Drittes Kapitel.

Der Furchungsprozeß bis zur Bildung der Keimblase.

Sofort nach der Befruchtung beginnt gewöhnlich die Eizelle, wenn sie sich sonst unter geeigneten Bedingungen befindet, in die Entwicklung einzutreten (Fig. 27); sie vermehrt sich durch Teilung in 2, 4, 8, 16, 32, 64 Tochterzellen und so fort in geometrischer Progression, bis ein kugeliger Haufen vieler, immer kleiner werdender Teilstücke entstanden ist. Die auf die Befruchtung folgende Vermehrung des Eies in Embryonalzellen nennt man gewöhnlich anstatt Teilungsprozeß, was die richtigere Bezeichnung wäre, den Furchungsprozeß. Der Name rührt von den ersten Entdeckern des Vorganges, Prévost und Dumas

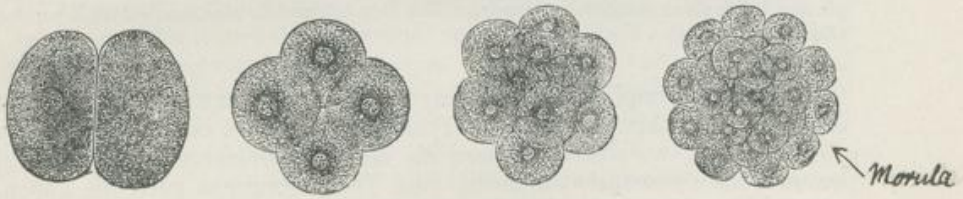


Fig. 27. **Verschiedene Stadien des Furchungsprozesses.** Nach Gegenbaur.

her. Die beiden französischen Forscher glaubten nämlich, als sie die Entwicklung des Froscheies bei Lupenvergrößerung untersuchten, daß infolge der Einwirkung der Samenflüssigkeit die Oberfläche des Eies durch immer zahlreicher werdende Furchen in größere und kleinere Bezirke zerlegt werde. Daß die Furchen sich in die Tiefe fortsetzen und die Eisubstanz in Stücke trennen, daß diese Stücke Zellen sind, und daß daher die ganze Anfangsperiode der Entwicklung in einer Vermehrung der einfachen Eizelle in immer zahlreicher werdende Tochterzellen besteht, wurde erst sehr allmählich durch bessere Beobachtungen und unter dem Einfluß der sich später Bahn brechenden Zellentheorie erkannt. Doch der von Dumas und Prévost gebrauchte Name ist trotzdem geblieben, wie es in der biologischen Wissenschaft noch in vielen ähnlichen Fällen, z. B. auch mit dem Namen „Zelle", geschehen ist.

An dem Furchungs- oder Teilungsprozeß des Eies kann man zwei Gruppen von Veränderungen unterscheiden, solche, die sich an dem Kern, und solche, die sich an dem Protoplasmakörper abspielen. Was die erste betrifft, so sei nur kurz erwähnt, daß vor der Teilung der bläschenförmige Kern, wie es bei jeder Zellvermehrung geschieht, in Karyokinese ein-

tritt (s. hierüber die Lehrbücher der Histologie), daß er sich in eine Spindel (Fig. 28) umwandelt und daß hierbei seine verschiedenen Substanzen in komplizierter Weise in zwei Hälften zerlegt werden, welche sich trennen, auseinanderrücken und zuletzt die Grundlage für zwei bläschenförmige Tochterkerne abgeben (Fig. 30).

Fig. 28.

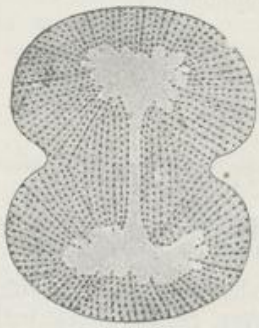


Fig. 29.

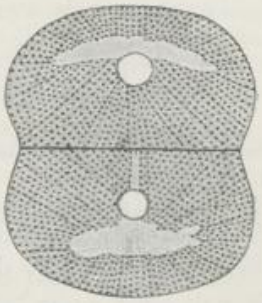


Fig. 30.

Fig. 28. **Kernfigur eines Eies von Strongylocentrotus,** 1 Stunde 20 Min. nach der Befruchtung. Ei mit Reagentien behandelt. Nach Hertwig.

Fig. 29. **Ei eines Seeigels im Moment der Teilung.** Eine Ringfurche schneidet in den Dotter ein und halbiert ihn in einer Ebene, welche rechtwinkelig die Mitte der Kernachse und die Längsachse der Hantelfigur schneidet.

Fig. 30. **Ei eines Seeigels nach der Zweiteilung.** In jedem Teilprodukt ist ein bläschenförmiger Tochterkern entstanden. Die strahlige Anordnung des Protoplasma beginnt undeutlich zu werden. Die Figg. 29 und 30 sind nach dem lebenden Objekt gezeichnet. Nach Hertwig.

An die komplizierte Zerlegung der Kernsubstanz schließt sich alsdann die einfachere Teilung des Protoplasmakörpers oder des Eidotters an. Zur Zeit, wo sich im Innern die Kernspindel ausgebildet hat, und wo sich die Chromosomen in die zwei Tochtergruppen getrennt haben, wird an der Oberfläche des Eies eine Ringfurche sichtbar (Fig. 29), entsprechend einer Ebene, welche man mitten durch die Kernspindel senkrecht zu ihrer Längsachse hindurchlegen kann. Die Ringfurche schneidet rasch tiefer in die Eisubstanz ein und trennt sie in kurzer Zeit in zwei gleiche Hälften, von denen eine jede die Hälfte der Spindel mit einer Gruppe der Tochtersegmente enthält.

Gegen Ende der Durchschnürung grenzen die sich trennenden Eihälften nur noch an einer kleinen Stelle aneinander, in der Gegend der Mitte der Kernspindel, welche zu allerletzt durchgeschnürt wird. Nach Beendigung der Teilung aber legen sie sich bald wieder mit ihren Teilungsflächen in ganzer Ausdehnung dicht aneinander und platten sich hier gegenseitig so ab, daß eine jede nahezu einer Halbkugel gleicht (Fig. 30).

Bei kleineren, dotterarmen Eiern läßt sich während des zweiten und dritten Furchungsstadiums ein streng gesetzmäßiges Verhalten in der Richtung, welche die sich bildenden Teilungsebenen zueinander einhalten, leicht erkennen. Es halbiert nämlich stets die zweite Ebene die erste und schneidet sie rechtwinkelig, die dritte Ebene aber steht wieder senkrecht auf den beiden ersten und geht durch die Mitte der Achse hindurch, in welcher sie sich schneiden.

