

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE.

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES.

N° 8.

Octobre.

1908.

- Sommaire:** 59. J. de KOWALSKI. Beiträge zur Kenntnis der Lumineszenz.
60. L. NATANSON. On the elliptic polarization of light transmitted through an absorbing naturally-active medium.
61. K. BIAŁASZEWICZ. Beiträge zur Kenntnis der Wachstumsvorgänge bei Amphibienembryonen.

Séance du lundi 12 Octobre 1908.

PRÉSIDENCE DE M. ED. JANCZEWSKI.

59. *Przyczynki do badań nad luminescencyą. — Beiträge zur Kenntnis der Lumineszenz.* Mémoire de M. J. de KOWALSKI, présenté par M. A. Witkowski m. t.

Vor ungefähr einem Jahre habe ich ¹⁾ gewisse Ansichten über die Entstehung der Lumineszenz-Erscheinungen ausgesprochen und auf Grund derselben war es mir möglich, alle Arten dieser Erscheinungen von einem gemeinsamen Standpunkte aus zu betrachten, sowie zu zeigen, daß die bekannten Tatsachen in keinem Widerspruch mit meinen Annahmen stehen. Die aufgestellte Arbeitshypothese sollte, wie ich es damals ausdrücklich hervorgehoben habe, keine abgeschlossene Theorie darstellen; dazu fehlen noch immer genügende experimentelle Daten und quantitative Bestimmungen. Der einzige Zweck derselben war, eine gewisse Systematisierung der Lumineszenz-Erscheinungen von einem gemeinsamen Gesichtspunkte aus durchzuführen, wie auch ein rationelles Vorgehen auf dem Gebiete der experimentellen Forschung zu ermöglichen.

So habe ich mich auch bei den im folgenden beschriebenen Untersuchungen von den dort erwähnten Hypothesen leiten lassen und glaube infolgedessen, daß eine genauere Präzisierung derselben, als es vielleicht bisher geschehen ist, von Interesse sein wird.

¹⁾ J. de Kowalski. *Études sur la Luminescence. Le Radium* 1908.

Andererseits erlauben die wertvollen strahlungstheoretischen Arbeiten von Planck, Einstein, Stark u. a. ein tieferes Eingehen auf das Wesen gewisser Luminiszenz-Erscheinungen, wie auch eine weitere Entwicklung meiner Arbeitshypothese. Dies sind die Gründe, welche mich bewegen, den experimentellen Untersuchungen einige einleitende theoretische Betrachtungen vorzuschicken.

I. Zur Theorie der Luminiszenz.

1) Den Strahlungsvorgang, bei dem die pro Zeiteinheit berechnete ausgestrahlte Energie nur von der absoluten Temperatur des strahlenden Körpers abhängig ist, bezeichnet man als reine Temperaturstrahlung. Im Gegensatz dazu bezeichnen wir mit E. Wiedemann als Luminiszenz denjenigen Vorgang, bei welchem, trotz der konstant bleibenden Temperatur des strahlenden Körpers, die Strahlung nicht fortdauernd unverändert bleibt. Die Luminiszenz-Erscheinungen sind sehr mannigfaltig und man teilt dieselben ein nach der Art und der Ursache der Entstehung. So bezeichnet man als Photo-Luminiszenz das selbständige Leuchten der Körper infolge einer von einer äußeren Quelle kommenden Belichtung. Unter Kathodo-Luminiszenz verstehen wir an gewissen Körpern wahrnehmbare Lichterscheinungen, wenn sie der Wirkung von Kathodenstrahlen ausgesetzt werden.

In demselben Sinne sprechen wir von Röntgenluminiszenz und β -Strahlen- oder Kanalstrahlen-Luminiszenz. Als Chemi-Luminiszenz bezeichnet man die durch chemische Vorgänge ausgelöste Luminiszenz, dagegen die Lichterscheinungen bei der Kristallisation oder beim Zerreiben der Körper nennt man Kristallo- und Tribo-Luminiszenz.

Im folgenden will ich meine Untersuchungen auf diejenigen Luminiszenz-Erscheinungen beschränken, welche ohne Zweifel unter dem Einfluß irgend einer äußeren Strahlung auf die luminiszierenden Körper entstehen; dabei kann die Strahlung sowohl eine Emissions-, wie auch eine Undulations-Strahlung sein. Diese Art von Erscheinungen bezeichne ich mit dem gemeinsamen Namen der Radio-Luminiszenz.

Sehr oft und speziell bei der Betrachtung der Photoluminiszenz-Erscheinungen wird von Phosphoreszenz und Fluoreszenz gesprochen. Über die Beziehungen der beiden Arten von Erscheinun-

gen zueinander ist vieles geschrieben und diskutiert worden, es ist also wichtig an dieser Stelle zu präzisieren, was wir unter diesen Bezeichnungen zu verstehen haben. In dieser Arbeit bezeichne ich als Fluoreszenz durchwegs die Leuchterscheinung, welche während der Wirkung der äußeren erregenden Energie-Quelle zu unserem Bewußtsein gelangt, als Phosphoreszenz dagegen das Nachleuchten vom Augenblicke an, wo die äußere erregende Energie-Quelle zu wirken aufgehört hat. In diesem Sinne werde ich von Photo-Fluoreszenz und Phosphoreszenz, Kathodo-Fluoreszenz und Phosphoreszenz u. s. w. sprechen.

2) Die bisherigen Deutungen der Photo-Luminiszenz wurden meistens auf Grund der Annahme entwickelt, daß das erregende Licht den Teilchen der luminiszierenden Körper Schwingungen mitteilt, welche ihrerseits selbständiges Leuchten hervorbringen. Diese Erklärung mußte aber mit der Tatsache rechnen, daß die Farbe der Luminiszenz im allgemeinen von der Farbe des erregenden Lichtes verschieden ist, und es wäre doch zu erwarten, daß am stärksten diejenigen Teilchen in Schwingungen versetzt werden, deren Eigenschwingung von gleicher Periode ist, wie die Schwingungs-Periode des erregenden Lichtes. Um diese Schwierigkeit zu umgehen, wurden verschiedene Hypothesen vorgeschlagen. Eine der wichtigsten ist die Hypothese von Voigt¹⁾. Dieser Forscher nimmt an, daß in einer photoluminiszierenden Substanz die Teilchen gleichzeitig und im dynamischen Gleichgewicht untereinander in mehreren Zuständen bestehen. Das auffallende Licht versetzt die in einem bestimmten Zustande befindlichen Teilchen in Schwingungen. Plötzlich gehen nun diese Teilchen in einen anderen Zustand mit größerer Schwingungsdauer über, und indem sie fortschwingen, wird Fluoreszenz erzeugt. Alle diese Theorien beruhen auf der Annahme, daß die Luminiszenz allein auf Kosten der absorbierten Lichtenergie entsteht. Diese Annahme führt aber im allgemeinen, wie es Einstein²⁾ in einer geistreichen Arbeit gezeigt hat, zum sogenannten Stokes'schen Gesetze. Andererseits wurde in der letzten Zeit durch die ausgezeichneten Untersuchungen von E. L. Nichols und Merritt³⁾ der Beweis geführt, daß für viele (sämtliche

1) W. Voigt. Arch. Néerl. 1901.

2) A. Einstein. Ann. der Phys. 17, S. 132.

3) Nichols und Merritt, Phys. Rev. Bd. 18, S. 403, Bd. 19, S. 18.

von ihnen untersuchte) fluoreszierende Substanzen das Stokes'sche Gesetz ungültig ist. Es ist also eine Theorie, welche dieses Gesetz zur Folgerung hat, als nicht befriedigend anzusehen. Da es mir von Wichtigkeit erscheint, über diesen Punkt volle Klarheit zu erlangen, so erlaube ich mir, an dieser Stelle den Gedankengang von Einstein in bezug auf diese Frage wiederzugeben.

Die theoretischen Untersuchungen von Planck¹⁾ und Einstein²⁾ führen uns zur Annahme einer diskontinuierlichen Verteilung der Energie der Strahlung im Raume, mit anderen Worten gesagt, ist die Lichtenergie nicht ins Unbegrenzte teilbar und besteht aus diskreten Elementarquanten, welche nur als Ganzes emittiert und absorbiert werden können. Einstein hat für eine monochromatische Strahlung von geringer Dichte, innerhalb des Gültigkeitsbereiches der Wien'schen Strahlungsformel, den Wert dieses elementaren Lichtquantums berechnet, und zwar ist

$$(1) \quad E_\nu = \frac{R}{N} \cdot \frac{h}{k} \nu = K \cdot \nu$$

In dieser Gleichung bezeichnen wir mit E_ν das besagte Energieelementarquantum, ν ist die Frequenz der monochromatischen Strahlung, R die absolute Gaskonstante, N die Anzahl der „wirklichen Moleküle“ in einem Grammäquivalent und k und h sind die bekannten Konstanten des Planck'schen Gesetzes für schwarze Strahlung, welche beiläufig den Wert³⁾

$$h = 6.548 \cdot 10^{-27} \quad k = 1.346 \cdot 10^{-16}$$

haben.

Wird jetzt Licht von einer gegebenen Frequenz ν durch Photolumineszenz in ein Licht von anderer Frequenz verwandelt, so wird das erzeugende Licht aus den Elementarquanten $K\nu$ bestehen und das erzeugte aus den Quanten $K\nu_1$, $K\nu_2$, $K\nu_3$, $K\nu_i$ u. s. w., wenn ν_1 , ν_2 , ν_3 , ν_i die Frequenzen des durch Lumineszenz emittierten Lichtes sind.

Da nach dem von Knoblauch gefundenen Gesetz die bei Photolumineszenz erzeugte Lichtmenge der erregenden proportional ist, so muß man annehmen, daß jedes einzelne erzeugende Energie-

¹⁾ M. Planck. Ann. d. Phys. Bd. 4, S. 561.

²⁾ A. Einstein. a. a. O. und Ann. de Phys. Bd. 20, S. 199.

³⁾ M. Planck. Vorlesungen über die Theorie der Wärmestrahlung. S. 156.

quantum von der Frequenz ν für sich allein Anlaß zur Entstehung eines Lichtquantums von der Frequenz ν_i gibt. Natürlich kann bei Absorption des erzeugenden Lichtquants auch eine Energie anderer Art entstehen. Hält man nun jetzt an der Annahme fest, daß die Photoluminiszenz allein auf Kosten der absorbierten Lichtmenge entsteht, so folgt aus dem Energieprinzip, und zwar unabhängig von den Zwischenprozessen, unter deren Vermittlung das Endresultat zustande kommt, daß

$$K\nu \geq K\nu_i \text{ oder} \\ \nu \geq \nu_i,$$

d. h. daß die Wellenlänge des erzeugten Lichtes stets größer sein muß als die des erzeugenden Lichtes, was eben das von Stokes aufgestellte Gesetz ist.

Einstein betont ausdrücklich, daß unter den gegebenen Bedingungen Abweichungen von diesem Gesetze nur in folgenden zwei Fällen denkbar sind:

1) Wenn die Dichte der erzeugenden Energiequanten so groß ist, daß ein Energiequantum des erzeugten Lichtes seine Energie von mehreren erzeugenden Energiequanten erhalten kann;

2) wenn das erregende Licht von einem Körper von so hoher Temperatur erzeugt wird, daß für die in Betracht kommende Wellenlänge das Wien'sche Gesetz nicht mehr gilt.

Wir wollen jetzt sehen, wie sich diese Betrachtungen von Einstein auf die erwähnten Versuche von Nichols und Merritt anwenden lassen. Die Resultate ihrer Untersuchung in bezug auf die Gültigkeit des Stokes'schen Gesetzes haben die beiden amerikanischen Gelehrten in folgender Tabelle zusammengestellt:

Substanz	Wellenlänge des Intensitätsmaximums im Fluoreszenzspektrum in μ	Größte Wellenlänge, welche noch Fluoreszenz erregt
Fluoreszein . . .	0·517	0·542
Eosin	0·580	0·589
Naphtalinrot . . .	0·594	0·632
Rhodamin	0·554	0·602
Chlorophyll . . .	0·717	0·720
Canary-Glas . . .	0·523	0·539
Chininsulfat . . .	0·437	0·420

Diese Tabelle zeigt ohne weiteres, daß wir das Gesetz von Stokes nicht mehr aufrechterhalten dürfen. Auch für die einzig fragliche Substanz, das Chininsulfat in Wasser, zeigt Nichols¹⁾, daß das Gesetz ungültig ist, denn eine Erregung durch monochromatisches Licht von der Wellenlänge 0.41μ läßt noch Fluoreszenz von der Wellenlänge 0.40μ wahrnehmen. Die Versuche von Nichols und Merritt wurden in den meisten Fällen mit einer Nernst'schen Lampe als Lichtquelle angestellt, in nur wenigen Fällen wurde dieselbe durch den elektrischen Lichtbogen oder eine Quecksilberbogenlampe ersetzt. Das Licht wurde unter Verlust an Intensität durch einen Monochromator zerlegt. Es wurde mehr auf die Konstanz des erzeugenden Lichtes als auf die Helligkeit desselben geachtet. Aus diesen letzten Bemerkungen folgt also, daß keiner von den beiden unter 1) und 2) genannten und von Einstein hervorgehobenen Fällen zur Erklärung der experimentellen Abweichungen vom Stokes'schen Gesetz herangezogen werden darf.

Um die Nichols'schen Versuche zu deuten, sind wir also gezwungen, entweder die Annahme zu machen, daß die Emission des Lichtes bei der Luminiszenz in energetischer Hinsicht sich ganz anders verhält als diejenige, für welche die Lichtquantenhypothese aufgestellt worden ist, oder die Hypothese aufzustellen, daß die Lichterzeugung bei der Luminiszenz nicht allein auf Kosten der absorbierten Energie erzeugt wird. Die erste Annahme erscheint mir wenig wahrscheinlich. Ich beabsichtige an einer anderen Stelle näher auf die Konsequenzen einzugehen, welche man aus dieser Annahme ziehen müßte. Die andere Hypothese habe ich in meinen vorerwähnten Arbeiten einer Theorie der Luminiszenz-Erscheinungen zugrunde gelegt. In ihr kommt, so viel ich glaube, ein wesentlich neues Moment zum Ausdruck, welches ich zur Deutung der Luminiszenz-Erscheinungen heranziehe.

3) In unserer Theorie stellen wir uns auf den Boden der Korpuskulartheorie der Materie, d. h. wir nehmen an, daß die Atome aus einer Anzahl von positiven und negativen Elementarquanten aufgebaut sind. Ein negatives Elementarquantum, welches an eine Masse, die $1.8 \cdot 10^3$ mal kleiner ist als die Masse des Wasserstoffatoms (E. Wiechert, J. J. Thomson, W. Kaufmann), gebunden ist, nennen wir ein Elektron.

¹⁾ Jahrb. der Rad. u. El. Bd. II. S. 168.

Wir nehmen nun an, daß in jedem luminiszierenden Körper Teilchen vorhanden sind, die ich elektronogene Systeme nenne. Ein elektronogenes System oder schlechtweg ein Elektronogen ist dadurch charakterisiert, daß wenigstens eines von den dem System angehörenden Elektronen sich nahe der Grenze des stabilen dynamischen Gleichgewichtes befindet. Eine verhältnismäßig kleine Vergrößerung seiner kinetischen Energie soll genügen, um dieses Grenz-Elektron aus dem Systeme hinauszustoßen.

Ob ein Elektronogen ein Atom, ein Teil eines Atoms ist, oder auch aus einer Anzahl von Atomen besteht, darüber brauchen wir keine besondere Annahme zu machen; es genügt, wenn wir annehmen, daß alle diejenigen Teilchen, welche das dynamische Gleichgewicht des genannten Grenz-Elektrons bedingen, dem elektronogenen System angehören. Es wird auf diese Weise im System dem Elektron eine bestimmte Eigenschwingungsfrequenz zukommen. Bezeichnen wir diese Frequenz mit ν_1 , so kann es nach der Lichtquantenhypothese Elementarlichtquanta von dem Betrage $\frac{R}{N} \cdot \frac{h}{k} \cdot \nu_1$ aussenden. Umgekehrt, absorbiert das Elektron einen Betrag von Energie, der kleiner als der genannte Wert ist, dann kann dieselbe nicht in strahlende Energie umwandelt werden, die kinetische Energie des Elektrons wächst und es wird explosionsartig das System verlassen. Unserer Hypothese entsprechend ist die kinetische Energie, mit der das Grenzelektron das System verläßt, im allgemeinen größer als die von ihm absorbierte Energie. Diese bewirkt die Auslösung des Vorganges, die lebendige Kraft des Elektrons entsteht aber zum größten Teil auf Kosten der inneren Energie des korpuskularen Systems.

Man könnte die Frage stellen, ob eine derartige Annahme wahrscheinlich erscheint. Ich glaube, daß seit der Entwicklung unserer Kenntnisse über die radioaktiven Eigenschaften der Materie es die einzig plausible Deutung der lichtelektrischen Phänomene ist. Zunächst finden wir in den radioaktiven Substanzen Beispiele korpuskularer Systeme, welche spontan auf Kosten ihrer inneren Energie Elektronen mit großer Geschwindigkeit in den umgebenden Raum aussenden. Die Versuche von Strutt¹⁾, Mc Lennan und Bur-

¹⁾ Strutt. *Nature* Feb. 19. 1903.

ton¹⁾, Cooke²⁾ und vor allem die sorgfältigen Untersuchungen von N. R. Campbell³⁾ haben erwiesen, daß die Radioaktivität als eine allgemeine Eigenschaft der Materie anzusehen ist. Wenn also in jedem Körper Teilchen vorhanden sind, welche Elektronen spontan aussenden, so ist es wahrscheinlich, daß auch Teilchen vorhanden sind, in denen Elektronen schon durch kleine auslösende Kräfte unstabil werden. Auch die lichtelektrischen Versuche von Elster u. Geitel, Lenard und anderen stehen in keinem Widerspruch mit dieser Annahme. So z. B. steht die Tatsache, daß die Qualität der lichtelektrischen sekundären Strahlung, d. h. die Geschwindigkeit der ausgesandten Elektronen unabhängig ist von der Intensität des erregenden Lichtes, in vollem Einklang mit der gemachten Annahme. Nach der Lichtquantenhypothese befreit ja jedes Lichtquantum für sich allein je ein Elektron, es wird also die Dichte der Strahlung einen Einfluß nur auf die Anzahl der befreiten Elektronen haben, aber nicht auf die Geschwindigkeit derselben.

Wie wir aus diesen Betrachtungen ersehen, müssen wir erwarten, daß die photoluminiszierenden Körper besonders lichtelektrisch sind. Schon frühere Versuche von Elster und Geitel, wie auch Versuche von Lenard und seinen Schülern bestätigen diese Behauptung. Wie ich es einer mündlichen Mitteilung des Hrn. Cand. Grotowski verdanke, welcher im Begriffe ist, in dieser Richtung eine ausführlichere Untersuchung in meinem Laboratorium durchzuführen, besteht bei einer gewissen Klasse von Körpern eine volle Parallelität zwischen dem lichtelektrischen Effekt und der Intensität der Lumineszenz.

Neben den Elektronogenen nehme ich an, daß ein luminiszierender Körper noch eine andere charakteristische Art von Teilchen besitzt. Es sind Teilchen, welche schwingungsfähige Elektronen besitzen, d. h. Elektronen, welche durch eine entsprechende Absorption von außen zugeführter Energie in Schwingungen versetzt werden. Dabei schwingen sie, ohne jedoch über die Grenze der Stabilität des dynamischen Gleichgewichtes der Korpuskeln im Teilchen hinauszukommen. Solche Teilchen nenne ich Lumino-

1) Mc Lennan und Burton, Nature Feb. 26. 1903.

2) Cooke, Nature Apr. 2. 1903.

3) N. R. Campbell, Jahrb. d. Rad. u. Elektronik Bd. 2, S. 434.

phore. Im allgemeinen können die Luminophore eines luminisierenden Körpers im chemischen Sinne verschieden von den Elektronogenen sein. Es kann aber das Luminophor ganz dieselbe chemische Zusammensetzung und Konstitution wie das Elektronogen haben; in den radioaktiven Körpern haben wir Beispiele, welche uns zeigen, daß neben einem Atom, welches spontan Elektronen aussendet, sich Atome desselben Elementes befinden, deren Korpuskeln untereinander im stabilen dynamischen Gleichgewichte sind. Wenn wir also von Atomen sprechen, so müssen wir beachten, daß wir den Ausdruck im Sinne eines gewissen Mittelwertes gebrauchen; die Vorstellung von der individuellen Verschiedenheit der Atome desselben Elementes scheint mir für die Erklärung des Entstehens gewisser Leuchterscheinungen von grundlegender Wichtigkeit zu sein.

4) Denken wir uns jetzt einen Körper, in welchem elektronogene und luminophore Systeme enthalten sind, und seien nun die Elektronogene durch irgend eine äußere Wirkung, z. B. durch Belichtung, Röntgenstrahlen u. s. w., so erregt, daß sie Elektronen aussenden. Dieselben verlassen die Teilchen mit einer kinetischen Energie, welche im ersten Augenblick viel größer sein wird, als der Betrag der vom Elektronogen absorbierten Energie. Gelangt ein fliegendes Elektron in das Wirkungsgebiet eines Luminophors, so wird das erstere mehr oder weniger, je nach seiner Geschwindigkeit, eine Ablenkung von seiner ursprünglichen Bahn erleiden. Jede solche Ablenkung ist mit einem Verlust von lebendiger Kraft verbunden. Wenigstens ein Teil der so abgegebenen Energie wird durch das Luminophor absorbiert, und seine innere Energie wächst. Ich nehme nun an, daß das Leuchten des Luminophors auf Kosten dieser absorbierten Energie zustande kommt.

Wie groß der Betrag der an das Luminophor abzugebenden Energie sein muß, um es zum Leuchten zu bringen, ist nach unseren heutigen Kenntnissen unmöglich zu sagen. J. J. Thomson nimmt an, daß ein gewisser Grenzwert der inneren Energie des Teilchens existiert, dessen Überschreiten das Leuchten auslöst. An oben genannter Stelle habe ich gezeigt, daß sich aus der J. J. Thomson'schen Hypothese weitgehende Konsequenzen für die Theorie der Luminiszenz-Erscheinungen ziehen lassen; Konsequenzen, welche in vollem Einklang mit der Erfahrung stehen. Ich will an

dieser Stelle nicht darauf zurückkommen und mich nur auf einen Punkt beschränken, wie wir vermöge unserer Theorie, allein mit der Annahme der Planck-Einstein'schen Lichtquantenhypothese, weitere experimentelle Tatsachen deuten können. Um einem Mißverständnis vorzubeugen, will ich hier noch ausdrücklich betonen, daß, meiner Ansicht nach, die Luminophore im Falle der Photolumineszenz auch direkt durch Absorption des Lichtes in Schwingungen versetzt werden können. Wenn dies aber geschieht, so sind, wie es Einstein gezeigt hat, die emittierten Wellenlängen stets größer als die absorbierten. Auch glaube ich, daß die Emission, welche einer derartigen direkten Erregung entspricht, im allgemeinen stark durch Autoabsorption der Substanz geschwächt wird. Es ist wohl möglich, daß diese Art von Erregung in gewissen Fällen eine Rolle spielt. Dagegen haben wir analog den β -Strahlen des Radiums zu erwarten, daß die explosionsartig aus dem Elektronogen herauskommenden Elektronen sehr große Geschwindigkeiten besitzen. Es erscheint also plausibel, daß auf Kosten der Geschwindigkeitsverluste dieser Elektronen nicht nur Lichtquanta von verhältnismäßig kurzer Wellenlänge emittiert werden können, sondern daß auf Kosten der Energie eines Elektrons viele Luminophore in Schwingungen versetzt werden.

