

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

**Lehrbuch der vergleichenden Embryologie der
Wirbelthiere**

Schenk, Samuel L.

Wien, 1874

Zweites Capitel

Zweites Capitel.

Die ersten Veränderungen des befruchteten Eies. Schwinden des Keimbläschens. — Furchungsprocess. — Furchung der Säugethiereier. Furchung der Vogeleier. Furchung der Amphibieneier. Rythmus der Furchung. Furchung am Fischeie. — Der Furchungsprocess als parthenogenetischer Vorgang beim unbefruchteten Ei beobachtet.

Die ersten Veränderungen des befruchteten Eies.

Schon kurze Zeit nachdem die Befruchtung des Eiches stattgefunden hat, oder mit anderen Worten nachdem die Samenfäden in's Ei eingedrungen waren, ist der Nachweis für dieses Eindringen zu liefern.

Nach der frühesten Mittheilung von Barry, Newport und Bischoff beobachtet man beim Säugethiereie in diesem Falle die einzelnen Samenfäden in der *Zona pellucida*; zum Theile sind dieselben innerhalb der *Zona pellucida* dem Dotter aufliegend zu finden, ja sogar bis ins Innere der Letzten reichend.

Welches Schicksal die Samenfäden im Eichen erwartet, lässt sich nach den bisherigen Erfahrungen nicht mit Sicherheit darlegen, doch soviel ist festgestellt, dass in späteren Entwicklungsperioden keine mikroskopisch nachweisbare Spur derselben zu finden ist.

Mit dem Nachweise der in's Ei gedungenen Spermatozoën fällt es auf, dass nun ein Gebilde, welches wir bei den Eichen aller Thierklassen vorfanden, das Keimbläschen, geschwunden ist. Das Fehlen des Keimbläschens wurde als erste Veränderung beschrieben, die man bisher nur am befruchteten Eichen kannte. Allein die neueren Untersuchungen lehren, dass das Keimbläschen auch an unbefruchteten und reifen Eiern schwindet. Man musste sich aber lange Zeit damit begnügen, nur ein Schwinden des Keimbläschens anzunehmen, ohne dass man sich über die Vorgänge Rechenschaft geben konnte, auf welche Weise denn das Keimbläschen aus dem Eie, respective aus dem Bildungsdotter entfernt wird.

Oellacher machte diessbezüglich am Forelleneie Studien, die zu folgenden Resultaten führten.

Kurze Zeit nach der Besamung oder auch an unbesamten Eiern beobachtete Oellacher auf dem Keime ein kleines schleimartiges Gebilde, welches den Keim bedeckt, und auf Durchschnitten

durch den letzteren einen von Porenkanälen durchzogenen Saum darstellt. — Auf der Oberfläche des Eichens zeigt sich in einem bestimmten sehr frühen Entwicklungsstadium ein kleines Loch, das zu einer grösseren Höhle innerhalb des Keimes führt. Um das kleine Loch sieht man rings herum einen Saum, welcher die Fortsetzung einer die Höhle auskleidenden Membran ist. In dieser Höhle befand sich ein kugeligter Körper mit faltiger Oberfläche. An Eichen von späteren Stadien sah Oellacher die Grube mehr eröffnet und den kugeligen Körper der Oberfläche des Eies näher gerückt, bis letzterer sich von dem convex gewordenen Keime abgehoben hat, und auf diese Weise aus dem Eie eliminirt wird. Die faltige Membran bleibt dann als eine den Keim bedeckende Schichte ausgebreitet. Die Untersuchungen an jüngeren Eiern, selbst an solchen die noch im Eierstocke waren, lehrten, dass der Körper, der eliminirt wurde, sammt der Membran auf dem Keime, das Keimbläschen darstelle.

Da nun an Eiern von Säugethieren, Vögeln, Reptilien ausserhalb des Keimes ähnliche Körper von früheren Autoren gefunden wurden (v. Baer, Purkinje, Coste, Van Beneden, Bischoff), so ist auch wahrscheinlich, dass bei diesen Eiern ein ähnlicher Vorgang im Eliminiren des Keimbläschens stattfindet. Welche Kräfte in einem Eichen beim Ausstossen des Keimbläschens wirksam sind, lässt sich wohl schwer anführen, doch ist es nicht unwahrscheinlich dass Bewegungen des Keimes die Ursache des Ausstossens des Keimbläschens sind.

