlendecke dagegen ist jetzt bis auf wenige Reste geschwunden.

Eine richtige Vorstellung von dem Auftreten der primären Keimblätter läßt sich nur gewinnen, wenn an Querschnitten gleichzeitig die seitlichen Teile der Keimscheibe untersucht werden. Ich will deshalb 3 verschieden alte Schnittserien und einige Oberflächenbilder aus der geschilderten Entwicklungsperiode vorführen.

Die jüngste dieser Keimscheiben, Fig. 68a—c, stammt vom *Pristiurus* und ist etwas älter als die p. 114 beschriebene Querschnittserie der Fig. 67a—c. In dem durch das vordere Drittel der Keimscheibe geführten Schnitt der Fig. 68a ist in der Mitte noch die kompakte Masse der Furchungszellen vorhanden wie in Fig. 67a, was auch im Oberflächenbild dieses Stadiums (Fig. 15 Taf. I) kenntlich ist. Sie reicht hier noch bis zum Boden des Keimes herab, zeigt aber an den Schnitten schon Auflockerung, während sie an anderen Stellen noch dicht gefügt ist. Innerhalb dieses Morularestes findet man an manchen Serien dieser Altersstufe noch eine sekundäre, kleine Keimhöhle (vergl. das Oberflächenbild der Fig. 15). Das noch nicht

fertig differenzierte obere Keimblatt überragt nach den Seitenrändern und ebenso nach dem (nicht abgebildeten) Vorderrande diese centrale Zellenmasse erheblich, so daß die Keimscheibe hier flach ausläuft im Gegensatz zu dem steilen Abfall des Randes in Fig. 67a. Unter dem noch nicht abgeschlossenen oberflächlichen Blatt liegen hier nur spärliche Rundzellen der Oberfläche des Dotters auf. Diese dünne Randzone ist im Oberflächenbild der Fig. 15 Taf. I als ein heller Saum in der Peripherie des orangegelben Morularrestes zu sehen.

Der Querschnitt der Fig. 68b entspricht der Grenze des hinteren Drittels der Keimscheibe und geht durch die Keimhöhle (helle Sichel in Fig. 15 Taf. I). Am Dache derselben ist die Zellenanhäufung von Fig. 67b noch kenntlich, aber sie ist viel geringer geworden. Der seitliche verdünnte Rand des Blastoderms ist auch hier nach der Seite zu inzwischen weiter ausgewachsen, und unter ihm auf dem Dotter hat sich eine Ansammlung von Rundzellen ausgebildet, die im Stadium der Fig. 67 an dieser Stelle kaum angedeutet und nur im Bereich des Embryonalrandes (Fig. 67c) vorhanden war. Es schreitet also diese Zellenanhäufung nach vorn weiter, indem sie vom hinteren auf den seitlichen Rand übergreift. Während die Keimhöhle vorher (Fig. 67b) sich seitlich bis zum Rand ausgedehnt hat, erreicht sie jetzt infolge dieses Vorganges denselben nicht mehr. Es verhält sich also der ausgewachsene Seitenrand auch in dieser Hinsicht jetzt ebenso wie in dem vorhergegangenen Stadium der ausgewachsene Hinterrand (Fig. 55).

Der quergetroffene Embryonalrand der Fig. 68c zeigt einen für die starke Ausbreitung des Blastoderms geringen Entwicklungsgrad. Das obere Blatt ist hier gegen die Tiefe zu noch nicht einmal vollständig abgeschlossen und ein Umschlag des Randes hat noch nicht stattgefunden. Es ist unsere Keimscheibe in dieser Hinsicht also jünger als diejenige der Fig. 57 und 56 und steht auch hinter derjenigen der Fig. 15 Taf. I zurück, in welcher der nach hinten (hier auffallend lang) ausgewachsene strohgelbe Embryonalrand infolge des Umschlages median schon ein wenig vom Dotter abgehoben ist.

Für die weitere Entwicklung lege ich wieder *Torpedo* aus dem oben erwähnten Motive zu Grunde und schildere zuerst eine Querschnittserie (Fig. 77a—f) von ungefähr der gleichen Entwicklungsstufe wie die des Medianschnittes der Fig. 74.

Der Schnitt Fig. 77f geht quer durch den Embryonalrand, und zwar 6 Schnitte (unter 106 Schnitten der gesamten Serie) vor dessen hinterem Ende. Er zeigt in seiner ganzen Breite den durch Umschlag entstandenen embryonalen Entoblast, der durch den Gastrulaspalt *d* vom Dotter getrennt ist und seitlich in den Ektoblast umbiegt. Dieser Teil der primären Blätter bedarf nach dem, was bei Besprechung der Fig. 74 mitgeteilt wurde, jetzt keiner Beschreibung mehr.

Schon in Fig. 77f sieht man, daß der Entoblast seitlich, besonders rechts, sich mit seiner unteren Fläche der Dotteroberfläche bis fast zur Berührung nähert. Auf den nächsten Schnitten ist an jener Stelle rechts und links die Verbindung dieses Keimblattes mit dem Dotter vorhanden und damit der Gastrulaspalt seitlich geschlossen. Indem das mit dem Dotter vereinigte Stück des unteren Blattes sich nach vorn zu rasch verbreitert, wird der Spalt *d* von Schnitt zu Schnitt erheblich eingeengt. Er mißt in Fig. 77e, dem dritten Schnitte vor Fig. 77f, nur mehr  $\frac{1}{4}$  von der Breite des zugehörigen Blastodermabschnittes und ist nach weiteren 2 Schnitten verschwunden. Es erstreckt sich die Gastrulaspalte somit median am weitesten nach vorn, und zwar in vorliegendem Stadium über etwa  $\frac{1}{10}$  von der Gesamtlänge der Keimscheibe. Seitlich aber wird sie kürzer; erstens, weil ihre Seitenränder nach vorn konvergieren, und zweitens, weil der hintere Keimscheibenrand eine Bogenlinie mit hinterer Konvexität beschreibt. Ihr Dach wird vom epitheliale, durch Umschlag entstandenen Entoblast gebildet. Dieser nimmt, indem er sich am seitlichen und vorderen Umfang der Höhle mit dem Dotter verbindet, die lockere Beschaffenheit des Dotterentoblasts an (Fig. 77e rechts

und links neben der Darmhöhle *d* und in Fig. 77d) und wird nach vorn zu bald spärlich. Namentlich der seitliche Abschnitt des Dotterentoblastes wird nach vorn zu rasch auf vereinzelt verstreute Zellen reduziert (schon in Fig. 77d zu sehen), während median in der Richtung der späteren Embryonalachse eine stärkere Ansammlung erhalten bleibt. Diese wird nach vorn zu allmählich schwächer, läßt sich aber bis zur Keimhöhle deutlich verfolgen und tritt an deren hinterem Umfang sogar wieder stärker auf, wie aus dem Medianchnitt (Fig. 74) zu ersehen war.