Unsere Annahme gestattet auch eine genauere Präzisierung der Begriffe der Fluoreszenz und Phosphoreszenz. Verbleibt in der Wirkungssphäre eines Luminophors ein fliegendes Elektron nur sehr kurze Zeit, so haben wir es mit Fluoreszenz zu tun. Das Verbleiben in der Wirkungssphäre, wie auch die allmählichen Geschwindigkeitsverluste des Elektrons können bei geeigneter Beschaffenheit des umgebenden Mediums andauern, und so entsteht Phosphoreszenz. Die näheren Ausführungen in bezug auf diese Frage finden sich in der schon zitierten Arbeit, ich hoffe aber demnächst bei Anlaß gewisser experimenteller Untersuchungen noch einmal darauf zurückzukommen.

5) Wir wollen jetzt unsere Hypothese auf die Analyse der Vorgänge bei der Fluoreszenz einer Substanz mit einem einheitlichen Absorptionsbande anwenden. Belichten wir die Substanz mit monochromatischem Lichte von der Frequenz ν , die dem Absorptionsgebiete entspricht, so wird auf Kosten eines jeden Lichtquantums $\frac{R}{N} \cdot \frac{h}{K} \cdot \nu$, das von einem Elektronogen absorbiert wird, je ein

Elektron ausgestoßen. Auch werden die Luminophore, deren Eigenschwingungsfrequenz der Bedingung $\nu_e > \nu$ entspricht und deren schwingungsfähiges Elektron ein Lichtquantum absorbiert, aufleuchten. Zu gleicher Zeit pflanzen sich aber die freien Elektronen mit enormen Anfangsgeschwindigkeiten fort und geraten in die Wirkungssphäre des Luminophors. Die erste Wirkung, welche sie dort ausüben, wird eine gewisse Auflockerung des durch das Luminophor gebildeten Korpuskular-Systems sein. Dieses hat zur Folge, daß die Eigenschwingungsfrequenz des schwingungsfähigen Elektrons verändert wird, und zwar ist eine Verminderung der Eigenfrequenz zu erwarten. Bei dem gleichzeitig auftretenden Geschwindigkeitsverlust des freien Elektrons nimmt das Luminophor Energie auf, die wenigstens zum Teil als Lichtenergie wahrgenommen wird. Aus dieser Auffassung folgt zunächst, daß die im Körper enthaltenen Luminophore während der Fluoreszenz eine Eigenschwingung besitzen, welche einer längeren Wellenlänge entspricht als die Eigenschwingung vor Beginn des Vorganges. Daraus folgt in erster Linie, indem wir die schon erwähnte Autoabsorption auch berücksichtigen, die Regel: Das Fluoreszenzmaximum einer Substanz, deren Fluoreszenz durch monochromatisches Licht, welches einem einheitlichen Absorptionsbande angehört, erregt ist, entspricht einer größeren Wellenlänge als das Absorptionsmaximum desselben Absorptionsbandes.

Diese Regel, welche in unserer Theorie an Stelle des Stokeschen Gesetzes tritt, ist in überraschender Weise durch die schönen Versuche von Nichols und Merritt¹⁾ bestätigt worden. Die beiden amerikanischen Gelehrten haben für eine Reihe von Substanzen die Durchlässigkeitskurve derselben für Licht von verschiedener Wellenlänge und die Abhängigkeit der Intensität der Fluoreszenz in verschiedenen Spektralgebieten von der Farbe des erregenden Lichtes untersucht. Ein Blick auf die von Nichols und Merritt erhaltenen Resultate beweist, daß die Regel in allen von ihnen untersuchten Fällen erfüllt ist. Sie finden dabei, daß die Lage des Fluoreszenzmaximums von der Farbe des erregenden Lichtes beinahe unabhängig ist. Auch diese Tatsache kann direkt aus unserer Auffassung des Phänomens gefolgert werden. Eine weitere Folgerung

¹⁾ Nichols u. Merritt, Phys. Review Bd. 18, S. 403 u. Bd. 19, S. 18.

der von der Theorie geforderten Änderung der Luminophore ist das Eintreten einer Änderung der Absorption des Lichtes während der Fluoreszenz. Man müßte nämlich erwarten, daß die Fluoreszenz das Absorptionsmaximum im Sinne des Fluoreszenzmaximums verschiebt. Auch diese Folgerung ist durch zahlreiche Versuche bestätigt.

Endlich muß man erwarten, daß infolge der die Substanz durchquerenden Elektronen die elektrische Leitungsfähigkeit während der Fluoreszenz wachsen wird. Aus der Analogie mit diesbezüglichen Erscheinungen bei Radium-Bestrahlung von Körpern dürfen wir keine großen Änderungen erwarten, jedenfalls müßte aber speziell bei Körpern, welche größere Abweichungen von dem Stokes'schen Gesetze zeigen, sich eine solche Änderung nachweisen lassen. In der Tat fand schon Cunningham¹⁾ eine solche Änderung. Wir verdanken aber wieder Nichols und Merritt²⁾ die sorgfältigsten Versuche in dieser Richtung. Diese Versuche zeigten, daß eine Veränderung der Leitfähigkeit nur durch solche Strahlen hervorgebracht wurde, die in der Substanz Fluoreszenz zu erregen vermochten, und daß die Strahlen, welche die intensivste Fluoreszenz erregen, auch den Widerstand am stärksten vermindern.

Wir sehen daraus, daß eine Reihe von neueren Versuchen Resultate ergeben hat, welche als Folgerungen unserer Auffassung der Luminiszenz-Phänomene erscheinen. Die meisten Versuche, welche aber auf dem Gebiete der Luminiszenz-Erscheinungen ausgeführt worden sind, wurden nicht von dem hier gewählten Gesichtspunkte aus angestellt und können infolgedessen nicht zur Prüfung der Theorie herangezogen werden. Trotzdem glaube ich, daß schon die Möglichkeit der Deutung gewisser Erscheinungen, welche, so viel mir bekannt ist, theoretisch nie gedeutet worden sind, uns berechtigt, die Hypothese als eine nützliche Arbeitstheorie anzusehen.

II. Über die von Röntgenstrahlen hervorgebrachte Thermoluminiszenz³⁾.

Eine der interessanteren Luminiszenz-Erscheinungen ist die der Thermoluminiszenz. In der schon zitierten Arbeit habe ich kurz

1) Cunningham, Proc. Phil. Soc. Camb. Bd. 11, S. 431.

2) Nichols u. Merritt, Phys. Rev., Bd. 14, S. 386.

3) Die Beschaffung gewisser experimenteller Hilfsmittel zur Ausführung der

ausgeführt, wie sie auf Grund unserer Auffassung gedeutet werden kann. Es sind dies aber leider Erscheinungen, welche viel zu wenig experimentell studiert worden sind, als daß sie vorderhand systematisch geordnet und theoretisch verwertet werden könnten. Und doch lassen schon die bekannten Tatsachen vermuten, daß sich hier ein sehr aussichtsreiches Feld für die Forschung bietet.

Eine der Grunderscheinungen der Thermoluminiszenz ist es, daß nachdem der Körper durch längeres Verweilen bei hoher Temperatur die Fähigkeit des Aufleuchtens beim Erwärmen verloren hat, diese Fähigkeit wieder durch Bestrahlung des Körpers erlangt werden kann. So ist es längst bekannt, daß wir durch Einwirkung von ultraviolettem Licht die von Flußspath verlorene Eigenschaft der Thermoluminiszenz regenerieren können. Statt der ultravioletten Strahlen können wir dasselbe Resultat erhalten, wenn wir nach dem Vorgange von Kreutz¹⁾ den Körper einer elektrischen Entladung aussetzen oder nach dem Vorgange von Spies²⁾ Radium-Strahlen auf denselben einwirken lassen.

In der mir bekannten diesbezüglichen Literatur habe ich aber kein einziges Beispiel von Thermoluminiszenz gefunden, welche durch Röntgenstrahlen hervorgerufen wäre. Infolgedessen habe ich, bei Anlaß einer größeren Untersuchung über die Röntgenluminiszenz, welche in meinem Laboratorium von Hrn. Dr. phil. Walter Loewinthal ausgeführt worden ist, Versuche angestellt, ob nicht Röntgenstrahlen in gewissen Körpern unter geeigneten Bedingungen Thermoluminiszenz hervorrufen könnten.

Zunächst wurden bei gewöhnlicher Temperatur Kalzium-Wolframat-Präparate mit minimalen Zusätzen von anderen Substanzen³⁾ bei gewöhnlicher Temperatur den Röntgenstrahlen ausgesetzt. Alle Wolframate ergaben je nach den Zusätzen mehr oder weniger starke Luminiszenz. Unterbrach man nun die Wirkung der Röntgenstrahlen und erwärmte die Körper im Dunkeln, so konnte man

Untersuchung verdanke ich dem Elisabeth Thompson Fund in Boston und erlaube mir, dem Kuratorium desselben meinen Dank auszusprechen.

¹⁾ Kreutz, Bulletin Int. d. Akad. d. Wiss. Krakau 1895, S. 118.

²⁾ Spies, Berichte der deut. phys. Ges. Bd. 15. 101.

³⁾ Die Präparate sind von Hrn. W. Loewinthal präpariert und beschrieben worden; ich verweise auf seine Inaugural-Dissertation (Freiburg, Schweiz). Auch spreche ich Herrn Loewinthal für die mir bei den Versuchen geleistete Hilfe meinen Dank aus.

nicht die schwächste Thermo-Luminiszenz wahrnehmen. Versuche mit verschiedenen anderen Röntgenluminiszierenden Körpern schlugen auch fehl.

Nun versuchte ich die auf die Temperatur der flüssigen Luft abgekühlten Kalziumwolframate der Wirkung der Röntgenschen Strahlen auszusetzen und dann zu erwärmen. Die Untersuchung fand in folgender Weise statt. Mit gepulverten Körpern gefüllte Glasröhrchen wurden in das innere Rohr eines mit flüssiger Luft gefüllten Dewar'schen Gefäßes gestellt. Sie wurden dann eine bestimmte Zeit von der Röntgenröhre bestrahlt. Neben dem Dewar'schen Gefäß stand ein Becherglas mit absolutem Alkohol. Nach der Bestrahlung wurden die Körper im Dunkeln rasch aus der Röhre gehoben und in absoluten Alkohol getaucht, da der Alkohol die Eisbildung an dem kalten Röhrchen und damit die Verschleierung der Luminiszenz verhindert. Bei nachfolgendem Erwärmen zeigten folgende Körper unter diesen Umständen eine starke Thermoluminiszenz: reines Kalziumwolframat, Kalziumwolframate mit Mangan-, Silber-, Wismut- und Nickelzusatz, geschmolzenes Quarzglas, Flußspathe und Scheelit, eine schwache Luminiszenz zeigten die Baryum-, Strontium und Kalzium-Platinocyanüre. Natürliche Quarz-Kristalle, sogar gefärbte, zeigten kein auch noch so schwaches Aufleuchten. Die Kalziumwolframate mit Zusätzen wie auch das natürliche Scheelit zeigten bei dem Aufleuchten noch eine Eigentümlichkeit. Wurden nämlich die Körper aus der flüssigen Luft in absoluten Alkohol getaucht, so trat zuerst ein stärkeres Leuchten auf, dann ein gänzlich Erlöschen, dann ein neues Ansteigen der Thermoluminiszenz zu oft bedeutender Stärke und dann nach einiger Zeit ein Abklingen und gänzlich Erlöschen. Es fiel nun auf, daß diese interessante Erscheinung nur dann auftritt, wenn längere Zeit die Substanz Röntgenstrahlen ausgesetzt war. Die Härte der Strahlen war dabei nach der Walterskala gleich 7.

Nun wurde ein Präparat mit Nickelzusatz und eines mit Silberzusatz gleichzeitig bei -195°C den Röntgenstrahlen ausgesetzt und dann gleichzeitig in Alkohol getaucht. Das erstere luminisierte stärker und leuchtete nach dem erwähnten Abklingen früher auf als das Silberpräparat. Das letztere thermoluminiszierte aber in der ersten Phase länger. Es leuchtete erst wieder nach dem ersten Abklingen auf, als das Nickelpräparat bereits im Erlöschen war und klang dann mit bedeutend matterem Lichte als beim ersten Auf-

leuchten ab, zeigte aber noch minutenlang eine schwache Phosphoreszenz. Die Spektra der Erscheinungen waren kontinuierlich und hauptsächlich im Blauen liegend, aber für nähere Beobachtung zu schwach.

Die beschriebenen Verhältnisse wurden nun einer eingehenden Untersuchung unterworfen. In die Röhren mit den genannten Substanzen wurden Thermolemente eingesetzt und mittels längerer Leitungen mit Siemens'schen kalibrierten Milli-Ampermetern verbunden, welche außerhalb des Dunkelraumes, in welchem die Lumineszenz beobachtet worden ist, aufgestellt waren. Auch wurde der Galvanometer-Raum mit dem Dunkelzimmer durch einen Signalgeber verbunden. Die größte Vorsicht wurde auf die Konstanz der Röntgenbelichtung verwendet. Das Einsetzen von Ventilen erlaubte mittels eines Milli-Ampermeters die Intensität des die Röntgenröhre erregenden Hochspannungsstromes zu messen und die Benutzung einer sehr großen Bauer-Röhre gestattete auch, die Härte der Röntgenstrahlen sehr konstant zu halten. Es wurde nur bei Nacht mit völlig ausgeruhten Augen beobachtet und, um vergleichbare Resultate zu erhalten, erwies es sich als nützlich, nur das Stäbchen-Sehen zu benutzen. Dies wurde erreicht, indem die leuchtenden Substanzen durch eine Lupe beobachtet wurden. Auf diese Art und Weise wurde nun diejenige Temperatur beobachtet, welche dem Aufleuchten, Verlöschen, Wiederaufleuchten und schließlichen Verlöschen der Thermolumineszenz entsprach. Es sind dabei folgende Resultate erhalten worden:

1) Alle künstlich dargestellten Kalziumwolframate mit Zusatz von Silber, Wismut und Nickel, wie auch das natürliche Scheelit zeigen die Erscheinung des Aufleuchtens bei zwei verschiedenen Temperaturen. Schon ein Zusatz von 0.00005 eines fremden Metalls zum reinen Kalziumwolframat genügt, um die charakteristische Erscheinung zu erhalten.

2) Alle Präparate leuchten zum erstenmal auf, sobald man sie erwärmt; die Intensität des Leuchtens hängt aber nicht nur von der Art des Zusatzes, sondern auch zunächst von der Quantität desselben ab.

3) Dasselbe läßt sich auch von der Temperatur des Erlöschens des ersten und des zweiten Leuchtens sagen.

4) Die Temperatur des Wiederaufleuchtens ist dagegen in Kalziumwolframat mit gleichem Zusatz in engen Grenzen konstant.

So leuchten die Präparate mit Nickelzusatz bei einer Temperatur, die zwischen -137° und -132° C liegt, wieder auf. Für den Silber-Zusatz wurde eine Temperatur zwischen -117° und -112° gefunden, der Wismut-Zusatz ergab ein Wiederaufleuchten zwischen -108° und -98° , und das untersuchte Scheelit leuchtete bei -92° zum zweitenmal auf.

In unserer Auffassung lassen sich die Phänomene so deuten, daß das erste Aufleuchten den Luminophoren des reinen (besser gesagt, möglichst gereinigten) Kalziumwolframats zukommt, das folgende aber den Luminophoren der Zusätze.

60. *O eliptycznej polaryzacji światła, przepuszczonego przez ciało naturalnie skręcające i pochłaniające. — On the elliptic polarization of light transmitted through an absorbing naturally-active medium.* Mémoire de M. **LADISLAS NATANSON** m. t.

To account for the rotation of the plane of polarization by naturally-active substances, it was assumed by Fresnel that media of this class cannot, without change of type, propagate other than circularly polarized vibrations. A linearly polarized wave, travelling with uniform rotation of its plane of polarization, he conceived to be due to the superposition of two oppositely polarized circular vibrations, propagated with different velocities. However, in a medium whose refractive index has two different values for two opposite circular vibrations of given wave-length, the corresponding values of the coefficient of extinction will also be different; hence by passage through the medium one of the circular components of an originally linearly polarized wave will be reduced in intensity more than the other and the emergent vibration will be an elliptical one. Effects of this kind have been observed and investigated by Monsieur A. Cotton in the course of a remarkable, most elaborate research¹⁾. It seemed that valuable information might be gleaned from a fuller examination of these results than has hitherto

¹⁾ Recherches sur l'absorption et la dispersion de la lumière par les milieux doués du pouvoir rotatoire. *Annales de Chimie et de Physique* VII Série, tome VIII, page 347 et suiv. Paris 1896.

been made. Indeed, besides the treatment in Drude's well known *Optics*¹⁾, little work seems to have been done in connection with the theoretical study of these phenomena.

Our discussion must from its nature depend on a general Theory of Photogyric Media; the analysis below in its essential results will easily be recognized as a particular case of the Theory given long ago by M. J. Boussinesq²⁾ and translated by Drude into electromagnetic language. For the sake of clearness, however, we must sketch the matter from the beginning.

§ 1. Let e be the electric charge of an electron belonging to a definite class or category and let N represent the number of electrons of that class, per unit volume of the medium. Writing ξ , η , ζ for the components of the displacement l of the electron, reckoned from its position of equilibrium, we have for the components of the electric polarization:

$$P_x = \Sigma e \xi N \quad P_y = \Sigma e \eta N \quad P_z = \Sigma e \zeta N; \quad (1)$$

the summation is here extended to unit volume and has to include all classes of electrons present.

Let us write down the equations of motion of an electron vibrating in a naturally-active molecule. Making no assumptions regarding the ultimate structure of such a molecule, we simply suppose that the force imposed upon the electron from without is a linear function of the first spacial differential coefficients of the electric force E (E_x , E_y , E_z) as well as of that force itself. Confining ourselves to the case of isotropic media, we can easily show that the component in the direction of the axis x of that external force cannot involve other differential coefficients than $\partial E_x / \partial y$ and $\partial E_y / \partial z$ and that these must occur in the combination $\partial E_x / \partial y - \partial E_y / \partial z$ ³⁾. Thus the equations of motion of the electron are —

$$\ddot{\xi} + 2k\dot{\xi} + n_0^2\xi = \frac{e}{m} \left[E_x - h \left(\frac{\partial E_x}{\partial y} - \frac{\partial E_y}{\partial z} \right) \right] \quad (2a)$$

$$\ddot{\eta} + 2k\dot{\eta} + n_0^2\eta = \frac{e}{m} \left[E_y - h \left(\frac{\partial E_x}{\partial z} - \frac{\partial E_z}{\partial x} \right) \right] \quad (2b)$$

¹⁾ *Lehrbuch der Optik*, zweite Auflage, p. 404. Leipzig 1906.

²⁾ *Journal de Mathématiques pures et appliquées* II Série, tome XIII, page 313 et suiv. Paris 1868.

³⁾ Drude, *Lehrbuch der Optik*, p. 390—392.

where m represents the effective mass of the electron, n_0 the frequency of the free or natural vibration, k a constant coefficient connected with the intensity of the damping action which is known to take place on the electron and h a structural constant which may conveniently be taken as the measure of the intrinsic rotatory power of the molecule.

For the sake of simplicity, terms involving P_x , P_y and spacial differential coefficients of P_x and P_y and P_z have been omitted from the expression of the extraneous force acting on the electron. It is easy to see that no very great error in our results can arise from the neglect of these terms.

We assume as a solution of (2)

$$(3) \quad \xi = \xi_0 \varepsilon^{i n t}; \quad \eta = \eta_0 \varepsilon^{i n t}$$

n being the frequency of vibrations in the incident beam of light. Writing for brevity

$$(4) \quad \mathcal{L} = \sum \frac{e^2 N}{m} \cdot \frac{1}{n_0^2 - n^2 + 2kn t}$$

$$(5) \quad \mathcal{Q} = \sum \frac{e^2 N}{m} \cdot \frac{h}{n_0^2 - n^2 + 2kn t}$$

we obtain

$$(6a) \quad P_x = \mathcal{L} E_x - \mathcal{Q} \left(\frac{\partial E_z}{\partial y} - \frac{\partial E_y}{\partial z} \right)$$

$$(6b) \quad P_y = \mathcal{L} E_y - \mathcal{Q} \left(\frac{\partial E_x}{\partial z} - \frac{\partial E_z}{\partial x} \right).$$

It must not be forgotten that we have limited the discussion to the case of the forced vibration maintained by the continued operation of the impressed electric force and that we are ignoring altogether the natural vibration of the electron.

§ 2. The Maxwell-Lorentz fundamental electromagnetic equations are in our case, the conduction current being left out of account,

$$(I) \quad \text{curl } H = \frac{4\pi}{c} \left(\frac{\partial P}{\partial t} + \frac{1}{4\pi} \frac{\partial E}{\partial t} \right)$$

$$(II) \quad \text{curl } E = - \frac{1}{c} \frac{\partial H}{\partial t} + \frac{4\pi}{c^2} \frac{\partial^2 \Sigma h e l N}{\partial t^2};$$

H stands here for the magnetic vector at the point considered; and

c is a constant coefficient which by an appropriate choice of units can be taken to mean the velocity of propagation in vacuo of electromagnetic waves. The other symbols used have already been defined in § 1. above.