Wenn man nun die Enden dieser Achse als Pole des Eies betrachtet, so kann man die beiden ersten Teilungsebenen als meridionale, die dritte als eine äquatoriale bezeichnen. Es empfiehlt sich ferner, nach dem Vorschlag von Grönroos und Sobotta auch noch andere Bezeichnungen der mathematischen Geographie zu entnehmen und Furchen, welche dem Äquator parallel verlaufen und daher den Breitengraden der Erdkugel in ihrer Richtung entsprechen, Latitudinalfurchen zu nennen. Teilebenen endlich, welche der Oberfläche des Eies parallel gerichtet sind und demnach ein oberflächlich gelegenes von einem mehr zentral befindlichen Teilstück trennen, können tangentiale heißen.

Die streng gesetzmäßige und regelmäßige Stellung, welche die drei ersten Teilebenen zueinander einhalten, wird durch ein Wechselverhältnis bedingt, in welchem Kern und Protoplasma zueinander stehen. Hierbei sind folgende zwei Regeln zu beachten: 1. Die Teilungsebene halbiert stets rechtwinkelig die Achse der Spindel. 2. Die Achse der Kernspindel steht wieder in einem Abhängigkeitsverhältnis zur Form und Differenzierung des sie umhüllenden protoplasmatischen Körpers, und zwar so, daß die beiden Pole des Kerns sich in der Richtung der größten Protoplasmamassen einstellen. So kann z. B. in einer Kugel, in welcher das Protoplasma gleichmäßig verteilt ist, die zentral gelegene Spindel in der Richtung eines jeden Radius zu liegen kommen, in einem eiförmigen Protoplasmakörper dagegen nur in dem längsten Durchmesser. In einer kreisrunden Protoplasmascheibe liegt die Kernachse parallel zur Oberfläche in einem beliebigen Durchmesser des Kreises, in einer ovalen Scheibe dagegen wieder nur im längsten Durchmesser.

Um nun nach diesen allgemeinen Bemerkungen auf unseren zu erklärenden Fall zurückzukommen, so bildet jede Tochterzelle, wenn die erste Teilung abgelaufen ist, eine Halbkugel. Nach unserer Regel kann die Tochterspindel sich nicht vertikal zur Grundfläche der Halbkugel stellen, sondern muß parallel zu ihr gerichtet sein, so daß ein Zerfall in zwei Quadranten erfolgen muß. Hierauf muß die Spindelachse wieder mit der Längsachse des Quadranten zusammenfallen, wodurch dieser in zwei Oktanten zerlegt wird.

Von dem eben geschilderten Teilungsvorgang gibt es einige wichtige Abweichungen, die zwar die feineren, auf den Kern sich beziehenden Vorgänge unberührt lassen, aber die Form der Teilstücke betreffen, in welche das Ei zerlegt wird. Die Abweichungen werden hervorgerufen, wie jetzt im einzelnen noch genauer durchgeführt werden soll, durch den verschiedenen Gehalt der Eier an Reservestoffen und durch ihre früher beschriebene, verschiedenartige Verteilung. Man kann die hierdurch bedingten Formen des Furchungsprozesses, obwohl sie durch Übergänge verbunden sind, zweckmäßigerweise in zwei Abteilungen, und jede Abteilung in zwei Unterabteilungen sondern.

Zu der ersten Abteilung rechnet man solche Eier, welche durch den Teilungsprozeß vollständig zerlegt werden. Man bezeichnet daher die Teilung als eine totale und unterscheidet, je nachdem die Stücke von gleicher oder von ungleicher Größe werden, als Unterarten eine äquale oder gleichmäßige und eine inäquale oder ungleichmäßige Teilung.

Der totalen stellt man die partielle Teilung gegenüber. Sie findet sich bei Eiern, welche mit sehr reichlichem Dottermaterial versehen und daher von beträchtlicher Größe sind, und bei welchen gleich-

zeitig die schon früher beschriebene Sonderung in einen aus Bildungsdotter und in einen aus Nahrungsdotter bestehenden Teil deutlich eingetreten ist. Hier erfährt nun bloß der Bildungsdotter einen Zerklüftungsprozeß, während die Hauptmasse des Eies, der Nahrungsdotter, ungeteilt und von den embryonalen Entwicklungsvorgängen im ganzen unberührt bleibt; daher der Name teilweise oder partielle Teilung. Sie zerfällt wieder in die beiden Untertypen der diskoidalen und der superfizialen Teilung, je nachdem der Bildungsdotter als Scheibe dem Nahrungsdotter aufliegt oder ihn als dicke Rindenschicht umhüllt. Remak hat die Eier, die sich total teilen, als holoblastische, dagegen die Eier mit partieller Teilung als meroblastische bezeichnet.

Wir können daher folgendes Teilungsschema aufstellen:

I. Typus.	Totale Teilung	
a) äquale	„	holoblastische Eier
b) inäquale	„	
II. Typus.	Partielle „	
a) diskoidale	„	meroblastische Eier
b) superfiziale	„	

Erster Typus.

a) Die totale äquale Teilung.

Der Typus der äqualen Teilung, mit deren Merkmalen wir schon in den einleitenden Betrachtungen zu diesem Kapitel bekannt geworden sind (Fig. 27), ist am häufigsten bei den Wirbellosen anzutreffen. Unter den Wirbeltieren wird er nur bei Amphioxus und bei den Säugetieren beobachtet. Da indessen bei ihnen schon frühzeitig geringe Verschiedenheiten in der Größe der Embryonalzellen hervortreten, sind mehrere Forscher veranlaßt worden, auch die Teilung des Eies von Amphioxus und den Säugetieren als inäquale oder adäquale zu bezeichnen. Wenn ich diesem Vorschlag nicht gefolgt bin, so geschah es aus dem Grunde, weil die Unterschiede zwischen den Zellen nur geringfügiger Art sind, weil der Kern in der Eizelle und ebenso in ihren Teilstücken noch zentral liegt, und weil die einzelnen Teilungsarten überhaupt nicht scharf abzugrenzen, sondern durch Übergänge verbunden sind.

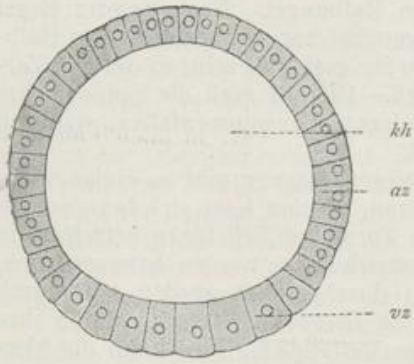


Fig. 31. **Keimblase des Amphioxus.** Nach Hatschek. *kh* Keimblasenhöhle, *az* animale, *vz* vegetative Zellen.

