

Zweites Kapitel.

Die Reifeerscheinungen von Ei- und Samenzelle und der Befruchtungsprozeß.

1. Die Reifeerscheinungen.

Eier, die noch ein Keimbläschen besitzen, müssen, ehe sie in den mit der Befruchtung beginnenden Entwicklungsprozeß eintreten können, zuvor noch eine Reihe von Veränderungen — den Reifeprozeß — durchmachen. Der Reifeprozeß spielt sich an dem Keimbläschen ab, führt seinen Untergang herbei und endet mit der Bildung der sogenannten Polzellen. Er beginnt, wie man an geeigneten lebenden Objekten, an kleinen durchsichtigen Eiern wirbelloser Tiere im Zusammenhang verfolgen kann, damit, daß das große Keimbläschen aus der Mitte des Eies weiter an die Oberfläche heranrückt und ein wenig einschrumpft, indem aus seinem Inhalt Kernsaft in den umgebenden Dotter austritt (Fig. 13 A). Die infolgedessen faltig gewordene Kernmembran beginnt sich jetzt aufzulösen; auch der Keimfleck — oder, wo ihrer zahlreichere

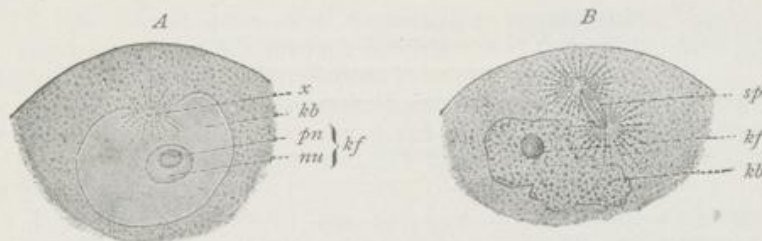


Fig. 13. Ausschnitte aus Eiern von *Asterias glacialis*.

Sie zeigen die Rückbildung des Keimbläschens (*kb*). In Fig. A beginnt dasselbe zu schrumpfen, indem ein Protoplasmahöcker (*x*) mit einer Strahlung in sein Inneres eindringt und die Membran daselbst auflöst. Der Keimfleck (*kf*) ist noch deutlich, aber in zwei Substanzen, Nuclein (*nu*) und Paranuclein (*pn*), gesondert.

In Fig. B ist das Keimbläschen (*kb*) ganz geschrumpft, seine Membran ist aufgelöst, der Keimfleck (*kf*) nur noch in kleinen Resten vorhanden, in der Gegend des Protoplasmahöckers der Fig. A ist eine Kernspindel (*sp*) in Ausbildung begriffen.

vorhanden sind, die Keimflecke — zerfallen in kleine Fragmente, die sich nach einiger Zeit ganz der weiteren Beobachtung entziehen. Das Ei ist indessen durch die vollständige Rückbildung des Keimbläschens keineswegs, wie es den Anschein hat, kernlos geworden; es hat nur eine Um-

wandlung des Kerns in der Weise, wie sie überall im Pflanzen- und Tierreich als Vorbereitung zur Zellteilung eintritt, stattgefunden. Denn bei geeigneter Behandlung mit Reagentien ist leicht festzustellen, daß sich aus einzelnen Bestandteilen des Keimbläschens (Fig. 13 B) während seiner Auflösung eine Kernspindel (*sp*) gebildet hat, über deren eigentümliche Zusammensetzung das Nähere in Lehrbüchern der Histologie nachzusehen ist.

Nach ihrer Entstehung verfolgt die Kernspindel den vom Keimbläschen schon vorher eingeschlagenen Weg noch weiter, bis sie mit ihrer Spitze an die Oberfläche des Dotters anstößt und sich hier mit ihrer Längsachse in die Richtung eines Eiradius einstellt (Fig. 14 I *sp*). Bald kann man an dieser Stelle bei kontinuierlicher Beobachtung des lebenden Eies wahrnehmen, daß sich an der Dotterrinde ein kleiner Hügel emporwölbt, in welchen die Kernspindel selbst zur Hälfte hineintrückt. Der Hügel schnürt sich darauf (Fig. 14 II *rk*¹) an seiner Basis ein

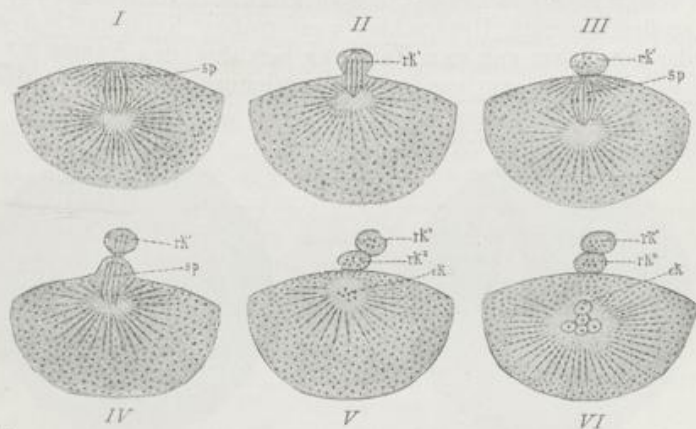


Fig. 14. Bildung der Polzellen (Richtungskörperchen) bei *Asterias glacialis*.

In Fig. I ist die Kernspindel (*sp*) an die Oberfläche des Eies gerückt. In Fig. II hat sich ein kleiner Hügel (*rk*¹) gebildet, der die Hälfte der Spindel aufnimmt. In Fig. III ist der Hügel zu einer Polzelle (*rk*¹) abgeschnürt. Aus der Hälfte der früheren Spindel ist wieder eine zweite vollständige Spindel entstanden. In Fig. IV wölbt sich unter der ersten Polzelle ein zweiter Hügel hervor, der sich in Fig. V zur zweiten Polzelle (*rk*²) abgeschnürt hat. Aus dem Rest der Spindel entwickelt sich der Eikern (*ek*) in Fig. VI.

und löst sich mit der Hälfte der Spindel vom Dotter als ein sehr kleines Kügelchen ab. Dieses besitzt den Formwert einer Zelle. Denn es besteht aus Protoplasma und Kern und ist ja auch unter den charakteristischen Erscheinungen der Zell- und Kernteilung (Karyokinese) entstanden (Fig. 14 III *rk*¹). Allerdings unterscheidet sich der hier vorliegende Prozeß von einer gewöhnlichen Zellteilung dadurch, daß die beiden Teilprodukte von außerordentlich ungleicher Größe sind. Genauer gesagt, haben wir es also mit jener Modifikation der Teilung zu tun, die als Zellenknospung unterschieden und namentlich im Kreis der niederen Organismen ziemlich häufig beobachtet wird.

Bei der Reife des Eies wiederholt sich nun genau derselbe Vorgang noch einmal. An die erste schließt sich an derselben Stelle eine zweite Zellenknospung an, nachdem sich die im Ei zurückgebliebene Hälfte der Spindel wieder zu einer ganzen Spindel (Fig. 14 III u. IV *sp*) ergänzt

oder umgewandelt hat, ohne zuvor wieder in das bläschenförmige Ruhestadium des Kerns eingetreten zu sein. Somit liegen jetzt auf der Oberfläche des Eies zwei winzige Kügelchen (Fig. 14 Vrk^1, rk^2); zuweilen sind es auch drei, wenn, was häufig geschieht, die zuerst gebildete Zellenknospe sich noch einmal in zwei Tochterzellen teilt; sie sind hier oft noch zu einer Zeit, wo das befruchtete Ei bereits in einen Haufen von Zellen zerlegt ist, unverändert nachzuweisen. Schon in der Mitte des 19. Jahrhunderts sind sie von Anatomen und Zoologen bei einigen Tierarten entdeckt und als Richtungskörper oder Polzellen (*corpuscules polaires*) beschrieben worden. Den letzteren Namen haben sie deswegen erhalten, weil sie bei Eiern, an denen ein animaler Pol zu unterscheiden ist, stets an diesem ihren Ursprung nehmen.