§ 3. To make further progress, let us suppose that

$$E_z = 0; \quad H_z = 0; \quad P_z = 0 \quad (1)$$

and that the remaining components

$$E_x, E_y, H_x, H_y, P_x \text{ and } P_y \quad (2)$$

all contain the factor

$$\varepsilon^{\iota n(t-bz)} \quad (3)$$

where b denotes a complex constant. We have a plane transverse wave, propagated in the direction of the axis of z . Equations (6), § 1., reduce to

$$P_x = \mathcal{L}E_x - \iota nb \mathcal{D}E_y \quad (4a)$$

$$P_y = \mathcal{L}E_y + \iota nb \mathcal{D}E_x \quad (4b)$$

Let us consider now a right-handed circularly polarized wave and a left-handed circularly polarized wave. Then we can write

$$P_y = \pm \iota P_x; \quad E_y = \pm \iota E_x \quad (5)$$

where we are to read $+$ or $-$ in the right-hand member according as we are dealing with the right-handed or the left-handed vibration. With this assumption it follows from (4) that

$$\frac{P_x}{E_x} = \frac{P_y}{E_y} = \mathcal{L} \pm nb \mathcal{D}. \quad (6)$$

With the help of (1), (2)—(3) and of (6) we deduce from equations (I), § 2:

$$+bcH_y = E_x \{1 + 4\pi(\mathcal{L} \pm nb \mathcal{D})\} \quad (7a)$$

$$-bcH_x = E_y \{1 + 4\pi(\mathcal{L} \pm nb \mathcal{D})\}. \quad (7b)$$

On the other hand, from equations (II) in Art. 2 we obtain, by means of our present assumptions (1) and (2)—(3):

$$- \iota nb c E_y = \iota n H_x + \frac{4\pi n^2}{c} (\mathcal{D}E_x - \iota nb \mathcal{L}E_y) \quad (8a)$$

$$+ \iota nb c E_x = \iota n H_y + \frac{4\pi n^2}{c} (\mathcal{D}E_y + \iota nb \mathcal{L}E_x) \quad (8b)$$

where

$$(9) \quad \mathcal{Q} = \sum \frac{e^2 N}{m} \cdot \frac{h^2}{n_0^2 - n^2 + 2kn\epsilon}$$

[cf. (4) and (5), § 1.]. Eliminating H_x and H_y between (7) and (8) we easily find

$$(10) \quad b^2 c^2 = 1 + 4\pi \mathcal{Q} \pm 8\pi n b \mathcal{Q} + 4\pi n^2 b^2 \mathcal{Q}.$$

§ 4. It will be convenient first to consider the solution of equation (10) in Art. 3 on the assumption that the term containing the quantity \mathcal{Q} can be neglected. Later on, we shall return to the discussion of the exact solution.

Let us assume that

$$(1) \quad bc = \nu - i\kappa;$$

from the expression (3), § 3, it appears¹⁾ that the quantity κ represents the «coefficient of extinction» of the substance and that ν may be called its «refractive index».

Writing

$$(2) \quad \mathcal{A} - i\mathcal{B} = 1 + 4\pi \mathcal{Q}$$

$$(3) \quad \mathcal{C} - i\mathcal{D} = \frac{8\pi n}{c} \mathcal{Q}$$

and substituting (1), (2) and (3) in (10), § 3, we obtain

$$(4) \quad \nu^2 - \kappa^2 \mp \mathcal{C}\nu \pm \mathcal{D}\kappa = \mathcal{A}$$

$$(5) \quad 2\nu\kappa \mp \mathcal{D}\nu \mp \mathcal{C}\kappa = \mathcal{B}.$$

We shall write ν_1 and κ_1 when dealing with the right-handed circularly polarized wave and ν_2 , κ_2 when dealing with the left-handed circularly polarized wave. These quantities satisfy two pairs of equations which can be written down from (4) and (5). Eliminating between them the quantities \mathcal{A} and \mathcal{B} we obtain two equations which after a little transformation take the form

$$(6) \quad \{(\nu_1 - \nu_2) - \mathcal{C}\}(\nu_1 + \nu_2) + \{\mathcal{D} - (\kappa_1 - \kappa_2)\}(\kappa_1 + \kappa_2) = 0$$

$$(7) \quad \{\mathcal{D} - (\kappa_1 - \kappa_2)\}(\nu_1 + \nu_2) - \{(\nu_1 - \nu_2) - \mathcal{C}\}(\kappa_1 + \kappa_2) = 0.$$

¹⁾ See *Bulletin Int. de l'Acad. d. Sc. de Cracovie*, Cl. d. Sc. Mat. et Nat. for 1907, page 318.

Now negative values of ν and of κ have no meaning and must be ignored; accordingly, from (6) and (7) we conclude that

$$\nu_1 - \nu_2 = \mathcal{C} \quad (8)$$

$$\kappa_1 - \kappa_2 = \mathcal{D} \quad (9)$$

Thus, as was to be expected, the differences $\nu_1 - \nu_2$ and $\kappa_1 - \kappa_2$ are independent of \mathcal{A} and \mathcal{B} .

Having regard to (5) in Art. 1., we may write (8) and (9) in the form

$$\nu_1 - \nu_2 = \frac{8\pi n}{c} \sum \frac{e^2 N}{m} \cdot \frac{h(n_0^2 - n^2)}{(n_0^2 - n^2)^2 + 4k^2 n^2} \quad (10)$$

$$\kappa_1 - \kappa_2 = \frac{8\pi n}{c} \sum \frac{e^2 N}{m} \cdot \frac{h \cdot 2kn}{(n_0^2 - n^2)^2 + 4k^2 n^2} \quad (11)$$

If, as in the paper alluded to, we consider the behaviour of a «mono-electronic» substance, supposed to contain only one class of movable electrons, our result can be expressed very simply; we have then

$$\nu_1 - \nu_2 = \frac{8\pi n}{c} \cdot \frac{e^2 N}{m} \cdot \frac{h(n_0^2 - n^2)}{(n_0^2 - n^2)^2 + 4k^2 n^2} \quad (12)$$

$$\kappa_1 - \kappa_2 = \frac{8\pi n}{c} \cdot \frac{e^2 N}{m} \cdot \frac{h \cdot 2kn}{(n_0^2 - n^2)^2 + 4k^2 n^2} \quad (13)$$

These lead to

$$\frac{\nu_1 - \nu_2}{\kappa_1 - \kappa_2} = \frac{n_0^2 - n^2}{2kn}, \quad (14)$$

a remarkable result in which the constant $e^2 N/m$, as well as the specific coefficient h has disappeared. Perhaps the most interesting point of view from which formula (14) may be regarded is to consider it as affording a means of calculating, at least in the case of certain substances, the magnitude of that important constant, the dissipation coefficient k which has hitherto eluded numerical evaluation.

§ 5. In deducing the foregoing results from equation (10) of Article 3 we have ignored the presence of one term, that involving the quantity \mathcal{L} . In order to avoid much complication, other effects, of the same order of magnitude as the term in \mathcal{L} , have been left out of account at a former stage; there is not much object there-

fore in pursuing calculation, on the basis of (10) § 3, up to a second approximation. For the sake of illustration, however, let us consider briefly the correction implied.

To calculate $\nu_1 - \nu_2$ and $\kappa_1 - \kappa_2$ from equation (10) § 3 as it stands, we can follow the same method as that used in the last Article. Writing—

$$(1) \quad \mathcal{E} - \mathcal{F} = \frac{4\pi n^2}{c^2} \mathcal{D}$$

we obtain in this way

$$(2) \quad \nu_1 - \nu_2 = \frac{\mathcal{C} - (\mathcal{E}\mathcal{C} + \mathcal{F}\mathcal{D})}{1 - 2\mathcal{E} + \mathcal{E}^2 + \mathcal{F}^2}$$

$$(3) \quad \kappa_1 - \kappa_2 = \frac{\mathcal{D} - (\mathcal{E}\mathcal{D} - \mathcal{F}\mathcal{C})}{1 - 2\mathcal{E} + \mathcal{E}^2 + \mathcal{F}^2}.$$

From (1), combining with (9), § 3, we derive

$$(4) \quad \mathcal{E} = \frac{4\pi n^2}{c^2} \sum \frac{e^2 N}{m} \cdot \frac{h^2 (n_0^2 - n^2)}{(n_0^2 - n^2)^2 + 4k^2 n^2}$$

$$(5) \quad \mathcal{F} = \frac{4\pi n^2}{c^2} \sum \frac{e^2 N}{m} \cdot \frac{h^2 \cdot 2kn}{(n_0^2 - n^2)^2 + 4k^2 n^2}.$$

By way of an example let us take the case, already examined in § 4, of a «mono-electronic» substance. In this case

$$(6) \quad \mathcal{E}\mathcal{C} + \mathcal{F}\mathcal{D} = \frac{32\pi^2 n^3}{c^3} \left(\frac{e^2 N}{m}\right)^2 \frac{h^3}{(n_0^2 - n^2)^2 + 4k^2 n^2}$$

and

$$(7) \quad \mathcal{E}\mathcal{D} - \mathcal{F}\mathcal{C} = 0.$$

We may therefore write in this case

$$(8) \quad \nu_1 - \nu_2 = \frac{8\pi n}{c} \cdot \frac{e^2 N}{m} \cdot \frac{h [n_0^2 - (1+j)n^2]}{[n_0^2 - (1+j)n^2]^2 + 4k^2 n^2}$$

$$(9) \quad \kappa_1 - \kappa_2 = \frac{8\pi n}{c} \cdot \frac{e^2 N}{m} \cdot \frac{h \cdot 2kn}{[n_0^2 - (1+j)n^2]^2 + 4k^2 n^2}$$

and

$$(10) \quad \frac{\nu_1 - \nu_2}{\kappa_1 - \kappa_2} = \frac{n_0^2 - (1+j)n^2}{2kn},$$

where

$$(11) \quad j = \frac{4\pi}{c^2} \cdot \frac{e^2 N}{m} h^2$$

is a small positive fraction. It thus appears that the neglected term may have an effect, in this case, in changing the apparent value of λ_0 , the wave-length corresponding to the free or natural vibration of the electron.

§ 6. In Art. 1 of a previous paper¹⁾ we have recapitulated the formulae applying to the case of the superposition of two opposite circular vibrations of unequal amplitudes, travelling with different velocities (c_1 and c_2) in the same direction, say in the direction of

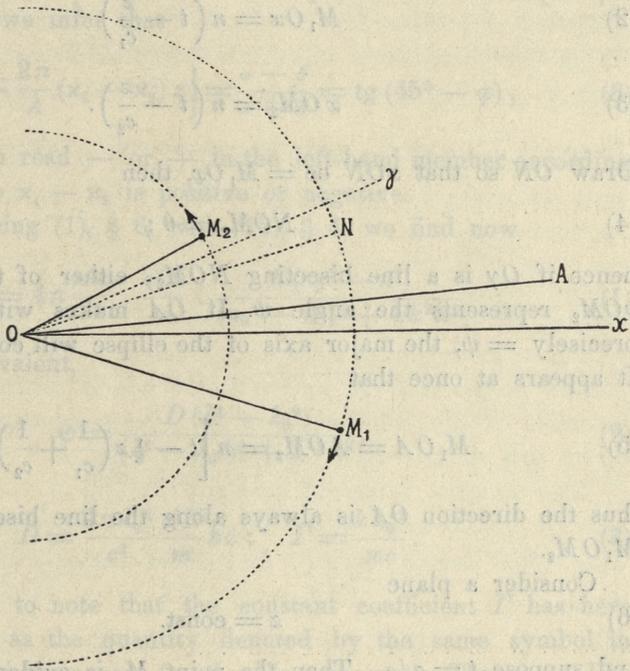


Fig. 1.

the axis of z . The angle ψ which the major axis of the resultant ellipse makes with the axis of x is, in previous notation,

$$\psi = \frac{1}{2} \theta = \frac{nz}{2c} (v_1 - v_2). \quad (1)$$

¹⁾ On the elliptic polarization of light transmitted through an absorbing gaseous medium, parallel to the lines of an extraneous magnetic field. *Bulletin Int. for March 1908*, page 129.

The axis of x we take here in the direction of the original linear vibration occurring in the plane $z=0$; moreover, in conformity with the notation employed above, we use suffix 1 when dealing with the right-handed circularly-polarized wave and suffix 2 when dealing with the left-handed circularly polarized wave.

A simple geometrical construction is easily obtained. In Fig. 1. let Ox be the axis of x and let OM_1 and OM_2 represent the displacements due to the two component circular vibrations. We have

$$(2) \quad M_1 Ox = n \left(t - \frac{z}{c_1} \right)$$

$$(3) \quad x OM_2 = n \left(t - \frac{z}{c_2} \right).$$

Draw ON so that xON be $= M_1 Ox$, then

$$(4) \quad NOM_2 = \theta ;$$

hence if $O\gamma$ is a line bisecting NOM_2 , either of the angles $NO\gamma$, γOM_2 represents the angle ψ . If OA makes with Ox an angle precisely $= \psi$, the major axis of the ellipse will coincide with OA . It appears at once that

$$(5) \quad M_1 OA = AOM_2 = n \left[t - \frac{1}{2} z \left(\frac{1}{c_1} + \frac{1}{c_2} \right) \right],$$

thus the direction OA is always along the line bisecting the angle $M_1 OM_2$.

Consider a plane

$$(6) \quad z = \text{const.}$$

and suppose $t = z/c_1$. Then the point M_1 is evidently on the axis Ox and the angle xOM_2 at the same time is $= \theta$. Hence the direction OA in the plane is along the line bisecting the angle xOM_2 at the time considered.

§ 7. Let α be the major semi-axis, ℓ the minor semi-axis of the ellipse; let us introduce a symbol φ defined by

$$(1) \quad \text{tg } \varphi = \frac{\ell}{\alpha}.$$

We know the angle φ admits of being measured in actual experiment; its value in several cases has been carefully recorded by

M. Cotton. We now require to know how from the value of φ the quantity $\alpha_1 - \alpha_2$, in the notation of §§ 4 and 5, can be evaluated. We have first

$$\frac{a_1}{a_2} = \exp. \left\{ -\frac{2\pi}{\lambda} (\alpha_1 - \alpha_2) z \right\} \quad (2)$$

a_1, a_2 being the amplitudes of the two opposite circular vibrations and λ the wave-length (in vacuo) to which n applies. Moreover, recalling formula (19) in Art. 1 of the paper «On the elliptic polarization...»¹⁾, we infer that

$$\exp. \left\{ \mp \frac{2\pi}{\lambda} (\alpha_1 - \alpha_2) z \right\} = \frac{\alpha - \beta}{\alpha + \beta} = \operatorname{tg} (45^\circ - \varphi), \quad (3)$$

where we are to read $-$ or $+$ in the left-hand member according as the difference $\alpha_1 - \alpha_2$ is positive or negative.

§ 8. Combining (1), § 6, with (12), § 4, we find now

$$\psi = 4\pi \frac{n^2 z}{c^2} \cdot \frac{e^2 N}{m} \cdot \frac{h(n_0^2 - n^2)}{(n_0^2 - n^2)^2 + 4k^2 n^2}, \quad (1)$$

or, what is equivalent,

$$\psi = \frac{D(\lambda^2 - \lambda_0^2)}{(\lambda^2 - \lambda_0^2)^2 + \Gamma^2 \lambda^2}, \quad (2)$$

where

$$D = \frac{4\pi \lambda_0^2 e^2 N}{c^2 m} h z; \quad \Gamma = \frac{k \lambda_0^2}{\pi c}. \quad (3)$$

It is interesting to note that the constant coefficient Γ has here the same value as the quantity denoted by the same symbol in § 8 of the previous paper *On the Electromagnetic Theory of Dispersion and Extinction*²⁾.

Again, from (3), § 7 and (13), § 4, it follows

$$\frac{\mp \log_{10} \operatorname{tg} (45^\circ - \varphi)}{\log_{10} \varepsilon} = \frac{2D\Gamma\lambda}{(\lambda^2 - \lambda_0^2)^2 + \Gamma^2 \lambda^2} \quad (4)$$

where we are to read $-$ or $+$ in the left-hand member according as the constant h (or D) is positive or negative.

¹⁾ *Bulletin Int.* for March 1908, page 132.

²⁾ *Bulletin Int.* for Avril 1907, page 323; cf. *ibidem* pp. 324—325.

Finally, from (1) § 6, (3) § 7 and (14) § 4, we derive

$$(5) \quad k = - \frac{|n_0^2 - n^2|}{4n|\psi|} \cdot \frac{\log_{10} \operatorname{tg}(45^\circ - \varphi)}{\log_{10} \varepsilon}$$

where, in order to avoid double signs, the absolute values of $n_0^2 - n^2$ and of ψ are to be taken.

§ 9. Equation (2) of the preceding Article shows that the curve

$$(1) \quad \psi = \psi(\lambda)$$

intersects the axis of λ at the point $\lambda = \lambda_0$ and that it exhibits two maxima values of $|\psi|$ which occur when

$$(2) \quad \lambda^2 = \lambda_0^2 \mp I\lambda_0.$$

Hence if λ_{m1} and λ_{m2} are the corresponding wave-lengths,

$$(3) \quad \frac{1}{2}(\lambda_{m2}^2 + \lambda_{m1}^2) = \lambda_0^2$$

$$(4) \quad \frac{1}{2}(\lambda_{m2}^2 - \lambda_{m1}^2) = I\lambda_0.$$

Thus, assuming merely that the march of the curve $\psi = \psi(\lambda)$ is known, we can ascertain the value of I and of k , without any reference to the magnitude of φ . This, it will be seen, is an important proposition. To arrive at the nearest estimate that can yet be made of the constant k , it will be most convenient to make direct use of the result just proved.

The maxima values of $|\psi|$ are

$$(5) \quad \psi_{m1} = \frac{D}{I(2\lambda_0 - I)}; \quad \psi_{m2} = \frac{D}{I(2\lambda_0 + I)}.$$

Thus

$$(6) \quad \psi_{m1} : \psi_{m2} = (\lambda_0 + \frac{1}{2}I) : (\lambda_0 - \frac{1}{2}I).$$

The diagram on page 777 (Fig. 2) shows under *aaa* the general form of the curve $\psi = \psi(\lambda)$ for a positive value of the constant D .

§ 10. The curve $\varphi = \varphi(\lambda)$ is quite different. The angle φ reaches a maximum for

$$(1) \quad \lambda = \lambda^* = \lambda_0 \sqrt{\frac{1}{3}[1 - 2\beta + 2\sqrt{1 - \beta + \beta^2}]}$$

[see equation (4), § 8.] where $\beta = I^2/4\lambda_0^2$. If we suppose β small (as will generally be the case) we can write, to a first approximation,

$$(2) \quad \lambda^* = \lambda_0 \sqrt{1 - \beta}.$$

On both sides of wave-length $\lambda = \lambda^*$ the angle φ rapidly dimin-

ishes and the curve approaches asymptotically to the axis of λ as the distance from the point $\lambda = \lambda^*$ increases.

The maximum value φ^* can be found from the following (approximate) equation

$$\frac{-\log_{10} \operatorname{tg}(45^\circ - \varphi^*)}{\log_{10} \varepsilon} = \frac{2|D|}{T\lambda_0} \quad (3)$$

§ 11. We now proceed to examine to what extent the foregoing results are corroborated by experimental evidence. It will be convenient first to consider the variation of the rotation ψ with the wave-length; in this discussion the further question of the ellipticity of the light transmitted through the substance will not, at first, be involved.

A. In the case of a 10% solution of what he calls «double tartarate of chromium and potassium», M. Cotton gives, on page 407 of the paper alluded to, the rotations ψ , these observations covering a range which extends from wave-length $4,75 \cdot 10^{-5}$ cm to $6,57 \cdot 10^{-5}$ cm. From the graphical representation, given *l. c.* on page 408, we infer that

$$\lambda_{m_1} = 5,13 \cdot 10^{-5} \text{ cm}; \quad \lambda_{m_2} = 6,09 \cdot 10^{-5} \text{ cm} \quad (1)$$

and from (3) in § 9. we obtain by use of (1)

$$\lambda_0 = 5,63 \cdot 10^{-5} \text{ cm.} \quad (2)$$

The wave-length corresponding to $\psi=0$ on the curve is $5,65 \cdot 10^{-5}$ cm or nearly so; with this the result just obtained agrees fairly well.

Applying equation (4) of Art. 9. we find

$$T = 0,956 \cdot 10^{-5} \text{ cm} \quad (3)$$

whence

$$k = 2,84 \cdot 10^{14} \text{ sec}^{-1}. \quad (4)$$

The quantity $1/2k$ may be called «the time of relaxation» of the vibration. Its magnitude in the case considered seems thus to be about $2 \cdot 10^{-15}$ sec; that, it may be observed, is the order of magnitude of the period of the natural vibration.

From (6), § 9., we obtain

$$\psi_{m_1} : \psi_{m_2} = 1,18 : 1 \quad (5)$$

λ_0 and T having the values assigned to them in (2) and (3). This result may appear to conflict with M. Cotton's diagram on page

408 *l. c.* where the values of ψ_{m_1} and ψ_{m_2} are assumed to be equal. At first sight, the discrepancy seems perplexing; on closer examination, however, it must be admitted that the data actually observed would fit equally well with a form of curve departing from that adopted by M. Cotton and which might indeed be made to satisfy condition (5).

Let us now examine to what extent the observed variation of the rotation ψ can be represented by formula (2) of Article 8. In the following table the wave-lengths (in 10^{-5} cm) are given in the first column, the observed rotations in the second column, in the third the corresponding values of the constant D computed from equation (2) in Art. 8., T having the value assigned to it in (3) above.

λ	$ \psi $	D
5,22	2° 50'	4,97 · 10 ⁻¹¹ cm ²
5,40	2° 10' ¹⁾	4,92
5,81	1° 46'	5,27
5,89	2° 30'	5,94

Assuming

$$(6) \quad D = 5,05 \cdot 10^{-11} \text{ cm}^2$$

equation (2) in Art. 8 gives the following results:

λ	$ \psi $	
	calculated from (2) § 8	observed by M. Cotton
4,75	2° 32'	1° 52'
5,00	2° 51'	2° 39' *
5,22	2° 53'	2° 50'
5,40	2° 13'	2° 10' **
5,62	0° 07'	0° 21'
5,81	1° 42'	1° 46'
5,89	2° 08'	2° 30'
6,00	2° 26'	2° 48' *
6,57	1° 56'	1° 26'

¹⁾ In M. Cotton's table for $\lambda = 5,62$ we have the rotation 1° 21'; but this is no doubt a misprint and should probably be 0° 21'. Since $\lambda = 5,62$, however, is in the immediate vicinity of $\lambda = \lambda_0$, the corresponding value of ψ is open to considerable uncertainty. For this reason another value, that corresponding to $\lambda = 5,40$, was read from the curve.

