

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.

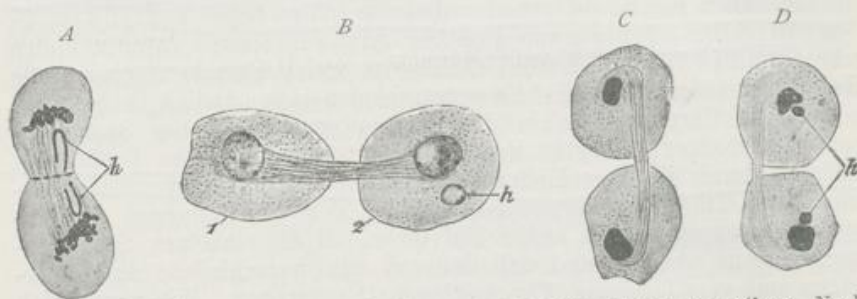


Fig. 21 A-D. Studien aus der Spermatogenese von *Gryllus domesticus*. Nach GUTHERZ. A Spermatogonie in Teilung mit Heterochromosomen (h). B Teilung einer Spermatocyte in 2 Prä-spermatiden 1 und 2; nur 2 hat das Heterochromosom (h) erhalten, das sich in ein eigenes Kernbläschen umgewandelt hat. C Teilung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

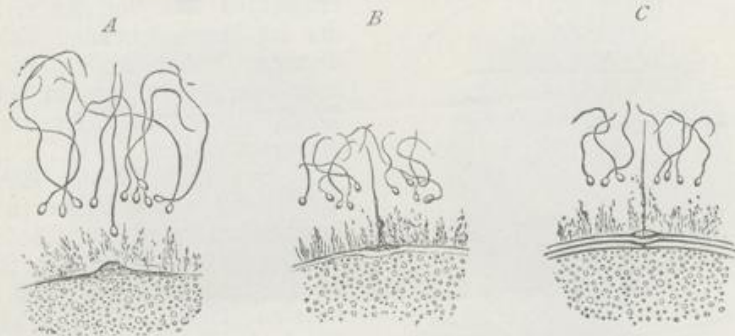


Fig. 22 A, B, C. Kleinere Abschnitte von Eiern von *Asterias glacialis*. Nach Fol.
Die Samenfäden sind bereits in die Schleimhülle, welche die Eier überzieht, eingedrungen. In A beginnt sich ein Empfängnishügel gegen den am weitesten vorgedrungenen Samenfaden zu erheben. In B sind Empfängnishügel und 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-

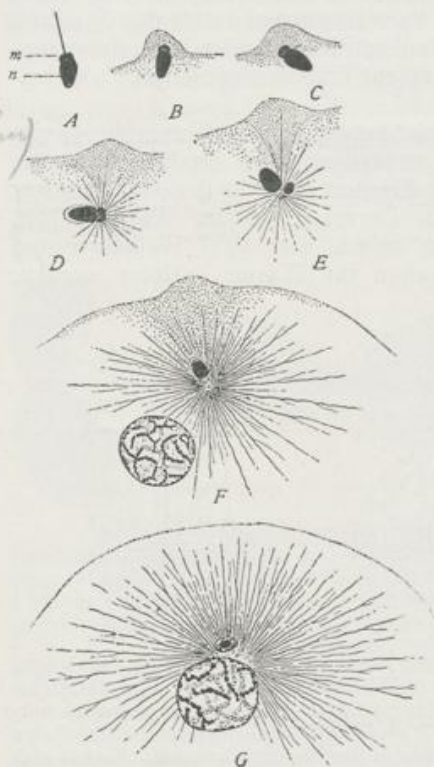


Fig. 23. Befruchtung eines Eies von *Strongylocentrotus lividus*. Nach Wilson. A—E Vergr. 1200, F, G Vergr. 600.

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
spermatozoen
(Spermatozoen)

und fällt, das Ei
mit ganzem gebildet
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-

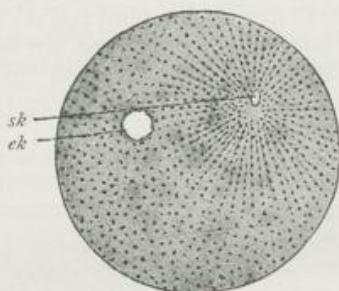


Fig. 24.

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.

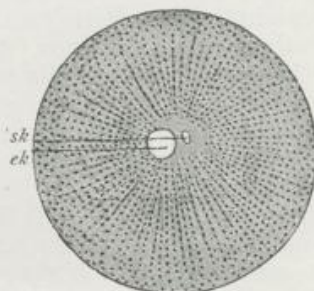


Fig. 25.

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

Der Samenkern (sk) und der Eikern (ek) sind nahe zusammengerückt 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