Gewöhnlich bildet sich schon nach den ersten Teilungen im Innern des Keimes eine kleine Höhle aus dadurch, daß die Zellen sich abrunden, ein wenig auseinanderweichen und Flüssigkeit nach innen absondern. Im weiteren Verlauf der Teilung beginnt die Keimhöhle oder, wie sie früher genannt wurde, die Furchungshöhle sich mehr und mehr auszuweiten und bei Amphioxus (Fig. 31) und den Säugetieren sogar von sehr ansehnlichen Dimensionen zu werden, wodurch die Oberfläche der ganzen Keimform natürlich in entsprechendem Maße vergrößert wird.

Man hat den aus dem Ei durch Teilung entstehenden Zellenhaufen, je nachdem es sich um die ersten oder späteren Stadien handelt, als Maulbeerkugel (Morula, Fig. 27, letztes Stadium) und als Keimblase (Blastula, Fig. 31) unterschieden. Von einer Morula (Fig. 27) spricht man, solange die Keimhöhle noch nicht oder nur wenig ausgebildet ist, und solange die Embryonalzellen noch wenig zahlreich und daher ziemlich groß sind, locker aneinander liegen und an der Oberfläche als kleine Höcker, wie die Körner einer Maulbeerfrucht, hervortreten. Dagegen nennt man die Keimform eine Blastula, sowie im weiteren Verlauf des Teilungsprozesses der Hohlraum im Innern erheblich größer geworden ist und die Oberfläche wieder eine glattere Beschaffenheit erhalten hat. Sowie nämlich die Zellen zahlreicher und kleiner geworden sind, ordnen sie sich zu einer Schicht, wie vorstehende Figur von der Keimblase des Amphioxus lehrt (Fig. 31), an der Oberfläche an, schließen, wo sie seitlich aneinandergrenzen, fest zusammen und schneiden nach außen mit einer glatten Oberfläche ab. Sie haben jetzt, wenn wir uns eines Ausdruckes bedienen wollen, welcher in der Histologie für eine derartige Zellenanordnung gebraucht wird, ein Epithel gebildet.

b) Die totale, inäquale Teilung.

Die zweite Form der totalen Eiteilung wird unter den Wirbeltieren bei den Cyclostomen, bei einzelnen Ganoiden (Stör) und bei den Amphibien angetroffen, deren Eier schon dotterreicher und größer, etwa vom Umfang eines Hirsekorns bis einer Erbse, sind.

Als Grundlage der Beschreibung möge das Ei des Frosches dienen, dessen Bau schon früher besprochen wurde. Bald nach der Ablage in das Wasser und nach eingetretener Befruchtung richtet sich seine pigmentierte oder animale Hälfte unter Aufquellung der Gallerthülle nach oben, weil sie mehr Protoplasma und kleinere Dotterplättchen enthält und leichter als die vegetative Hälfte ist. Die Ungleichmäßigkeit in der Verteilung der verschiedenen Dotterbestandteile bedingt auch eine veränderte Lage des Furchungskerns. Während dieser in allen Fällen, in denen die Reservestoffe gleichmäßig verteilt sind, eine zentrale Lage einnimmt, rückt er überall, wo sich das Ei aus einer an Dottermaterial reicheren und aus einer an Protoplasma reicheren Hälfte zusammensetzt, in das Bereich der letzteren hinein. Beim Froschei findet man ihn daher in der pigmentierten, nach oben gelegenen Hemisphäre.

Wenn sich hier der Kern zur Teilung anschickt, kann sich seine Achse nicht mehr in jedem beliebigen Radius des Eies einstellen; infolge der ungleichmäßigen Verteilung des Protoplasma im Eiraum steht er unter dem Einfluß des protoplasmareicheren, pigmentierten Teils des Eies, welcher wegen seiner geringeren spezifischen Schwere wie eine Kalotte dem an Dotterplättchen reicheren Teil aufliegt und auf ihm horizontal ausgebreitet ist. In einer horizontalen Protoplasmascheibe aber kommt die Kernspindel nach den früher (S. 35) angegebenen Regeln horizontal zu liegen (Fig. 32 *sp*); mithin muß die Teilungsebene sich in vertikaler Richtung bilden. Zuerst beginnt sich eine kleine Furche am animalen Pole zu zeigen, weil dieser mehr unter dem Einfluß der ihm genäherten Kernspindel steht und mehr Protoplasma enthält, von dem die Bewegungserscheinungen bei der Teilung ausgehen. Die Furche vertieft sich langsam nach abwärts und schneidet nach dem vegetativen Pole zu durch.

Durch den ersten Teilungsakt erhalten wir zwei Halbkugeln (Fig. 34, $_2$), von denen eine jede aus einem protoplasmareicheren, nach oben gerichteten und aus einem nach abwärts gekehrten, protoplasmaärmeren Quadranten zusammengesetzt ist. Dadurch wird die Lage des Kerns, wenn er sich zur zweiten Teilung anschickt, wieder fest bestimmt. Den Kern haben wir nach der von uns oben aufgestellten Regel im protoplasmareicheren Quadranten aufzusuchen; zu seiner Längsachse muß sich die Achse der Spindel parallel einstellen; sie muß also horizontal zu liegen kommen. Die zweite Teilungsebene ist daher lotrecht, wie die erste, und schneidet diese rechtwinkelig.

Nach Ablauf der zweiten Teilung besteht das Amphibienei aus vier Quadranten (Fig. 34, $_4$), die durch vertikale Teilungsebenen voneinander getrennt sind und zwei ungleichwertige Pole besitzen, einen protoplasmareicheren, leichteren, nach oben gerichteten und einen dotterreicheren, schwereren, nach abwärts gekehrten. Beim äqual sich teilenden Ei sahen wir, daß auf dem dritten Teilungsstadium die Achse der Kernspindel sich parallel zur Längsachse des Quadranten einstellt. Das ist

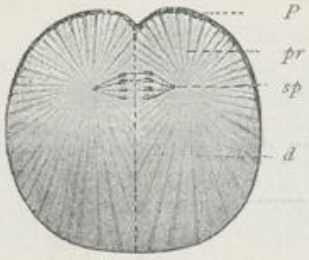


Fig. 32.

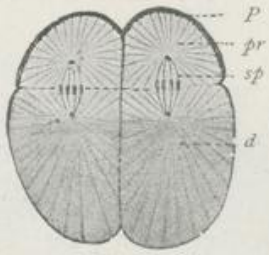


Fig. 33.