Bald darauf nachdem das Keimbläschen geschwunden, manifestiren sich die Bewegungen im Keime in der Weise, dass das beobachtende Auge an dem Ei Vorgänge wahrnimmt, die nur den Eichen allein zukommen und keinen anderen Zellen in dem Maasse eigen sind. Dieser Vorgang besteht, wie Baer und Rusconi richtig behaupteten, in einer Zerklüftung des Zooplasmas, welche am Eie in einem bestimmten, näher zu besprechenden Rhythmus fortschreitet und wird mit dem Namen Furchungsprocess bezeichnet. Man beobachtet diesen Vorgang an den Eiern sämtlicher Thierclassen und nachdem das Ei in kleinere Theile getheilt worden, führt er zu einer Lagerung der Zellen in bestimmte Schichten, die das Keimlager (die Keimhaut *Blastoderma*) bilden, unter welchem sich gleichzeitig eine Höhle ausgebildet hat die von den Furchungsproducten umgeben ist. Eine anfängliche Zweitheilung des Eies und weiteres Fortschreiten derselben bis

zum Vorhandensein einer immensen Zahl von kleinen bildungsfähigen Elementen ist beim Furchungsprocesse zu beobachten. — Es erinnert uns dieser Vorgang gleichsam daran, dass wir aus einer soliden Felsmasse nur dann ein Haus aufbauen können, wenn wir erstere in kleine baufähige Stücke gespalten haben. Diese können wir dann geschichtet, um bestimmte Höhlen und Gänge passend anordnen.

Der Furchungsprocess ward bisher bei den meisten Wirbelthieren studirt, und wir wollen den Rhythmus desselben bei den Eichen der einzelnen Thierclassen durchnehmen.

Furchungsprocess.

Bei den Säugethieren verdanken wir den unermüdlichen Fotschungen von Coste und Bischoff die Kenntniss des Furchungsprocesses. Er geht innerhalb des Eileiters vor sich, und besteht darin, dass der ganze Dotter zunächst in zwei Abschnitte zerfällt. Diese werden abermals jeder in zwei Theile getheilt. Die Theilung setzt sich dann in den neuen Producten fort, so dass wir statt des feinkörnigen Dotters mehrere Stücke haben, die kugelförmig sind und die Furchungskugeln darstellen. An diesen beobachtet man einen Kern und ein körniges Protoplasma. Während des Furchungsprocesses ist die *Zona pellucida* erhalten, in ihr sieht man die Spermatozoën die ins Ei eingedrungen sind. Es sei hier bemerkt, dass Bischoff eine Beobachtung am Säugethierei dieses Stadiums beschreibt, welche bisher noch von keiner Seite Bestätigung fand. — Er beobachtete am befruchteten Eie eine Bewegung des Dotters innerhalb der *Zona pellucida* und will in einem Falle die Bewegung von feinen sich bewegenden Cilien, die er an der Oberfläche des Dotters sah, ableiten.

Von den Vogeleiern ist das Hühnerei in den frühesten Entwicklungsstadien am genauesten untersucht worden. Man sieht an den befruchteten, im Eileiter befindlichen Eiern auf dem runden Keime zuerst einen dunklen Streifen diametral ziehen, der sich tiefer einfurcht und bald von einem zweiten gekreuzt wird. Dadurch zerfällt der Keim anfangs in zwei und dann in vier Stücke. Diese werden dann jedes weiter getheilt, jedoch ist hier zu beachten, dass in der Mitte des befruchteten Keimes die Theilung der einzelnen Stücke des Eies rascher vorschreitet, als am Rande. Dem entsprechend sind in allen Furchungsstadien

in der Mitte des Keimes kleinere Furchungsproducte als am Rande zu finden. — Sowohl beim Säugethier als beim Hühnerei findet man die aus der Furchung resultirenden Eistücke um eine Höhle angeordnet, welche schon v. Baer als Furchungshöhle kannte und vom Hühnereie abbildete.

Von den Amphibien sind die Eier der Kröten und Frösche in diesen frühen Stadien am genauesten studiert.

Die Resultate, zu denen wir am Batrachierei gelangt, dienen als Wegweiser allen Forschern, um die frühesten Entwicklungsvorgänge an anderen Thieren studiren zu können. — Wiewol am frischen Eie die dunkle Pigmentirung so manche Schwierigkeiten in der Untersuchung bietet, liefert doch andererseits wieder die Grösse des Eies und die Klarheit, mit der der Furchungsprocess sich zeigt, hinreichend Erleichterung in der Beobachtung.