Bei der Bildung der zweiten Polzelle ist die eine Hälfte der zweiten Kernspindel in sie mitübergegangen, die andere Hälfte (Vek) ist in der Dotterrinde zurückgeblieben und wandelt sich hier ($VIek$) in einen sehr kleinen, leicht zu übersehenden, bläschenförmigen Kern um (Fig. 15 ek). Diesen wollen wir zum Unterschied vom großen Keimbläschen als Eikern oder mit einem von VAN BENEDEN herrührenden Namen als weiblichen Vorkern (*pronucleus femelle*) bezeichnen. Von seiner Bildungs-

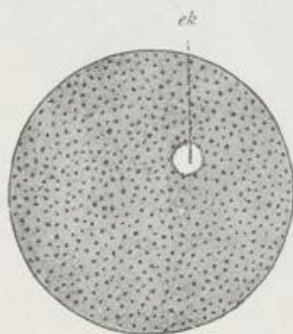


Fig. 15.

Fig. 15. Reifes Ei eines Echinoderms. Es schließt im Dottter den sehr kleinen homogenen Eikern (ek) ein. 300mal vergrößert.

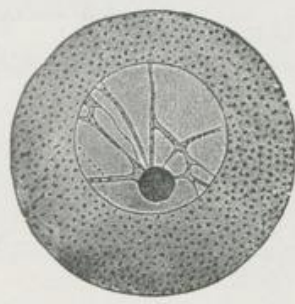


Fig. 16.

Fig. 16. Unreifes Ei aus dem Eierstock eines Echinoderms. 300mal vergrößert.

stelle in der Eirinde wandert er in der Regel bald wieder mehr in die Tiefe des Dotters, zuweilen sogar bis in die Mitte des Eies zurück.

Der Eikern oder weibliche Vorkern darf mit dem Keimbläschen des unreifen Eies nicht verwechselt werden. Man vergleiche die bei derselben Vergrößerung gezeichneten Figuren, das unreife (Fig. 16) und das reife Ei (Fig. 15) eines Echinoderms. Das Keimbläschen ist von sehr ansehnlicher Größe, der Eikern verschwindend klein. Am Keimbläschen unterscheidet man eine deutlich entwickelte Kernmembran, ein Kernnetz und einen Keimfleck; der Eikern dagegen sieht im lebenden Zustand nahezu homogen aus, ist ohne Keimflecke und gegen das Protoplasma durch keine feste Membran abgegrenzt. Ähnliche Unterschiede kehren überall im Tierreich in der Beschaffenheit beider Kerngebilde wieder.

Polzellen werden während der Reife des Eies bei allen Tierarten ohne Ausnahme gebildet. Bei den ausgedehnten vergleichenden Untersuchungen, die wir hierüber besitzen, hat man die wichtige Beobachtung

gemacht, daß parthenogenetische Eier gewöhnlich nur eine einzige Polzelle ausstoßen, während bei befruchtungsbedürftigen Eiern deren zwei oder drei nachgewiesen werden, eine Tatsache, deren Erklärung erst später gegeben werden soll.

In bezug auf die Zeit, die zwischen Eireife und Befruchtung liegt, finden sich Unterschiede zwischen einzelnen Abteilungen des Tierreiches. Während bei einigen die Reifung schon ganz abgeschlossen ist, ehe die Befruchtung erfolgt, fallen bei anderen beide Prozesse mehr oder minder zeitlich zusammen, z. B. bei den später noch zu besprechenden Nematoden. Dagegen rückt das Keimbläschen bei den Säugetieren und wohl ebenso auch beim Menschen, wie Untersuchungen am Kaninchen und an der Maus ergeben haben, schon mehrere Wochen vor dem Platzen des GRAAFschen Bläschens an die Oberfläche des Eies empor; zur Zeit des Follikelsprunges verschwindet es hier; an der Stelle, wo es geschwunden ist, bilden sich bald nach dem Austritt aus dem Ovarium der Eikern und ein oder zwei unter der Zona pellucida gelegene Polzellen aus.

Was haben nun die mit so großer Konstanz im Tierreich auftretenden Gebilde zu bedeuten? Daß es wirkliche Zellen sind, wurde schon durch die Art ihrer Entstehung bewiesen. Wir haben jetzt noch weiter hinzuzufügen, daß sie rudimentär gewordene oder Abortiveier vorstellen. Zugunsten solcher Ansicht lassen sich einmal vereinzelte Beobachtungen anführen, daß unter besonderen Umständen die erste Polzelle bei einzelnen Würmern (Prostheceraeus, Ascaris megalocephala) eine erhebliche Größe, fast wie der andere Teil des Eies, erreicht, daß sie wie dieser befruchtet wird und sich zu einem wirklichen Embryo entwickelt. Auf diese Weise können in derselben Eischale Zwillinge entstehen. Einen zweiten Beweis liefert ein genauerer Vergleich der Prozesse, welche sich bei der Ei- und Samenbildung abspielen. Diese lassen sich besonders leicht bei den Nematoden, zumal bei Ascaris megalocephala, überschauen (Fig. 17 u. 18). In einer 1890 erschienenen Untersuchung „Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden“ habe ich zum erstenmal Punkt für Punkt den Nachweis geführt, daß genau dieselben Zellgenerationen sowohl in der Ovogenese wie in der Spermatogenese aufeinanderfolgen und daß namentlich ein der Bildung der Polzellen entsprechender Prozeß mit seinen eigentümlichen Kernveränderungen (Reduktionsteilung) auch bei der Entstehung der Samenfäden unterschieden werden muß.

Wenn wir das unreife Ei, solange es noch ein Keimbläschen besitzt, als Ovocyte bezeichnen, so können wir ein ihm entsprechendes Gebilde auch in der Spermatogenese als Spermatocyte nachweisen. Die weitere Vergleichung lehrt dann, daß von der Ovocyte wie von der Spermatocyte unter gleichen eigentümlichen Veränderungen des Kernes zuerst zwei Tochterzellen und durch ihre abermalige Teilung schließlich vier Einzelzellen abstammen. Bei der Ovogenese sind die Einzelzellen in ihrer Größe verschieden, sie stellen das reife Ei und die zwei resp. drei winzigen Polzellen dar (Fig. 17 IV); bei der Spermatogenese sind alle vier Teilprodukte gleich groß (Fig. 18 III B, C), sie heißen Spermatiden und wandeln sich in vier befruchtungsfähige Samenkörper um.