Fig. 32 u. 33. **Schema der Teilung des Froscheies.**
Fig. 32. Erstes Teilungsstadium. Fig. 33. Drittes Teilungsstadium. Die vier Teilstücke des zweiten Teilungsstadiums beginnen durch eine Äquatorialfurche in acht Stücke zu zerfallen. *P* pigmentierte Oberfläche des Eies am animalen Pol; *pr* protoplasmatischer, *d* dotterreicher Teil des Eies; *sp* Kernspindel.

auch hier in einer etwas modifizierten Weise der Fall. Wegen des größeren Protoplasmareichtums der oberen Hälfte des Quadranten kann die Spindel nicht wie beim äqual sich furchenden Ei in die Mitte zu liegen kommen, sondern muß dem animalen Pole des Eies mehr genähert sein (Fig. 33 *sp*). Ferner steht sie genau vertikal, da die vier Quadranten des Amphibieneies wegen der ungleichen Schwere ihrer beiden Hälften im Raume fest orientiert sind. Infolgedessen muß jetzt die dritte Teilungsebene eine horizontale werden, ferner muß sie oberhalb des Äquators der Eikugel mehr oder minder nach ihrem animalen Pole zu gelegen sein (Fig. 34, $_8$). Die Teilprodukte sind von sehr ungleicher Größe und Beschaffenheit und sind der Grund, warum man diese Form der Furchung als eine inäquale bezeichnet hat. Die vier nach oben gelegenen Segmente sind kleiner und dotterärmer, die vier unteren viel größer und dotterreicher; nach den Polen, denen sie zugekehrt sind, werden sie als animale und als vegetative Zellen unterschieden.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird der Unterschied zwischen den animalen und den vegetativen Zellen immer größer, da die Zellen sich um so rascher und häufiger teilen, je protoplasmareicher sie sind.

Auf dem vierten Stadium werden zuerst die vier oberen Segmente durch meridionale, vertikale Furchen in acht zerlegt; erst nach einiger Zeit zerfallen in derselben Weise auch die vier unteren, so daß jetzt das Ei aus acht kleineren und acht größeren Zellen zusammengesetzt ist (Fig. 34, $_{16}$). Nach einer kurzen Ruhepause teilen sich zuerst die acht oberen Segmente abermals, und zwar jetzt durch eine latitudinale Furche, und etwas später zerlegt eine ähnliche Furche auch die acht unteren Segmente (Fig. 34, $_{32}$). In gleicher Weise zerfallen die 32 Segmente in 64 (Fig. 34, $_{64}$).

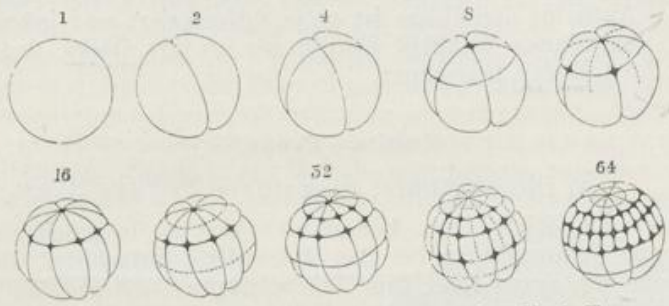


Fig. 34. **Furchung des Eies von Rana temporaria.** Nach Ecker.
Die über den Figuren stehenden Zahlen geben die Anzahl der in dem betreffenden Stadium vorhandenen Segmente an.

Auf den nun folgenden Stadien werden die Teilungen in der animalen Hälfte der Eikugel noch mehr als in der vegetativen beschleunigt. Während die 32 animalen Zellen durch zwei rasch aufeinander folgende Teilungen schon in 128 Stücke zerlegt sind, findet man in der unteren Hälfte noch 32 Zellen, die in Vorbereitung zur Teilung begriffen sind. So kommt es, daß als Endresultat des Teilungsprozesses eine Morula mit ganz ungleichwertigen Hälften entsteht, mit einer nach oben gelegenen, animalen Hälfte aus kleinen, pigmentierten Zellen und mit einer vegetativen Hälfte aus größeren, dotterreichen, hellen Zellen.

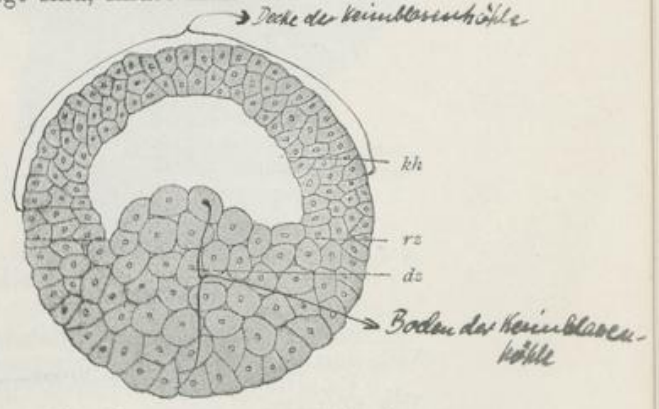


Fig. 35. **Keimblase von Triton taeniatus.**
kh Keimblasenhöhle, *dz* dotterreiche Zellen, *rz* Randzone.

Im Hinblick auf den Verlauf der inäqualen Furchung und auf eine Reihe anderer Erscheinungen läßt sich ein von Balfour und von Rabl formuliertes Gesetz aufstellen, daß die Schnelligkeit der Teilungen proportional ist der Konzentration des im Teilungsstück befindlichen Protoplasma. Protoplasmareiche Zellen teilen sich rascher als solche, die mit viel Dottermaterial beladen sind.

Schon auf dem Stadium der Achtteilung ist eine ganz kleine Keimhöhle durch Auseinanderweichen der acht Stücke entstanden. Sie vergrößert sich von da an in gleichem Schritt mit der Vermehrung der Zellen. Infolge der ungleichen Größe der letzteren kommt sie aber hier im Unter-

schied zu den äqual sich teilenden Eiern exzentrisch näher an den animalen Pol der Morula zu liegen. Dementsprechend ist dann später auch die Keimblase abgeändert (Fig. 35). Ihre Wand, die gewöhnlich aus mehreren Lagen von Zellen aufgebaut wird, zeigt wegen der sehr verschiedenen Größe der animalen und der vegetativen Zellen eine sehr ungleiche Dicke. Am animalen Pole ist sie dünn, am vegetativen dagegen so dick, daß von hier ein Höcker, der aus großen Dotterzellen zusammengesetzt ist, in die Keimblasenhöhle weit vorspringt, sie nicht unerheblich einengt und ihre exzentrische Lage bedingt. Auch die Keimblase ist polar differenziert und inäqual entwickelt. Den dünnen Wandteil können wir als ihre Decke, den dicken Teil als ihren Boden bezeichnen.

Zweiter Typus.

a) Die partielle, diskoidale Teilung.

Unter den Wirbeltieren kommt der jetzt zu besprechende, sehr abweichende Teilungstypus bei den Teleostiern, Selachiern, Reptilien und Vögeln vor, deren Eier, zum Teil wenigstens, die größten Dimensionen erreichen und den höchsten Gehalt an Deutoplasma aufweisen.