Kurze Zeit, nachdem das Ei von *Bufo* oder *rana* gelaicht wurde, zeigt es sich als runder kugelförmiger Körper, dessen obere Hälfte durch die Pigmentaufhäufung schwarz ist, die untere hingegen hell und nahezu pigmentfrei. Ohngefähr eine oder zwei Stunden nach der Befruchtung, ist am oberen Pole (der der Sonne zugewendeten Eihälfte) eine kleine Furche zu sehen, die nach der einen und der anderen Seite hin sich gleichmässig meridional fortsetzt, bis dieselbe die untere Hälfte des Eichens erreicht hat, ohne dass ein Entgegenkommen der beiden Furchen am unteren Pole stattgehabt hat.

Hierauf tritt am oberen Pole eine zweite Furche auf, welche die erste kreuzt. Ihre Arme setzen sich dann an beiden Hälften seitlich meridional bis über die Aequatorialzone des Eies hinaus fort, die sich am unteren Pole, gleich den beiden ersteren nicht vereinigen. Hierauf tritt zwischen den einzelnen Abschnitten des Eichens, welche durch die beschriebenen Furchen gebildet wurden, in der Aequatorialzone je eine kleine Furche auf, die sich mit einander vereinigen und zusammen die erste Aequatorialfurche bilden. Nun confluirenden die beiden ersten

Furchen am unteren Pole, womit das Ei in acht Stücke zerklüftet ist. Es treten hierauf in der beschriebenen Weise Meridionalfurchen auf, denen abermals eine Aequatorialfurche folgt, welche aber oberhalb der ersteren zu liegen kommt. — Dieser Process

Fig. 4.



Ein Ei von *rana esculenta*, an welchem die Furchung, namentlich die rythmischen Verschiedenheiten zwischen der oberen und unteren Eihälfte verfolgt wurden. (Nach Remak.)

wiederholt sich, bis die obere Hälfte des Eies so weit zerklüftet ist, dass man mit der Lupe äusserlich kleine pflastersteinähnliche Stücke sieht. Hierauf geht der Process auf die untere Eihälfte über, wobei die helle Partie der unteren Eihälfte immer kleiner wird. — Es ist hiebei zu beachten, dass der Furchungsprocess in der oberen Eihälfte rascher vorwärts schreitet, als dies an der unteren zu beobachten ist. Während wir in der oberen Hälfte schon zwei Aequatorialfurchen sehen, ist an der unteren Hälfte noch keine ähnliche zu beobachten und wenn an der oberen Hälfte die Furchung bis zu den Furchungskugeln vorgeschritten war, sind an der unteren Hälfte noch immer grössere Eistücke zu finden. Bald darauf entsteht in der oberen Hälfte eine Höhle, von Baer die Furchungshöhle genannt, die von Furchungskugeln umgeben ist. Die Höhle kann an gehärteten Eiern dieses Stadiums am leichtesten nachgewiesen werden.

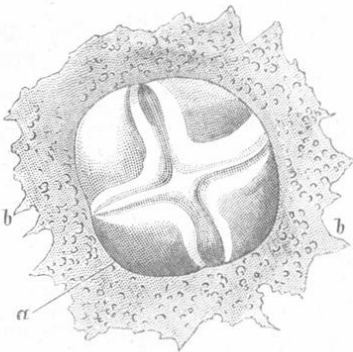
Der befruchtete Keim des Fischeies wurde von Rusconi, Vogt, Lereboullet, Reichert, Stricker, Kupfer und Oellacher studirt und beschrieben. Vogt behauptet von den Salmones, dass der Furchungsprocess in ähnlicher Weise vorschreitet wie bei den Eiern der übrigen Wirbelthiere. Dem widersprechen die Untersuchungen Stricker's über die Entwicklung der Bachforelle. Dieser Autor, gestützt auf die Angaben von Kölliker und besonders von Max Schultze, denen zufolge dem Furchungsprocesse Bewegungsphänomene zu Grunde liegen, konnte Contractionserscheinungen am Keime beobachten, die darin bestanden, dass der Keim vom Rande angefangen buckelförmige Fortsätze ausendet, die sich abschnüren sollen und Stücke des gefurchten Fischkeimes darstellen. Es würden in diesem Falle die Elemente des Fischkeimes durch einen, der Knospung ähnlichen Vorgang entstehen. — Demnach deutete dieser Autor die Zerklüftung des Dotters bei den Fischen ganz anders, als wir dies bei den übrigen Wirbelthieren kennen lernten. Zunächst fällt aber die Unregelmässigkeit im Furchungsprocesse auf, die zwar auch bei anderen Wirbelthieren zuweilen zu beobachten ist, doch aber nie in dem Grade auftritt, wie dies von Stricker für die Bachforelle beschrieben wurde. Die Untersuchungen von Oellacher belehrten uns, dass wol die Bewegungserscheinungen am Forellenkeime zu sehen sind, allein dies ist zu einer Zeit am befruchteten Keime zu sehen, die dem Furchungsprocesse vorangeht. Ferner wenn er Durchschnitte durch solche Buckel am Keime machte, sah