Während der Spermato- und Ovogenese bildet sich zwischen den reifen männlichen und weiblichen Keimzellen ein sehr auffälliger Gegensatz aus, dessen Bedeutung im vierten Kapitel (S. 51) noch weiter erörtert werden wird. Bei der Spermatogenese werden sehr zahlreiche

und sehr kleine bewegliche Zellen, die Samenfäden, geliefert, dagegen bei der Oögenese in beschränkterer Anzahl riesig große weibliche Zellen, die reich mit Dotter beladen sind. Von dem Gesichtspunkt aus, daß die im Eierstock eingetretene Dotteransammlung auch bei der Eireife in einer Zelle ungeschmälert erhalten bleiben soll, wird uns die rudimentäre Beschaffenheit der Polzellen leicht verständlich. Um es gleich hier schon kurz zu sagen, kommt es bei den die Eireife

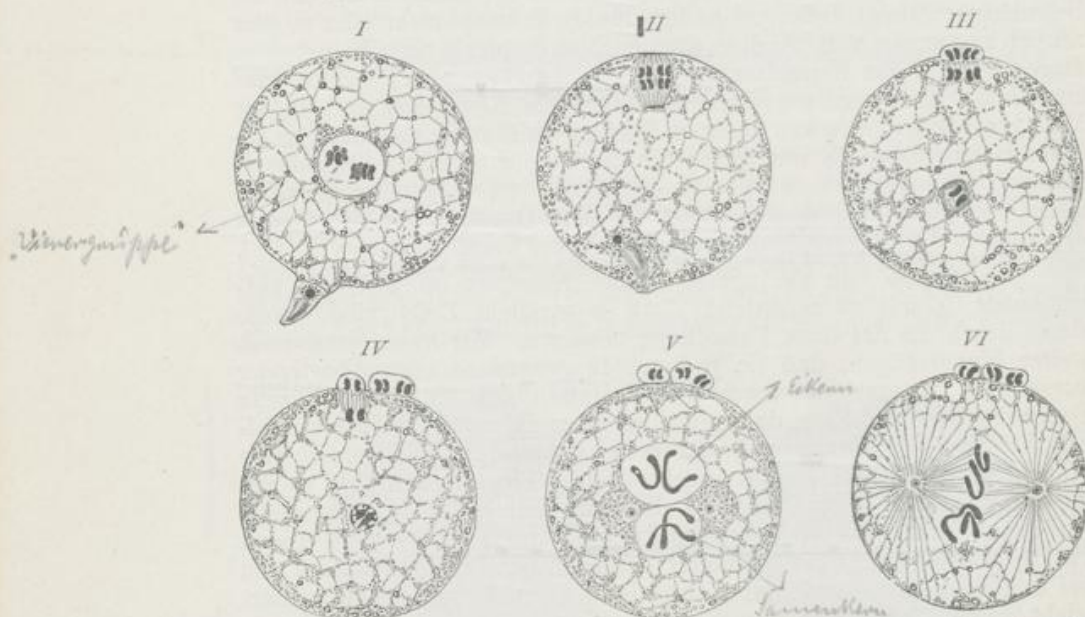


Fig. 17. Schema für die Bildung der Polzellen und die Befruchtung des Eies von *Ascaris megalocephala bivalens*.

I Ei mit Keimbläschen (Oocyte) und einem seiner Oberfläche aufsitzenden Samenkörper. II Ei, bei welchem sich aus dem Keimbläschen die erste Polspindel gebildet hat und der Samenkörper in die Oberfläche des Dotters eingedrungen ist. III Ei, bei welchem sich die erste Polzelle gebildet hat. IV Ei, bei welchem sich die zweite Polzelle abgeschnürt hat und der Samenkörper bis in die Mitte des Dotters gewandert ist. V Ei mit zwei Polzellen, mit Eikern und Samenkern, in welchen sich das Chromatin in je zwei Chromosomen angeordnet hat. VI Ei, bei welchem sich die Kernspindel mit vier Chromosomen ausgebildet hat, von welchen zwei vom Eikern, zwei vom Samenkern abstammen.

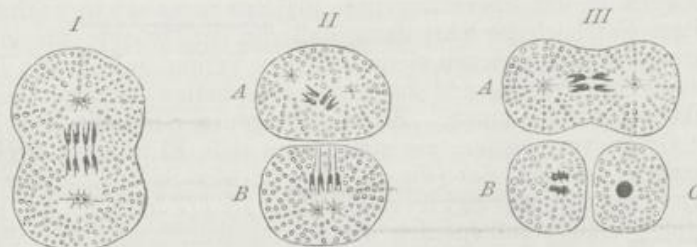


Fig. 18. Schema für die Entstehung der Samenzellen aus einer Spermatocyte von *Ascaris megalocephala bivalens*.

I Teilung der Spermatocyte in zwei Präspematiden. II Die beiden Präspematiden (A u. B) bereiten sich gleich nach der ersten Teilung zu einer zweiten Teilung vor. III Die Samentochterzelle A teilt sich in zwei Spermatozoen. B u. C zwei Spermatozoen. Diese werden zu Samenkörpern oder Spermatozoen.

ausmachenden Teilprozessen darauf an, daß sich eine Zelle des gesamten Vorrates an Reservestoffen, welche die Mutterzelle angesammelt hat, bemächtigt, auf Kosten der anderen Teilprodukte, welche zu rudimentären Gebilden, zu den Polzellen, werden.

Den Gegensatz zwischen Ei- und Samenbildung und die Aufeinanderfolge der verschiedenen, einander entsprechenden Zellengenerationen kann man sich in bequemer Weise auch verständlich machen und dem Gedächtnis fester einprägen durch nebenstehendes Schema.

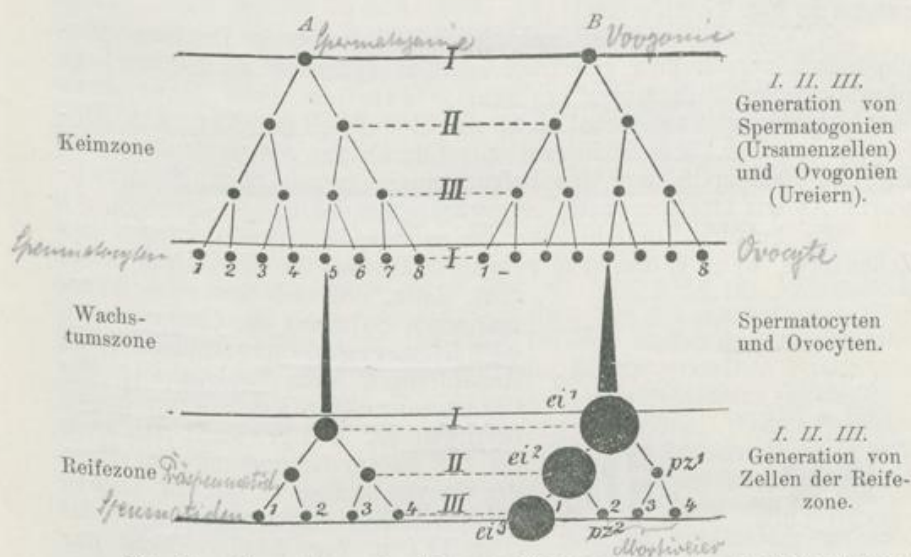


Fig. 19. Stammbaum der Zellgenerationen, welche bei der Samenbildung (Spermatogenese) A und bei der Eibildung (Oogenese) B aufeinander folgen, nach BOVERI in etwas abgeänderter Form.

Die jüngsten, im Stammbaum der Geschlechtsprodukte unterschiedenen Zellen werden als Ursamenzellen (Spermatogonien) und als Ureier (Oogonien) bezeichnet. Sie vermehren sich während längerer Zeit durch häufig wiederholte Teilungen. Bei Ascaris geschieht dies in einem Abschnitt der röhrenförmigen Geschlechtsorgane, welchen man die Keimzone nennt.