Die Querschnittserien lehren weiterhin, daß die früher geschilderten Vorgänge, welche am hinteren Rande ablaufen und daselbst schließlich zur Entstehung der primitiven Darmhöhle führen, auf diese Stelle des Blastoderms nicht beschränkt bleiben, sondern am seitlichen Keimscheibenrand entlang nach vorn zu weiter greifen. Schon in den Querschnittserien der Fig. 67 und 68 haben wir verfolgt, daß die zuerst auftretende Veränderung, die Verdünnung und das Auswachsen des Randes, vom hinteren auf den seitlichen Keimscheibenumfang sich fortsetzt und daß ebenso die unter dem verdünnten Rande stattfindende Ansammlung isolierter Zellen nicht am Embryonalrand stehen bleibt, sondern auch am Seitenrand, wenn auch in schwächerem Grade, sich bemerkbar macht. Auch die Entstehung eines geschlossenen Ektoblastblattes, wenngleich sie vom Embryonalrand aus nach vorn sich schließlich über die ganze Keimscheibe ausbreitet, scheint doch am Seitenrande frühzeitiger vor sich zu gehen als median von ihm, in der Mitte der Keimscheibe, wo die Reste der Morula sich am längsten erhalten (Fig. 68a und b). Aber auch der letzte Akt in der Bildung der primären Keimblätter, die Gastrulaeinstülpung, bleibt nicht auf denjenigen Teil des Randes beschränkt, von welchem aus die Darmhöhle gebildet wird, sondern greift von hinten her am Seitenrand entlang nach vorn. Schon am Oberflächenbild ist dies wahrnehmbar. Während in dem jungen Gastrulastadium der Fig. 17 Taf. I von *Torpedo* der abgehobene Umschlagsrand nur eine geringe Breitenausdehnung besitzt, die den Eingang in die Darmhöhle seitlich kaum überschreitet, hat er in Fig. 18 und 19 Taf. I nach vorn zu an Ausdehnung gewonnen. Er begrenzt hier mit dem Dotter eine Rinne, die nicht weit in das Innere eindringt und nach vorn zu sich allmählich verliert.

Auf dem Querschnitt der Fig. 77e ist diese Gastrularinne (*d'*) am linken und besonders am rechten Seitenrande deutlich. Der darüber gelegene Umschlagsrand zeigt im ganzen ein ähnliches Verhalten wie auf den Medianschnitten oberhalb der eigentlichen Gastrulahöhle, d. h. der Ektoblast verjüngt sich und biegt dann in den Entoblast um, der hier ebenfalls ein geschlossenes, vom Dotter abgehobenes Blatt (embryonaler Entoblast) bildet und nach einwärts in den lockeren Dotterentoblast übergeht.

Etwas weiter vorn, in Fig. 77d, ist die Umbiegung des Randes noch zu erkennen, aber sie ist unvollständiger als in Fig. 77e, denn der kurze, umgebogene Schenkel verläuft senkrecht nach abwärts, ein Verhalten, welches an das des Hinterrandes in dem jungen Gastrulastadium der Fig. 65 erinnert, oder er fällt sogar schräg nach außen ab (linker Rand). Auch hier hängt, ähnlich wie in Fig. 65, das umgebogene epitheliale Randstück nach einwärts gegen den Dotter zu mit einer auf dem letzteren vorhandenen dichten Ansammlung von Zellen zusammen.

Wiederum etwas weiter vorn (Fig. 77c) an der Grenze des hinteren Drittels der Keimscheibe ist jenes Verhalten nur angedeutet in Form einer ganz flachen Vorwölbung des verdünnten Randstückes des oberflächlichen Blattes. Das Verhalten erinnert an das des Hinterrandes in einem Stadium vor Beginn der Gastrulation (Fig. 64), nur mit dem Unterschiede, daß die Zellenansammlung auf dem Dotter viel schwächer ist. Sie ist hier durchaus nicht an allen Schnitten so deutlich ausgesprochen wie in Fig. 77c.

Und noch weiter vorn endlich läuft der zugespitzte Rand des Epithelblattes ganz flach auf dem Dotter aus, wie der Hinterrand im Keimhöhlenstadium der Fig. 63.



Dies zeigt zunächst der Querschnitt Fig. 77b aus der Mitte der Keimscheibe. In der ganzen vorderen Hälfte der Keimscheibe bleibt dies Verhalten bestehen. Wie aber der durch die Grenze des vorderen Drittels der Keimscheibe geführte Querschnitt der Fig. 77a ergibt, bietet der Ektoblast hier gegen den Rand zu eine Veränderung dar. Das hier niedrige, einreihige Blatt wird peripher zunächst etwas dicker und teilweise zweischichtig, d. h. die weiter hinten vorhandene Verdickung und Schichtung des äußeren Keimblattes erstreckt sich dem Rande entlang etwas weiter nach vorn als in der Mitte, was man wohl ebenfalls als eine Fortsetzung des Embryonalrandcharakters auf den Seitenrand ansehen darf. Innerhalb des vorderen Drittels der Keimscheibe geht diese Eigenschaft an der vorliegenden Serie verloren; ich habe aber an anderen sagittal geschnittenen Serien aus Gastrulastadien von *Torpedo* auch am Vorderrande diese Verdickung in Form einer Erhöhung des einschichtigen Epithels deutlich gesehen. Wie Fig. 77a unserer Querschnittsserie ferner lehrt, schließt sich an diese verdickte Zone randwärts wiederum die weiter hinten beobachtete Verdünnung an, mit welcher das äußere Keimblatt den Dotter erreicht. Und unterhalb dieser Stelle finde ich auch hier meist etwas mehr Zellen auf dem Dotter als weiter einwärts im Inneren der Keimscheibe. Oft ist diese Zellenlage mit der Unterfläche des Ektoblastes verbunden, in welchem Falle dann dessen Verdünnung fehlt. Oft auch erscheint sie wie von ihm abgerissen, so daß der Eindruck entsteht, als ob sie von ihm sich abspalte. — In Fig. 77a ist die Keimhöhle getroffen, ihre Grenzen sind verwischt, offenbar sind sie bei der Konservierung auseinandergesprengt worden.

Die Querschnittsserie Fig. 78a—e durch eine *Torpedo*-Keimscheibe von der ungefähren Entwicklungsstufe des Medianschnittes der Fig. 75 zeigt die oben geschilderten Vorgänge etwas weiter vorgeschritten. Der in Fig. 78e dargestellte, in ganzer Breite vom Dotter abgehobene hintere Blastodermabschnitt erstreckt sich jetzt in anteroposteriorer Richtung über den zehnten Teil von der Gesamtlänge der Keimscheibe. Im Bereich des Entoblastes ist hier der mediane Abschnitt als „Chordaentoblast“ durch seine geringere Dicke und Schichtung von dem seitlich gelegenen Darmentoblast, welcher im nächsten Stadium das mittlere Keimblatt abspaltet, zu unterscheiden.