er dieselben nicht abgeschnürt, sondern mit breiter Basis dem Keime aufsitzend, während er an Furchungsstücken des Keimes stets Einkerbungen fand, die den regelmässig auftretenden Querschnitten der Furchen entsprechen. Weder an frischen noch an gehärteten derartigen Keimen konnte Oellacher eine vollständige Abschnürung eines solchen Buckels sehen.

Der Furchungsprocess, wie er am Forellenkeime einige Stunden nach der Befruchtung zu beobachten ist, ist nach den Schilderungen und naturgetreuen Zeichnungen Oellacher's folgender:

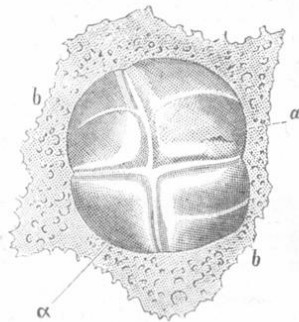
Man beobachtet zuerst eine Furche, die in der Mitte des nach aussen convexen Keimes gegen den Rand desselben nach beiden Seiten zieht. Diese wird durch eine zweite gekreuzt, hierauf sind aus dem Keime vier Stücke entstanden.

Fig. 5.



Befruchteter Forellenkeim von der Oberfläche gesehen. Die Keimscheibe *a*) ist durch zwei Furchen in vier quadratförmige Abschnitte zerlegt. Am Keime hängt die Dotterhaut. (Nach Oellacher).
a) Keimscheibe *b*) Dotterhaut.

Fig. 6.



Befruchteter Forellenkeim von oben gesehen vom zweiten Brütstage, mit den beginnenden Parallelfurchen.

Mit einer dieser Furchen treten Parallelfurchen auf, während die andere sich verlängert und tiefer eingreift, dabei aber derart verzerrt wird, dass sie nahezu schwache Einbiegungen nach der einen und anderen Seite zeigt. Die Furchung greift allmählig tiefer in den Keim ein. — Durch das Auftreten von Längsfurchen und das vermehrte Auftreten von Parallelfurchen schreitet die Zerklüftung des Keimes weiter, bis die einzelnen Stücke sich um eine Höhle, die später näher besprochen werden wird, gruppieren. Diese Höhle entspricht der Furchungshöhle der früher beschriebenen Eier. Die Zertheilung des Keimes beim Fischei hat die grösste Aehnlichkeit mit der des Vogeleies. Es geht

bei jenem wie bei diesem der Furchungsprocess in der Mitte des Keimes rascher vorwärts, wie am Rande desselben. Man kann mit Rücksicht auf den langsameren Theilungsprocess den Randtheil oder Basaltheil des Keimes mit der unteren Hälfte des Froscheies vergleichen, an welcher der Furchungsprocess ebenfalls langsamer vor sich geht.

Es ward lange Zeit hindurch allgemein der Furchungsprocess als nur dem befruchteten Keime zukommend betrachtet. Allein es wurden von Oellacher parthenogenetische Vorgänge am Hühnereie beobachtet, die sich den Beobachtungen von Bischoff, Vogt und Leukart anreihen lassen. — Sowohl am frischen Keime als auch an Durchschnitten des gehärteten Keimes vom Hühnereie sind rundliche zellige Elemente zu sehen, die als Theilungsproducte aus dem Keime hervorgegangen sind. Werden die unbefruchteten Eier künstlich bebrütet, so tritt eine Vermehrung der Zellen am Rande und eine dabei zunehmende Auflösung derselben in der Mitte des Keimes ein. Die Randzellen sehen den Furchungskugeln befruchteter Eier am Boden der Furchungshöhle sehr ähnlich. Der ganze Keim verfällt jedoch im weiteren Verlaufe der Bebrütung einer regressiven Metamorphose, einer vollständigen Verflüssigung anheim.