Die vom blinden Ende der Ei- und Hodenröhre am weitesten entfernten Keimzellen treten hierauf in ein längere Zeit dauerndes Ruhestadium ein; während desselben nehmen sie erstens an Größe zu, und zwar in besonders hohem Maße bei der Oogenese, zweitens erfahren sie wichtige und charakteristische Veränderungen in der Konstitution des Kerns, namentlich des Chromatins. Sie heißen auf diesem Stadium Spermatocyten (1-8) und Oocyten (1-8). Der sie enthaltende Abschnitt der Ei- und Samenröhre ist die Wachstumszone. An sie schließt sich ein dritter Abschnitt als die Reifezone an. In der Reifezone gehen die physiologisch höchst wichtigen zwei Reifeteilungen vor sich. In der Spermatogenese heißen die durch die erste Teilung der Spermatocyten entstandenen Elemente die Präspmatiden (II), aus ihnen gehen durch die zweite Reifeteilung vier Spermatiden (1-4) hervor, welche sich dann in die reifen Samenfäden umwandeln. Aus den beiden Reifeteilungen in der Oogenese entstehen beidesmal Teilprodukte von ungleicher Größe. Die Teilung verläuft daher unter dem Bild der Knospung. Die erste Reifeteilung liefert das Vorei (ei¹) und die erste Polzelle (pz¹), die zweite Reifeteilung das reife, befruchtungsbedürftige Ei (ei²) und die zweite Polzelle (pz²). Die erste Polzelle (pz¹) kann sich ebenfalls noch einmal teilen und eine zweite Zellgeneration von Polzellen (pz³ und pz⁴) hervorbringen. Somit stammen am Schluß des Reifungsprozesses von jeder Spermatocyte und jeder Oocyte vier Einzelzellen ab; diese sind in der Spermatogenese gleich groß und werden zu reifen Samenfäden, in der Oogenese aber fallen sie sehr ungleich groß aus; von ihnen wird nur eine Zelle zum reifen Ei, während die drei übrigen als Polzellen zu weiterer Entwicklung ungeeignet sind und später zugrunde gehen.

Dasselbe ist zur Illustration der Vergleichungspunkte, die ich in der oben erwähnten Untersuchung festgestellt hatte, von BOVERI entworfen und von mir nachträglich in einigen Details etwas abgeändert worden.

Im Schema (Fig. 19) sind die beiden Stammbäume der männlichen und weiblichen Zellgenerationen von *Ascaris megalocephala* nebeneinander dargestellt. [Wer sich für diese wichtigen Prozesse näher interessiert, findet eine eingehendere Beschreibung in meinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, 9. Aufl., S. 92. Auch vergleiche man die Erklärungen zu Fig. 17, 18 u. 19.]

Der Vorgang, welcher uns durch die gegebene Deutung morphologisch verständlich geworden ist, hat außerdem noch eine hohe physiologische Bedeutung; er stellt nämlich eine besondere Vorbereitung für den sich anschließenden Akt der Befruchtung dar. Man ist hierauf zuerst durch das genaue Studium der Ei- und Samenreife und des Befruchtungsprozesses beim Pferdespulwurm, *Ascaris megalocephala*, aufmerksam geworden.

Wie bekannt, besteht eine der wichtigsten Veränderungen des Zellenkerns, wenn er aus dem ruhenden Zustand in die Teilung über-

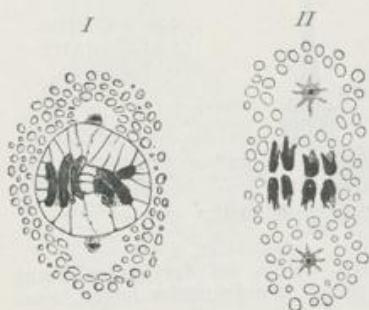


Fig. 20. Zwei Kerne von Spermatozyten von *Ascaris megalocephala* bivalens in Vorbereitung zur Teilung. Nach HERTWIG.

geht, darin, daß sich aus seiner chromatischen Substanz die Chromosomen oder Kernsegmente hervorbilden, deren Anzahl nach dem Zahlengesetz der Chromosomen für jede Tierart genau bestimmt ist. Das geschieht nun auch bei der Ei- und Samenreife im Kern der Oocyte und Spermatoocyte, aber in einer überaus eigentümlichen Weise (Fig. 17 I u. Fig. 20 I). Nicht nur werden die Chromosomen schon überaus frühzeitig angelegt, sondern sie treten dabei, was man bei anderen Zellen nie gefunden hat, in Gruppen von je vier vereinigt auf, und zwar wieder in einer für jede Tierart genau festgesetzten Zahl. Die sehr charakte-

ristische Anordnung, welche schon in den verschiedensten Abteilungen des Tierreiches nachgewiesen worden ist, hat den passenden Namen der „Vierergruppe“ erhalten. Sie findet ihre Erklärung in den weiteren Vorgängen, durch die sich die Teilungen bei dem Reifeprozess der Geschlechtsprodukte von den gewöhnlichen Kernteilungen unterscheiden. Denn bei einer gewöhnlichen Kernteilung wird die Gesamtzahl der Chromosomen, nachdem eine Längsspaltung in Tochtersegmente vorausgegangen ist, in zwei gleiche Gruppen geteilt, die auseinanderweichen, sich bei der Zerlegung der Zelle auf die beiden Tochterzellen verteilen und die Grundlage für den jetzt folgenden bläschenförmigen Ruhezustand des Kerns bilden. Beim Reifeprozess dagegen werden die in einer Vierergruppe vereinigten Chromosomen gleich auf vier Zellen verteilt, von denen jede nur ein Segment erhält. (Vgl. Fig. 17—20 und die dazu gehörigen Figurenerklärungen.) Es geschieht dies durch zwei Zellteilungen, die sich unmittelbar aufeinander folgen, ohne daß zwischen zwei Teilungen der Kern in den bläschenförmigen Zustand der Ruhe übergeht, und ohne daß dabei eine erneute Spaltung der schon im Keimbläschen vorbereiteten Chromosome eintritt. Dadurch wird die Zahl der Chromosomen

und die Masse der Kernsubstanz, welche im Ruhekern von Oocyte und Spermatocyte vorbereitet ist, nicht wie bei einer gewöhnlichen Zellteilung einfach halbiert, sondern infolge der zwei zusammengehörigen Teilungen geviertelt. Eikern und Samenkern besitzen daher nur die halbe Masse des Chromatins (Nucleins) und die halbe Zahl der Chromosomen eines Normalkerns, wie er aus einer gewöhnlichen Teilung hervorgeht. Der bei der Reife der Geschlechtsprodukte stattfindende Teilungsprozeß, der in seiner Art einzig dasteht, kann seinem Wesen nach mit einem von WEISMANN vorgeschlagenen Worte als Reduktionsteilung bezeichnet werden.

Die Reduktion der Chromatinmasse ist, wie wir im folgenden Abschnitt gleich sehen werden, eine Vorbedingung für den Befruchtungsprozeß; sie unterbleibt daher auch bei den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern, die nur eine Polzelle bilden (siehe S. 21).

In vielen Gruppen von Insekten zeigt die Spermatogenese einige sehr auffällige Besonderheiten, denen von vielen Forschern eine große Bedeutung beigelegt wird. Es unterscheiden sich nämlich bei den Insekten die Chromosomen in den Kernteilungsfiguren der Spermatogonien und Spermatocyten durch ihre oft sehr ungleiche Größe und zugleich durch ihr verschiedenes Verhalten bei der Karyokinese voneinander. Die Folge davon ist, daß bei den Reifeteilungen die einzelnen Chromosomen in ungleicher Weise auf die einzelnen Spermatozoen verteilt werden, und daß dadurch zwei verschiedene Arten derselben mit verschiedenem Chromatingehalt entstehen. Wie namentlich häufig beobachtet wird, tritt bei manchen Insektenarten ein durch Größe und Färbbarkeit leicht unterscheidbares Chromosom auf, das als akzessorisches oder als Heterochromosom bezeichnet worden ist.