Nach vorn (Fig. 78d) schließt sich derjenige Abschnitt der Keimscheibe an, in dessen Bereich die Gastrulahöhle noch vorhanden ist, aber seitlich nicht bis zum Blastodermrand reicht. Diese Region dehnt sich in sagittaler Richtung jetzt über etwas mehr als ein Viertel der Gesamtlänge der Keimscheibe aus. Schon am vorderen Ende der vorigen, noch stärker aber in dieser zweiten Zone nimmt die dorsale Darmwand seitlich an Dicke erheblich ab, so daß jetzt der mediane, für die Chorda bestimmte Teil der höhere ist. Weiter lateral folgt dann der sehr flache Dotterentoblast, und an diesen schließt sich der seitliche Umschlagsrand an. Von dessen unterem verdickten Blatt sprossen hier schon die ersten Mesoblastzellen (*mes.*) hervor, und zwar geht diese Abspaltung von einer eingekerbten Stelle des umgeschlagenen Blattes aus (unterhalb *c'* in Fig. 78d), welche aufzufassen ist als eine Fortsetzung der später in der dorsalen Darmwand entstehenden Cölombucht auf den seitlichen Umschlagsrand. In betreff der ersten Abtrennung des mittleren Blattes eilt also der hintere Teil des Seitenrandes dem eigentlichen Hinterrand, wie ein Vergleich mit Fig. 78e lehrt, ein wenig voran.

Weiter nach vorn zu verliert sich diese Mesoblastwucherung im vorliegendem Stadium alsbald wieder an dem dünner werdenden Seitenrand. Aber der Umschlag des letzteren erhält sich nach vorn und dehnt sich sogar jetzt erheblich weiter in dieser Richtung aus als im Stadium der Fig. 77, wie Fig. 78c und b demonstrieren. Der Schnitt der Fig. 78c ist dicht vor dem vorderen Ende der Gastrulahöhle geführt und zeigt abgesehen von dem weiter gediehenen Randumschlag noch im wesentlichen die gleiche Konfiguration wie Fig. 77d, der korrespondierende Schnitt des vorigen Stadiums. Der zwischen der angeschnittenen

vorderen Darmwand und dem umgeschlagenen Randentoblast jederseits vorhandene spärliche Dotterentoblast liegt hier schon als zusammenhängende Schicht der Oberfläche des Dotters auf. Auf dem etwas hinter der Mitte der Keimscheibe geführten Querschnitt der Fig. 78b ist der seitliche Umschlagsrand noch sehr deutlich und steil aufgerichtet. In der vorderen Hälfte der Keimscheibe verflacht er sich aber rasch, doch läßt er sich andeutungsweise, d. h. als eine flache Vorwölbung, bis zur Grenze des vorderen Drittels, woselbst die Keimhöhle auftritt, verfolgen.

Die beträchtlich verengte Keimhöhle (Fig. 78a) ist hier im Gegensatz zu dem entsprechenden, etwas lädierten Schnitt der jüngeren Serie (Fig. 77a), wohl abgegrenzt. Sie enthält zahlreiche Megasphären, deren Kerne schon teilweise in chromatolytischem Zerfall sich befinden. An ihren Rändern ist wieder die schon erwähnte Anstauung von Entoblastzellen sichtbar. Peripher folgt dann eine verdünnte Strecke des Dotterentoblastes und dicht am Rande wieder die im früheren Stadium geschilderte Zellenansammlung, die auch weiter hinten (vergl. Fig. 78b) sichtbar ist und sich bis auf den Vorderrand (vergl. Fig. 75) erstreckt.

Die topographische Verteilung der Merocytenkerne in den angeführten Stadien ist aus den Figuren ohne weiteres zu ersehen.

—

## Litteraturverzeichnis.

1887. ARNOLD, Ueber Teilungsvorgänge an den Wanderzellen, ihre progressiven und regressiven Metamorphosen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXX, 1887.
1874. BALFOUR, A preliminary account of the development of the Elasmobranch fishes. Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. XIV, 1874.
- 1878a. Derselbe, A monograph on the development of Elasmobranch fishes. London 1878.
- 1878b. Derselbe, On the structure and development of the Vertebrate ovary. Journ. of micr. Sc., Vol. XVIII, 1878.
1870. VAN BAMBEKE, Sur les trous vitellins, que présentent les oeufs fécondés des Amphibiens. Bull. de l'Acad. Royale de Belgique, 1870.
1896. BEARD, The yolk-sac, yolk and merocytes in *Scyllium* and *Lepidosteus*. Anat. Anz., Bd. XII, 1896.
1888. LO BIANCO, Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. VIII.
1887. BLOCHMANN, Ueber die Richtungskörper bei Insekteneiern. Morph. Jahrb., Bd. XII, 1887.
1889. Derselbe, Ueber die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. Morph. Jahrb., Bd. XV, 1889.
1888. BÖHM, Ueber Reifung und Befruchtung des Eies von *Petromyzon Planeri*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXII, 1888.
1886. BORN, Biologische Untersuchungen. II. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVII, 1886.
1892. BOVERI, Befruchtung. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., 1892.
1895. BRAUS, Ueber Zellteilung und Wachstum des *Triton*-Eies. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXIX, 1895.
1892. FICK, Ueber die Befruchtung des *Axolotl*-Eies. Anat. Anz., Bd. VII, 1892.
1893. Derselbe, Ueber die Reifung und Befruchtung des *Axolotl*-Eies. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LVI, 1893.
1894. GASCO, Nell' *Axolotl* lo sviluppo normale dell' uovo ed il sesso sono del tutto indipendenti dal numero di nemaspermia insinuati nella sfera vitellina. Atti dell' XI. Congresso medico internazionale, Roma 1894.
1872. GERBE, Recherches sur la segmentation de la cicatrice et la formation des produits adventifs de l'oeuf des Plagiostomes. Journ. de l'Anat. et de la Phys., p. p. CH. ROBIN, 1872.
1872. HAECKEL, Die Kalkschwämme. Berlin 1872.
1895. HÄCKER, Ueber die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile während der Embryonalentwicklung von *Cyclops*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVI, 1895.
1892. HENKING, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLIV, 1892.
1887. HERTWIG, OSCAR, u. HERTWIG, RICHARD, Ueber den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena 1887.
1897. HIS, Ueber den Keimhof oder Periblast der Selachier. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., 1897.
1881. HOFFMANN, Contributions à l'histoire des Plagiostomes. Archives Néerlandaises, T. XVI, 1881.
- 1888a. KASTSCHENKO, Zur Frage über die Herkunft der Dotterkerne im Selachierei. Anat. Anz., Bd. III, 1888, No. 9.
- 1888b. Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos. Anat. Anz., Bd. III, 1888, No. 16.
1890. Derselbe, Ueber den Reifungsprozeß des Selachiereies. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. L, 1890.
1895. KROMPECHER, Die mehrfache indirekte Kernteilung. Wiesbaden 1895.
1878. KUPFFER u. BENECKE, Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen. Festschrift für TH. SCHWANN. Königsberg 1878.
1882. KUPFFER, Ueber aktive Beteiligung des Dotters am Befruchtungsakte bei *Bufo variabilis* und *vulgaris*. Sitzungsber. d. math.-phys. Klasse d. K. bayer. Akad. d. Wissensch., 1882.
1852. LEYDIG, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.
1897. MICHAELIS, Die Befruchtung des *Triton*-Eies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVIII, 1897.
1891. OPPEL, Die Befruchtung des Reptilieneies. Anat. Anz., Bd. VI, 1891.
1892. Derselbe, Die Befruchtung des Reptilieneies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIX, 1892.
1887. ROUX, Die Bestimmung der Medianebene des Froschembryo durch die Kopulationsrichtung des Eikerns und des Spermakerns. 1887.