The values marked * are read from M. Cotton's curve. If the calculated values of ψ are plotted against those of λ as rectangular

$$\psi = \psi(\lambda)$$

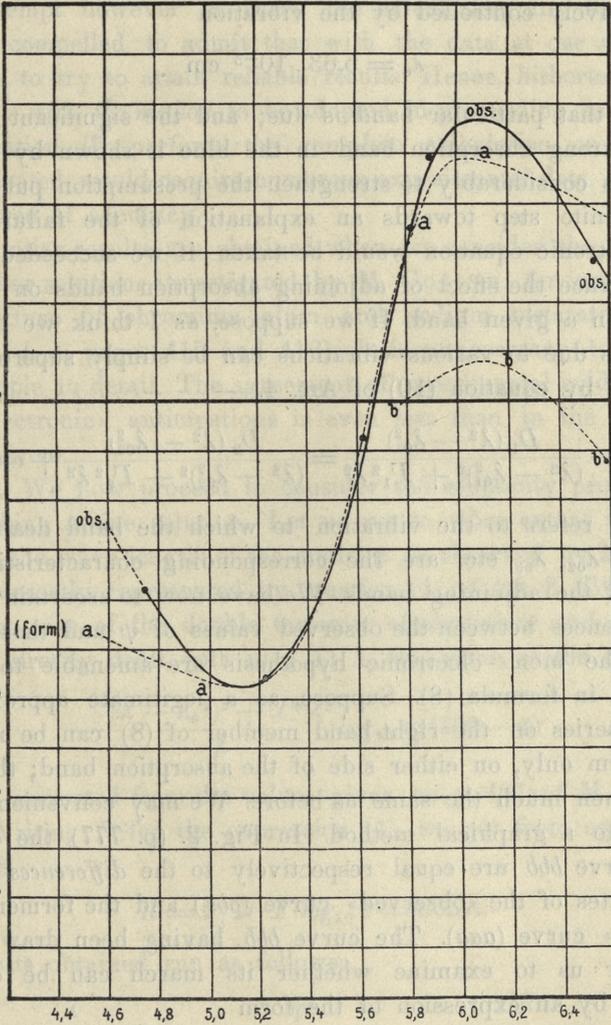


Fig. 2.

coordinates, as in the accompanying diagram (Fig. 2), the curve so obtained will be seen to agree well with experiment within the limits λ_{m1} and λ_{m2} ; on the contrary, descending the curves to the

right of λ_{m_2} , or to the left of λ_{m_1} , we are at once confronted with the fact that the observed values depart widely from the theoretical curve. The natural conclusion is that for wave-lengths less than λ_{m_1} and greater than λ_{m_2} the rotation ψ in the yellow band ceases to be exclusively controlled by the vibration

$$(7) \quad \lambda_0 = 5,63 \cdot 10^{-5} \text{ cm}$$

to which that particular band is due; and the significant fact that another strong absorption band in the blue is shown by the solution tends considerably to strengthen the presumption put forward.

A definite step towards an explanation of the failure of the mono-electronic equation would be taken if we succeeded numerically to trace the effect of adjoining absorption bands on the rotation within a given band. If we suppose, as I think we may, that the effects due to various vibrations can be simply superposed, we can write by equation (10) of Art. 4. —

$$(8) \quad \psi = \frac{D_1 (\lambda^2 - \lambda_{01}^2)}{(\lambda^2 - \lambda_{01}^2)^2 + I_1^2 \lambda^2} = \frac{D_2 (\lambda^2 - \lambda_{02}^2)}{(\lambda^2 - \lambda_{02}^2)^2 + I_2^2 \lambda^2} + \text{etc.}$$

where λ_{01} refers to the vibration to which the band dealt with is due and λ_{02} , λ_{03} etc. are the corresponding characteristic wave-lengths of the adjoining bands. We have now to ascertain whether the differences between the observed values of ψ and those calculated on the mono-electronic hypothesis are amenable to the law embodied in formula (8). Suppose, as a legitimate approximation, that the series on the right-hand member of (8) can be restricted to *one* term only, on either side of the absorption band; the procedure is then much the same as before. We may conveniently have recourse to a graphical method. In Fig. 2. (p. 777) the ordinates of the curve *bbb* are equal respectively to the *differences* between the ordinates of the «observed» curve (*obs.*) and the former «mono-electronic» curve (*aaa*). The curve *bbb* having been drawn, it remains for us to examine whether its march can be correctly indicated by an expression of the form

$$(9) \quad \frac{D_i (\lambda^2 - \lambda_{0i}^2)}{(\lambda^2 - \lambda_{0i}^2)^2 + I_i^2 \lambda^2}$$

To take an example: in the case of M. Cotton's solution with which we have dealt in the present Article, an inspection of the

curve *bbb* constructed on the red side of the band shows at once that, in this case,

$$\lambda_{02} = 6,36 \cdot 10^{-5} \text{ cm.} \quad (10)$$

If we attempt however to carry the calculation any further, we are soon compelled to admit that with the data at our disposal it is useless to try to attain reliable results. Hence, hitherto we have dealt only with *the method* to be adopted in proceeding to a second approximation. To perform the complete calculation on the lines here indicated would require numerous experimental data, of a very high degree of accuracy.

B. Similar results are obtained when we consider the behaviour of the other solutions investigated by M. Cotton; for instance that of a mixture of chromium alum and sodium tartarate solution (Cotton, *l. c.*, pages 415 and 416). It is unnecessary to consider this example in detail. The agreement of experimental evidence with «mono-electronic» anticipations is even less than in the case considered above.

§ 12. We now proceed to consider the ellipticity produced by an absorbing active solution. Let us see to what extent the variation with the wave-length of the angle φ as observed by M. Cotton can be correctly represented by equation (4) of Art. 8. To ascertain this in the case of the double tartarate of chromium and potassium solution, already dealt with in § 11 A, the value of the expression

$$-\frac{(\lambda - \lambda_0^2)^2 + I^2 \lambda^2}{\lambda} \log_{10} \text{tg}(45^\circ - \varphi) \quad (1)$$

has been computed from the values given on p. 407 of M. Cotton's paper. Writing R for the expression (1) we get from equation (4) in Art. 8.

$$R = 2 |D| I \log_{10} \varepsilon = \text{Const.} \quad (2)$$

The results obtained run as follows:

λ	φ	R
$5,22 \cdot 10^{-5} \text{ cm}$	$1^\circ 25'$	$1,84 \cdot 10^{-16} \text{ cm}^3$
5,40	$2^\circ 33' *$	2,38
5,81	$4^\circ 54'$	4,50
5,89	$3^\circ 40'$	3,85

* Read from the curve.

It is of interest to compare these figures with the value of R which is obtained by making direct use of the results of Art. 11. Substituting (3) and (6), § 11., in (2) above, we find

$$(3) \quad R = 4,20 \cdot 10^{-16} \text{ cm}^3.$$

The accuracy with which equation (4) of Art. 8. represents the variation of ellipticity with wave-length can be seen from the following table; in order to calculate the values given in the second column, the following estimate of the constant R has been adopted:

$$(4) \quad R = 3,85 \cdot 10^{-16} \text{ cm}^3$$

λ	φ	
	calculated from (4) § 8	observed by M. Cotton
$5,00 \cdot 10^{-5} \text{ cm}$	$1^{\circ} 52'$	$0^{\circ} 18' *$
5,22	$2^{\circ} 57'$	$1^{\circ} 25'$
5,40	$4^{\circ} 07'$	$2^{\circ} 33' *$
5,62	$4^{\circ} 55'$	$4^{\circ} 46' ^1)$
5,81	$4^{\circ} 11'$	$4^{\circ} 54'$
5,89	$3^{\circ} 40'$	$3^{\circ} 40'$
6,00	$2^{\circ} 57'$	$2^{\circ} 45' *$

From the table as well as from the appended graphical representation (Fig. 3) it appears that the agreement is anything but satisfactory. This negative result might indeed have been anticipated. In equation (4) § 8 the constant quantity D may be positive or negative but in a given absorption band it is either one or the other. Hence equation (4) § 8 precludes the possibility of the curve $\varphi = \varphi(\lambda)$ intersecting the axis $\varphi = 0$; yet this intersection is a not uncommon occurrence in M. Cotton's experiments.

§ 13. The formula (5) of § 8 above allows an estimate of the magnitude of the constant k being made from any pair of conjugate values of ψ and φ . Let us endeavour to get in this way some idea of the magnitude of the constant k in our equations. It will be perceived at once that this method and that explained and used, with the same object in view, in §§ 9 and 11, are independent of one another.

A. The following table shows the results obtained from equa-

¹⁾ A misprint in M. Cotton's table is here corrected. The values marked * are read from M. Cotton's curve.

tion (5) in Art. 8., in the case already dealt with in § 11 A. In the first column the wave-lengths λ are given in terms of the

$$\varphi = \varphi(\lambda)$$

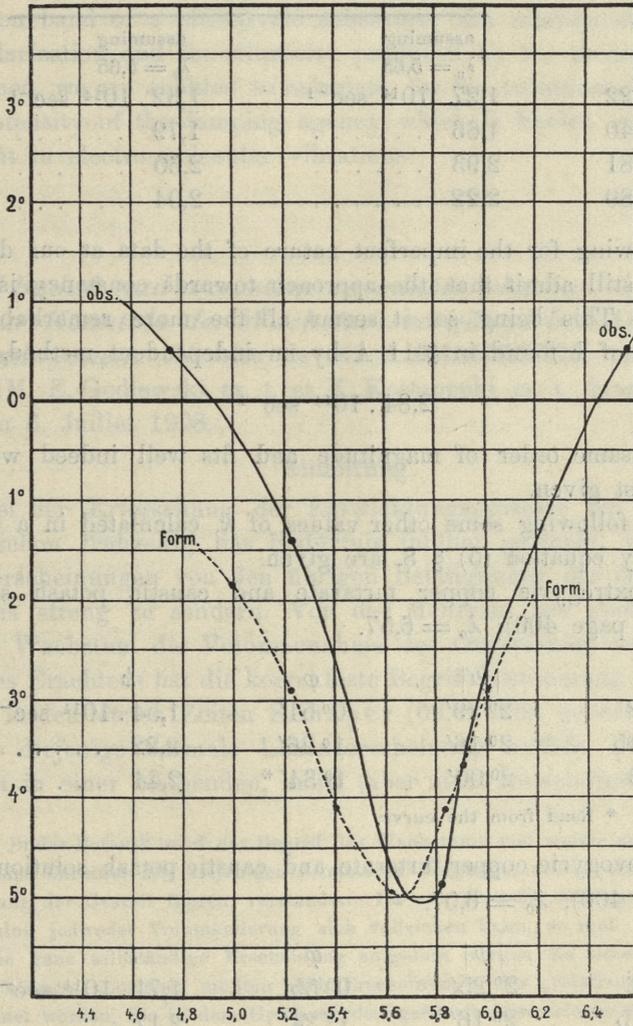


Fig. 3.

usual unit 10^{-5} cm; in the second, values of k calculated on the assumption, accepted in § 11 A, that

$$\lambda_0 = 5,63 \cdot 10^{-5} \text{ cm}; \quad (1)$$

the values of k given in the third column of the table are those which we obtain when we make use of a slightly different value of λ_0 , namely $5,65 \cdot 10^{-5}$ cm.

λ	k	
	assuming $\lambda_0 = 5,63$	assuming $\lambda_0 = 5,65$
5,22	$1,27 \cdot 10^{14} \text{ sec}^{-1}$	$1,32 \cdot 10^{14} \text{ sec}^{-1}$
5,40	1,66	1,79
5,81	2,93	2,60
5,89	2,22	2,04

Even allowing for the imperfect nature of the data at our disposal we must still admit that the approach towards constancy is unsatisfactory. This being so, it seems all the more remarkable that the value of k found in § 11 A by an independent method, viz.

$$2,84 \cdot 10^{14} \text{ sec}^{-1}$$

is of the same order of magnitude and fits well indeed with the results just given.

In the following some other values of k , calculated in a similar manner by equation (5) § 8, are given.

B. Dextrogyric copper tartarate and caustic potash solution (Cotton, page 400); $\lambda_0 = 6,57$.

λ	$ \psi $	φ	k
5,62	$2^\circ 29'$	$0^\circ 51'$	$1,54 \cdot 10^{14} \text{ sec}^{-1}$
5,815	$2^\circ 16'$	$1^\circ 26'$	2,22
5,89	$2^\circ 00'$	$1^\circ 34' *$	2,44

* Read from the curve.

C. Laevogyric copper tartarate and caustic potash solution (Cotton, page 400); $\lambda_0 = 6,57$.

λ	$ \psi $	φ	k
5,62	$2^\circ 25'$	$0^\circ 55'$	$1,71 \cdot 10^{14} \text{ sec}^{-1}$
5,815	$2^\circ 16'$	$1^\circ 24'$	2,17

On the whole, the evidence, in the case of the substances investigated by M. Cotton, is not in favour of the simplest form of Theory, of that which takes account of only one class of vibrating electrons; and to carry out the process of verification with strictness,

on the assumption of a poly-electronic formula, would require knowledge which is not likely to be soon available. Nevertheless, we may I think regard as fairly clear the general result of the foregoing considerations which consists in this: if, within an absorption band of a photogyric substance, the rotation of the plane of polarization and the ellipticity produced by the medium are determined, we are enabled to calculate, for the substance in question, the intensity of the damping agency which is known to be always present in electro-molecular vibrations.

61. *Z badań nad wzrostem zarodków płazów. — Beiträge zur Kenntnis der Wachstumsvorgänge bei Amphibienembryonen.* Mémoire de M. K. BIAŁASZEWICZ, présenté par MM. E. Godlewski m. t. et K. Kostanecki m. t. dans la séance du 6. Juillet 1908.

Einleitung.

Bei der Erforschung der Entwicklungsprozesse bei Tieren hat sich schon frühzeitig das Bedürfnis fühlbar gemacht, die Wachstumserscheinungen von den übrigen Betätigungen des embryonalen Lebens streng zu sondern. Von der Mehrzahl der Zoologen wird unter Wachstum die Volumzunahme der Organismen verstanden¹⁾. Meines Erachtens hat die korrekteste Begriffsbestimmung des Wachstums in den letzten Zeiten Schaper (02, S. 309) geliefert, welcher es als diejenige normale Lebenserscheinung auffaßt, „welche sich äußert in einer bleibenden, meist (aber nicht notwendigerweise) mit

¹⁾ In der Botanik wird der Begriff des Wachstums viel weiter aufgefaßt, denn es werden darunter alle diejenigen formativen Vorgänge, die zu einer bleibenden Änderung der Gestalt führen, verstanden. Da nun aber die Differenzierung unter Ausschluß jedweder Volumänderung sich vollziehen kann, so muß sie unbedingt als eine ganz selbständige Erscheinung aufgefaßt werden. Zu dieser Gruppe von Entwicklungsphänomenen müßten auch Erscheinungen des „relativen Wachstums“ gerechnet werden, die in dem Größerwerden gewisser Dimensionen eines Organismus auf Kosten anderer Dimensionen desselben bestehen. Man kann nicht umhin, Driesch vollkommen beizustimmen, wenn er sich über die letztgenannte Art von Wachstum folgendermaßen äußert: „Relatives Wachstum bedeutet jedenfalls ein Differentwerden der verschiedenen Teile eines Elementarorganes in bezug aufeinander, und eben deshalb fällt es in Strenge unter den allgemeinen Differenzierungsbegriff“ (06. S. 70).

Gestaltveränderung vereinigten Volumzunahme eines Organismus während der Periode seiner progressiven Entwicklung“. In der zoologischen Literatur sind die theoretischen Betrachtungen über das Wachstum den beschreibenden und experimentellen Untersuchungen bedeutend vorausgeeilt. So liegt die Bedeutung der Arbeiten von His (74), Roux (92) und Driesch (94) gerade auf theoretischem Gebiet, da sie die Analyse der Erscheinung selbst zum Gegenstand haben. Die genaue Zusammenstellung der diesbezüglichen Literatur finden wir in dem allgemeinen Teil der Werke von Korschelt und Heider (02), sowie in Schapers Arbeit (02).

Die wichtigsten Anschauungen über diesen Gegenstand lassen sich kurz folgendermaßen zusammenfassen:

His (74), der die Bedeutung des Wachstums für die Formbildung der sich entwickelnden Organismen hervorgehoben hat, unterscheidet zweierlei Arten von Wachstum: 1) das „primäre“, welches die typische Gliederung des embryonalen Körpers begleitet, und 2) das „sekundäre“, durch welches die zahllosen Motive für die generellen, spezifischen und individuellen Differenzierungen der künftigen Lebewesen gegeben werden. Roux betont dagegen das Prinzip der Assimilation, deren Prozesse er für das Wachstum als ausschlaggebend betrachtet. Er zerlegt somit das Wachstum 1) in ein „rein dimensionales“, vermöge dessen Vergrößerungen organischer Gebilde ohne jede Vermehrung organischer Substanz stattfinden, und 2) in „Massenwachstum“, das in einer Vermehrung der spezifisch strukturierten organischen Substanz besteht. Was die letztere Art („Massenwachstum“) anbelangt, so kann die Zunahme der organischen Substanz entweder durch ihre eigene vermehrende Tätigkeit geschehen („aktives Wachstum“), oder aber infolge der fortgesetzten Bildung und Ausscheidung von seiten einer anderen, davon verschiedenen, allein dabei tätigen Substanz [Matrix] („passives Wachstum“) stattfinden. Eine andere Bedeutung legt Driesch in seiner Arbeit „Analytische Theorie der organischen Entwicklung“ (1894) den Begriffen des „aktiven“ und des „passiven Wachstums“ bei. Indem er nämlich das Verhältnis des Wachstumsbegriffes zur Zellentheorie untersucht, wendet er die Begriffe: „passives“ oder „aktives Wachstum“ an, je nachdem die Volumenzunahme der Zelle nur von der Wasseraufnahme bedingt ist, oder je nachdem sie von der assimilatorischen Neubildung von Protoplasma abhängt; diejenige Vergrößerung des Organismus-Ganzen, welche

lediglich auf Zunahme der Wassermenge in den Körperhöhlen beruht, nennt dieser Forscher „Dehnungswachsen“.

Wenn auch diese ganze Einteilung bei der Betrachtung des Wachstumsproblems recht bequem ist, so kann sie doch nicht als ganz exakt betrachtet werden, wie es ja auch Driesch selbst (01, S. 868) zugibt und auch Schaper (02, S. 323) hervorhebt.

Die Rolle des Konstitutionswassers bei der Organisierung der lebenden Substanz ist ja bekannt; bekannt ist auch die Schwierigkeit in der Unterscheidung dieses Wassers von demjenigen, welches nur in einem losen Zusammenhang mit der Zellenorganisation steht. Ziehen wir aber noch dazu in Betracht, welche Rolle das Wasser in den Gestaltungsvorgängen spielt und berücksichtigen wir schließlich die große Anzahl der Zwischenstufen, die vom Augenblick der Aufnahme des Wassers in das Innere der lebenden Substanz an bis zu dessen definitiver Einverleibung als konstitutionelles Moment bestehen müssen, so erscheint es zum mindesten zweifelhaft, ob man ein genaues Unterscheidungsmerkmal zwischen diesen beiden Wachstumstypen wird finden können.

Die experimentellen Untersuchungen über das Wachstum des tierischen Organismus sind von Loeb angebahnt worden. Wie für viele andere Gebiete der modernen Biologie, so haben auch hier seine Arbeiten eine bahnbrechende Bedeutung. Seine „Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere“ sind zu einer Zeit erschienen (91—92), wo in der Pflanzenphysiologie die osmotische Wachstumstheorie bereits ausgebildet war, während die Physiologie des tierischen Wachstums — nach seinen eigenen Worten — in den damaligen Lehrbüchern auch nicht dem Namen nach bekannt war.

In diesen Studien, zu denen Loeb hauptsächlich durch die Ansichten und Forschungen von Sachs über das Wachstum der pflanzlichen Zelle angeregt wurde, untersuchte er den Einfluß der wechselnden Wassermenge im Organismus der Tubularien auf die Geschwindigkeit des Wachstums während der Regenerationsprozesse. Die absolute Wassermenge in diesen Organismen änderte er dadurch, daß er die Konzentration des Meerwassers, in dem dieselben kultiviert wurden, änderte. Die Untersuchungen haben gezeigt, daß die Tubularien schneller wachsen, wenn die Wassermenge im Organismus bis zu einer gewissen Grenze vermehrt wird, langsamer dagegen, wenn sie verringert wird oder auch eine Maximalgrenze überschreitet.

Was die ursächlichen Momente der Wasseraufnahme durch wachsende Tierorganismen anbetrifft, so steht Loeb (94), in Übereinstimmung mit den botanisch-physiologischen Anschauungen, auf dem Standpunkte der osmotischen Theorie; er behauptet, „daß das verbindende Glied zwischen der chemischen Tätigkeit der Gewebe und ihrem Wachstum die durch die chemischen Änderungen bedingte Wasseraufnahme sei“ (zit. nach 02, S. 673). Diese Wasseraufnahme ist nach Loeb's Ansicht ein Faktor, der die Zunahme der lebenden Substanzmenge anbahnt; er ist nämlich der Meinung, daß „das Wasser dabei zunächst mechanisch wirkt, indem es den Widerstand, der der Volumenzunahme entgegenwirkt, überwindet und Lücken schafft, in welche neue Moleküle eingelagert werden“ (98, S. 633). Die Begründung der Ansichten dieses Forschers finden wir — außer in den oben erwähnten Arbeiten — auch noch in einer Reihe anderer, wie z. B. in denjenigen, die sich mit der Erklärung der Aktivitätshypertrophie der Muskeln befassen, sowie in den Arbeiten über die künstliche Parthenogenese (06) und in denen über den Einfluß des osmotischen Druckes auf die Furchungsprozesse (93).

Diese Ansichten Loeb's, welche die Erscheinung der Wasseraufnahme auf die osmotischen Eigenschaften der Tierorganismen zurückführen, haben eine grundlegende Bedeutung für die Physiologie des embryonalen Wachstums erlangt, und zwar dank den von Davenport (97) erzielten Resultaten in seinen Untersuchungen über die quantitative Anteilnahme des Wassers an den Wachstumsprozessen der Froschembryonen. In diesen Untersuchungen, die eine Entwicklungsperiode von 84 Tagen von dem Moment des Ausschlüpfens der Embryonen aus den Eihüllen an umfassen, hat Davenport in bestimmten Zeitintervallen die Gewichte sowohl von lebenden, wie auch von getrockneten Froschembryonen bestimmt; die Gewichtsdifferenz entspricht dem Wassergehalt der Embryonen. Auf Grund dieser Gewichtsbestimmungen hat Davenport festgestellt¹⁾, daß in der Entwicklung der Amphibienembryonen eine Periode besteht, in deren Verlauf das Wachstum des Organismus hauptsächlich als eine Folge von Wasseraufnahme an-

¹⁾ Als Vorläufer Davenports muß Bezold (57) angesehen werden, welcher an der Hand desselben Materials festgestellt hat, daß die jüngeren Embryonen einen größeren Wassergehalt als die älteren aufweisen. Die Resultate dieser Forschungen sind jedoch unbeachtet geblieben, und zwar aus dem Grunde, weil sie von ihrem Urheber selbst theoretisch zu wenig ausgenutzt worden sind.

zusehen list. Diese Periode parallelisiert Davenport mit „der großen Wachstumsperiode“ bei Pflanzen.