Zur Erläuterung dieses Verhaltens mag die Spermatogenese von *Gryllus domesticus* dienen. Schon bei der Teilung der Spermatogonien (Fig. 21 A) läßt sich leicht ein besonderes Heterochromosom (*h*) von allen übrigen Chromosomen unterscheiden, sowohl durch seine abweichende Form und Größe als auch durch den Umstand, daß die aus seiner Längsspaltung hervorgehenden Tochtersegmente außer der Reihe mit den übrigen liegen und ihnen bei der Verteilung auf die Tochterzellen etwas verspätet nachfolgen. In der Spermatocyte ist ebenfalls wieder ein durch erheblichere Größe ausgezeichnetes Heterochromosom nachweisbar. Dieses wird aber jetzt bei der Teilung in die beiden Prä spermatiden (Fig. 21 B) nur auf eine derselben ungeteilt übertragen. Es entstehen daher aus der Teilung der Spermatocyte zwei Arten von Prä spermatiden, eine Art mit einem Heterochromosom (*B 2 h*) und eine zweite ohne ein solches (*B 1*).

Bei der letzten Reifeteilung gehen aus der ersten Art der Prä spermatiden (Fig. 21 B 2) zwei Spermatiden hervor, von denen jede ein Heterochromosom (*D h*) enthält. Es hat also hier während der Karyokinese eine Spaltung desselben stattgefunden. Von der zweiten Art von Prä spermatiden dagegen gehen bei ihrer Teilung nur zwei Spermatiden ohne Heterochromosom hervor (Fig. 21 C). Auf diese Weise werden die Spermatiden ungleich voneinander; sie wandeln sich dann natürlich auch weiterhin in zwei Arten von Spermatozoen um.

Die bei Insekten beobachteten Tatsachen sind von mehreren Forschern, wie MC CLUNG, WILSON, SUTTON, STEVENS, MORGAN und anderen, zu einer viel erörterten Hypothese über die Entstehung des männlichen und des weiblichen Geschlechts im befruchteten Ei benutzt

Abbildungspoden

worden. Je nachdem die Eier durch Samenfäden mit oder ohne Heterochromosom befruchtet werden, sollen sie sich zum weiblichen oder männlichen Geschlecht entwickeln. WILSON nimmt daher zwei an Zahl einander gleich große Klassen von Spermatozoen an, „male producing and female producing forms“. Er bemerkt dazu: „Since the idiochromosomes or heterotropic chromosomes form the distinction differential between the nuclei of the two sexes, it is obvious that the chromosomes are definitely coordinated with the sexual characters.“

Bei dem Mangel vergleichbarer und entsprechender Beobachtungen in anderen Klassen des Tierreiches scheint mir die Frage, ob und in welcher Weise ein ursächlicher Zusammenhang dieser morphologischen Tatsachen mit der Geschlechtsbestimmung besteht, für eine zusammenfassende, kurze, lehrbuchmäßige Darstellung noch nicht geeignet zu sein.

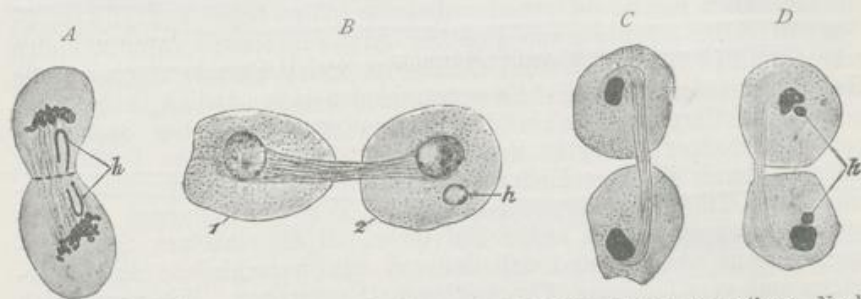


Fig. 21 A-D. Studien aus der Spermatogenese von *Gryllus domesticus*. Nach GUTHERZ. A Spermatogonie in Teilung mit Heterochromosomen (h). B Teilung einer Spermatocyte in 2 Prä-spermatiden 1 und 2; nur 2 hat das Heterochromosom (h) erhalten, das sich in ein eigenes Kernbläschen umgewandelt hat. C Teilung der Prä-spermatide (B 1) ohne Heterochromosom in 2 Spermatozoen ohne Heterochromosom. D Teilung der Prä-spermatide mit Heterochromosom (B 2 h) in 2 Spermatozoen mit Heterochromosom (h).

Genauer über die fundamentalen Vorgänge des Reifungsprozesses und über andere sich anknüpfende Probleme (die Synapsis, die Individualität der Chromosomen, die Autonomie der mütterlichen und der väterlichen Kernsubstanz usw.) findet sich: HERTWIG, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, 9. Aufl., 1910, S. 83—101; ferner: HERTWIG, Allgemeine Biologie, 4. Aufl., 1909, S. 291—322.

2. Der Befruchtungsprozeß.

Nachdem festgestellt worden war (s. S. 13, 14), daß die Samenfäden, wie die Eier, wirkliche Elementarbestandteile des tierischen Körpers sind, konnte man doch lange Zeit über die Rolle, welche sie beim Befruchtungsprozeß spielen, nicht ins klare kommen. Daß sie sich an die Oberfläche der Eier, mit denen sie zusammentreffen, in größerer Anzahl ansetzen, war leicht zu beobachten; dagegen blieb dunkel, was weiter geschieht. Einige Forscher nahmen an, daß die Samenfäden schon durch den bloßen Kontakt das Ei befruchten sollen, indem sie Träger eines Stoffes seien, der durch die Dotterhaut hindurchdringe und wie ein Ferment auf den Eiinhalt einwirke. Andere Forscher gaben an, in einigen Fällen Samenfäden im Dotter selbst gesehen zu haben, und glaubten, daß sie hier zerfielen und durch ihre Vermischung mit dem Ei seine Entwicklung anregten. Klarheit kam in die Befruchtungs-

lehre indessen erst mit dem Jahre 1875. Damals glückte es mir, durch das Studium eines überaus geeigneten Objektes, nämlich der kleinen, durchsichtigen Eier von Echinodermen, den Befruchtungsprozeß sowohl während des Lebens von Anfang bis zu Ende in seinen Einzelheiten zu verfolgen, als auch an konserviertem und gefärbtem Material das Einzelne dann noch genauer festzustellen. Später ist eine weitere Vertiefung unseres Wissens besonders von ED. VAN BENEDEN durch das Studium von *Ascaris megalocephala*, einem für den Binnenländer besonders empfehlenswerten, ebenfalls sehr geeigneten Untersuchungsobjekt, herbeigeführt worden.

Als Befruchtungsvorgang bezeichnet man die Vereinigung von Ei- und Samenzelle. Dieselbe kann entweder in den Ausführungswegen des weiblichen Geschlechtsapparates, im Eileiter, oder in der Gebärmutter stattfinden, oder sie geht bei vielen Tierarten, die im Wasser leben, außerhalb des Organismus vor sich, indem Eier vom Weibchen und gleichzeitig Samenfäden vom Männchen ins Wasser entleert werden.