1895. ROUX, Gesammelte Abhandlungen, Bd. II, 1895 (No. 16, 18, 20 und 22).
1885. RÜCKERT, Zur Keimblattbildung bei Selachiern. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, 1885.
1889. Derselbe, Weitere Beiträge zur Keimblattbildung bei Selachiern. Anat. Anz., 1889.
1890. Derselbe, Ueber die Entstehung der Parablast- oder Dotterkerne bei Elasmobranchiern. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, 1890.
- 1891a. Derselbe, Ueber die Befruchtung bei Elasmobranchiern. Verh. d. Anat. Ges. V. Vers. in München, 1891.
- 1891b. Derselbe, Zur Befruchtung des Selachiereies. Anat. Anz., Bd. VI, 1891.
- 1892a. Derselbe, Ueber physiologische Polyspermie bei meroblastischen Wirbeltiereiern. Anat. Anz., Bd. VII, 1892.
- 1892b. Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz., Bd. VII, 1892.
1894. Derselbe, Die Chromatinreduktion bei der Reifung der Sexualzellen. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. III, 1894.
- 1895a. Derselbe, Zur Befruchtung von *Cyclops strenuus* (Fisch). Anat. Anz., Bd. X, 1895.
- 1895b. Derselbe, Ueber das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten *Cyclops*-Eies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLV, 1895.
1896. Derselbe, Diskussion zu SOBOTTA: Zur Entwicklung von *Belone acus*. Verhandl. d. Anat. Ges. X. Versammlung zu Berlin, 1896, p. 97.
1895. SAMASSA, Studien über den Einfluß des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbeltiere. I. Selachier. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. II, 1895.
1873. SCHENK, Die Eier von *Raja quadrimaculata* innerhalb der Eileiter. Sitzungsber. der Kaiserl. Akad. der Wiss., Bd. LXVIII, 1873.
1875. SCHULTZ, ALEXANDER, Zur Entwicklungsgeschichte des Selachiereies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. II, 1875.
1877. Derselbe, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Knorpelfische. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XIII, 1877.
- 1896a. SOBOTTA, Ueber die Befruchtung des Wirbeltiereies. Sitzungsber. d. Würzburger physik.-mediz. Gesellsch., 1896.
- 1896b. Derselbe, Die Reifung und Befruchtung des Wirbeltiereies. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., 1896.
- 1896c. Derselbe, Zur Entwicklung von *Belone acus*. Verhandl. d. Anat. Ges. X. Vers. Berlin, 1896.
1897. Derselbe, Die Furchung des Wirbeltiereies. Referat in Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., 1897.
1898. ZUR STRASSEN, Ueber die Riesenbildung bei *Ascaris*-Eiern. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. VII, 1898.
- 1897a. VIRCHOW, H., Ueber Unterschiede im Syncytium der Selachier nach Ort, Zeit und Genus. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin, 1897, No. 7.
- 1897b. Derselbe, Dottersyncytium, Keimhautrand und Beziehungen zur Konkreszenzlehre. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., 1897.
1892. ZIEGLER, H. E., u. ZIEGLER, F., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Torpedo*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIX, 1892.
1894. ZIEGLER, H. E., Ueber das Verhalten der Kerne im Dotter der meroblastischen Wirbeltiere. Ber. d. Naturf. Ges. Freiburg i. B., Bd. VIII, 1894.

Tafel I.

## Buchstabenerklärung.

<i>B</i> Keimboden.	<i>er</i> Embryonalrand.
<i>M</i> feinkörniger Mantel (s. p. 9).	<i>fd</i> feinkörniger Dotter.
<i>W</i> Keimwall.	<i>gd</i> grober Dotter.
<i>c'</i> Einkerbung an der Stelle des seitlichen Umschlagsrandes, von welcher die Mesoblastwucherung ausgeht.	<i>h</i> Furchungskern.
<i>d</i> Gastrulahöhle.	<i>kb</i> Keimbläschen.
<i>d'</i> Gastrularinne am seitlichen Blastodermrand.	<i>kh</i> Keimhöhle.
<i>ec</i> Ektoblast.	<i>kh'</i> kleine Höhle im vorderen Teil der Keimscheibe.
<i>en</i> Entoblast (des Umschlagsrandes).	<i>ks</i> Keimscheibe.
<i>en'</i> Entoblast (des Dotters).	<i>m</i> u. <i>m'</i> Merocytenkerne.
	<i>mes</i> Mesoblast.

## Tafel I.

- Fig. 1—19 Oberflächenansichten von Keimscheiben von *Torpedo ocell.*, *Pristiurus melan.* und *Scyllium canic.*
- Fig. 1. Ei von *Pristiurus* in der Schale, mit Keimscheibe und Embryonalanlage am hinteren Rand der letzteren.
- „ 2. *Torpedo*, Stadium von 8 Furchungskernen. Erste Furche.
- „ 3. *Torpedo*, Stadium von 8 Furchungskernen. Kreuzfurche.
- „ 4. *Torpedo*, Stadium von 8 Furchungskernen. 7 Segmente an der Oberfläche, ausnahmsweise alle radiär geordnet.
- „ 5—7. 3 Squalidenkeimscheiben aus dem Stadium von 8 Furchungskernen in der Weise orientiert, daß der dem gerundeten Schalenende zugewandte (vordere) Umfang nach oben sieht.
- Fig. 5 und 6 von *Pristiurus*, Fig. 7 von *Scyllium canic.*
8. *Torpedo*, Stadium von 16 Furchungskernen.
- „ 9. *Scyllium canic.*, Stadium von 32 Furchungskernen.
10. *Scyllium canic.*, Stadium von 64 Furchungskernen.
- „ 11. *Scyllium canic.*, Stadium mit 145 Furchungskugeln an der Oberfläche. Orientiert wie Fig. 5—7.
12. *Scyllium canic.*, spätes Furchungsstadium, wahrscheinlich schon Beginn der Keimhöhle.
- 13 und 14. Keimhöhlenstadien von *Pristiurus*.
- 15 und 16. Gastrulastadien von *Pristiurus*.
- „ 17—19. Gastrulastadien von *Torpedo ocell.*
- „ 20. Grober Dotter und feiner Dotter und Zerfall des ersteren in den letzteren, *Torpedo ocell.*
- „ 21. Dotterplättchen aus der Mitte eines reifen Ovarialeies von *Torpedo marmorata*.
- „ 22. Dotterplättchen aus der Mitte eines befruchteten Eies von *Pristiurus*.
- „ 23. Meridionalschnitt durch ein ausgereiftes Ovarialei von *Torpedo marmor.* Vergr. 2/1. Die Dotterplättchen, die bei dieser Vergrößerung nicht wahrnehmbar sind, wurden unter Berücksichtigung ihrer Größe und ihrer verschieden dichten Anordnung als Körner in die einzelnen Zonen eingetragen.
- „ 24. Die Keimscheibe mit Umgebung im reifenden Ovarialei von *Torpedo ocell.* Meridionalschnitt.
25. Dasselbe aus einem etwas älteren Stadium.
- „ 26. Eihaut des Eies der Fig. 25 bei starker Vergrößerung. Darunter Dotterplättchen.