Die Untersuchungen dieses Forschers über den Anteil des Wassers an dem Wachstum der Frösche sind neuerdings von Schaper (02) wiederaufgenommen worden. Sie sind mehr auf das Spezielle gerichtet und umfassen vor allem eine längere Entwicklungsperiode, als diejenigen Davenports; sie setzen bei viel früheren Stadien ein, nämlich 2 Tage vor dem Ausschlüpfen, und umfassen die von Davenport nicht untersuchte Periode der Metamorphose sowie den weiteren Entwicklungsgang bis zum erwachsenen Individuum. Schapers Methoden waren zum Teil dieselben, wie die von Davenport angewandten; überdies bestimmte er auf dem Wege der Verbrennung den Gehalt an organischer Substanz sowie den Aschengehalt in der Trockensubstanz und unternahm volumetrische Messungen der gewogenen Embryonen. Bei den volumetrischen Bestimmungen bediente er sich einer engen, in $\frac{1}{20}$ cm eingeteilten Tropfbürette, die etwa zur Hälfte mit destilliertem Wasser gefüllt war. In diese Bürette brachte er mittels eines besonderen Blechschlittens von bekanntem Volumen die zu untersühenden Larven, nachdem sie möglichst sorgfältig von der ihnen anhaftenden Wasserschicht befreit worden waren. Der Wasserstand in der Bürette wurde vor und nach der Einführung der Embryonen mitsamt dem Schlitten genau abgelesen; die Differenz zwischen diesen beiden Niveaus ergibt nach Abzug des Schlittenvolumens das Volumen der in die Bürette eingeführten Larven.

Aus den von Schaper auf Grund seiner Untersuchungen aufgestellten Tabellen ergibt sich eine vollkommene Übereinstimmung mit den Beobachtungen Davenports, nach denen der quantitativen Beteiligung des Wassers beim Wachstum der Amphibien eine gleiche Bedeutung zukommt, wie bei demjenigen der Pflanzen, in deren Hauptwachstumsperiode die intensive Wasseraufnahme eine sehr charakteristische Erscheinung bildet.

Im weiteren Verlauf seiner Arbeit befaßt sich Schaper mit analytisch-theoretischen Betrachtungen. In diesem Teile besteht sein Hauptverdienst darin, daß er gezeigt hat, daß die von Davenport aufgestellten Kategorien der morphologischen Wachstumskomponenten keinesfalls alle diejenigen Bestandteile des Organismus erschöpfen, deren Größenzunahme das Wachstum des ganzen Körpers zur Folge haben kann. Schaper erbringt den Beweis dafür, daß dieser

Forscher die hochwichtige Bedeutung übersieht, welche den ungeformten Interzellulärsubstanzen in dieser Hinsicht zukommen, sowie daß er die prinzipielle Rolle des Wassers bei der Zunahme dieser Substanzen unberücksichtigt läßt. Auf Grund dieser Erwägungen unterscheidet Schaper vom Standpunkte der Lokalisation aus zweierlei Arten von Wachstum: ein intra- und ein interzelluläres. Mit dem Begriff des intrazellulären Wachstums umfaßt er alle diejenigen Prozesse, die zur Vergrößerung des organischen Ganzen der Zelle führen, während er das interzelluläre Wachstum als ein Resultat der Volumzunahme derjenigen Organismusbestandteile anspricht, die man gemeinlich unter dem Kollektivbegriff der Interzellulärsubstanzen zusammenfaßt und die entweder geformt oder ungeformt, fest oder flüssig sein können.

Schon die Untersuchung von mikroskopischen Serien, die von Embryonen vor ihrem Ausschlüpfen angefertigt wurden, beweist nach der Ansicht dieses Forschers, daß der größte Teil des in ihnen enthaltenen Wassers auf Rechnung der Höhlenflüssigkeit, bezw. der die interzellulären Zwischenräume ausfüllenden Flüssigkeit zu setzen ist. Mit fortschreitender Entwicklung wächst beträchtlich die Menge derselben. Diese Tatsache illustriert der Verfasser durch photographische Aufnahmen von Embryoschnitten, die in verschiedenen Zeitabständen nach der Befruchtung fixiert wurden. Der Mengenzuwachs dieser interzellulären Flüssigkeit kommt zur Geltung einerseits in der fortschreitenden Auflockerung des mesenchymatischen Gewebes, anderseits in der Vergrößerung der Kapazität der bereits bestehenden, sowie in der Bildung neuer Körperhöhlen.

Das intrazelluläre Wachstum als Folge von Wasseraufnahme tritt dagegen nach der Ansicht des Autors weniger deutlich zutage. Als besonders prägnante Beispiele führt er das Verhalten der Zellenelemente an, aus denen die Chorda dorsalis und das Knorpelgewebe besteht.

Auf Grund der obigen Ausführungen über die einschlägige Literatur würde sich also die Frage der Anteilnahme des Wassers an dem Wachstum der Tiere nach dem gegenwärtigen Stande der Wissenschaft folgendermaßen darstellen: Davenport's und Schaper's Untersuchungsergebnisse betonen in erster Linie die Wichtigkeit der Wasseraufnahmeprozesse für das Wachstum der tierischen Embryonen. Die Studien Schaper's über die Lokalisation des von den wachsenden Embryonen aufgenommenen Wassers bedeuten einen

weiteren Schritt auf diesem Gebiete und bilden eine sehr wichtige Berichtigung der Ansichten Davenport's, da darnach der Prozeß der Wasserrzunahme im Organismus sich nicht nur auf die einzelnen Zellelemente, sondern auch auf die interzellulären Bestandteile des Organismus erstrecken soll. Endlich liefern die Arbeiten von Loeb, sowie die Ansichten anderer Forscher ¹⁾ über den Mechanismus dieses Vorganges viele Anhaltspunkte zur Annahme, daß die Wasseraufnahme durch die im Wachstum begriffenen Embryonen auf osmotische Prozesse zurückzuführen ist.

Bei genauerer Sichtung der Resultate obiger Forschungen bemerkt man in der Bearbeitung des Problems des embryonalen Wachstums eine ganze Reihe empfindlicher Lücken. Was speziell die Embryonen der Amphibien anbelangt, so macht sich z. B. ein vollständiger Mangel an Untersuchungen über die Anfangsstadien der Entwicklung deutlich fühlbar, ferner ist nicht einmal in späteren Entwicklungsstadien die Geschwindigkeit des Wachstums untersucht worden, schließlich vermißt man genauer durchgeführte Versuche über den Einfluß äußerer Faktoren auf das Wachstum und die mit dieser Erscheinung verbundenen Wasseraufnahmeprozesse.

Diese Lücken wenigstens teilweise auszufüllen, habe ich mir zur Aufgabe gestellt. Überdies war ich in Anbetracht der verhältnismäßig großen Unzuverlässigkeit der bei der Untersuchung über das tierische Wachstum gebräuchlichen Methoden nach Kräften bemüht, möglichst genaue Methoden auszuarbeiten, die es ermöglichen würden, die sehr wünschenswerte Nachprüfung und Vervollständigung der bisherigen Untersuchungen vorzunehmen.

Somit bestand die Aufgabe der vorliegenden Arbeit, welche unter der Leitung von Herrn Prof. Godlewski jun. ausgeführt wurde, zuerst darin, die von Davenport und Schaper angeregten Forschungen über die Bedeutung des Wassers als Wachstumskomponente des embryonalen Organismus auch auf die frühesten Entwicklungsstadien der Froschembryonen auszudehnen. Auf Grund der so erlangten Resultate traten wir an die für das Wachstumsproblem wichtige Frage der Bestimmung der Geschwindigkeit der

¹⁾ Vergl.: Herbst's (92, 93) Bemerkungen aus Anlaß seiner Untersuchungen über den Einfluß der Lithiumsalze auf die Echinidenentwicklung und Hamburger (02—04).

Wasseraufnahme in den wachsenden Embryonen heran. Diese Untersuchungen wurden bei konstanten normalen Entwicklungsbedingungen durchgeführt. Schließlich handelte es sich um die Feststellung des Einflusses der Temperatur auf das Wachstum und die damit verbundenen Wasseraufnahmeprozesse.

Untersuchungs-Methoden.

Meine Untersuchungen wurden an Embryonen von *Rana fusca* ausgeführt. Die Kulturen der Anfangsstadien der Entwicklung bis zur Beendigung der Gastrulation wurden sorgfältig in möglichst konstanten normalen Entwicklungsverhältnissen gehalten. Es ist dies von großer Wichtigkeit, besonders dann, wenn man der Frage des Wachstums auch in veränderten Verhältnissen nachgehen will.

Wie bekannt, wird das Wachstumstempo wesentlich von der Temperatur bedingt. Nun fällt die Periode der Eiablage bei der in Frage stehenden Froschart in die zweite Hälfte des März und die erste Hälfte April; gewöhnlich verläuft also die Entwicklung in der Natur bei einer Temperatur, welche unterhalb der gewöhnlichen Zimmertemperatur liegt. Aus diesem Anlaß ließen wir, wo nichts näheres darüber in der Experimentenbeschreibung angegeben ist, die Entwicklung bei einer niedrigeren Temperatur vor sich gehen; sie betrug bei allen die Anfangsstadien betreffenden Beobachtungen 10° bis 10.5° C.

Die besagte Temperatur erhielten wir mittels eines Thermostaten (Fig. 1.), welchen ein von einer Gasflamme erwärmter kalter Wasserstrom von der Wasserleitung passierte (*a, b*); die Größe der Flamme (*l*) wurde von einem Thermoregulator (*k*) kontrolliert, der die Temperatur innerhalb einer Grenze von 0.5° C erhielt.

Gleich nach Herausnahme der Eier aus dem Eierstock wurden sie in einer Schichte auf eine Glasplatte (*d*) gebracht und nach der Besamung bis zum Auftreten der ersten Furche in Wasser von Zimmertemperatur ($16-20^{\circ}$ C) belassen. Gleichzeitig wurden die Gefäße, in denen die weitere Entwicklung stattfinden sollte (*c*), mit konstanten Mengen von Leitungswasser gefüllt und in Thermostaten aufgestellt. Nach Auftreten des Zweiblastomerenstadiums wurden die Eier gemessen, die unbefruchteten entfernt und die Glasplatten mit den anhaftenden Eiern in die erwähnten Gefäße mit Wasser, dessen Temperatur bereits $10-10.5^{\circ}$ C betrug, gebracht.

Um die während der Entwicklung der Froschembryonen entstehende Kohlensäure zu beseitigen, die, wie bekannt (Godlewski 01), einen verzögernden Einfluß auf die Gestaltungsprozesse ausübt, wurde während der ganzen Dauer der Beobachtungen durch die Gefäße ein stetiger Strom reiner atmosphärischer Luft durchgeleitet.

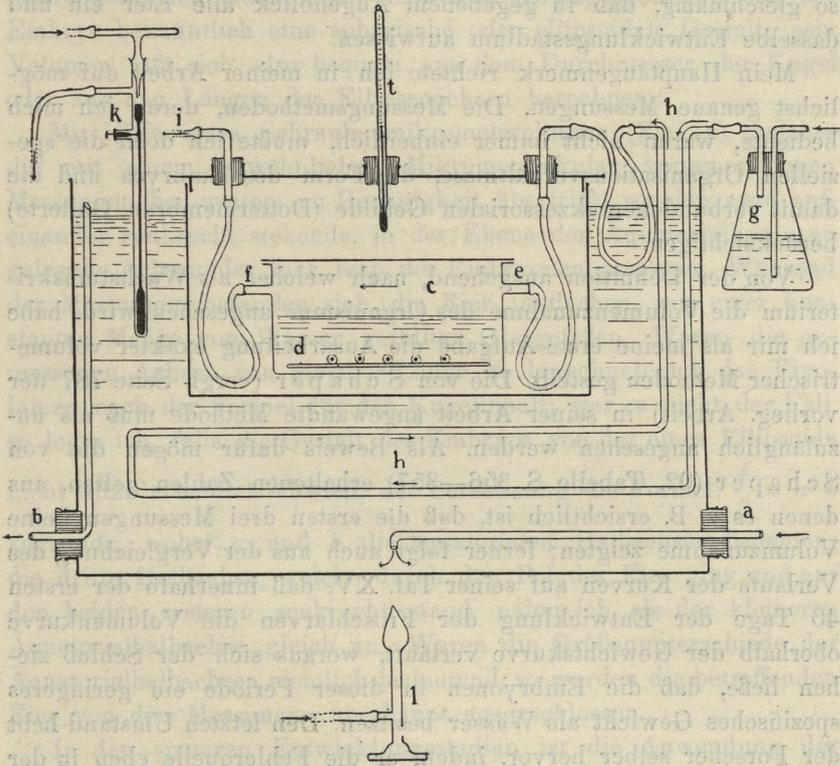


Fig. 1.

Zu diesem Zweck waren die Gefäße (c), die übrigens von gleichem Rauminhalt waren, mit zwei oberhalb des Wasserniveaus eingeschmolzenen Röhrchen (e, f) und mit einem gut zugeschlifenen Deckel versehen. Die durch einen Kaliapparat (g) streichende und dadurch von Kohlensäure befreite Luft passierte alsdann ein langes, im Kühlwasser des Thermostaten liegendes Rohr (h), wo sie sich auf die gewünschte Temperatur von $10-10.5^{\circ}$ abkühlte. Von hier aus gelangte sie erst durch das eine Glasrohr in die Gefäße, in denen sich die in Entwicklung begriffenen Eier befanden, um schließlich

durch das zweite Glasröhrchen durch den Aspirator aufgesogen zu werden (i). Die Menge der durchgeleiteten Luft betrug zirka 10 Liter in 24 Std.

In den geschilderten Verhältnissen war die Entwicklung in höchstem Grade normal; ja, sie verlief in den einzelnen Kulturen so gleichmäßig, daß in gegebenem Augenblick alle Eier ein und dasselbe Entwicklungsstadium aufwiesen.

Mein Hauptaugenmerk richtete ich in meiner Arbeit auf möglichst genaue Messungen. Die Messungsmethoden, deren ich mich bediente, waren nicht immer einheitlich, mußte ich doch die speziellen Organisationsverhältnisse, die Form des Embryos und die damit verbundenen akzessorialen Gebilde (Dottermembran, Gallerte) berücksichtigen.

Von der Definition ausgehend, nach welcher als Wachstumskriterium die Volumenzunahme des Organismus angesehen wird, habe ich mir als meine erste Aufgabe die Ausarbeitung exakter volumetrischer Methoden gestellt. Die von Schaper (vergl. Seite 787 der vorlieg. Arbeit) in seiner Arbeit angewandte Methode muß als unzulänglich angesehen werden. Als Beweis dafür mögen die von Schaper (02, Tabelle S. 356—357) erhaltenen Zahlen gelten, aus denen es z. B. ersichtlich ist, daß die ersten drei Messungen keine Volumzunahme zeigten; ferner folgt auch aus der Vergleichung des Verlaufs der Kurven auf seiner Taf. XV, daß innerhalb der ersten 40 Tage der Entwicklung der Froschlarven die Volumenkurve oberhalb der Gewichtskurve verläuft, woraus sich der Schluß ziehen ließe, daß die Embryonen in dieser Periode ein geringeres spezifisches Gewicht als Wasser besitzen. Den letzten Umstand hebt der Forscher selber hervor, indem er die Fehlerquelle eben in der Methode der volumetrischen Messungen vermutet (S. 359). Um derartige Ungenauigkeiten zu vermeiden, benutzte ich andere, exaktere Methoden, mit deren Hilfe es überdies möglich war, auch die morphologischen Verhältnisse der zu untersuchenden Entwicklungsstadien zu berücksichtigen.

Wie bekannt, sind die Froscheier von einer Gallerthülle und einer Dottermembran umgeben (Schultze 87)¹⁾, welche dem ei-

¹⁾ Vergl. die Diskussion über die Terminologie der Eimembranen der Amphibien: R. Hertwig im Handbuch d. vergl. u. experiment. Entwicklungslehre der Wirbeltiere, herausgegeben von O. Hertwig. 1906. Bd. I. S. 311.

gentlichen embryonalen Körper sehr fest anhaftet, so daß in den ersten Entwicklungsstadien diese Verbindung durch mechanische Mittel nicht zu lösen ist. Mit Rücksicht auf die Schwierigkeiten bei der Befreiung der Eier von der Membran und Gallerte, ohne die Eier selbst zu beschädigen, bedienten wir uns der Methode der mikrometrischen Messungen. In diesen Anfangsstadien besitzt der Embryo bekanntlich eine sphärische oder ellipsoidale Gestalt; sein Volumen läßt sich also bequem aus dem Durchmesser der Kugel oder aus den Längen der Ellipsenachsen berechnen.

Mit Hilfe eines Schraubenmikrometerokulars (Zeiss), welches die mit einem gewöhnlichen Mikrometerokular vorgenommenen Messungen bei weitem an Genauigkeit übertrifft, wurden zwei aufeinander senkrecht stehende, in der Ebene der Äquatorialkonturen gelegene Achsen der Eier, resp. der Embryonen gemessen. Während der Messungen befanden sich die Eier in flachen, mit einer konstanten Menge von Wasser gefüllten Glasgefäßen. Waren die gemessenen Achsen von gleicher Länge, so berechnete ich das Eivolumen nach der Formel für den Kugelinhalt; war es nicht der Fall, so legte ich, falls die Gestalt des Embryos von der eines Ellipsoids nicht allzu erheblich abwich, der Berechnung die Formel: $\frac{4}{3} \pi a^2 b$ zugrunde, wobei a und b die äquatorialen Halbachsen bedeuten; die dritte Halbachse, welche durch den Pol des Eies ging und auf den beiden ersteren senkrecht stand, nahm ich als der kleineren Äquatorialhalbachse gleich an. Waren die Größenunterschiede der Äquatorialhalbachsen ziemlich bedeutend, so wurden die betreffenden Eier von den Messungen überhaupt ausgeschlossen.

In den späteren Entwicklungsstadien ist die Anwendung der mikrometrischen Methode mit Rücksicht auf die Formänderung des Embryos ausgeschlossen. Die sphärische, resp. ellipsoidale Form des Embryos verschwindet, während anstatt ihrer bereits im Neurulastadium Formen zur Bildung gelangen, welche mikrometrische Volumenmessungen unmöglich machen. Leider lassen sich noch in dieser Zeit die Embryonen von ihren Dottermembranen nicht befreien, so daß ich gezwungen war, in dieser Entwicklungsperiode von den volumetrischen Messungen abzusehen.

Doch bereits 3—4 Tage vor dem Ausschlüpfen kann man die Eihüllen von den Embryonen ablösen. Seit diesem Zeitpunkte bediente ich mich einer abweichenden Methode, indem ich das Volu-

men aus dem Verhältnis der Masse der lebenden Embryonen zu ihrem spezifischen Gewicht bestimmte.

Um die Masse festzustellen, befreite ich eine bestimmte Anzahl von Embryonen auf's sorgfältigste von der anhaftenden Dottermembran und der Gallerthülle, brachte sie in einen Tiegel und sog mittels einer Kapillarpipette alles ihrer Oberfläche adhärierende Wasser ab; alsdann wog ich den Tiegel mitsamt den Embryonen und bestimmte nach Abzug des Tiegelgewichtes von dem Gesamtgewichte die Masse der gewogenen Embryonen.

Das spezifische Gewicht stellte ich mittels der von Lyon (07) angegebenen Methode fest. Zu diesem Zwecke bereitete ich mir vor allem eine Lösung von Gummi arabicum, dessen spez. Gewicht ich mit dem Pyknometer bestimmte¹⁾. Alsdann wurden 5 ccm dieser Stammlösung in ein Reagensglas gegossen und dann 10 lebende, von dem anhaftenden Wasser sorgfältig befreite Embryonen hineingetan. Das Reagensglas wurde an einer Handzentrifuge befestigt und während einer bestimmten Zeit mit konstanter Geschwindigkeit rotiert. Blieben die Embryonen nach beendigter Rotierung an der Oberfläche der Gummilösung, so wurde diese mit 0.5 ccm dest. Wasser verdünnt, die Lösung gut umgerührt und das Ganze nochmals rotiert. Diese Prozedur wurde so lange wiederholt, bis nach dem Zentrifugieren die Hälfte der Embryonen auf den Boden des Reagensgläschens untersank. Aus dem Grade der Verdünnung der Stammgummilösung berechnete ich nunmehr ihr augenblickliches spez. Gewicht, welches ich als gleichwertig mit dem spez. Gewicht der untersuchten Embryonen annehmen mußte.

Die Genauigkeit dieser Methode der Bestimmung des spez. Gewichtes kann man auf die Weise erhöhen, daß man sich eine möglichst große Anzahl von verdünnten Gummiarabicum-Lösungen von verschiedener Dichtigkeit herstellt. Je kleiner die Differenzen sind, desto größer wird offensichtlich die Genauigkeit in der Bestimmung des spezifischen Gewichtes sein müssen.

Da nach den Arbeiten Davenport's (97) und Schapers (02), wie bekannt, bei der Volumenzunahme der Zuwachs der Wassermenge eine wesentliche Rolle spielt, so war es zwecks Feststellung dieser Menge unbedingt notwendig, die Menge der Trockensubstanz im Embryo zu bestimmen, um nach Abzug derselben vom Gesamt-

¹⁾ Das spez. Gewicht der Stammlösung betrug 1.11.

gewicht den Wassergehalt des Embryos zu erhalten. Hierbei bediente ich mich der gravimetrischen Methode. Die oben erwähnten Schwierigkeiten bei der Ausschälung der Eier aus ihren Hüllen spielen selbstverständlich auch eine gewisse Rolle bei der Bestimmung der Trockensubstanz. Da es in den ersten Entwicklungsstadien, wie oben erwähnt, unmöglich ist, die Eier, resp. die Embryonen, ohne sie selbst zu verletzen, von der Dottermembran zu befreien, so begnügten wir uns damit, nur die Gallerthülle zu entfernen. Der Fehler in der Bestimmung der Trockensubstanz im eigentlichen embryonalen Körper, welcher durch das Belassen der Dottermembran und der noch anhaftenden Gallertresten bedingt wird, ist in Anbetracht des in denselben enthaltenen großen Wassergehalts ganz unbeträchtlich. Um den Fehler, der aus der unvollständigen Befreiung der Eier von den sie umgebenden Gallerthüllen resultiert, nach Möglichkeit zu reduzieren, wurden dieselben einige Stunden vor der Ausschälung in destilliertes Wasser gelegt. Durch die starke Quellung auf Kosten des imbibierten Wassers verliert die Gallerte die ihr eigentümliche Klebrigkeit, wodurch ihre Loslösung von der Oberfläche der Dottermembran sich viel leichter vornehmen läßt; andererseits verringert sich infolge der starken Verdünnung¹⁾ der in der Gallerte enthaltenen festen Substanzen die Menge der Trockenmasse der Gallertenreste. Das Trocknen geschah im Exsikkator bei einer Temperatur von 50—60° C in Gegenwart von Chlorkalzium. Die Gewichtsbestimmung der Trockensubstanz braucht nicht näher erläutert zu werden.

Es bleibt uns noch übrig, eine Methode zu besprechen. Bekanntlich enthält der Embryokörper in den Anfangsstadien seiner Entwicklung neben den zellulär organisierten Massen auch Zwischenräume, die durch Zellenelemente nicht ausgefüllt werden; diese Hohlräume sind entweder dicht umgrenzt und stehen somit in keiner Verbindung mit der Außenwelt, oder sie haben eine direkte

¹⁾ Eine Anzahl von mir angestellter Versuche ergibt, daß die ein Froschei umgebende Gallerte, wenn sie gleich nach dessen Herausnahme aus dem Eierstock in destilliertes Wasser getaucht wird, während der Zeitdauer der ersten 3 Stunden gegen 200 mg Wasser imbibiert, indem sie während derselben Zeitdauer vom Leitungswasser nur etwa 70 mg aufsaugt. Bedenkt man nun, daß die Eier mit-samt der Gallerte und der Dottermembran unmittelbar nach ihrem Herausnehmen aus dem Eierstock nur gegen 6 mg wiegen, so wird daraus ersichtlich, wie groß die aufgenommene Wassermenge ist.