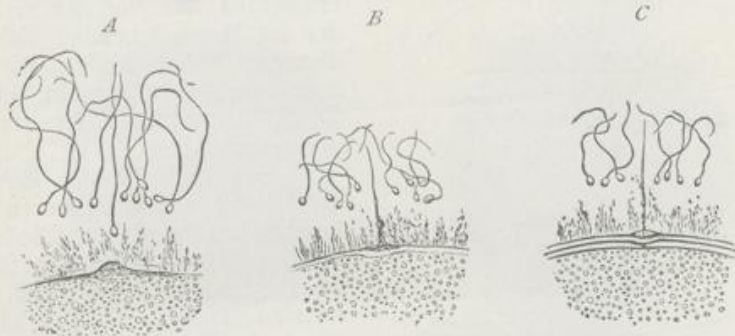


Fig. 22 A, B, C. Kleinere Abschnitte von Eiern von *Asterias glacialis*. Nach Fol.
Die Samenfäden sind bereits in die Schleimhülle, welche die Eier überzieht, eingedrungen. In A beginnt sich ein Empfängnishügel gegen den am weitesten vorgedrungenen Samenfaden zu erheben. In B sind Empfängnishügel und Samenfaden zusammengetroffen. In C ist der Samenfaden in das Ei eingedrungen. Es hat sich jetzt eine Dottermembran mit einer kraterförmigen Öffnung gebildet.

In dem einen Fall spricht man von einer inneren, in dem anderen Fall von einer äußeren Befruchtung.

Eine innere Befruchtung kommt fast bei allen Wirbeltieren vor mit Ausnahme der meisten Fische und vieler Amphibien. Bei dem Menschen und den Säugetieren treffen die beiderlei Geschlechtsprodukte in der Regel wohl im Anfangsteil der Eileiter, in der sogenannten Ampulle, zusammen, desgleichen bei den Vögeln im ersten der vier auf S. 11 unterschiedenen Abschnitte* zu einer Zeit, wo der Dotter noch nicht von der Eiweißhülle und der Kalkschale umschlossen worden ist.

Die äußere Befruchtung ist die einfachere und ursprünglichere; sie findet sich bei vielen im Wasser lebenden wirbellosen Tieren sowie gewöhnlich bei Fischen und Amphibien. Der ganze Vorgang ist hier der Beobachtung viel besser zugänglich. Denn der Experimentator hat es ja in seiner Hand, die Befruchtung künstlich auszuführen, was schon im 18. Jahrhundert durch SPALLANZANI geschah; er kann so genau den Zeitpunkt bestimmen, in welchem Ei und Samen zusammentreffen sollen. Er braucht nur von einem Weibchen reife Eier in einem Uhrschälchen mit Wasser zu sammeln, desgleichen in einem zweiten Uhr-

schälchen reifen Samen von einem Männchen und dann beide in geeigneter Weise zu mischen. In dieser Art wird die künstliche Befruchtung in der Fischzucht für praktische Zwecke ausgeführt.

Für eine wissenschaftliche Untersuchung ist die Auswahl einer geeigneten Tierart von großer Bedeutung. Wie sich fast von selbst

versteht, sind Tiere mit großen, undurchsichtigen Eiern nicht zu empfehlen; dagegen sind solche Arten geeignet, deren Eier so klein und durchsichtig sind, daß man sie unter dem Mikroskop mit den stärksten Vergrößerungen beobachten und jedes Fleckchen dabei durchmustern kann. Solche ganz vorzüglichen Untersuchungsobjekte sind nun gerade die oben erwähnten Eier von den meisten der im Meere lebenden Echinodermen; daher wollen wir sie auch zum Ausgangspunkt bei der Beschreibung des Befruchtungsprozesses wählen.

Das reife Ei der Echinodermen ist schon früher (S. 20) beschrieben worden. Die sehr kleinen Samenfäden (Fig. 22 u. 23 A) bestehen, wie bei den meisten Tieren, 1. aus einem Kopf, der einer Spitzkugel ähnlich aussieht und das Chromatin enthält, 2. aus einem kleinen, darauf folgenden Kügelchen, dem Mittelstück oder Hals, und 3. aus einem feinen, kontraktilem Faden.

Wenn in einem Tropfen Meerwasser auf dem Objektträger beiderlei Geschlechtsprodukte zusammengebracht werden, so setzen sich sofort viele Samenfäden an die Gallerthülle eines Eies an; von diesen befruchtet aber normalerweise nur ein einziger, und zwar derjenige, welcher sich zuerst durch die pendelnden Bewegungen seines Fadens der Eiober-

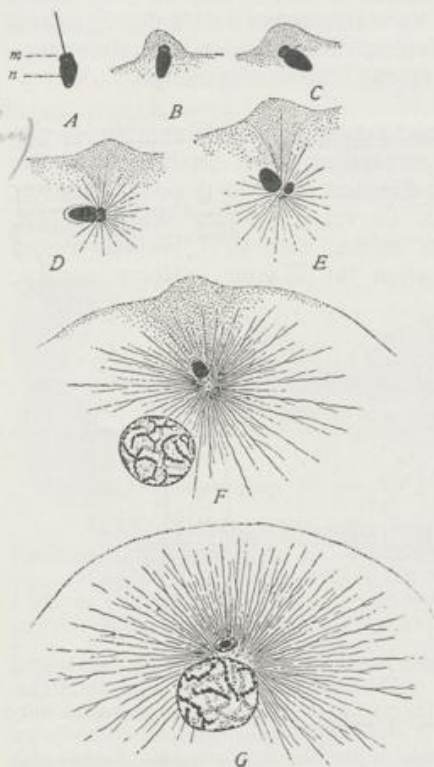


Fig. 23. Befruchtung eines Eies von *Strongylocentrotus lividus*. Nach Wilson. A—E Vergr. 1200, F, G Vergr. 600.

A Spermatozoon, n Kopf, m Mittelstück, Schwanzfaden nur zum Teil abgebildet. B—E Oberflächliche Eirinde mit eingedrungenem Spermatozoon, welches eine Drehung um 180° erfährt und um dessen Mittelstück sich eine Strahlung entwickelt. F, G Allmähliche Annäherung und Vereinigung von Spermakern und Eikern, Zunahme der Strahlung.

fläche genähert hat. Wo er mit der Spitze seines Kopfes an diese anstößt, erhebt sich das hyaline Protoplasma, welches die Eirinde bildet, zu einem kleinen Höcker, dem **Empfängnishügel** (Fig. 22 A u. B, Fig. 23 B u. C). Hier bohrt sich der Kopf, getrieben von den pendelnden Bewegungen des Fadens, in das Ei hinein. Gleichzeitig löst sich während des Einbohrens des Samenfadens eine feine Membran (Fig. 22 C) von der ganzen Oberfläche des Dotters, vom Empfängnishügel beginnend, ringsum ab und wird durch einen immer größer werdenden Zwischenraum ge-

m = Kopf, n = Mittelstück
n = Kopf, m = Mittelstück
(Spermatozoon)

1. Kopf, 2. Mittelstück
mit ganzem Schwanzfaden
beobachtet

Erster
Plan

trennt. Der Zwischenraum entsteht wahrscheinlich dadurch, daß sich infolge der Befruchtung das Eiplasma zusammenzieht und Flüssigkeit (wohl den nach dem Schwund des Keimbläschens verteilten Kernsaft) nach außen preßt. Für den Befruchtungsakt hat die Entstehung einer Dotterhaut insofern eine große Bedeutung, als sie ein Eindringen anderer männlicher Elemente unmöglich macht. Von den anderen in der Gallert-hülle hin und her schwingenden Samenfäden gelangt jetzt kein einziger mehr in das befruchtete Ei hinein.