Tafel II.

## Tafel II.

### Keimscheiben und Kerne aus der Befruchtungsperiode.

Sämtliche Figuren mit Ausnahme von 56 und 58 sind Vertikalschnitten entnommen und so gestellt daß ihr der Keimscheibenoberfläche zugewandter Umfang nach oben sieht.

Vergrößerung: Für alle Figuren mit Ausnahme von 46a, 51a und 53a: ZEISS F, Ok. II. Prismenzeichnung auf der Bodenfläche bei eingeschobenem Tubus.

- Fig. 44. Kerne aus dem Befruchtungsstadium I. *Pristiurus*.  
44a ♀ Vorkern; 44b zweiter Richtungskörper; 44c erster Richtungskörper; 44d—f Spermaköpfe.
45. Kerne aus dem Befruchtungsstadium II. *Pristiurus*.  
45a ♀ Vorkern; 45b—45i Spermaköpfe.
46. Befruchtungsstadium III. *Pristiurus*.  
46a Meridionalschnitt durch die Keimscheibe, oben die beiden Vorkerne, darunter ein Merocytenkern  
46b die beiden Vorkerne der Fig. 46a, der ♀ im Anschnitt; 46c der ♀ Vorkern der Fig. 46a voll getroffen; 46d ein Merocytenkern aus der Keimscheibe der Fig. 46a.
- „ 47. Befruchtungsstadium III. *Pristiurus*. Die beiden Vorkerne einander näher gerückt als in der Keimscheibe der Fig. 46.
- „ 48. Befruchtungsstadium III. *Pristiurus*. Etwas älter als Fig. 47.  
48a ♀ Vorkern; 48b ♂ Vorkern; die Entfernung beider Kerne entspricht der zwischen ihnen abgebildeten Dotterstrecke; 48c Merocytenkerne der gleichen Keimscheibe.
- „ 49. Befruchtungsstadium IV. *Pristiurus*.  
49a beide Vorkerne, der links gelegene ♂ im Anschnitt; 49b beide Vorkerne, der ♂ voll getroffen, der ♀ im Anschnitt.
50. Befruchtungsstadium IV. *Pristiurus*. Beide Vorkerne.
- „ 51. Befruchtungsstadium V. *Pristiurus*.  
51a Keimscheibe auf dem Meridionalschnitt, rechts die beiden Vorkerne, darüber ein Richtungskörper, links 2 Merocytenkerne; 51b die Vorkerne von 51a, der rechts unten gelegene ♀ Vorkern im Anschnitt; 51c der ♀ Vorkern voll getroffen; 51d ein Merocytenkern aus der Keimscheibe der Fig. 51a.
52. Befruchtungsstadium V. *Pristiurus*. Etwas ältere Phase als Fig. 51.  
52a beide Vorkerne; 52b ein Merocytenkern aus derselben Keimscheibe.
- „ 53. Befruchtungsstadium V. *Torpedo ocell*.  
53a Keimscheibe auf dem Meridionalschnitt, in der Mitte die 2 Vorkerne, rechts 2 Merocytenkerne; 53b die Vorkerne einer gleichalterigen Keimscheibe.
- „ 54. Befruchtungsstadium VI. *Pristiurus*. Zeigt die beiden Vorkerne, der ♀ links und oben.
55. Befruchtungsstadium VI. *Pristiurus*. Zeigt die beiden Vorkerne, der ♀ links und oben. Etwas spätere Phase als Fig. 54.  
55a beide Vorkerne, der ♀ links oben im Anschnitt; 55b der ♀ Vorkern voll getroffen.
- „ 56. Befruchtungsstadium VI. *Pristiurus*. Etwas ältere Phase als Fig. 55.  
56a die beiden Vorkerne; 56b ein Merocytenkern.
57. Polansicht der ersten Furchungsspindel. *Torpedo*.
58. Seitenansicht der ersten Furchungsspindel. *Torpedo*.
-





Tafel III.

## Tafel III.

Fig. 1—10 und 12—26 von *Torpedo ocell.*, Fig. 11 von *Pristiurus*.

Fig. 1—24 nach Prismenzeichnungen mit ZEISS Apochr., Obj. 4, Ok. 6. Tubus ausgezogen auf Bodenfläche.

- Fig. 1 a. Ruhender Furchungskern aus einer Keimscheibe mit 2 Furchungskernen.  
1 b. Ruhender Merocytenkern der Keimscheibe aus dem gleichen Ei wie Fig. 1 a.  
„ 2. Merocytenkern im Beginn der Knäuelphase aus einer Keimscheibe vom Stadium der ersten Furchungsspindel.  
3. Furchungsspindel (etwas schräg gesehen) aus dem Stadium von 8 Furchungskernen.  
„ 4 a und b. Spindeln von Merocytenkernen aus dem feinkörnigen Dotter des gleichen Eies wie Fig. 3.  
„ 5 a und b. Mitosen von Merocytenkernen aus dem Stadium von 2 Furchungskernen.  
„ 6 a und b. Mitosen von Merocytenkernen aus dem Stadium von 32 Furchungskernen.  
„ 7—9. Merocytenkerne aus dem gleichen Stadium wie Fig. 6.  
„ 10 a. Merocytenkern aus der Keimscheibe. Stadium von 4 Furchungskernen.  
„ 10 b und c. Merocytenkerne aus dem feinkörnigen Dotter des gleichen Eies wie Fig. 10 a.  
11. Merocytenkern aus der Keimscheibe mit abgerücktem Centrosom. Stadium V der Befruchtung.  
„ 12. 3 getrennte Merocytenspindeln aus einer Gruppe von 8 Merocytenspindeln. Stadium von 8 Furchungskernen.  
„ 13. Zusammengesetzte Merocytenmitose aus dem Stadium von 8 Furchungskernen.  
14. 2 miteinander verbundene Merocytenspindeln.  
„ 15—18. Merocytenkerne aus dem Stadium der neunten Furchungsteilung.  
„ 19 a. Furchungskern aus dem Stadium der achten Furchungsteilung.  
19 b. Komplex von Merocytenkernen aus dem gleichen Ei wie Fig. 19 a.  
20. Merocytenkerne aus dem Stadium der neunten Furchungsteilung.  
„ 21. Merocytenkerne aus dem Stadium der achten Furchungsteilung.  
„ 22 a. Primär in den Dotter eingedrungenen Spermakern in Umwandlung zum Knäuel. Aus dem Stadium von 2 Furchungskernen.  
22 b. Ein ebensolcher Kern in der Knäuelphase.  
„ 23. Merocytenkern aus dem Stadium der neunten Furchungsteilung.  
„ 24. Merocytenkern aus dem Stadium der fünften Furchungsteilung.  
25. Vertikalschnitt durch eine Keimscheibe aus dem Stadium der achten Furchungsteilung. Die Kerne mehrerer benachbarter Schnitte eingetragen.  
26. Flachschnitt durch eine Keimscheibe aus dem Beginn der neunten Furchungsteilung. Die Kerne aus 6 benachbarten Schnitten eingetragen.