Verbindung mit derselben, wie z. B. die Gastrulahöhle. Hat man nun mit Hilfe der oben beschriebenen Methoden eine allgemeine Volumenzunahme des Organismus festgestellt, so drängt sich sofort die Frage auf, ob diese Zunahme eine Folge des Wachstums der zellulär organisierten Substanz ist, oder ob nur eine Vergrößerung des Volumens der erwähnten Hohlräume stattgefunden hat.

Um diese Frage für die erste Entwicklungsperiode, d. h. für den Furchungsprozeß zu beantworten, war es nötig, zuerst das Volumen des Blastocoels und der Zellenmasse im Blastulastadium zu ermitteln; erst aus der Vergleichung mit dem Volumen des ungefurchten Eis lassen sich Schlußfolgerungen auf die Volumenveränderungen der einzelnen Bestandteile des Organismus ziehen.

Um das Volumen der gesamten Zellenmasse im Blastulastadium bestimmen zu können, genügt es, das Volumen des Embryos in diesem Stadium sowie das quantitative Verhältnis zwischen dem Volumen der Zellulärsubstanzmasse und demjenigen des Blastocoels zu kennen.

Das Volumen des lebenden Embryos wurde auf Grund von mikrometrischen Messungen festgestellt.

Die Bestimmung des Verhältnisses zwischen dem Volumen des Blastocoels und dem der Zellsubstanzmasse war nur an der Hand fixierten Materials möglich. Hierbei bedienten wir uns der Methode der plastischen Rekonstruktion in Wachs, wobei wir selbstredend bei der Vergrößerung des Blastulavolumens das gegenseitige Verhältnis aller drei Dimensionen beizubehalten bemüht waren. Statt jedoch das Volumen der auf diese Weise vergrößerten Blastula zu messen, bestimmten wir vielmehr das Gewicht des für die Rekonstruktion der zellulären Substanz verwendeten Wachses, sowie das Gewicht desjenigen, welches dem Rauminhalt des Blastocoels entsprach. Dieses Verfahren ist insofern berechtigt, als die Massen homogener und qualitativ gleichartiger Körper sich zueinander wie ihre Volumina verhalten.

Die zur Rekonstruktion bestimmten Blastulae wurden in Perény'scher Flüssigkeit fixiert und der Reihe nach mit Alkohol von allmählich ¹⁾ wachsendem Prozentgehalt, alsdann mit Terpentin

¹⁾ Obiges Verfahren sichert die Erhaltung einer vollständig normalen Gestalt des Embryos; ein äußerst wichtiges Moment ist dabei das Behandeln der Objekte mit Alkohol von 50°, 60° und 70°.

behandelt, um schließlich in Paraffin eingeschmolzen und mikrotomisch geschnitten zu werden. Die Schnitte besaßen eine Dicke von 10 μ .

I. Das Wachstum der Froschembryonen unter konstanten und normalen äußeren Bedingungen.

In der Einleitung habe ich den Umstand hervorgehoben, daß in den bisherigen Arbeiten die Wachstumsverhältnisse der in den erten Entwicklungsstadien befindlichen Embryonen nicht untersucht worden sind. Ich habe erwähnt, daß sowohl Davenport (97), wie auch Schaper (02) in ihren Untersuchungen ausschließlich die späteren Stadien berücksichtigt haben, in denen die Embryonen die sie umgebenden Hüllen bereits verlassen hatten, oder in denen sie wenigstens von denselben leicht befreit werden konnten. Die im vorhergehenden Abschnitt geschilderten Methoden haben es mir ermöglicht, auch die frühesten Entwicklungsperioden in den Bereich meiner Untersuchungen einzubeziehen. Von der Befruchtung an bis zum Gastrulastadium wurden die Messungen nach der oben beschriebenen mikrometrischen Methode durchgeführt.

1. Das Volumen der Eier von der Besamung bis zum Zweiblasto- merenstadium.

Die Froscheier wurden nach ihrer Herausnahme aus dem Eierstock des unmittelbar vorher getöteten Froschweibchens in ein flaches Glasgefäß gebracht, in welchem auch später alle Messungen vorgenommen wurden. 3—5 Minuten nach Besamung der Eier wurden die Gefäße mit einer konstanten Menge von Leitungswasser, welches während der ganzen Dauer der Beobachtung die Zimmertemperatur besaß, gefüllt. Die Messungen wurden unter Beibehaltung der Reihenfolge der nacheinander gemessenen Eier ausgeführt, so daß die in der unten stehenden Tabelle I in den einzelnen Kolonnen angegebenen Zahlen sich stets auf ein und dieselben Eier beziehen. Die Zahlen bezeichnen die durchschnittlichen Längen zweier Äquatorialachsen des Eis, ausgedrückt in relativen Einheiten. Infolge der Undurchsichtigkeit der Gallerthülle, die sich in den ersten Minuten nach dem Eintauchen der Eier in Wasser noch störend bemerkbar machte, konnten die ersten Messungen erst nach Verlauf von 20—25 Min. nach der Besamung vorgenommen werden; in dieser Zeit wird nämlich die Gallerte soweit durchsichtig,

TABELLE I.

Zeit nach der Besamung	Durchschnittliche Größe zweier Äquatorialachsen der Eier				
	1.	2.	3.	4.	5.
20'	405	391	389		365
50'				390	
1 h 10'				394	367
1 h 20'	409	395	402	398	369
1 h 40'	412	390	394		373
1 h 50'				388	
2 h	407	391	401		365
2 h 10'	417	402	402	400	
Beim Auftreten der I. Furche	422	406	413	403	384

daß die Umrisse der Eier deutlich sichtbar werden. Die weiteren Messungen wurden in verschiedenen Intervallen (10—30 Minuten), die letzte nach Eintritt des Zweiblastomerenstadiums ausgeführt.

Vergleichen wir in dieser Tabelle die zu den einzelnen Eiern zugehörigen Zahlen, so finden wir, daß die Äquatorialachsen aller Eier in der ersten Stunde nach der Besamung in stetem Wachstum begriffen sind. Nach Verlauf von 1 Std. 20 Min. bis 2 Std. findet überall eine Verkürzung der Achsenlängen statt, worauf die folgenden Messungen wiederum eine Längenzunahme feststellen, welche nunmehr bis zum Auftreten der ersten Furche dauernd anhält.

Der Augenblick der Achsenverkürzung ist bei den verschiedenen von uns untersuchten Eiern nicht absolut konstant. Aus der Tabelle ersehen wir jedoch, daß trotz der individuellen Schwankungen in bezug auf den Zeitpunkt des Eintretens der Achsenverkürzung diese Reduktion bei allen beobachteten Eiern jedenfalls innerhalb der zweiten Stunde nach der Besamung stattfindet. Wie aus Literaturangaben bekannt ist, findet in diesem Zeitraume die Abplattung der Eier in der Gegend des animalen Pols statt. Unsere Beobachtungen haben diese Tatsache bestätigt und überdies gezeigt, daß die Achsenverkürzung gerade in der Zeit eintritt, wo infolge der Abplattung der Pigmenthemisphäre die Vertikalachse des Eies gleichfalls eine Reduktion erfährt.

Sobald diese Abplattung stattgefunden hat, war es nicht mehr möglich, das Eivolumen aus der Länge der Äquatorialachsen zu berechnen. Da jedoch diese Erscheinung erst im Verlauf der zweiten Stunde nach der Besamung eintritt, dagegen schon innerhalb der dritten Stunde, noch vor der ersten Teilung, fast vollständig zurückgeht, so können wir aus dem Verhalten der drei Achsen Rückschlüsse auf die Änderungen in den Volumverhältnissen des Eies ziehen.

Auf Grund dieser Beobachtungen können wir das Längenwachstum der Äquatorialachsen während der ersten Stunde als Ausdruck der konstanten Volumenzunahme des Eis betrachten. Im Laufe der zweiten Stunde nach der Besamung nimmt das Volumen des Eies ab, was durch die gleichzeitige Reduktion aller drei Achsen bewiesen wird. Da unsere, in kurzen Zeitintervallen vorgenommenen Messungen keine aufeinander folgenden Phasen dieser negativen Volumänderungen der Eier aufweisen, so können wir annehmen, daß diese Erscheinung ziemlich rasch eintritt und daß es der bei anderen Eiern nach ihrer Befruchtung beobachteten Kontraktion (vergl. auch O. Schultze 87) analog ist. Das Resultat dieser mit einer gleichzeitigen Volumenabnahme verbundenen Kontraktion ist die Abscheidung einer Flüssigkeit aus dem Ei in den von der Dottermembran begrenzten Raum; es ist dies das sog. Perivitellin.

Die Tatsache der Abscheidung des Perivitellins durch das Ei bringen einige Forscher in ursächliche Verbindung mit den Reifungsprozessen, indem sie annehmen, daß das Perivitellin der karyoplasmatischen Flüssigkeit des unreifen Eis, die während des Reifens nach außen abgeschieden wird, entspricht. Indes wurde die Abplattung nach der Befruchtung auch bei solchen Eiern beobachtet, die ihre Reifungsprozesse noch vor Eindringen des Samenfadens durchmachen. Bei den Echiniden, die in dieser Hinsicht häufig als Untersuchungsobjekt gedient haben [vergl. Herbst (93a), Loeb (04, 06 a)], zeigt sich diese Abplattung, die an verschiedenen Stellen der Eioberfläche auftritt, bereits wenige Minuten nach dem Eindringen des Samenfadens „und besteht“ — nach Loeb — „in dem Auspressen... von wässriger Flüssigkeit durch das Protoplasma, wodurch die feste Oberflächenlamelle, womit das Ei umgeben ist... in die Höhe gehoben wird“ (04, S. 261).

Anhangsweise habe ich noch einige Versuche an Echinideneiern

vor und nach Ablösung der Dottermembran ausgeführt; diese Versuche beweisen, daß der Prozeß der Membranbildung von einer geringen Reduktion des Eivolumens, ähnlich wie bei der Abscheidung des Perivitellins¹⁾ durch die Froscheier, begleitet wird.

Diese Tatsachen scheinen dafür zu sprechen, daß man den Prozeß der Perivitellinbildung bei den Froscheiern als analog mit der Abscheidung der quellenden Gallertsubstanz durch die Echinideneier, welche die Ablösung der Dottermembran von der Eioberfläche verursacht, betrachten kann.

Wir wollen hier die Frage der physiologischen Bedeutung der Perivitellinausscheidung — nach Loeb (06 a) eine der wesentlichsten Phasen des Befruchtungsprozesses²⁾ — unberücksichtigt lassen; für das Verständnis der weiteren Ausführungen der vorliegenden Arbeit genügt vorläufig die Feststellung der Tatsache, daß die Perivitellinausscheidung bei Echiniden mit der Volumänderung des Eis während des Befruchtungsprozesses aufs engste verknüpft ist.

Nun drängt sich uns aber die Frage auf, ob die in der obigen Tabelle verzeichneten Volumenänderungen der Froscheier tatsächlich mit denjenigen Änderungen zusammenhängen, die sich in dem Ei als Folge der Befruchtung abspielen. Um diese Frage zu beantwor-

¹⁾ Die Messungen wurden in der Weise ausgeführt, daß ich eine bestimmte Anzahl unbefruchteter Eier von *Strongylocentrotus lividus* mit einer konstanten Menge von Meerwasser mit einem Deckgläschen bedeckte und sofort nach vorgenommener Messung zweier aufeinander stehenden Durchmesser irgendeines beliebigen Eies den Rand des Deckgläschens mit einem Spermatropfen benetzte. Sobald ein Samenfaden in das vorher gemessene Ei eingedrungen war und dieses seine Dottermembran vollständig entwickelt hatte, wurde die Messung wiederholt. Die unten angegebenen Ziffern drücken die durchschnittliche Länge der Eiachsen in Teilstrichen des Okularmikrometers aus.

1. Laufende Nr. der Eier:	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
2. Das unbefruchtete Ei:	237	261	252	231	294	313	257	239	232	295
3. Das befruchtete Ei nach vollständiger Abhebung der Dottermembran:	225	249	226	230	292	295	249	238	228	291

Wie wir sehen, ist bei allen Eiern nach der Abscheidung der Dottermembran eine Volumverminderung eingetreten. Diese Erscheinung steht im Widerspruch mit den Ansichten von Herbst (93), welcher folgendes behauptet: „Eine Kontraktion ist also... normalweise nicht wahrnehmbar; nur da, wo sich die Eihaut abzuziehen beginnt, erleidet der Dotter eine geringfügige Abplattung“.

²⁾ Vergl. auch die von Bataillon (01, S. 644—5; 04, S. 33) darüber ausgesprochenen Vermutungen.

ten, habe ich den Versuch in der Weise eingerichtet, daß ich demselben Weibchen entnommene Eier unter gleichartigen äußeren Bedingungen ins Wasser legte; die eine Portion war besamt, die andere enthielt unbesamte Eier. Die beigegebene Tabelle II veranschaulicht die Resultate der Versuche.

TABELLE II.

Zeit seit Beginn des Versuchs	Durchschnittl. Größe zweier Äquatorialachsen der Eier	
	besamte	unbesamte
20'	408	405
1 h	413	419
2 h	411	424
3 h	417	428
4 h	420	432

Die in dieser Tabelle verzeichneten Zahlen drücken die Durchschnittslänge zweier Äquatorialachsen des Eis in relativen Einheiten aus. Vergleicht man die in den beiden Kolonnen dieser Tabelle stehenden Zahlen, so sieht man sofort, daß sich im befruchteten Ei nach Verlauf von zwei Stunden — vom Beginn des Versuches an gerechnet — die oben erwähnte Achsenverkürzung bemerkbar macht, während indessen Eier, bei denen keine Befruchtung stattgefunden hat und die bekanntlich noch mehrere Stunden lang im Wasser leben können, ununterbrochen eine stetige Volumenzunahme aufweisen. So läßt sich aus diesem Versuche der sichere Schluß ziehen, daß die im Verlauf der zweiten Stunde nach der Besamung stattfindende Volumenabnahme mit Änderungen, die sich im befruchteten Ei abspielen, tatsächlich im engsten Zusammenhang stehen.

Bei der Erörterung dieser ganzen Erscheinung müssen wir speziell die Tatsache hervorheben, daß die Volumenreduktion des Eis nach seiner Befruchtung und die Abscheidung des Perivitellins durch dasselbe gleichzeitig stattfinden. Angesichts dieser Tatsache ist es höchst wahrscheinlich, daß diese Volumenabnahme eine unmittelbare Folge davon ist, daß sich das Ei einer gewissen Menge von Substanzen, aus denen das Perivitellin besteht, entledigt.

Aus derselben Tabelle ist weiter ersichtlich, daß im befruchteten Ei nach erfolgter Perivitellinausscheidung die Geschwindigkeit der Volumenzunahme bedeutend geringer ist als in einer unbefruchteten Eizelle. Wir werden noch weiter Gelegenheit haben festzustellen, daß diese Volumenvergrößerung des Eies mit den Prozessen der Wasseraufnahme seitens des sich entwickelnden Eis auf innigste zusammenhängt. Es ist durchaus nicht ausgeschlossen, daß diese Abnahme der Geschwindigkeit der Wasserresorption nach stattgehabter Befruchtung nicht nur durch den Prozeß der Perivitellinabscheidung selbst begründet ist, sondern daß auch andere die Befruchtung mitbegleitenden Umstände dazu beitragen. Es könnten hier nämlich entweder Änderungen im osmotischen Druck innerhalb des Eis, oder in der Elastizität der peripheren Plasmanschicht oder endlich in dem Grade der Wasserpermeabilität des Protoplasmas in Betracht kommen. Trotzdem jedoch alle diese Umstände die Intensität der Wasseraufnahme beeinflussen können, so scheinen doch andere Tatsachen für die große Wichtigkeit des Perivitellins in dieser Hinsicht zu sprechen.

Und so zeigt auch die unmittelbare Beobachtung, daß der anfänglich von Perivitellin ausgefüllte Raum bei fortschreitendem Wachstum der Embryonen sich allmählich vergrößert, so daß der Inhalt der Dottermembran im Augenblick des Ausschlüpfens der Embryonen um ein Mehrfaches größer ist als der ursprüngliche Inhalt. In dieser Zeit bildet die Dottermembran ein Bläschen mit scharf elastisch gespannten Wänden. Die Erscheinung der Volumenvergrößerung dieses Bläschens infolge von Wasseraufnahme wird leicht verständlich, wenn wir annehmen, daß die Froschembryonen in ihrem Organismus osmotisch wirksame Substanzen, für welche die Dottermembran undurchlässig ist, beständig produzieren und ausscheiden. So würden also die Prozesse der Perivitellinbildung nach der Befruchtung der Froscheier den Beginn der Produktion und Ausscheidung solcher Substanzen darstellen, deren Aufgabe in der Bildung eines Raumes von gesteigertem osmotischem Druck innerhalb der Dottermembran besteht.^{1) 2)}

¹⁾ Auf das Vorhandensein solcher Differenzen im osmotischen Druck führt Schaper (02, S. 374) die Steigerung der Intensität der Wasseraufnahme zurück, die sich bei Froschembryonen nach ihrem Ausschlüpfen zeigt.

²⁾ Nachdem diese Arbeit bereits in der Sitzung vom 6. Juli der Krakauer Akad.

2. Volumenänderungen während der Furchungs- und Gastrulationsprozesse.

Aus den in Tab. I. auf Seite 798 angegebenen Zahlen ersehen wir, daß das Volumen des Embryos im Stadium zweier Blastomeren bereits eine Zunahme aufweist. Die vorübergehende Volumenabnahme, die wir nach der Befruchtung beobachtet haben, hat sich schon vollständig ausgeglichen, und das Volumen aller untersuchten

demie der Wissenschaften vorgelegt worden, ist eine Abhandlung von Prof. Jaques Loeb unter dem Titel: „Über die osmotischen Eigenschaften und die Entstehung der Befruchtungsmembran beim Seeigel“ (Arch. f. Entw.-Mechanik. 1908. Bd. 26, Hft. 1. ausgegeben am 24. Juli) veröffentlicht worden. In dieser Arbeit, die für das oben erörterte Problem von großer Bedeutung ist, gibt der zitierte Autor Beweisgründe dafür an, daß die Dottermembran der Echiniden für Meerwasser (und somit auch für die darin gelösten Salze) vollkommen durchlässig ist, undurchlässig dagegen für kolloidale Substanzen (Ochsen-, Schweins-, Kaninchenserum, Hühnereiweiß). Diese Tatsache, sowie der Umstand, daß sich die Dottermembran nach ihrer Abstoßung seitens des Eis im Spannungszustande befindet, bringen Loeb auf Vermutungen über die osmotischen Eigenschaften der perivitellinären Flüssigkeit. Diesen Gedanken, der sich auch mit unseren oben dargestellten Schlußfolgerungen vollkommen deckt, drückt unser Autor in folgenden Worten aus (S. 84): „Da nun die Versuche... beweisen, daß die Befruchtungsmembran... für Seewasser leicht durchgängig ist, so muß im Membranraum ein osmotischer Überdruck herrschen, welcher der Spannung der Membran das Gleichgewicht hält. Diesen Überdruck muß eine, aus dem Ei stammende, vermutlich kolloidale Substanz liefern, welche im Membranraum enthalten ist und welche nicht imstande ist, durch die Membran zu diffundieren“. „Um eine Membranbildung hervorzurufen, ist es nur nötig, daß das Ei eine Spur einer kolloidalen Substanz, die im Seewasser löslich ist, ausscheidet“.

Die von dem Autor mit Hilfe eines Zeichenapparats vorgenommenen Diametermessungen haben keine Volumenänderung, die den Prozeß der Absecheidung dieser kolloidalen Substanz seitens des Eis begleitet hätten, erwiesen. Dieser Unterschied im Vergleich mit den Resultaten meiner Messungen scheint aus der Verschiedenheit der Messungsmethoden hervorzugehen. Mit vollem Recht sieht Loeb eine Möglichkeit der Volumenreduktion voraus, indem er sagt (S. 85): „... auf jeden Fall muß die Volumabnahme bei der Membranbildung gering sein im Vergleich mit der Masse der im Membranraum enthaltenen Flüssigkeit“. Meine nach einer genaueren Methode ausgeführten Messungen zeigen eben diese „geringe Volumenabnahme“. Die von dem Ei abgeschiedenen Substanzen stellen nur das Anfangsstadium der Bildung des Perivitellinraumes dar und es muß in Übereinstimmung mit Loeb angenommen werden, daß der Rest auf Kosten des von außen aufgenommenen Wassers geht.

Außerdem habe ich oben die Vermutung ausgesprochen, daß der Prozeß der Perivitellinabscheidung nach dem Eindringen des Samenfadens nur den Anstoß für die Produktion von osmotisch aktiven Substanzen bildet und daß diese Produktion

Eier war sogar über das Volumen, welches vor dem Auftreten der besagten Reduktion festgestellt wurde, gestiegen.

Die folgenden Messungen habe ich nach Beendigung des Furchungsprozesses angestellt. Als Endstadium der Furchung betrachtete ich den Moment, wo an der Blastula an der Grenze der Pigmenthemisphäre die erste Spur einer wahrnehmbaren Einstülpung sich zu zeigen beginnt, durch welche der Beginn des Gastrulationsprozesses charakterisiert wird. Die weiteren Messungen habe ich im Gastrulastadium vorgenommen. Die Gastrulae wurden zu einem Zeitpunkt gemessen, in welchem die Dorsallippe noch nicht völlig geschlossen, wo jedoch der dunkle Streifen, welcher kreisförmig den hellen Dotterpfropf umschließt, deutlich sichtbar ist. Um möglichst genau den Augenblick des Eintretens obiger Stadien zu fixieren, nahm ich sehr häufig eine Kontrolle vor, indem ich die Glasplatten mit den ihnen anhaftenden Eiern aus dem Thermostaten schnell herausnahm.

Nachdem der Zeitpunkt des Eintritts der betreffenden Stadien notiert war, ging ich an die Vornahme der mikrometrischen Messungen, welche in der oben bereits geschilderten Weise ausgeführt wurden. Die in Mikrometereinheiten ausgedrückten Längen der Äquatorialachsen wurden vor allem in Millimeter umgerechnet. Nach Berechnung der Volumina aller gemessenen Eier zog ich dann aus den gegebenen Zahlen den Mittelwert für das Volumen eines einzelnen Eies für alle Stadien, in denen die Messungen vorgenommen wurden, d. h. für die Stadien zweier Blastomeren, der Blastula und der Gastrula. Aus der Differenz der Durchschnittsvolumina in diesen Stadien berechnete ich schließlich den mittleren Zuwachs eines Eies während der Furchung und der Gastrulation.