Für die Darstellung der diskoidalen Furchung bietet uns das Hühnerei ein klassisches Beispiel. An ihm läuft der gesamte Furchungsprozeß noch innerhalb der Eileiter in dem Zeitraum ab, in welchem der Dotter mit einer Eiweißhülle und einer Kalkschale umgeben wird; er

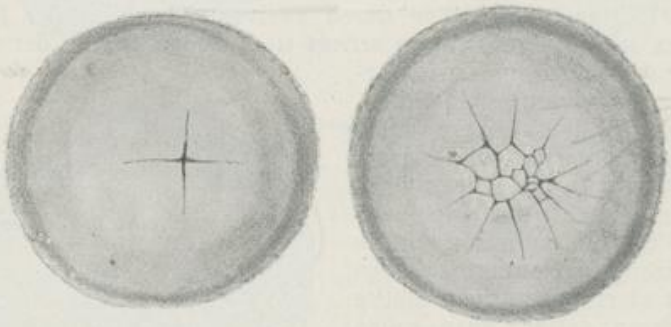


Fig. 36. Fig. 37.

Fig. 36. **Keimscheibe eines Hühnereies aus dem Uterus mit vier Segmenten.** Nach Kölliker.

Fig. 37. **Keimscheibe eines Hühnereies aus dem Uterus mit 11 Segmenten.** Nach Kölliker.

ist ganz und gar auf die aus Bildungsdotter bestehende Keimscheibe beschränkt, so daß der größte Teil des Eies, welcher den Nahrungsdotter enthält, ungeteilt bleibt und später in ein Anhängsel des Embryo, den sogenannten Dottersack, eingeschlossen und allmählich als Nahrungsmaterial aufgebraucht wird. Wie beim Froschei die pigmentierte animale Hälfte, so schwimmt auch beim Hühnerei, mag man es wenden, wie man will, die Keimscheibe obenauf, da sie der leichtere Teil ist. Wie beim Froschei die zwei ersten Teilungsebenen vertikale sind und am animalen Pole beginnen, so treten auch beim Hühnerei (Fig. 36) in der Mitte der Scheibe eine erste und eine zweite meridionale Furche

auf, schneiden sich unter rechtem Winkel und dringen von oben her in vertikaler Richtung in die Tiefe. Während aber beim Froschei die erste Teilungsebene bis zum entgegengesetzten Pole durchschneidet, teilt sie beim Hühnerei nur die Keimscheibe in zwei gleiche Segmente, welche mit breiterer Basis der ungeteilten Dottermasse aufsitzen und dadurch noch untereinander in Substanzverbindung stehen. Hierauf wird jedes der vier Segmente noch einmal von einer mehr in meridionaler Richtung verlaufenden Furche halbiert. Die so entstandenen Teilstücke entsprechen Kreisausschnitten, die im Zentrum der Keimscheibe mit spitzen Enden zusammenstoßen und mit ihren breiten Enden nach der Peripherie gewandt sind. Von jedem der Segmente wird dann die Spitze durch eine dem Äquator der Eikugel parallel gerichtete, also latitudinale Furche abgetrennt. Hierdurch entstehen zentral gelegene, kleinere und größere, periphere Teilstücke (Fig. 37). Indem von nun an meridionale und latitudinale Furchen gewöhnlich alternierend auftreten, zerfällt die Keimscheibe in immer zahlreichere Stücke, welche so angeordnet sind, daß die kleineren im Zentrum der Scheibe, also unmittelbar am animalen Pole, die größeren nach der Peripherie zu liegen (Fig. 38). Die letzteren werden als Randsegmente bezeichnet; sie sind in der Peripherie von der ungeteilten Dottermasse nicht abgegrenzt. Voneinander werden sie durch frei auslaufende meridionale Furchen getrennt. Ihre Anzahl im Umkreis der Keimscheibe nimmt mit der fortschreitenden Furchung kontinuierlich zu, indem die auf früheren Stadien großen und wenigen Randsegmente durch immer neu auftretende meridionale Furchen fortwährend ihrer Länge nach halbiert werden (vgl. Fig. 37 u. 38). Dabei werden gleichzeitig von ihren polwärts gerichteten, spitzen Enden durch latitudinale Furchen kleine Stücke abgetrennt. Auf diese Weise erhält der von den Randsegmenten wie von einem Strahlenkranz eingeschlossene, kleinzellige Bezirk der Keimscheibe fortwährend an seinem Rande einen neuen Zuwachs und breitet sich in der Fläche weiter aus.

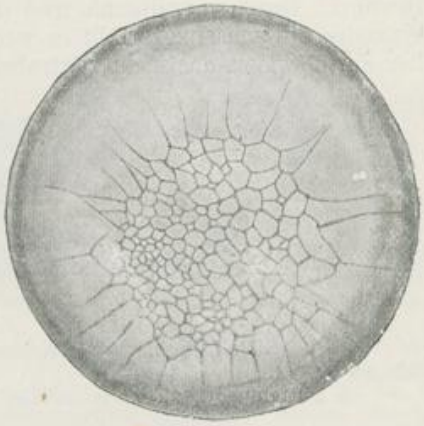
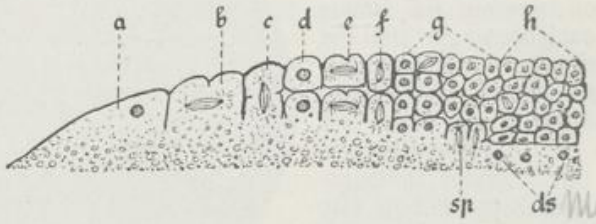


Fig. 38. **Keimscheibe eines Hühnereies aus dem Uterus mit vielen Randsegmenten.** Nach Kölliker.

Eine eingehendere Besprechung verlangt jetzt noch das Verhältnis, in welchem die bisher nur nach der Oberflächenansicht beschriebenen Furchungsstücke zu der darunter liegenden Dottermasse stehen. — Eine Zeitlang hängen die ersten 16 Segmente nach innen zu mit der tieferen, ungeteilten Schicht der Keimscheibe kontinuierlich zusammen; sie sind nur seitlich durch die an der Oberfläche sichtbaren Furchen voneinander abgegrenzt. Dies ändert sich erst vom fünften Teilstadium an. In den kleineren zentralen Segmenten der Scheibe stellen sich jetzt die Kerne, bei ihrer Umwandlung in Spindeln, in der Richtung des Eiradius ein, so daß die Teilebenen sich tangential zur Oberfläche des Eies ausbilden und zwei Teilstücke voneinander sondern müssen, von denen das eine nach außen, das andere nach innen gelegen ist. Das erstere ist allein allseitig als Embryonalzelle isoliert, das letztere

dagegen hängt wieder an seiner Basis, wie vorher das ganze Segment, mit der ungeteilten Dottermasse zusammen. Mit dem Auftreten tangentialer Teilebenen beginnt die Keimscheibe zuerst in einem kleinen Bezirk des animalen Poles, dann von hier in größerer Ausdehnung nach der Peripherie zu zweischichtig und später mehrschichtig zu werden (Fig. 39).