## Tafel IV

## Tafel IV

Fig. 27—34 Acht Flachschnitte durch Keimscheiben. Die Kerne aus einer Anzahl benachbarter Schnitte eingetragen. Die Größe der Mitosen im Interesse der Deutlichkeit ein wenig übertrieben.

Fig. 27—29. Stadium der Teilung des ersten Furchungskerns. *Torpedo ocell.*

- „ 30. Stadium von 2 Furchungskernen. *Torpedo ocell.*
  - „ 31. Stadium von 4 Furchungskernen. *Torpedo ocell.*
  - „ 32. Stadium von 8 Furchungskernen. *Scyllium canic.* Aus 4 Flachschnitten kombinierte Zeichnung.
  - „ 33. Stadium von 8 Furchungskernen. *Torpedo ocell.*
  - 34. Stadium von 16 Furchungskernen. *Pristiurus.* Aus 5 Schnitten.
  - „ 35. Stadium der ersten Furchungsteilung. *Pristiurus.* Meridionalschnitt.
  - „ 36. Vertikalschnitt durch den seitlichen Teil derselben Keimscheibe wie Fig. 35.
  - „ 37. Stadium von 2 Furchungskernen. *Torpedo.* Meridionalschnitt.
  - „ 38. Stadium von 8 Furchungskernen. *Torpedo.* Meridionalschnitt.
  - „ 39. Stadium von 16 Furchungskernen. *Torpedo.* Meridionalschnitt.
  - 40. Stadium von 32 Furchungskernen. *Scyllium canic.* Meridionalschnitt.
-





Tafel V

## Tafel V

Fig. 41—45 Flachschnitte.

- Fig. 41. Aus 5 Schnitten kombinierte Figur. *Pristiurus*. Die Keimscheibe ist zur Eischale orientiert und so gestellt wie Fig. 5—7 Taf. I.
- „ 42. Stadium von 128 Furchungskernen. *Torpedo ocell*. Die Kerne aus 4 Schnitten eingetragen.
43. Flachschnitt durch den Boden der Keimscheibe der Fig. 42. Die Kerne nur aus 1 Schnitt eingetragen.
- „ 44. Stadium der zehnten Furchungsteilung. Erste Spuren der Keimhöhle. Kern aus 2 Schnitten eingetragen. *Torpedo ocell*.
- „ 45. Stadium der Keimhöhle. *Torpedo ocell*.

Fig. 46—58 Vertikalschnitte, meist durch die Mitte der Keimscheibe.

- „ 46. Stadium von 32 Furchungskernen. *Pristiurus*.
- „ 47. Stadium von 64 Furchungsmitosen. *Torpedo ocell*. Kerne aus 5 Schnitten eingetragen.
- „ 48. Stadium von 128 Furchungskernen. *Torpedo ocell*. Kerne aus 3 Schnitten.
- „ 49. Stadium der achten Furchungsteilung. *Torpedo ocell*. Kerne aus 4 Schnitten.
50. Furchungsstadium unmittelbar vor dem Auftreten der Keimhöhle. *Torpedo*.
- „ 51—58. Medianschnitte. Alle so orientiert, daß der Embryonalrand nach rechts sieht. Fig. 51 und 54 *Torpedo*; Fig. 52, 53, 55—58 *Pristiurus*.
-







Tafel VI.

## Tafel VI.

Sämtliche Figuren von *Pristiurus*.

- Schnitttrichtung: Fig. 59—66 Medianschnitte, Fig. 69 seitlicher Längsschnitt, Fig. 67, 68 und 70 Querschnitte.
- Fig. 59. Stadium älter als Fig. 58 Taf. V. Mesoblast (auf dem Medianschnitt nicht sichtbar) schon in Bildung.
- „ 60 und 61. Stadium der Keimhöhle vor der Gastrulaeinstülpung.
62. Embryonalrand. Junges Keimhöhlenstadium.
63. Embryonalrand der Keimscheibe der Fig. 55 Taf. V
- „ 64. Embryonalrand der Keimscheibe der Fig. 56 Taf. V.
- „ 65. Embryonalrand einer Keimscheibe mit beginnender Gastrulaeinstülpung.
- „ 66. Embryonalrand der Keimscheibe der Fig. 58 Taf. V
- „ 67 a—c. 3 Querschnitte durch eine Keimscheibe aus dem Stadium der Keimhöhle.
- „ 68 a—c. 3 Querschnitte durch eine etwas ältere Keimscheibe als die der Fig. 67.
69. Seitlicher Sagittalschnitt durch die Keimscheibe der Fig. 58 Taf. V.
- „ 70. Querschnitt durch die vordere Hälfte einer etwas älteren Keimscheibe als die von Fig. 68.
-





Tafel VII.

## Tafel VII.

- Fig. 71–75. Medianschnitte durch die Keimscheiben von 5 aufeinander folgenden Stadien von *Torpedo ocell.*  
Der Embryonalrand in allen Figuren rechts.
- „ 76. Embryonalrand einer Keimscheibe von *Torpedo ocell.* aus dem Stadium der Fig. 54 Taf. V bei stärkerer Vergrößerung. Sagittalschnitt.
-







Tafel VIII.

## Tafel VIII.

Fig. 77 a—b. Querschnitte durch eine Keimscheibe von *Torpedo ocell.* aus dem Stadium der Fig. 74 Taf. VII.  
„ 78a—e. Querschnitte durch eine Keimscheibe von *Torpedo ocell.* aus dem Stadium der Fig. 75 Taf. VII.







**Semon, Dr. Richard, Professor, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel.** Mit Unterstützung des Herrn Dr. Paul von Ritter ausgeführt in den Jahren 1891—93 von Prof. Dr. Richard Semon. (Denkschriften der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena.)

Erster Band: **Ceratodus.** Erste Lieferung. (Des ganzen Werkes Lieferung 1.) Mit 8 lithogr. Tafeln und 2 Abbildungen im Text. 1894. Preis: 20 Mark.