Die Resultate, welche das Wachstum der Froschembryonen während der Dauer dieser Bildungsprozesse veranschaulichen, sind in den unterstehenden Tabellen verzeichnet.

Tab. III zeigt den Volumenzuwachs während der Furchung,

während der ganzen Zeit der Entwicklung der Froschembryonen innerhalb der Membranen anhält. Zur Erläuterung muß ich hinzufügen, daß ich die Möglichkeit nicht für ausgeschlossen halte — und in der Tat scheinen viele Umstände dafür zu sprechen — daß die von dem Ei während der Befruchtung abgeschiedenen osmotischen Substanzen sich in chemischer Hinsicht von denjenigen unterscheiden, die sich während der weiteren Entwicklung der Embryonen innerhalb der Dottermembran bilden.

d. h. vom Stadium zweier Blastomeren ab bis zum Erscheinen der ersten Spuren der Gastrulaeinstülpung. Sie enthält die Resultate von 5 Serien von Messungen, die an den Eiern von ebenso vielen Weibchen ausgeführt wurden. Im ganzen wurden 105 Eier gemessen. Wenn wir die in dieser Tabelle verzeichneten mittleren Zuwachsgrößen von Eiern, die verschiedenen Weibchen entnommen

TABELLE III.

Laufende Nr. des Weibchens	Anzahl der gemessenen Eier	Durchschnittl. Volumen eines Eies im Zweiblastomerenstadium	Durchschnittl. Volumen der Blastula	Durchschnittl. Volumenzuwachs eines Eies während d. Furchung	Zuwachs in bezug auf das Keimvolumen in Zweiblastomerenstadium	Zeit der Furchungsdauer	Volumenzuwachs von 1000 Eiern während einer Stunde
		emm	emm	emm	%		emm
1.	38	2.82	3.19	0.37	13.1	50 h	7.40
2.	15	2.63	2.99	0.36	13.6	50 h	7.20
3.	14	2.56	2.95	0.39	15.2	43 h 30'	8.96
4.	20	3.12	3.51	0.39	12.5	42 h 30'	9.17
5.	18	3.60	3.92	0.32	8.8	42 h	7.61

waren, miteinander vergleichen, so sehen wir, daß diese Zuwachsgrößen verhältnismäßig ziemlich konstant sind; die hier vorkommenden Schwankungen liegen nämlich innerhalb ziemlich enger Grenzen.

Die in der folgenden Tabelle IV angeführten Resultate von 4 Serien von Messungen beziehen sich auf Eier, die bereits vorher im Furchungsstadium gemessen waren. Der Zuwachs wurde aus der Differenz zwischen dem Durchschnittsvolumen der Eier am Anfang und am Ende der Gastrulation berechnet. Aus dieser Tabelle ersehen wir, daß die Unterschiede in den Zuwachsgrößen während der Gastrulation gleichfalls unbedeutend, wenn auch verhältnismäßig größer sind, als während des Furchungsprozesses.

Abgesehen von den Ungenauigkeiten, die in der Berechnung des Volumens aus der Länge der Äquatorialachsen der Eier sowie der unvollkommenen Stabilität der äußeren Entwicklungsbedingungen begründet sind, muß die Ursache dieser Schwankungen unserer

Ansicht nach in der individuell verschiedenartigen Natur der Eier selbst gesucht werden. Trotz alledem aber ist die Größe dieser Schwankungen relativ unbedeutend, so daß der Volumenzuwachs des Embryos während der Dauer der betreffenden Gestaltungsprozesse als eine innerhalb ziemlich enger Grenzen konstante Größe angesehen werden kann.

TABELLE IV.

Laufende Nr. des Weibchens	Anzahl der gemessenen Eier	Durchschnittl. Volumen eines Eies im Blastulastadium	Durchschnittl. Volumen eines Eies im Gastrulastadium	Durchschnittl. Volumenzuwachs eines Eies während der Gastrulation	Zuwachs in bezug auf das Keimvolumen in Zweiblastomerenstadium	Zeit der Gastrulationsdauer	Volumenzuwachs von 1000 Eiern in einer Stunde
		emm	emm	emm	%		emm
1.	38	3.19	3.44	0.25	8.8	23 h 30'	10.63
2.	15	2.99	3.24	0.25	9.5	22 h	11.36
4.	20	3.51	3.70	0.19	6.0	12 h 30'	15.20
5.	18	3.92	4.14	0.22	6.1	16 h	13.75

In den oben besprochenen Tabellen habe ich auch die Zeit angegeben, während welcher in den einzelnen Beobachtungen die Furchungs- und Gastrulationsprozesse verliefen. Ähnlich wie in den Zuwachsgrößen treten auch in der Dauer dieser Prozesse Schwankungen auf, welche ebenfalls in den inneren, im Ei selbst gegebenen Bedingungen begründet zu sein scheinen. Wir haben die Beobachtung gemacht, daß die in der Mitte der Laichperiode befruchteten Eier sich verhältnismäßig am schnellsten entwickeln.

Aus den Zuwachsgrößen während der Furchung und Gastrulation sowie aus der Zeit der Dauer dieser Prozesse berechneten wir außerdem den Volumenzuwachs von 1000 Eiern während einer Stunde (die letzten Kolonnen der Tabellen). Für die Furchung beträgt diese Größe 7.20 bis 9.17 emm (Tab. III), für die Gastrulation dagegen 10.63 bis 15.20 emm (Tab. IV). Es folgt also daraus, daß die Geschwindigkeit der Volumenzunahme der Froschembryonen während der Gastrulation größer ist als während der Furchung.

Bekanntlich befindet sich die während der Gastrulation entstehende Urdarmhöhle in direkter Verbindung mit der Umgebung. Da diese Höhle innerhalb des Embryos selbst liegt, so ist es höchst wahrscheinlich, daß die oben festgestellte größere Geschwindigkeit des Wachstums während der Gastrulation ausschließlich durch die Bildung der Urdarmhöhle bedingt ist.

3. Die Entwicklungsstadien nach Beendigung des Gastrulationsprozesses.

Untersuchungen über die Volumenänderungen der Embryonen in späteren Entwicklungsstadien wurden, wie ich in der Einleitung erwähnt habe, schon von Davenport und Schaper ausgeführt; letzterer Autor begann mit den Messungen 2 Tage vor dem Ausschlüpfen der Larven. Die Resultate meiner Messungen, an deren Darstellung ich jetzt schreiten will, bilden zum Teil eine Nachprüfung der Arbeiten dieser Forscher. Ihre Durchführung erschien nur wünschenswert mit Rücksicht auf gewisse Ungenauigkeiten in der Methode, auf die ich bereits früher (vergl. Seite 792) aufmerksam gemacht habe. Außerdem handelte es sich mir um die Bestimmung der Wachstumsgeschwindigkeit für diese Stadien und die Vergleichung derselben mit der Geschwindigkeit des Wachstums in den Anfangsstadien der Entwicklung.

Am 24. IV. 07. um 9 Uhr abends wurden die in einer Schicht auf einer großen Glasplatte liegenden Eier besamt. Nach Verlauf von 5 Stunden maß ich mikrometrisch die Äquatorialachsen von 20 Eiern im Stadium zweier Blastomeren, worauf ich die Platte nach Beseitigung der sich nicht entwickelnden Eier in ein großes flaches Gefäß mit Leitungswasser brachte.

Die ganze Entwicklung vollzog sich bei Zimmertemperatur. Während der ganzen Dauer der Beobachtungen notierte ich jeden Tag und zu verschiedenen Tageszeiten die Höhe der Temperatur. Die Schwankungen waren verhältnismäßig gering; im Verlauf der ersten drei Entwicklungstage betrug die Temperatur 14–15° C, in den drei folgenden Tagen 12–15°, in der ganzen übrigen Zeit schwankte sie zwischen 12–13° C (vergl. Fig. 3, S. 812).

Die nächstfolgende Messung nach dem Stadium zweier Blastomeren wurde gleichfalls nach mikrometrischer Methode an derselben Anzahl von Eiern im Gastrulastadium ausgeführt. Dieses Stadium stellte sich nach Verlauf von 50 Stunden nach der Besamung ein

Laufende Nr. d. Messungen	Datum	h	Tag der Entwicklung	mgtr.	Spezifisches Gewicht der lebenden Embryonen	cmm	cmm	cmm	h	cmm	Bezeichnung des Entwicklungsstadiums
1.	27. IV.	5	I	—	—	—	2.48	—	—	—	Zweiblastomenstadium.
2.	28. " 11 abends	50	III	—	—	—	3.12	0.64	45	14.2	Gastrula.
3.	1. V	118	V	63.5	1.086	58.4	2.92	—0.20	68	—2.9	Medullarrohr geschlossen. 3—5 Myomerenpaare. Saugnapfverteilung. Augenblasen. Körperlänge 2.9 mm.
4.	" 6 "	141	VI	65.6	1.073	61.1	3.05	0.13	23	5.6	Schwanzknospe nach oben gerichtet. Anlage der Ohrenbläschen, des Herzens und der Vorniere. Körperlänge 3.2 mm.
5.	3 " 6 "	165	VII	69.4	1.064	65.2	3.26	0.21	24	8.7	Schwanzknospe in horizontaler Lage. Ausschläpfen. Knospen der äußeren Kiemen. Vornierenkanälchen schwach verzweigt.
6.	4. " 7 "	190	VIII	72.4	1.057	68.4	3.42	0.16	25	6.4	Körperlänge 4.7 mm.
7.	5. " 6 "	213	IX	77.9	1.056	73.7	3.68	0.26	23	11.3	Äußere Kiemen beginnen sich zu verzweigen. Saugnapf gut entwickelt. Körperlänge 5.9 mm.
8.	6. " 7 "	238	X	89.7	1.048	85.5	4.27	0.59	25	23.6	Embryonen fangen an, fortschreitende Bewegungen auszuführen. Körperlänge 6.0 mm.
9.	7. " 6 "	261	XI	99.5	1.041	95.5	4.75	0.48	23	20.8	Schwanzrand wird durchsichtig.
10.	8. " 7 "	286	XII	104.5	1.038	100.6	5.03	0.28	25	11.2	Mundöffnung beginnt sich zu spalten. Körperlänge 7.0 mm.
11.	9. " 7 "	310	XIII	114.0	1.036	110.0	5.50	0.47	24	19.5	Äußere Kiemen sehr stark entwickelt. Körperlänge 7.6 mm.
12.	10. " 7 "	334	XIV	135.1	1.029	131.2	6.56	1.06	24	44.1	Äußere Kiemen sind noch gut entwickelt.
1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	

(Tab. V. 3.). Nach Berechnung des Volumens der gemessenen Eier zog ich aus den gewonnenen Ziffern das Mittel für das Volumen eines Eis im Stadium zweier Blastomeren und im Gastrulastadium (8).

Nach Beendigung des Gastrulationsprozesses behalten die Froschembryonen bekanntlich eine Zeitlang noch ihre sphärische, bezw. ellipsoidale Gestalt bei; kurz darauf aber verlieren sie, sobald sie in das Neurulastadium übergehen, ihre ursprüngliche Form. Mit dem Augenblick des Eintretens dieser Änderungen kann die mikrometrische Methode, wie bereits oben erwähnt wurde, nicht zur Anwendung gelangen. Die zwei folgenden Tage hindurch kann aber auch die zweite Methode der Volumenbestimmung wegen der großen Schwierigkeiten, die sich der Herausnahme des Embryos aus seiner Dottermembran in den Weg stellen, nicht angewandt werden. Daraus resultiert eine Lücke in den Messungen, welche das Entwicklungsstadium zwischen der Gastrula (50 Std.) und demjenigen Zeitpunkt umfaßt, seit welchem die Messungen nunmehr nach der zweiten Methode vorgenommen werden konnten. Dieses Stadium trat unter den bei unseren Beobachtungen oben angegebenen Temperaturverhältnissen nach Verlauf von 118 Stunden nach der Befruchtung, d. h. am Ende des fünften Entwicklungstages ein.

Die Länge der Embryonen betrug in diesem Stadium 2.9 mm. Das Medullarrohr war in dieser Zeit völlig geschlossen und abgeplattet, es zeigten sich Anlagen von Saugnäpfen, dagegen fehlte die Schwanzknospe und die Kiemenspalten; von inneren Organen sah man die Augenblasen, doch fehlte noch die Perikardialhöhle und die Ohrenbläschen ¹⁾.

Seit diesem Stadium, d. h. vom Ende des fünften Entwicklungstages an berechnete ich das Volumen der Embryonen nach der zweiten Methode, d. h. aus dem Verhältnis der Masse zum spez. Gewicht. Jeden Tag entnahm ich der Kultur je 20 Embryonen be-

¹⁾ Dieses Stadium ist um einen Tag jünger als dasjenige, bei welchem die Messungen Schapers einsetzen. In bezug auf die Untersuchungen Davports (97) entspricht die erste Beobachtung dieses Autors unserer achten Beobachtung vom X. Tage. Wenn wir unsere Resultate mit der Tabelle von Schaper (a. a. O. S. 357) vergleichen, so können wir weiter feststellen, daß die von uns erforschte Entwicklungsperiode (vergl. Tab. V), welche zwischen dem sechsten und dem vierzehnten Tage nach der Befruchtung liegt (2—10. IV), den sechs ersten Messungen dieses Autors entspricht, welche in der Zeit zwischen dem sechsten und dem elften Entwicklungstage seiner Kultur ausgeführt wurden.

hufs Bestimmung ihres lebenden Gewichts (5), ferner je 10 Embryonen, um ihr spez. Gewicht zu ermitteln (6). Aus diesen beiden Werten berechneten wir das Volumen von 20 Embryonen (7) und daraus das Durchschnittsvolumen eines Embryos (8). Aus der Diffe-

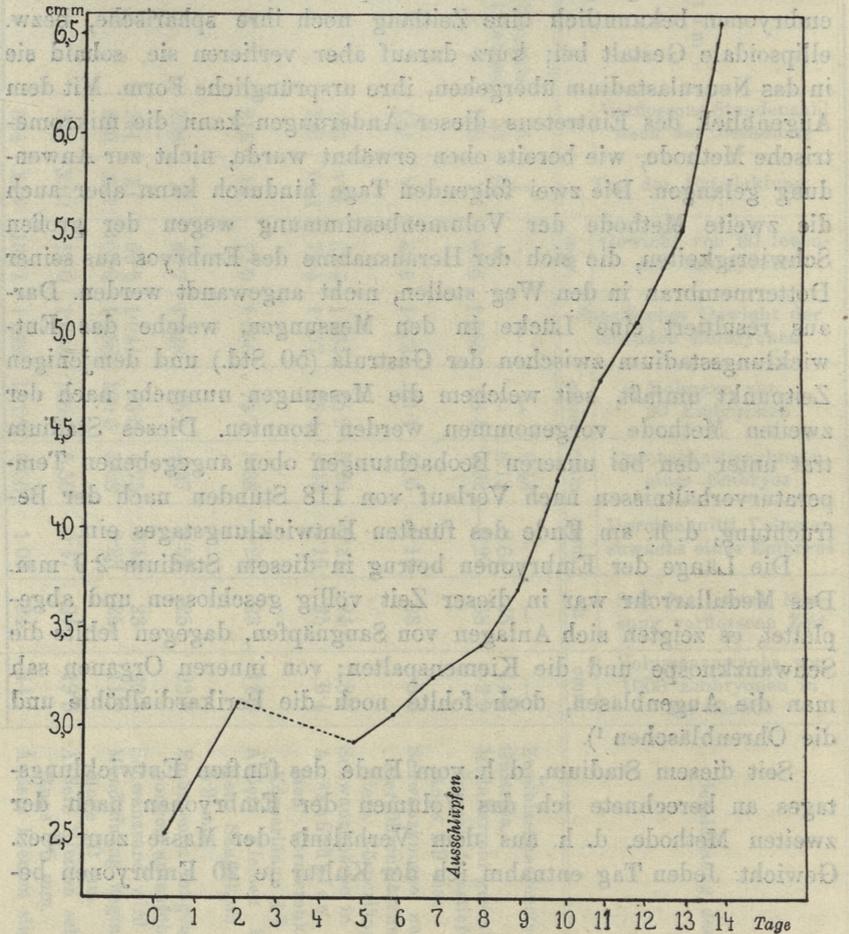


Fig. 2. Diese Station ist ein wenig als dazwischen bei welchem die Messung folgende dazwischen in Bezug auf die Durchschnittswerte. Differenz zwischen dem Volumen der Embryonen an zwei aufeinanderfolgenden Entwicklungstagen berechneten wir die Volumenzunahme eines Embryos (9). Außerdem wurde aus der Größe des Zuwachses eines Embryos und der Zeit, während welcher dieser Zuwachs stattgefunden hat (10), der Volumenzuwachs von tausend Embryonen in der Stunde berechnet (11).

Am Ende des achten Entwicklungstages nach dem Ausschlüpfen der Embryonen wechselten wir das Wasser in der Kultur und beseitigten die von den Embryonen abgelegten Gallerthüllen.

Wenn wir die Kurve des absoluten Wachstums, die auf Grund der Zahlen der Kolonnen 4 u. 9 (Fig. 2) konstruiert ist, betrachten, so stellen wir vor allem fest, daß in der Zeit zwischen der 50. und der 118. Stunde nach der Befruchtung eine Abnahme des Volumens der Embryonen um 0.2 cmm eingetreten ist. Da für diese Zeit Messungen nicht vorliegen, so läßt sich natürlich dasjenige Entwicklungsstadium, in welchem diese Volumenreduktion eingetreten, nicht bestimmen. Wir können jedoch annehmen, daß der Volumenverlust mit dem Eintritt der seitlichen Abplattung der Embryonen zeitlich zusammenfällt und mit der oben besprochenen (siehe S. 802) Ausscheidung von Substanzen aus dem embryonalen Körper zusammenhängt, welche sich innerhalb der Dottermembran ansammeln. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß vielleicht hier der Wechsel der Untersuchungsmethode einen Einfluß auf die Resultate der Messungen ausgeübt hat, daß mit anderen Worten hier eine gewisse Ungenauigkeit vorliegt. Von diesem Stadium an wächst das Volumen der Embryonen während der ganzen Reihe der späteren Entwicklungsprozesse fortwährend¹⁾.

Um die Wachstumsgeschwindigkeit der Embryonen in dieser Zeit mit der Geschwindigkeit in den Anfangsstadien zu vergleichen, haben wir auf Grund der in Kolonne 4 und 11 verzeichneten Zahlen eine Kurve der Geschwindigkeit der Volumenänderungen konstruiert, die während der ganzen Zeit der obigen Beobachtungen festgestellt worden sind (Fig. 3). Die Abszisse bezeichnet die Zeit von der Befruchtung an in Tagen ausgedrückt; auf der Ordinate wurden die Größen der Volumenzuwächse von tausend Embryonen während einer Entwicklungsstunde eingetragen. Außerdem enthält dieselbe Figur eine Kurve der während der ganzen Zeit der Entwicklung beobachteten Temperaturschwankungen.

Verfolgen wir den Verlauf der Kurve in den ersten acht Tagen, so können wir bedeutende Unterschiede in der Geschwindigkeit des Wachstums feststellen. Abgesehen von der Periode der Volumenreduktion, sehen wir, daß während der Furchung und der Gastrulation die Kurve höher verläuft als in den letzten drei Ent-

¹⁾ Vergl. Seite 792 die Bemerkungen in bezug auf die Arbeit Schapers.

wicklungstagen vor dem Ausschlüpfen. Man könnte vielleicht vermuten, daß die Ursache der größeren Wachstumsgeschwindigkeit am Anfang der Entwicklung die höhere Temperatur in jener Zeit sein könnte. Diese Möglichkeit fällt jedoch in sich selbst zusammen in

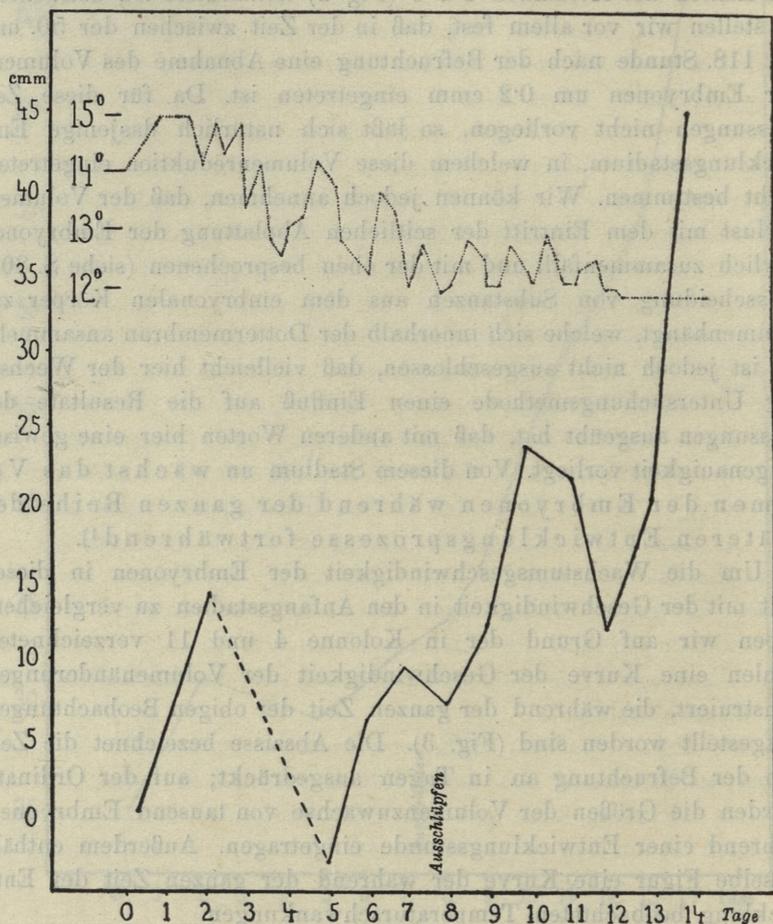


Fig. 3.

Anbetracht dessen, daß der Unterschied zwischen der Anfangstemperatur (durchschnittlich 14.7°C) und der späteren (durchschnittlich 12.7°C) kaum 2°C beträgt und somit solch einen ausgesprochenen Unterschied in der Wachstumsgeschwindigkeit unmöglich ver-

ursachen kann¹⁾. Auf Grund des Verlaufs der Kurve der Wachstumsgeschwindigkeit können wir also als feststehend annehmen, daß in der Zeit der Entwicklung der Froscheier innerhalb der Dottermembran die Wachstumsgeschwindigkeit den größten Wert in den frühesten, unmittelbar auf die Befruchtung folgenden Stadien besitzt. Während der letzten drei Entwicklungstage, welche dem Ausschlüpfen vorausgehen, hält sich die Wachstumsgeschwindigkeit fast auf dem gleichen Niveau.