Wiewohl wir einige Verschiedenheiten zwischen dem Furchungsprocess befruchteter und unbefruchteter Eier zugeben, so ist doch im Allgemeinen auszusagen, dass das Hühnereie, gleichviel ob befruchtet oder unbefruchtet, sich während der intrametralen Periode furcht, und wir sehen uns genöthigt, mit Oellacher anzunehmen, dass der Furchungsprocess in der Organisation des Hühnereies begründet ist. Mit diesen Beobachtungen stimmen auch die Angaben Hensen's und Bischoff's am Kanincheneie und jene von Leukart am Froscheie überein.

Bei der Lehre des Furchungsprocesses an verschiedenen Wirbelthiereiern ist hingegen zu erwähnen, dass sich wohl ein wesentlicher Unterschied zwischen den Vorgängen am befruchteten und unbefruchteten Ei offenbart. Während wir bei dem letzteren beispielsweise bei fortgesetzter Bebrütung, wie oben erwähnt wurde, eine rückgängige Metamorphose, eine Verflüssigung des Keimes finden, zeigen die ersteren auffällige Vorgänge, deren Ursache noch zu eruiren bleibt. Es sammeln sich die Furchungselemente, nachdem sie ihren ursprünglichen Standort verlassen haben, an einer bestimmten Stelle im Eichen und schichten sich in einzelne

concentrische Lagen von Zellen, die das Grundmaterial für die Anlage der einzelnen Organe des Embryo liefern.

Die Art und Weise, wie die Zellen sich zu solchen Schichten anordnen, wird der Gegenstand unserer nächsten Besprechung werden. Bevor wir aber hiezu übergehen, wollen wir noch Einiges über den Furchungsprocess anführen.

Wenn wir ein gefurchtes Ei untersuchen, so sind wir, bei alleiniger Berücksichtigung des Furchungsprocesses, ohne die andern Merkmale der Wirbelthiereier zu beachten, nicht in der Lage, anzugeben, ob wir es mit dem Eichen eines Wirbel- oder wirbellosen Thieres zu thun haben, da der Furchungsprocess allen gemein ist.

Wir sehen die Zerklüftung der Eichen bei allen Thierarten, als den Vorläufer jedweden organischen Bildungsprocesses, der zum Aufbau des Thierleibes führt.

Drittes Capitel.

Geschichte der Keimblätterlehre. Lehre Pander's. v. Baer's Keimblättertheorie. Keimblätterlehre Reichert's, Umhüllungshaut. *Membrana intermedia (stratum intermedium)*. Remak's Keimblättertheorie. Nervenhornblatt. Motorisch-germinatives Blatt. Darmdrüsenblatt. Verwendung des Bildungsmaterials der geschichteten Keimanlage. His' Zweiblätterlehre. Oberes und unteres Keimblatt. Obere und untere Nebenplatte. Das Verhalten dieser Schichten des Keimes. His' Lehre, verglichen mit jener Remak's. Bildung der Keimblätter.

Die Keimblätterlehre.

Wir müssen es als unsere nächste Aufgabe erachten, hier von der Schilderung der weiteren Entwicklungsvorgänge des Eichens abzusehen, und einer der wichtigsten und fundamentalen Lehren der Embryologie uns zuwenden.

Es war bereits den älteren Embryologen durch die Epoche machenden Arbeiten C. Fr. Wolff's bekannt, dass bestimmte Organe nur in einer Lage von Zellen des Embryonalleibes ihre früheste Anlage finden, was Wolff besonders für das Darmsystem zur Geltung brachte, indem er dasselbe aus einer einfachen blätterigen Anlage sich entwickeln liess. Dies war der Ausgangspunkt für Pander, der Wolff's Lehren auch auf die andern Organe anzuwenden vermochte. Er kannte bald zwei Blätter, die er als Ausgangspunkt zum Entwurfe eines Entwicklungsplanes der Thiere be-