Inhalt: Ernst Haeckel, Systematische Einleitung: Zur Phylogenie der Australischen Fauna. Richard Semon, Reisebericht und Plan des Werkes. — Richard Semon, Verbreitung, Lebensverhältnisse des Ceratodus Forsteri. — Richard Semon, Die äussere Entwicklung des Ceratodus Forsteri.

Erster Band: **Ceratodus.** Zweite Lieferung. (Des ganzen Werkes Lieferung 14.) Mit 9 lithogr. Tafeln und 7 Abbildungen im Text. 1898. Preis: 18 Mark.

Inhalt: Baldwin Spencer, Der Bau der Lungen von Ceratodus und Protopterus. — Richard Semon, Die Entwicklung der paarigen Flossen von Ceratodus forsteri.

Zweiter Band: **Monotremen und Marsupialier.** Erste Lieferung. (Des ganzen Werkes Lieferung 3.) Mit 11 lithogr. Tafeln und 20 Abbildungen im Text. 1895. Preis: 20 Mark.

Inhalt: Richard Semon, Beobachtungen über die Lebensweise und Fortpflanzung der Monotremen nebst Notizen über ihre Körpertemperatur. — Richard Semon, Die Embryonalhüllen der Monotremen und Marsupialier. — Richard Semon, Zur Entwicklungsgeschichte der Monotremen.

Zweiter Band: **Monotremen und Marsupialier.** Zweite Lieferung. (Des ganzen Werkes Lieferung 5.) Mit 4 lithographischen Tafeln und 40 Abbildungen im Text. 1895. Preis: 16 Mark.

Inhalt: Georg Ruge, Die Hautmuskulatur der Monotremen und ihre Beziehungen zu dem Marsupial- und Mammarapparate. — Hermann Klaatsch, Studien zur Geschichte der Mammarorgane. I. Theil: Die Taschen- und Beutelbildungen am Drüsenfeld der Monotremen.

Zweiter Band: **Monotremen und Marsupialier.** Dritte Lieferung. (Des ganzen Werkes Lieferung 6.) Mit 11 lithogr. Tafeln und 6 Abbildungen im Text. 1896. Preis: 25 Mark.

Inhalt: F. Hochstetter, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefässsystems der Monotremen. — Albert Narath, Die Entwicklung der Lunge von Echidna aculeata. — Albert Oppel, Ueber den Magen der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica.

Zweiter Band: **Monotremen und Marsupialier.** Vierte Lieferung. (Des ganzen Werkes Lieferung 7.) Mit 6 lithogr. Tafeln und 11 Abbildungen im Text. 1896. Preis: 16 Mark.

Inhalt: Hermann Braus, Untersuchungen zur vergleichenden Histologie der Leber der Wirbelthiere.

Zweiter Band: **Monotremen und Marsupialier.** Fünfte Lieferung. (Des ganzen Werkes Lieferung 9.) Mit 7 lithographischen Tafeln und 13 Abbildungen im Text. 1897. Preis: 20 Mark.

Inhalt: C. Emery, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie des Hand- und Fuss skeletts der Marsupialier. — Albert Oppel, Ueber den Darm der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica.

Dritter Band: **Monotremen und Marsupialier II.** Erste Lieferung. (Des ganzen Werkes Lieferung 11.) Mit 96 Abbildungen im Text. 1897. Preis: 16 Mark.

Inhalt: Th. Ziehen, Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. I. Theil: Makroskopische Anatomie.

Dritter Band: **Monotremen und Marsupialier II.** Zweite Lieferung. (Des ganzen Werkes Lieferung 13.) Mit 11 lithographischen Tafeln und 17 Abbildungen im Text. 1898. Preis: 27 Mark.

Inhalt: Fritz Römer, Studien über das Integument der Säugethiere. II. Das Integument der Monotremen. — Theodor Dependorf, Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Marsupialier.

Vierter Band: **Morphologie verschiedener Wirbelthiere.** Erste Lieferung. (Des ganzen Werkes Lieferung 10.) Mit 5 lithogr. Tafeln und 47 Abbildungen im Text. 1897. Preis: 16 Mark.

Inhalt: W. Kükenenthal, Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Sirenen.

Vierter Band: **Morphologie verschiedener Wirbelthiere.** Zweite Lieferung. (Des ganzen Werkes Lieferung 15.) Mit 6 lithographischen Tafeln. 1899. Preis: 16 Mark.

Inhalt: H. Eggeling, Ueber die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. I. Mittheilung: Die ausgebildeten Mammarydrüsen der Monotremen und die Milchdrüsen der Edentaten nebst Beobachtungen über die Speicheldrüsen der letzteren. — Albert Oppel, Ueber die Zunge der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica.

Fünfter Band: **Systematik, Thiergeographie, Anatomie wirbelloser Thiere.** Erste Lieferung. (Des ganzen Werkes Lieferung 2.) Mit 5 lithogr. Tafeln und 6 Abbildungen im Text. 1894. Preis: 20 Mark.

Inhalt: A. Ortmann, Crustaceen. — E. v. Martens, Mollusken. — W. Michaelsen, Lumbricoidea. — C. Ph. Sluiter, Holothurien. — O. Boettger, Lurche (Batrachia). — O. Boettger, Schlangen. — J. Th. Oudemans, Eidechsen und Schildkröten. — A. Reichenow, Liste der Vögel. — F. Römer, Monotremata und Marsupialia.

Fünfter Band: **Systematik, Thiergeographie, Anatomie wirbelloser Thiere.** Zweite Lieferung. (Des ganzen Werkes Lieferung 4.) Mit 8 lithographischen Tafeln und 5 Abbildungen im Text. 1895. Preis: 20 Mark.

Inhalt: C. Ph. Sluiter, Tunicaten. — B. Haller, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie von Nautilus pompilius. — Arnold Pagenstecher, Lepidoptera Heterocera. — Max Fürbringer, Lepidoptera Rhopalocera. — Max Weber, Fische von Ambon, Java, Thursday Island, dem Burnett-Fluss und von der Süd-Küste von Neu-Guinea.

Fünfter Band: **Systematik, Tiergeographie, Anatomie wirbelloser Thiere.** Dritte Lieferung. (Des ganzen Werkes Lieferung 8.) Mit 10 lithogr. Tafeln und 4 Abbildungen im Text. 1896. Preis: 20 Mark.

Inhalt: L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Ophiuroidea. — L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Asteroidea. — C. Ph. Sluiter, Nachtrag zu den Tunicaten. — Marianne Plehn, Polycladen von Ambon. — W. Fischer, Gephyreen. — E. Simon, Liste der Arachniden der Semon'schen Sammlung in Australien und dem Malayischen Archipel. — J. C. H. de Meijere, Die Dipteren der Semon'schen Sammlung.

Fünfter Band: **Systematik, Tiergeographie, Anatomie wirbelloser Thiere.** Vierte Lieferung. (Des ganzen Werkes Lieferung 12.) Mit 18 lithographischen Tafeln und 4 Abbildungen im Text. 1898. Preis: 36 Mark.