Der äußeren Kopulation der beiden Zellen schließen sich Vorgänge im Innern des Dotters an, welche als innerer Befruchtungsakt zusammengefaßt werden können. Der Faden hört zu schlagen auf und entzieht sich bald der Wahrnehmung, der Kopf aber dringt langsam weiter in den Dotter hinein (Fig. 23 B—F) und schwillt dabei durch Aufnahme von Flüssigkeit allmählich zu einem kleinen Bläschen an (Fig. 23 G, Fig. 24, 25 sk), das man kurzweg als **Samenkern** bezeichnen kann; denn sein wesentlicher Bestandteil ist das Chromatin des Samen-

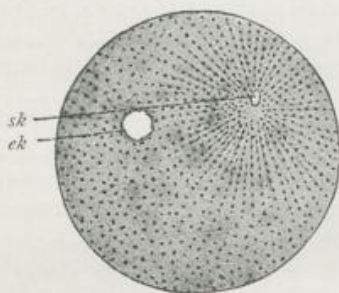


Fig. 24.

Fig. 24. Befruchtetes Ei eines Seeigels. [Nach HERTWIG.]

Der Kopf des eingedrungenen Samenfadens hat sich in den von einer Protoplasmastrahlung eingeschlossenen Samenkern (sk) umgewandelt und ist dem Eikern (ek) entgegengerückt.

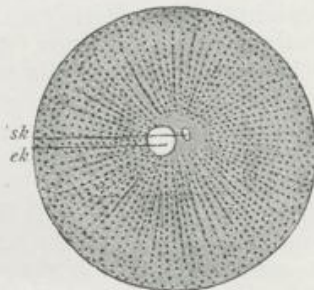


Fig. 25.

Fig. 25. Befruchtetes Ei eines Seeigels. Nach HERTWIG.

Der Samenkern (sk) und der Eikern (ek) sind nahe zusammengedrückt und sind beide von einer Protoplasmastrahlung umgeben.

fadenkopfes; daher läßt er sich denn auch in Karmin usw. sehr intensiv färben. Unmittelbar vor ihm, an seiner nach der Eimitte zu gerichteten Seite (Fig. 23 E u. F), ist noch ein viel kleineres Körperchen, welches sich außerordentlich schwer sichtbar machen läßt, nachgewiesen worden. Auf die Stelle, wo es im Ei liegt, wird die Aufmerksamkeit des Beobachters am meisten dadurch gelenkt, daß sich der Dotter in radiären Bahnen anzuordnen beginnt (Fig. 23—25) und eine allmählich immer schärfer ausgeprägte und auf größere Entfernung hin ausgedehnte Strahlenfigur (einen Stern) bildet. Das Körperchen leitet sich von dem Mittelstück des Samenfadens ab und hat die Aufgabe zu erfüllen, die beiden Centrosomen für die erste Teilspindel des Eies zu liefern. Es kann daher als Centrosoma des Samenkerns oder **Spermazentrum** (Fol.) bezeichnet werden. Daß es bald nach der Befruchtung von der Oberfläche des Eies weiter entfernt ist als der Samenfaden, erklärt sich daraus, daß unmittelbar, nachdem der Samenfaden sich mit seiner Spitze in die Eirinde eingebohrt hat (Fig. 23 B—F), sich sein Kopf und Mittelstück zu drehen

beginnen; infolgedessen kommt das Mittelstück oder das Spermacentrosom mehr nach dem Mittelpunkt des Eies zu liegen.

Jetzt beginnt ein interessantes Phänomen das Auge des Beobachters zu fesseln (Fig. 24 u. 25 u. 23 F, G). Ei- und Samenkern ziehen sich gleichsam gegenseitig an und wandern mit wachsender Geschwindigkeit durch den Dotter einander entgegen; der Samenkern (*sk*), dem seine Strahlung und das in ihm eingeschlossene Zentralkörperchen stets voranschreiten, verändert rascher seinen Ort, langsamer der Eikern (*ek*). Bald treffen sich beide in der Mitte des Eies und werden hier zunächst von einem körnchenfreien Protoplasmahof und nach außen von diesem von einer gemeinsamen Strahlung eingeschlossen (Sonnenstadium und Aureola von Fol.). Im Laufe von 20 Minuten verschmelzen darauf Ei- und Samenkern untereinander zum einfachen Keim- oder Furchungskern; erst legen sie sich dicht aneinander, platten sich an der Berührungsfläche gegenseitig ab und verlieren dann ihre Abgrenzung gegeneinander unter Bildung eines gemeinsamen Kernraumes. In diesem ist die vom Samenfaden abstammende Substanz noch längere Zeit als eine abgesonderte, in Farbstoffen sich dunkler imbibierende Chromatinmasse zu erkennen. Gleich nach der Vereinigung der beiden Kerne beginnt sich das in ihrer unmittelbaren Nähe liegende Spermazentrum in die Länge zu strecken und sich in zwei kleinste Körperchen zu teilen, welche auseinanderrücken und, eingehüllt in je eine Protoplasmastrahlung, zu den Centrosomen der sich jetzt ausbildenden Kernteilungsfigur werden.

Unsere Kenntnis der Befruchtung ist durch eine sehr wichtige Beobachtung VAN BENEDENS am Pferdespulwurm noch wesentlich gefördert worden, daher ein paar Worte darüber wohl am Platze sind.

Die Eier von *Ascaris melagocephala* gehören zu den Objekten, welche nach einer vorausgegangenen Begattung im Inneren des Uterus befruchtet werden (S. 27), und bei denen ferner der Prozeß der Eireife mit der Befruchtung zeitlich zusammenfällt (Fig. 17). Die reifen Samenkörper (Fig. 26) weichen in hohem Grade von der Gestalt ab, welche sie gewöhnlich im Tierreich haben; denn sie gleichen einem Kegel, einer Spitzkugel, oder einem Fingerhute und bestehen 1. aus einem körnigen Protoplasma, das hier sogar einige Dotterkonkremente (*f*) einschließt, und 2. aus einem kleinen, kugeligen Körper von Kernsubstanz (*k*), welcher an der Basis (*b*) des Kegels in das Protoplasma eingebettet ist. Durch Ausstrecken kurzer, breiter Fortsätze an ihrer Basis können sie amöboide Bewegungen ausführen und sich an die Oberfläche der anfangs membranlosen Eier ansetzen (Fig. 17 I). Wo die Berührung mit dem Ei zuerst stattfindet, bildet sich auch hier wieder wie bei den Echinodermen ein besonderer Empfängnishügel aus. An diesem schiebt sich der Samenkörper, ohne dabei seine Gestalt auffällig zu verändern, langsam tiefer in den Dotter hinein (Fig. 17 II), bis er von ihm allseitig eingeschlossen ist. Gleichzeitig wird von der Eirinde eine feine Membran ausgeschieden. Jetzt erst spielen sich am Keimbläschen die Reifeprozesse ab und werden die Polzellen gebildet (Fig. 17 III—IV). Die Veränderungen schließen auch hier wieder damit ab, daß aus der im Ei zurückbleibenden Hälfte der zweiten Kernspindel ein weiblicher Vorkern und aus der Chromatinkugel des eingedrungenen Samenkörpers, während sein Protoplasma allmählich zerfällt und mit dem Dotter des Eies vermischt wird, der Samenkern gebildet wird (Fig. 17 IV u. V). Beide Kerne treffen sich in der Mitte des Eies, ohne indessen miteinander zu verschmelzen. Eine