Der ganze Vorgang, welcher für den Furchungsprozeß der Eier der Selachier, Reptilien und Vögel charakteristisch ist, läßt sich durch das obenstehende Schema, welches nach einem von SOBOTTA gegebenen Beispiel von mir entworfen ist, recht anschaulich machen. Das Schema (Fig. 39) gibt einen Durchschnitt durch eine schon ziemlich weit abgefurchte Vogelkeimscheibe. Links sieht man ein noch relativ großes Randsegment (*a*), das mit der darunter liegenden Dotterschicht an seiner Basis zusammenhängt. Auf einem vorausgegangenen Stadium hat sich von dem Randsegment, welches damals noch größer war und weiter zentralwärts begann, das Segment (*b*) durch eine latitudinale Furche abgetrennt, aber dabei den Zusammenhang mit dem Dotter noch bewahrt. Durch meridionale und durch latitudinale Furchen, die miteinander abwechseln, zerfällt es weiterhin in kleinere Stücke, etwa von der Form, wie es das mehr zentralwärts gelegene und daher schon etwas



Merocyten!

Fig. 39. **Die Abfurchung der Keimscheibe eines meroblastischen Eies in einem Schema dargestellt.**
ds Dottersyncytium; *sp* in radialer Richtung eingestellte Spindel.

ältere Segment (*c*) zeigt. In diesem hat sich die Kernspindel in der Richtung des Eiradius eingestellt, so daß jetzt durch eine tangentiale Teilebene eine allseitig abgegrenzte oberflächliche und eine darunter gelegene Hälfte gebildet werden, was in den mehr zentral gelegenen Zellenreihen (*d*, *e*, *f*) schon eingetreten ist. Durch Teilebenen, die sich in den drei Richtungen des Raumes bald meridional, bald latitudinal, bald tangential vollziehen, sind in den Bezirken *g*—*h* noch kleinere Furchungszellen entstanden, welche jetzt in vier Schichten übereinander liegen. Dabei haben die untersten Stücke (von *d*—*g*) immer noch, wie die Randsegmente, ihren Zusammenhang mit dem Dotter bewahrt.

Den Prozeß, welcher darin besteht, daß sich bei der Teilung von Segmenten, die am Rande der Keimscheibe und an der unteren Fläche liegen, Zellen allmählich vom Dotter ganz abschnüren und zur Vergrößerung der Keimscheibe an ihrem Rande und in ihrer Dicke beitragen, hat man als Nachfurchung oder verspätete Furchung bezeichnet. Sie dauert eine gewisse Zeit an und hört wahrscheinlich erst dann auf, wenn der Bildungsdotter ganz in Zellen zerlegt und die Grenze des protoplasmaarmen Nahrungsdotters erreicht ist. Jetzt kommt es zu einer schärferen Sonderung zwischen Keimscheibe und Dottermaterial. Ferner bleiben bei den letzten in tangentialer Richtung erfolgenden Zellabschnürungen Kerne in größerer Anzahl in der

Grenzschicht des unter der Keimscheibe ausgebreiteten Nahrungsdotters zurück (Fig. 39*ds* u. Fig. 40). Eingebettet in einen Hof von Protoplasma (Fig. 40), sind sie von RÜCKERT unter dem Namen der Merocyten beschrieben worden. — Von H. VIRCHOW wird die unter dem zelligen Keim ausgebreitete, mit Kernen versehene oberflächliche Schicht des Nahrungsdotters als Dottersyncytium bezeichnet und an ihm der zentrale Teil, weil er sich früher abgrenzt und gewöhnlich ärmer an Kernen ist, als zentrales Syncytium von einem kernreicheren, an der Peripherie der Keimscheibe ausgebreiteten Randsyncytium (Periblast, AGASSIZ und WHITMAN) unterschieden (Fig. 40 *A* u. *B*).

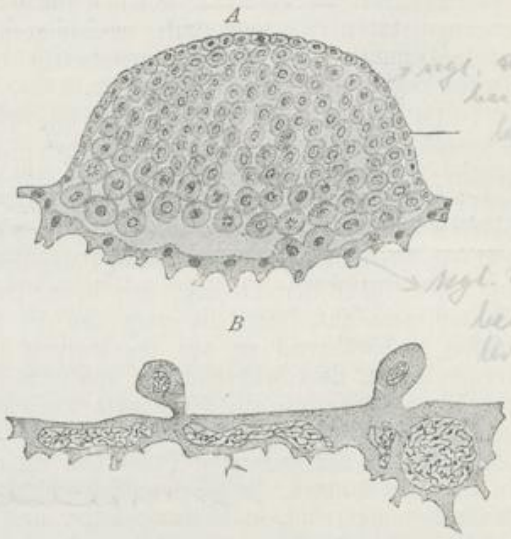


Fig. 40. *A* **Keimscheibe und unter ihr gelegenes Dottersyncytium vom Lachs.** Nach HOFFMANN. Vergr. 35:1. *B* **Ein Stück Syncytium,** stärker vergrößert.

Außer den großen Merocyten sieht man zwei nach der nicht mitabgebildeten Keimscheibe vorspringende Zellen, von denen es strittig ist, ob sie vom Dottersyncytium abgefurcht werden oder sekundär mit ihm verschmelzen.

Die im Syncytium eingeschlossenen Kerne vermehren sich noch eine Zeitlang durch direkte Teilung; dann erleiden sie im Dotter eigentümliche Veränderungen in ihrer Struktur, erreichen oft, besonders in dem Ei der Teleostier (Fig. 40 *B*), eine nicht unbeträchtliche Größe, werden stark gelappt und scheinen nur noch einer amitotischen Vermehrung (ZIEGLER) fähig zu sein. An der Bildung der Keimblätter, mithin auch an der Bildung des embryonalen Körpers, nehmen sie weiter keinen Anteil und haben wohl nur noch bei der Verarbeitung und Resorption des Dotters (H. VIRCHOW) eine Rolle zu spielen. In dieser Weise stellt die Schicht, in welcher die Dotterkerne liegen, das sogenannte Dottersyncytium, ein wichtiges Bindeglied zwischen dem gefurchten Keim und dem ungefurchten Nahrungsdotter her.

Die oben eingehender beschriebene Nachfurchung und das sich später im Anschluß an sie ausbildende Dottersyncytium (Periblast, Merocyten) sind Erscheinungen, die in den meroblastischen Eiern durch die übermächtige Ausbildung des Dottermaterials hervorgerufen sind.