Inhalt: F. Zschokke, Die Cestoden der Marsupialia und Monotremata. — L. L. Breitfuss, Amphoriscus semoni, ein neuer heterocöler Kalkschwamm. — Casimir R. Kwietniewski, Actiniaria von Ambon und Thursday Island. — Eugen Burchardt, Alcyonaceen von Thursday Island (Torres-Strasse) und von Amboina. — L. S. Schultze, Rhizostomen von Ambon. — v. Linstow, Nemathelminthen. Von Herrn Richard Semon in Australien gesammelt. — L. Döderlein, Bericht über die von Herrn Professor Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Crinoidea. — L. Döderlein, Ueber einige epizoisch lebende Ophiuroidea. — L. Döderlein, Ueber „Krystallkörper“ bei Seesternen und über die Wachstumserscheinungen und Verwandtschaftsbeziehungen von Goniodiscus sebae. — Carl Graf Attems, Myriopoden.

### Denkschriften der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena.

Band I. Ernst Haeckel, *Das System der Medusen.* Erster Theil einer Monographie der Medusen. Mit einem Atlas von 40 Tafeln. 1880. Preis: 120 Mark.

Band II. Mit 21 Tafeln. 1880. Preis: 60 Mark. — Inhalt: C. Frommann, *Untersuchungen über die Gewebsveränderungen bei der multiplen Sklerose des Gehirns und Rückenmarks.* Mit 2 Tafeln. 1878. Preis: 10 Mark. — Oscar und Richard Hertwig, *Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie.* Mit 3 lithographischen Tafeln. 1878. Preis: 12 Mark. — Richard Hertwig, *Der Organismus der Radialarien.* Mit 10 lithographischen Tafeln. 1879. Preis: 25 Mark. — E. E. Schmid, *Die quarzfreien Porphyre des centralen Thüringer Waldgebietes und ihre Begleiter.* Mit 6 Tafeln. 1880. Preis: 18 Mark.

Band III. Willy Kükenhal, *Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren.* Mit 25 Tafeln. 1889—1893. Preis: 75 Mark. — Erster Theil. Kapitel I: Die Haut der Cetaceen. Kapitel II: Die Hand der Cetaceen. Kapitel III: Das Centralnervensystem der Cetaceen, gemeinsam mit Theodor Ziehen. Mit 13 lithographischen Tafeln. 1889, Preis: 35 Mark. — Zweiter Theil. Kapitel IV: Die Entwicklung der äusseren Körperform. Kapitel V: Bau und Entwicklung äusserer Organe. Kapitel VI: Die Bezeichnung. Mit 12 lithographischen Tafeln. 1893. Preis: 40 Mark.

**Heymons,** Dr. Richard, Privatdocent und Assistent am Zoologischen Institut der Königl. Universität in Berlin, *Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren* unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung monographisch bearbeitet. Mit 12 lithographischen Tafeln und 33 Abbildungen im Text. Preis: 30 Mark.

**Keibel,** Prof. Dr. F., *Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere.* In Verbindung mit Dr. Kaestner-Leipzig, Dr. Kopsch-Berlin, Prof. Dr. Mehnert-Halle a. S., Prof. Dr. C. S. Minot-Boston, U. S. A., Prof. Dr. Nicolas-Nancy, Prof. Dr. Reichard-Ann Arbor, Dr. Schaper-Boston, U. S. A., Prof. Dr. Semon, Dr. Sobotta-Würzburg, Prof. Whitman-Chicago herausgegeben von Prof. Dr. F. Keibel, Freiburg i. Br. I. *Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Schweines (Sus scrofa domesticus).* Preis: 20 Mark.

**Oppel,** Dr. Albert, Professor a. d. Universität Freiburg i. Br., *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie. Erster Teil. Der Magen.* Mit 287 Abbildungen im Text und 5 lithographischen Tafeln. Preis: 14 Mark.

— **Zweiter Teil. Schlund und Darm.** Mit 343 Abbildungen im Text und 4 lithographischen Tafeln. Preis: 20 Mark.

**Retzius,** Prof. Dr. Gustaf, *Biologische Untersuchungen.* Neue Folge Band VIII. Mit 31 Tafeln. Preis: 40 Mark.

**Schulze,** Franz Eilhard, Professor an der Universität Berlin, *Amerikanische Hexactinelliden* nach dem Materiale der Albatross-Expedition bearbeitet. Mit einem Atlas von 19 Tafeln. Text und Atlas. 1899. Preis: 48 Mark.

**Weber,** Dr. Max, Professor der Zoologie an der Universität Amsterdam, *Studien über Säugetiere.* Zweiter Teil. Mit 4 Tafeln und 58 Textfiguren. 1899. Preis: 12 Mark. Früher erschienen von demselben Verfasser: *Studien über Säugetiere.* Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung der Cetaceen. Mit 4 Tafeln und 13 Holzschnitten. Preis: 12 Mark.

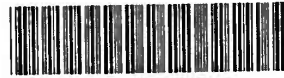






03.351.3  
R845e

DEDALUS - Acervo - IO  
Erste entwicklung des eies der elasmobranchier.



12200003705

RUCKERT, JOHANNES.

ERSTE ENTWICKELUNG DES EIES  
DER ELASMOBRANCHIER.  
03.351.3/R845E

210038834

1113

BIBLIOTECA  
Inst. Oceanográfico

MOD. 300-084 - 6.000 - 7 - 62



## ORIENTAÇÕES PARA O USO

Esta é uma cópia digital de um documento (ou parte dele) que pertence a um dos acervos que fazem parte da Biblioteca Digital de Obras Raras e Especiais da USP. Trata-se de uma referência a um documento original. Neste sentido, procuramos manter a integridade e a autenticidade da fonte, não realizando alterações no ambiente digital – com exceção de ajustes de cor, contraste e definição.

**1. Você apenas deve utilizar esta obra para fins não comerciais.** Os livros, textos e imagens que publicamos na Biblioteca Digital de Obras Raras e Especiais da USP são de domínio público, no entanto, é proibido o uso comercial das nossas imagens.

**2. Atribuição.** Quando utilizar este documento em outro contexto, você deve dar crédito ao autor (ou autores), à Biblioteca Digital de Obras Raras e Especiais da USP e ao acervo original, da forma como aparece na ficha catalográfica (metadados) do repositório digital. Pedimos que você não republique este conteúdo na rede mundial de computadores (internet) sem a nossa expressa autorização.

**3. Direitos do autor.** No Brasil, os direitos do autor são regulados pela Lei n.º 9.610, de 19 de Fevereiro de 1998. Os direitos do autor estão também respaldados na Convenção de Berna, de 1971. Sabemos das dificuldades existentes para a verificação se uma obra realmente encontra-se em domínio público. Neste sentido, se você acreditar que algum documento publicado na Biblioteca Digital de Obras Raras e Especiais da USP esteja violando direitos autorais de tradução, versão, exibição, reprodução ou quaisquer outros, solicitamos que nos informe imediatamente ([dtsibi@usp.br](mailto:dtsibi@usp.br)).