längere Ruhepause folgt jetzt. Wenn hierauf die Vorbereitung zur ersten Teilung des Eies beginnt, so wandelt sich das Chromatin im Ei wie im Samenkern, während beide noch von einander getrennt sind, in einen feinen, vielfach gewundenen Faden um. Dann wird der Kernfaden in zwei gleich große Schleifen, in die Kernsegmente (Chromosomen), abgeteilt (Fig. 17 V). Zu beiden Seiten des Kernpaares treten zwei Centrosomen auf, welche wahrscheinlich durch Teilung vom Centrosom des Samenkerns abstammen. Nach einiger Zeit verlieren Ei- und Samenkern ihre Abgrenzung gegen den Dotter, in welchen die so frei gewordenen zwei Paar Chromosomen unmittelbar zu liegen kommen und sich in der bekannten Weise auf der Oberfläche und in der Mitte der sich jetzt gleichfalls deutlicher sondernden Spindelfasern anordnen (Fig. 17 VI).

Aus diesen Vorgängen sowie mehreren, schon früher beschriebenen Tatsachen können wir vier wichtige Ergebnisse ziehen.

1. Ei- und Samenkern besitzen die gleiche Masse von Chromatin, welche in jedem auf eine gleiche Zahl von Chromosomen verteilt ist.

2. Beide Kerne ergänzen sich infolge ihrer Vereinigung bei der Befruchtung wieder zu einem Vollkern, nachdem zuvor bei der Reife sowohl in der Ei- wie in der Samenzelle die Masse des Chromatins und die Zahl der Kernsegmente auf die Hälfte eines Normal- oder Vollkerns reduziert worden ist. Oder in anderen Worten ausgedrückt: Durch die Bildung zweier Polzellen beim unreifen Ei und durch die zweimalige, ohne dazwischentretende Ruhepause erfolgende Teilung der Samenmutterzellen wird in einfachster Weise verhindert, daß durch die im Befruchtungsakt erfolgende Verschmelzung zweier Kerne eine Summierung der Chromatinmasse und der Kernsegmente auf das Doppelte des für die betreffende Tierart geltenden Normalmaßes herbeigeführt wird.

3. Parthenogenetische Eier erfahren keine Reduktion der Kernsubstanz, da bei ihnen die Bildung der zweiten Polzelle unterbleibt (S. 21); sie bedürfen daher der Befruchtung nicht.

4. Die Kernsegmente der ersten Teilspindel eines befruchteten Eies stammen zur einen Hälfte vom Eikern, zur anderen Hälfte vom Samenkern ab; sie können daher als männliche und als weibliche unterschieden werden. Da nun im weiteren Verlaufe hier wie auch sonst bei der Kernteilung die vier Segmente sich der Länge nach spalten und dann nach den zwei Centrosomen zu auseinanderweichen, bilden sich zwei Gruppen von vier Tochterschleifen, von denen zwei männlicher und zwei weiblicher Herkunft sind. Jede Gruppe wandelt sich dann in den ruhenden Kern der Tochterzelle um. Damit ist der unumstößliche Beweis geführt, daß jedem Tochterkern in jeder Eihälfte, die durch den ersten Furchungsprozeß entsteht (s. Kapitel III), genau die gleiche Menge Chromatin vom Eikern wie vom Samenkern zugeführt wird.



Fig. 26. Samenkörper von *Ascaris megalocephala*. Nach VAN BENEDEN.

k Kern. b Basis des Kegels, mit welchem die Anheftung am Ei erfolgt. f Dotterkonkrement, Glanzkörper.

Repetitorium zu Kapitel II.

1. Das Keimbläschen rückt allmählich bei der Reifung an den animalen Pol des Eies empor und geht hierbei eine rückschreitende

Metamorphose ein (Rückbildung der Kernmembran und des Faden-netzes, Vermischung des Kernsaftes mit dem Protoplasma).

2. Aus Bestandteilen des Keimbläschens (Chromosomen usw.) entwickelt sich eine Kernspindel (Polspindel oder Richtungsspindel).

3. Bei der Bildung der Polspindel ordnen sich die Chromosomen des Keimbläschens in charakteristischer Weise in „Vierergruppen“ an.

4. An der Stelle, wo die Spindel mit ihrem einen Ende an die Oberfläche des Dotters anstößt, bilden sich durch einen sich zweimal wiederholenden Knospungsprozeß zwei Polzellen (Richtungskörper) aus.

5. Beim zweiten Knospungsprozeß bleibt die Hälfte der Kernspindel in der Dotterrinde zurück und wandelt sich in den Eikern um. Das Ei ist reif.

6. Während der Bildung der Polzellen werden die vier Chromosomen jeder Vierergruppe so verteilt, daß jede der drei Polzellen und das reife Ei ein Chromosom einer Vierergruppe erhält.

7. Beim Reifeprozeß wird die chromatische Substanz des Keimbläschens geviertelt (Reduktionsteilung), anstatt wie bei einer gewöhnlichen Zellteilung halbiert zu werden.

8. Das reife Ei besitzt nur die Hälfte der chromatischen Substanz eines Normalkerns zur Zeit des bläschenförmigen Ruhezustandes.

9. Bei Eiern, die sich parthenogenetisch entwickeln (Arthropoden), wird gewöhnlich nur eine Polzelle gebildet.

10. Entsprechende Veränderungen, wie an der Eizelle, gehen an der Samenzelle bei der Spermatogenese vor sich, wie besonders deutlich bei *Ascaris megalocephala* nachzuweisen ist.

11. Der Eireife läßt sich eine Samenreife gegenüberstellen.

12. Bei der Befruchtung dringt in ein gesundes Ei nur ein einziger Samenfaden ein (Bildung eines Empfängnishügels, Abhebung der Dotterhaut). *Wahrnehmung des Samens*

13. Der Kopf des Samenfadens verändert sich zu dem Samenkern. Das sogenannte Mittelstück wird zum Centrosom (Spermazentrum), um welches sich die benachbarten Protoplasten in radiärer Richtung anordnen.

14. Ei- und Samenkern wandern aufeinander zu und verschmelzen in der Regel unmittelbar zu dem Furchungskern; bei vielen Objekten erhalten sie sich längere Zeit getrennt nebeneinander, um sich erst später zusammen in die Furchungsspindel umzuwandeln.

15. Ei- und Samenkern besitzen die gleiche Menge chromatischer Substanz, welche auf eine bei jeder Tierart genau bestimmte Anzahl von Chromosomen verteilt ist (Zahlengesetz der Chromosomen).

16. Die infolge des Reifeprozesses in ihrer chromatischen Substanz reduzierten Kerne oder Halbkerne werden durch ihre Vereinigung bei der Befruchtung wieder zu Vollkernen.

17. Der Reifeprozeß läßt sich daher als eine Vorbereitung für die nachfolgende Befruchtung bezeichnen.

18. Die Befruchtung des Eies findet bei einem Teil der Tiere erst nach vollständigem Ablauf der Eireife statt, bei einem anderen Teil dagegen wird sie schon bei dem ersten Eintritt der Eireife eingeleitet, so daß beide Erscheinungsreihen ineinander greifen.

19. Befruchtungstheorie. Die Befruchtung besteht in der Vereinigung der Substanzen zweier Zellkerne, die von einer männlichen und einer weiblichen Zelle abstammen.