Wenn wir am Schluß des Abschnittes einen Vergleich zwischen der partiellen und der inäqualen Furchung anstellen, zu deren Beschreibung wir uns der Eier des Huhns und des Frosches bedient haben, so ist es nicht schwer, die erste von der zweiten abzuleiten und eine Ursache für ihre Entstehung aufzufinden. Die Ursache ist dieselbe, welche auch die Entstehung der inäqualen aus der äqualen Furchung veranlaßt hat; es ist die stärkere Ansammlung von Deutoplasma, die hiermit Hand in Hand gehende Ungleichmäßigkeit in der Verteilung der Eisubstanzen und die Veränderung in der Lage des Furchungs-

kernes. Der beim Froschei noch in einem Übergangsstadium befindliche Differenzierungsprozeß ist beim Hühnerei zu Ende geführt. Die dort schon am animalen Pole reichlicher angesammelte protoplasmatische Substanz hat sich hier noch in höherem Grade konzentriert und hat sich damit zugleich als eine den Furchungskern einschließende Scheibe von dem Nahrungsdotter abgesetzt (Fig. 6). Dieser, in ungeheurer Menge am entgegengesetzten Pole angehäuft, ist infolge der Sonderung relativ arm an protoplasmatischer Substanz, welche die Lücken zwischen den großen Dotterkugeln nur spärlich ausfüllt.

Da nun beim Teilungsprozeß die Bewegungserscheinungen vom Protoplasma und vom Kern ausgehen, das Deutoplasma sich aber passiv verhält, so kann bei den meroblastischen Eiern die aktive Substanz die passive nicht mehr bewältigen und mit in Stücke zerlegen. Schon beim Froschei (Fig. 32 u. 33) macht sich ein Übergewicht des animalen Poles beim Furchungsprozeß bemerkbar; in seinem Bereich liegt der Kern, treten die Strahlenfiguren des Protoplasma auf, fängt die erste und die zweite Teilungsebene sich zu bilden an, während sie am vegetativen Pole zuletzt durchschneidet; ferner laufen dort während der späteren Stadien die Teilungsprozesse rascher ab, so daß ein Gegensatz zwischen kleineren, animalen und größeren, vegetativen Zellen entsteht (Fig. 34). Beim Hühnerei hat das Übergewicht des animalen Poles das Extrem erreicht; die Sonderung in zwei Substanzen, die an dem Entwicklungsprozeß in sehr ungleichem Maße beteiligt sind, in Bildungsdotter und Nahrungsdotter, ist auf das schärfste durchgeführt. Die Teilungsfurchen beginnen nicht nur am animalen Pole, sondern bleiben auch auf den an ihn angrenzenden Bezirk beschränkt (Fig. 36—39). Auf der einen Seite erhalten wir so eine Scheibe aus kleinen animalen Zellen (Fig. 39 u. 40*A*), auf der anderen Seite eine mächtige, ungeteilte Dottermasse, welche den vegetativen Zellen des Froscheies entspricht. Die in der Peripherie und unter der Keimscheibe zerstreuten Dotterkerne (Fig. 39 *ds* und 40 *A* u. *B*) sind den Kernen der vegetativen Zellen des Froscheies gleichwertig.

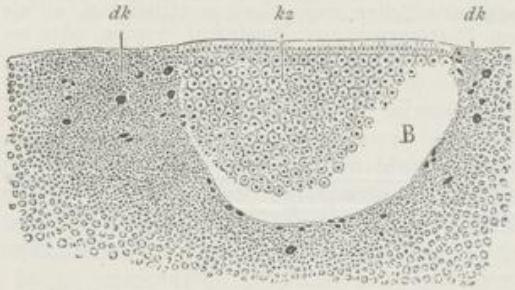


Fig. 41. **Medianschnitt durch eine Keimblase von Pristiurus.** Nach Rückert.
B Keimblasenhöhle, *dk* Dotterkerne, *kz* Keimzellen.

Auch bei den meroblastischen Eiern mit Keimscheibe läßt sich eine Art von Keimblasenstadium unterscheiden (Fig. 41). Denn bald treten zwischen der untersten Lage der Embryonalzellen und dem zentralen Dottersyncytium kleine, mit gelösten Albuminaten erfüllte Spalträume auf, fließen untereinander zusammen und bilden je nach der Tierart eine bald kleinere, bald größere Keimhöhle (*B*). Die Blastula hat hier das Eigentümliche, daß nur ein sehr kleiner Teil ihrer Wand, die Keimscheibe, aus Zellen besteht, während der übrige außerordentlich verdickte Teil der Blasenwand Nahrungsdotter ist. Jener ist der Decke, dieser dem Boden der Froschkeimblase zu vergleichen.

Ungeteilter

b) Die partielle, superfiziale Teilung.

Die zweite Unterart der partiellen Furchung wird im Stamm der Arthropoden häufig beobachtet; sie tritt namentlich bei Eiern auf, bei denen eine zentral gelegene Masse von Nahrungsdotter von einer Rindenschicht von Bildungsdotter eingeschlossen ist. Mannigfache Variationen sind hier möglich, so wie sich auch Übergänge zur äqualen und inäqualen Furchung finden. Wenn der Verlauf ein recht typischer ist, so liegt der Furchungskern, von einer Protoplasmahülle umgeben, in der Mitte des Eies im Nahrungsdotter; hier teilt er sich in zwei Tochterkerne, ohne daß eine Teilung der Eizelle auf dem Fuße folgt (Fig. 42). Die Tochterkerne teilen sich wieder in 4, diese in 8, 16, 32 Kerne und so weiter, während das Ei als Ganzes immer noch ungeteilt bleibt (Fig. 42 *A*). Später rücken die Kerne auseinander, wandern zum größten Teil allmählich an die Oberfläche empor und dringen in die protoplasmatische Rindenschicht ein, wo sie sich in gleichmäßigen Abständen voneinander anordnen. Erst von diesem Moment an beginnt die Rindenschicht in so viele Zellen zu zerfallen, als Kerne in ihr liegen, während der zentrale Dotter ungeteilt bleibt (Fig. 42 *B* u. *C*). Dieser ist daher plötzlich von einer aus kleinen Zellen gebildeten Blase oder einer Keimhaut eingeschlossen. Anstatt eines polständigen (telolecithalen) haben wir einen mittelständigen (centrolecithalen) Dotter. In diesem bleiben, wie bei den meroblastischen Eiern der Wirbeltiere, einzelne Dotterkerne, in Protoplasma eingehüllt (Merocyten), zurück.

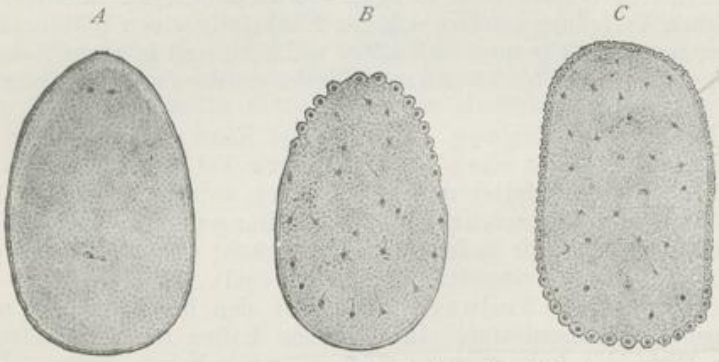


Fig. 42. **Superfiziale Furchung des Insekteneies (Pieris crataegi).** Nach Bobretzky.

A Teilung des Furchungskernes. *B* Heraufrücken der Kerne zur Bildung der Keimhaut (Blastoderm). *C* Bildung der Keimhaut.

Über die im zweiten und dritten Kapitel besprochenen Vorgänge, über die Reifung, Befruchtung und Teilung des Eies, fehlen bis jetzt alle Beobachtungen beim Menschen. Es kann uns dies nicht überraschen, da es vom Zusammentreffen vieler glücklicher Zufälle abhängen würde, in den Besitz eines derartigen Stadiums zu gelangen und es für mikroskopische Untersuchung gut zu konservieren. Nach den Kenntnissen aber, die wir an anderen Säugetieren gewonnen haben, kann es nicht zweifelhaft sein, daß normalerweise die Eier in der Ampulle des Eileiters, die eine Art Receptaculum seminis darstellt, befruchtet werden, daß sie während des Furchungsprozesses durch die Flimmerbewegung des Epithels der Schleimhaut in die Uterushöhle getrieben werden und sich dort festsetzen, wie es später (Kap. VIII, 2. Absatz) beschrieben werden wird.

Repetitorium zu Kapitel III.

1. Die nächste Folge der Befruchtung ist der Teilungs- oder Furchungsprozeß, durch welchen das Ei in eine in geometrischer Progression wachsende Zahl von Embryonalzellen zerlegt wird.

2. Die Zerlegung des Eiinhaltes in Teilstücke erfolgt bei den einzelnen Tierarten in einer verschiedenen Weise, was von der ursprünglichen Organisation der Eizelle, besonders von der Anordnung und Verteilung des Protoplasma und des Deutoplasma abhängt.

3. **Schema** der verschiedenen Arten der Eiteilung:

I. Totale Teilung. (Holoblastische Eier.) Die meist kleinen Eier enthalten eine geringe oder mäßige Menge von Reservestoffen und zerfallen vollständig in Tochterzellen.

Äquale Teilung. Sie findet sich bei Eiern mit geringem und gleichmäßig verteiltem Deutoplasma (isolecithal); durch den Teilungsprozeß entstehen im ganzen gleichgroße Teilstücke (Amphioxus, Säugetiere).

Inäquale Teilung. Sie tritt bei Eiern ein, bei denen das Deutoplasma reichlicher entwickelt und nach dem vegetativen Eipole zu konzentriert, der Furchungskern aber dem animalen, protoplasmareicheren Pole genähert ist. Meist vom dritten Teilungsakte an werden die Segmente von ungleicher Größe (Cyclostomen, Amphibien).

II. Partielle Teilung. (Meroblastische Eier.) Die oft sehr großen Eier enthalten beträchtliche Mengen von Deutoplasma. Infolge seiner ungleichen Verteilung sondert sich der Eiinhalt in einen Bildungsdotter, an dem sich der Teilungsprozeß allein vollzieht, und in einen Nahrungsdotter, der ungeteilt bleibt und zum Wachstum der Organe aufgebraucht wird.

Diskoidale Teilung. Sie tritt bei Eiern auf, die polar differenziert und dabei in einen am vegetativen Pol angesammelten (polständigen) Nahrungsdotter und in einen den animalen Pol einnehmenden Bildungsdotter gesondert sind. Der Teilungsprozeß bleibt allein auf den Bildungsdotter, die Keimscheibe, beschränkt und liefert eine zellige Scheibe (Selachier, Teleostier, Reptilien, Vögel).

Superfiziale Teilung. Sie findet sich bei Eiern mit mittelständigem Nahrungsdotter. In typischen Fällen teilt sich allein der in der Mitte des Eies gelegene Kern zu wiederholten Malen. Die so entstehenden, zahlreichen Tochterkerne rücken in die den zentralen Nahrungsdotter einhüllende Protoplasmarinde, die darauf in so viele Stücke zerfällt, als Kerne in ihr liegen. Es entsteht eine Keimhaut (viele Arthropoden).

4. Eier mit totaler Teilung werden als holoblastische, Eier mit partieller Teilung als meroblastische bezeichnet.

5. Die Richtung und Stellung der ersten Teilungsebenen ist eine streng gesetzmäßige, in der Organisation der Zelle begründete; sie wird durch folgende drei Momente bestimmt:

Erstes Moment. Die Teilungsebene halbiert stets rechtwinkelig die Achse des sich zur Teilung anschickenden Kerns, die Spindelachse.

Zweites Moment. Die Lage der Spindelachse während der Teilung steht in einem Abhängigkeitsverhältnis zur Form und Differenzierung des umhüllenden Protoplasma.

In einer Protoplasmakugel kann die Achse der zentral gelagerten Kernspindel in der Richtung eines jeden Radius liegen, in einem ovalen

Protoplasmakörper dagegen nur in dem längsten Durchmesser. In einer kreisrunden Scheibe liegt die Kernachse parallel zur Oberfläche in einem beliebigen Durchmesser des Kreises, in einer ovalen Scheibe dagegen nur wieder im längsten Durchmesser.

Drittes Moment. Bei inäqual sich furchenden Eiern, die wegen ihres ungleichmäßig verteilten und polständigen Dottermaterials geozentrisch sind und daher eine bestimmte Gleichgewichtslage einnehmen, müssen die beiden ersten Teilungsebenen vertikale und die dritte Teilungsebene eine horizontale, oberhalb des Äquators der Eizelle gelegene sein.

6. Während des Teilungsprozesses bildet sich zwischen den Embryonalzellen eine kleine, allmählich größer werdende Höhle (die Keimhöhle oder Furchungshöhle) aus.

7. Die aus dem Teilungsprozeß der Eier zunächst hervorgehenden Embryonalformen werden als Morula (Maulbeerkugel) und als Keimblase (Blastula) bezeichnet.

8. Die Morula geht der Blastula in der Entwicklung voraus, besteht daher aus weniger zahlreichen und größeren Embryonalzellen, die noch locker aneinander schließen, an der Oberfläche als kleine Höcker, wie die Körner einer Maulbeerfrucht, hervortreten und nach innen eine kleine Keim- oder Furchungshöhle umschließen.

9. Die Blastula enthält einen größeren, durch Ausdehnung der Keimhöhle der Morula entstandenen Hohlraum und setzt sich aus zahlreicheren, sehr klein gewordenen Embryonalzellen zusammen, die zu einer Epithelmembran mit glatter Oberfläche verbunden sind.

10. Entsprechend der von Anfang an verschiedenen Organisation der Eier, des dadurch bedingten verschiedenen Verlaufs des Teilungsprozesses (s. Schema), bietet auch das Stadium der Morula und Blastula bei den einzelnen Eiarten charakteristische Modifikationen dar.