Ein neuerliches Steigen der Kurve beobachten wir nach erfolgtem Ausschlüpfen. Davenport, welcher diese Tatsache als erster festgestellt hat, gibt an, daß während der ersten vierzehn Tage nach dem Ausschlüpfen eine plötzliche Steigerung des Wassergehaltes im Organismus, und zwar von 56% auf 97%, eintritt. Bei näherer Erörterung dieser Erscheinung beschreibt sie Schaper (a. a. O. S. 360) wie folgt: „Unmittelbar nach dem Ausschlüpfen jedoch, das zwischen dem 8. und 9. Tage stattfindet, sehen wir die Wasserkurve sich steil erheben und innerhalb von 12 Tagen von 68% zu 94% aufsteigen“. Dieses plötzliche Steigen des Wassergehaltes im Organismus ist offenbar ein direkter Beweis für das Wachsen der Geschwindigkeit der Wasseraufnahmeprozesse.

Unsere Kurve beweist gleichfalls, daß seit der Abstoßung der Eihüllen seitens der Embryonen die Wachstumsgeschwindigkeit größere Werte zeigt als vorher. Ein besonders steiles Ansteigen der Kurve bemerken wir am 10. und 14. Entwicklungstage. In der Zeit zwischen diesen Tagen ist die Geschwindigkeit relativ kleiner, wobei sie am 12. Tage ganz erheblich sinkt²⁾.

II. Wachstumskomponenten. Bedeutung der Wasseraufnahme für das embryonale Wachstum und die Lokalisation derselben im embryonalen Organismus.

Aus den Resultaten der im vorhergehenden Abschnitt beschriebenen Versuche haben wir gesehen, daß bald nach vollzogener Be-

¹⁾ Das Verhältnis zwischen der anfänglichen und der späteren Geschwindigkeit beträgt $\frac{14.2}{6.7} = 2.1$, während der Geschwindigkeitskoeffizient für 10° zirka 2.4 beträgt, worauf wir noch unten näher eingehen werden.

²⁾ Möglicherweise hängt diese Erscheinung mit der Tätigkeit der Vorniere zusammen.

fruchtung die Volumenzunahme des Eies, später — des sich daraus entwickelnden Embryos beginnt. Wir haben den Volumenzuwachs in verschiedenen Entwicklungsstadien kennen gelernt. Es drängt sich uns nun die Frage auf, was es denn eigentlich für Substanzen sind, auf deren Kosten das Wachstum des Embryos sich vollzieht.

Bei der aprioristischen Analyse der möglichen Eventualitäten müssen wir von vornherein die Annahme zurückweisen, als ob der Volumenzuwachs durch Aufnahme von in Wasser gelösten Salzen zustandekäme. Gegen diese Annahme spricht entschieden die Tatsache, daß die Entwicklung stattfinden kann und das Wachstum auch dann sie stets begleitet, wenn die Kultur in destilliertem Wasser gezüchtet wird.

Ferner wäre es möglich anzunehmen, daß besonders in den ersten Entwicklungsperioden der Embryo gewisse Substanzen aus der ihn umgebenden Gallerte schöpft. Diese Vermutung liegt schon aus dem Grunde nahe, weil die Entwicklung in ihren Anfangsstadien innerhalb der Gallerte verläuft, welche gewisse Nährstoffe enthalten kann. So ergibt sich aus unseren Bestimmungen, daß die ein Ei umgebende Gallerte zirka 0.95 mg Trockensubstanz¹⁾ enthält. Im Vergleich mit dem Gehalt an Trockensubstanz im Ei selbst (durchschnittlich zirka 1.4 mg) ist also ihre Menge sehr beträchtlich ($= \frac{2}{3}$ ihrer Gesamtmenge im Ei).

Angesichts ihres so hohen Gehaltes in der Gallerte, ferner angesichts der Tatsache, daß ältere Embryonen ihre Gallerte auffressen²⁾, ist die Annahme sehr wahrscheinlich, daß die Gallerte eine Quelle für die Wachstumskomponenten bilden kann. Um diese Möglichkeit für ältere Embryonen festzustellen, haben wir einen Versuch angestellt, dessen Ergebnisse die unten beigefügte Tabelle VI veran-

¹⁾ Der Gehalt an Trockensubstanz in den Gallerthüllen wurde auf diese Weise bestimmt, daß die aus dem frisch getöteten Weibchen herausgenommenen Eier direkt in diejenigen Gefäße gebracht wurden, in denen die Bestimmung der Trockensubstanz stattfinden sollte. In diese Gefäße wurde destilliertes Wasser gegeben; nach genügender Aufquellung der Gallerte (3—5 Std.) wurden die Eier rein aus ihrer Hülle herausgeschält, während die Gefäße mit den darin verbliebenen Gallert-hüllen in den Exsikkator gestellt wurden. Zwei Bestimmungen, jede an je 100 Hüllen ausgeführt, ergaben einen durchschnittlichen Gehalt an Trockensubstanz für eine Hülle: 0.90 und 0.98 mg.

²⁾ Nach Schaper fangen Froschembryonen ungefähr am vierten Tage nach dem Ausschlüpfen an, ihre Nahrung aufzunehmen.

schaulicht. Am Ende des achten Entwicklungstages der Froschembryonen in Zimmertemperatur (16—20° C) wurden sie lebend gewogen und dann ihre Trockensubstanz bestimmt; sie betrug für einen Embryo im Durchschnitt 1·15 mg. An demselben Tage wurde eine gleiche Anzahl von ausgeschlüpften Embryonen in zwei flache Gefäße gebracht, welche die gleiche Menge von destilliertem Was-

TABELLE VI.

	8-ter Entwick- lungstag	26-ter Entwicklungstag. Nach dem Ausschlüpfen vollzog sich die Entwicklung	
		in destilliertem Wasser	in Gegenwart von Gallerte
Zahl der zur Bestimmung verwandten Embryonen	21	10	5
Gewicht der lebenden Embryonen in mgr	200·1	252·4	422·3
Gewicht der getrockneten Embryonen in mgr	24·3	10·8	21·1
Durchschnittsgewicht eines lebenden Embryos in mgr	9·52	25·24	84·46
Durchschnittsgewicht der Trockensubstanz eines Embryos in mgr	1·15	1·08	4·22

ser enthielten, wobei in das eine von ihnen die ganze, von den zur Untersuchung angewandten Embryonen abgelegte Gallerte hinzugetan wurde. Am 26. Tage der Entwicklung, welche sich unter den gleichen Licht- und Temperaturverhältnissen vollzog, wurde wieder die Bestimmung ausgeführt. Vor der Wägung der sich in Gegenwart von Gallerte entwickelnden Embryonen wurden diese auf einen Tag in reines Wasser gebracht, damit sie aus dem Darm die unverdauten Gallertreste entfernen.

Wie wir aus der Tabelle VI sehen, ist der Unterschied in dem Wachstum und im Gehalt an Trockensubstanz bei den Embryonen der beiden Kulturen sehr bedeutend. Diejenigen Embryonen, die sich in reinem destilliertem Wasser entwickelten und keine Nährstoffe von außen aufnahmen, haben sogar einen Teil ihrer Trockensubstanz (0·07 mg) verloren. In der zweiten Kultur tritt eine umgekehrte Erscheinung zutage: die Trockensubstanz eines Embryos

hat sich im Vergleich mit der vorhergehenden Bestimmung fast um das Vierfache vermehrt (4:22:1:15 mg). Wie also dieser Versuch zeigt, überwiegt die Menge des der Gallerte entnommenen Materials bei weitem den Verlust, der aus dem Verbrauch von Trockensubstanz für die Entwicklungsprozesse resultiert. Der auf diese Weise gewonnene Überschuß zeugt davon, daß die der Gallerte entnommenen Substanzen eine Quelle des Wachstums für die Froschembryonen nach ihrem Ausschlüpfen bilden.

Diese Tatsache läßt die Annahme um so wahrscheinlicher erscheinen, daß in denjenigen Stadien, in denen der Embryo von der Gallerte ganz umgeben ist, die Aufnahme gewisser stofflicher Bestandteile aus der Gallerte in den Embryo sehr wohl möglich ist.

Schließlich wäre die letzte Eventualität die, daß das Wachstum infolge der Aufnahme von Wasser aus der Umgebung stattfindet.

Daß die Wasseraufnahme für das Wachstum in späteren Entwicklungsstadien eine prinzipielle Bedeutung hat, wissen wir aus den Arbeiten von Davenport (97) und Schaper (02).

Was die ersten Entwicklungsstadien betrifft, so sind wir auf Grund der obigen Analyse zu der Schlußfolgerung gelangt, daß das Wachstum in dieser Entwicklungsperiode entweder durch Aufnahme gewisser Substanzen aus der Gallerte oder auf Kosten des aus der Umgebung geschöpften Wassers geschieht. Für die Entscheidung dieser Frage muß die Untersuchung des Verhaltens der Trockensubstanz in den einzelnen Entwicklungsstadien von prinzipieller Bedeutung sein. Die Methode, deren ich mich zu diesem Zwecke bediente, habe ich bereits oben (S. 794—5) angegeben.

Die ersten Bestimmungen hatten zur Aufgabe, das Verhalten der Trockensubstanz in den Anfangsstadien der Entwicklung festzustellen. Die Resultate von 5 Bestimmungen, welche die ersten vier Entwicklungstage umfassen, sind in Tab. VII verzeichnet. Jede Serie von Bestimmungen bezieht sich auf Embryonen, die von ein und demselben Weibchen stammen. Die einzelnen Beobachtungen wurden in der Weise durchgeführt, daß eine beträchtliche Anzahl von Eiern befruchtet und eine halbe Stunde nach der Besamung in destilliertes Wasser getaucht wurde; nach Verlauf von $4\frac{1}{2}$ —5 Stunden, also im Stadium von 2—8 Blastomeren, wurde ein Teil der Eier (gewöhnlich 50 Stück) mitsamt ihrer Dottermembran sorgfältig aus der Gallerte herausgenommen, um in denselben die Trockensubstanz zu bestimmen. Die übrigen Eier, 75—100

Stück, wurden in Gefäßen untergebracht, die stets eine gleiche Menge von Leitungswasser enthielten. Nach Verlauf von 4 Tagen der Entwicklung bei Zimmertemperatur wurden die Embryonen im Stadium, welches sich durch deutlich abgesetzte Kopfpartie und nach oben gerichtete Schwanzknospe kennzeichnet, von den Dottermembranen und Gallerthüllen befreit und ihre Trockensubstanz bestimmt. Die unten beigefügte Tab. VII. zeigt auf der linken

TABELLE VII.

Laufende Nr. d. Beobachtungen	Stadium von 4—8 Blastomeren				Stadium nach Verlauf von zirka 4 Entwicklungstagen			
	Zeit nach der Befruchtung	Zahl der Embryonen	Gesamtgewicht der Trockensubstanz in mgr.	Gewicht der Trockensubstanz eines Embryos in mgr.	Zeit nach der Befruchtung	Zahl der Embryonen	Gesamtgewicht der Trockensubstanz in mgr.	Gewicht der Trockensubstanz eines Embryos in mgr.
1.	5 h 30'	25	30.1	1.20	101 h 30'	25	28.6	1.14
2.	5 h 15'	50	83.9	1.67	101 h 15'	50	79.1	1.58
3.	5 h 30'	50	51.5	1.03	95 h 30'	50	48.4	0.96
4.	5 h 30'	50	87.2	1.74	102 h	50	83.1	1.66
5.	5 h	50	70.6	1.41	101 h	50	67.2	1.34

Seite die im Frühstadium erhaltenen Resultate, auf der rechten sind dagegen die Ergebnisse verzeichnet, welche die Beobachtungen im späteren Entwicklungsstadium geliefert haben.

Aus der Zusammenstellung dieser Resultate der einzelnen Beobachtungen ersieht man, daß nach Verlauf von 4 Entwicklungstagen die Menge der Trockensubstanz der Embryonen geringer ist, als in den anfänglichen Furchungsstadien. Der Unterschied beträgt für den einzelnen Embryo 0.06—0.09 mg, was etwa 5% Trockensubstanz in dem sich furchenden Ei ausmacht. Diesen Unterschied könnte man zum Teil auf die Gegenwart der Dottermembran zurückführen, welche im Stadium von 4—8 Blastomeren nicht beseitigt werden konnte. Doch erscheint es in Anbetracht der verhältnismäßig großen Abnahme ganz unwahrscheinlich, daß dieser Unterschied durch die Menge der in der Dottermembran enthaltenen Trockensubstanz gedeckt werden könnte. Da eine genaue Bestim-

mung dieses Fehlers infolge der Zartheit der Dottermembran unmöglich war, so ziehen wir aus diesen Zahlen nur den Schluß, daß in der die ersten vier Tage umfassenden Periode der Entwicklung der Froschembryonen innerhalb der Dottermembran ihr Gehalt an Trockensubstanz nicht zunimmt.

Während der weiteren Entwicklung wurden alle Bestimmungen an Embryonen ausgeführt, die von der Membran bereits befreit werden

TABELLE VIII.

Tag nach der Besamung	Zahl der Embryonen	Gesamtgewicht der Trockensubstanz in mgr.	Gewicht der Trockensubstanz eines Embryos in mgr.
4	23	32.5	1.41
5	40	47.3	1.18
6	31	36.8	1.18
7	31	36.3	1.17
8	31	33.1	1.06

konnten. Das quantitative Verhalten der Trockensubstanz beleuchten die Ergebnisse, welche in Tab. VIII. zusammengestellt sind. Diese Bestimmungen beziehen sich auf eine Kultur von Embryonen, die von einem und demselben Weibchen stammten und sich unter denselben Bedingungen, wie in der vorigen Beobachtung entwickelten. Sie wurden jeden Tag ausgeführt; die erste Bestimmung der Trockensubstanz wurde am Ende des vierten Entwicklungstages, die letzte am Ende des achten Tages, schon nach dem Ausschlüpfen vorgenommen; das Ausschlüpfen fand am Anfang desselben Tages statt. Aus dem Vergleich der Ziffern der letzten Kolonne dieser Tabelle geht hervor, daß während der vier letzten Tage der Entwicklung innerhalb der Membranen die Menge der Trockensubstanz der Embryonen nicht nur nicht zunimmt, sondern im Gegenteil sich beständig verringert¹⁾.

¹⁾ Die Bestimmungen Schapers, die sich auf die Stadien vor dem Ausschlüpfen beziehen (2 Entwicklungstage), weisen kein normales Verhalten des Gewichtes der Trockensubstanz auf.

Die in den beiden letzten Tabellen (VII und VIII) zusammengestellten Resultate umfassen somit die ganze, innerhalb der Dottermembran verlaufende Entwicklungsperiode. Diese Ergebnisse beweisen übereinstimmend, daß von den ersten Furchungsstadien an bis zum Augenblick des Ausschlüpfens die Menge der Trockensubstanz nicht zunimmt. Andererseits haben wir in unseren Untersuchungen über das Wachstum unter normalen äußeren Bedingungen (Abschnitt I) festgestellt, daß während dieser Zeit die Wachstumsprozesse des Gesamtorganismus weiter fortschreiten. Aus der Zusammenstellung dieser beiden Tatsachen, daß nämlich die Menge der Trockensubstanz während des Wachstums nicht zunimmt, sondern vielmehr sich verringert, daß dagegen das Volumen des Embryos wächst, folgt ganz klar der für unser Problem sehr wichtige Schluß, daß das Wachstum der Froschembryonen während der Entwicklung innerhalb der Dottermembran ausschließlich auf der Zunahme der Menge des durch den Organismus aus der Umgebung aufgenommenen Wassers beruht¹⁾.

Aus der oben festgestellten Tatsache folgt direkt, daß wir die Größe des Zuwachses des Gesamt-Organismus als Maßstab der darin zunehmenden Wassermenge betrachten können. Dieser Umstand hat eine wichtige methodische Bedeutung. Ist nämlich der Zuwachs des Gesamtorganismus gleich dem Zuwachs der Wassermenge in demselben, so können wir mit Umgehung der beschwerlichen Trocknungsmethodik die Menge dieses Wassers direkt mit der Größe des Zuwachses des Gesamtorganismus messen. Da nun andererseits der ganze Zuwachs auf Kosten des Wassers geschieht, so können wir in den Untersuchungen über das Wachstum willkürlich statt der Massenbestimmungen die Methodik der volumetrischen Messungen — und umgekehrt — anwenden²⁾.

Wenn wir jedoch die aus der Umgebung aufgenommene Was-

¹⁾ Wie schon oben erwähnt, haben die von Davenport und Schaper an Amphibienembryonen in späteren Entwicklungsstadien ausgeführten Untersuchungen den Beweis erbracht, daß im Verhältnis zur Trockensubstanz die Wasserzunahme eine hervorragend überwiegende Bedeutung besitzt.

²⁾ Für diese geringen Wassermengen, welche, besonders in den Anfangsstadien der Entwicklung, von den Froschembryonen aufgenommen werden, können wir den Ausdehnungskoeffizienten des Wassers bei wechselnder Temperatur gänzlich außer acht lassen.

sermenge aus der Differenz zwischen den Massen oder den Volumina der Embryonen bestimmen, so werden wir stets einen konstanten, wenn auch sehr kleinen Fehler begehen. Dieser Fehler wird darin bestehen, daß wir diejenige Wassermenge, welche an Stelle der abnehmenden Trockensubstanz aufgenommen wird, unberücksichtigt lassen.

Haben wir einmal die Tatsache festgestellt, daß das Wachstum der sich innerhalb der Membranen entwickelnden Embryonen auf Wasserabsorption beruht, so tritt nunmehr an uns die Frage heran, wo dieses aufgenommene Wasser, auf dessen Kosten der gesamte Organismus sein Volumen vergrößert, lokalisiert wird. Für die

TABELLE IX.

Laufende Nr. der rekonstruierten Embryonen	Das Verhältnis des Gewichtes des Wachses, welches für die Rekonstruktion der Zellmassen verbraucht wurde, zum Gewicht des Wachses, welches dem Blastocoel entsprach	Das Volumen der lebendigen Blastula; durchschn. Wert aus 15 Messungen	Ausgerechnetes Volumen der Zellmassen im Blastulastadium	Keim-Volumen im Zweiblastomenstadium. Mittelwert von 15 Messungen
		mmm.	mmm.	mmm.
1.	5.05	2.92	2.43	2.55
2.	3.92	"	2.12	"
3.	4.33	"	2.37	"

Beantwortung dieser Frage wären a priori drei Möglichkeiten vorhanden: 1) das Wasser wird intrazellulär aufgenommen; 2) es sammelt sich zwischen den Zellen an; 3) es wird teils intra-, teils interzellulär verteilt. Wenn wir die Änderungen im inneren Bau des Embryos in seinen ersten Entwicklungsstadien in Betracht ziehen und uns daran erinnern, daß während der Furchung die Furchungshöhle entsteht, welche durch Schichten von Zellenelementen gegen die Außenwelt vollständig abgeschlossen ist, und daß darauf eine neue Höhle gebildet wird, die Gastrulahöhle, welche mit der Außenwelt direkt kommuniziert, — so werden wir leicht begreifen, daß das Problem der Lokalisation des Wassers im embryono-

nen Organismus des Embryos in den ersten Stadien seiner Entwicklung eine große Bedeutung hat¹⁾.

Im methodischen Teil meiner Arbeit (vergl. S. 796) habe ich die Methodik der Volumenbestimmung der Zellenmasse sowie der interzellulären Räume angegeben. Meine Untersuchungen in dieser Hinsicht bezogen sich lediglich auf das Furchungsstadium. Die aus diesen Messungen erhaltenen Resultate sind in Tab. IX. zusammengestellt. Die Art und Weise der Durchführung der Berechnungen erheischt keine näheren Erörterungen.

Vergleichen wir das Volumen der Zellenmassen im Blastulastadium mit dem Eivolumen im Stadium zweier Blastomeren, so sehen wir, daß das Volumen der Zellenmassen während der Furchung nicht nur nicht zunimmt, sondern sogar eine Reduktion erleidet²⁾.

Diese Erscheinung muß so gedeutet werden, daß die Zellenmassen einen Teil ihres Volumens zu Gunsten der entstehenden Furchungshöhle verlieren. Die Ursache dieser Erscheinung läßt sich augenblicklich schwer erklären; der Umstand jedoch, daß die Blastocoelflüssigkeit Eiweißstoffe enthält, welche beim Fixieren gefällt werden, legt die Vermutung nahe, daß der Volumenverlust der Zellenmassen mit der Produktion dieser im Blastocoelwasser gelösten, wahrscheinlich osmotisch wirksamen Substanzen verbunden ist. Für uns ist die Tatsache von besonderer Wichtigkeit, daß die Zunahme der Flüssigkeitsmenge im Blastocoel den ausschließlichen Faktor des Wachstums des gesamten Embryoorganismus bildet³⁾.

Auf Grund der gegebenen Ziffern kann man die Annahme, daß auch die Zellen zum Teil Wasser aufnehmen, prinzipiell nicht von

¹⁾ Bezüglich der späteren Stadien hat dieses Problem Schaper berührt, wie ich bereits in der Einleitung erwähnt habe (vide S. 788).

²⁾ Diese Tatsache stimmt mit dem Ausspruch von Driesch in seiner „Analytischen Theorie“ (94, S. 35) überein: „Es kann eine Zelle fortgesetzt sich teilen, ohne daß die Teilstücke nach jeder Teilung wachsen: das geschieht bei der Furchung“.

³⁾ In späteren Stadien stößt die Erforschung der Lokalisation des Wachstums auf sehr große Schwierigkeiten; denn bereits während der Gastrulation bilden sich infolge der Lockerung und Verschiebung der Zellenelemente interzelluläre Räume, deren Gesamtvolumen im Embryo mittels der Methode der plastischen Rekonstruktion sich nicht bestimmen läßt.

der Hand weisen. Man könnte sich z. B. denken, daß die Zellen in dem aufgenommenen Wasser einen Ersatz für die an die Flüssigkeit des Blastocoels abgegebenen Substanzen suchen. Wir können jedoch annehmen, daß, falls die Zellenmassen tatsächlich Wasser aufnehmen, die Menge desselben, im Vergleich mit der im Blastocoel enthaltenen, verschwindend klein ist.

Es unterliegt dagegen keinem Zweifel, daß die Zellenmassen eine äußerst wichtige Rolle in den Prozessen der Wasseraufnahme seitens des Organismus spielen, indem sie die Wand bilden, durch welche die ganze Wassermenge dringt, die sich im Blastocoel, resp. in den übrigen Körperhöhlen ansammelt. Überdies erscheint es im hohen Grade wahrscheinlich, daß die peripherischen Zellschichten, welche die Wand des Keimes bilden und die direkt mit der Umgebung in Berührung kommen, einen gewissen Grad von Elastizität¹⁾ besitzen.

Die obigen Tatsachen und Erwägungen laden zu einem Vergleich der Froschembryonen, als Ganzes betrachtet, wenigstens in den anfänglichen, am wenigsten komplizierten Stadien mit der einzelnen Pflanzenzelle ein. Die in den Körperhöhlen befindliche Flüssigkeit würde dem Saft der Pflanzenzelle entsprechen, die Rolle der Plasmahaut und der Zellenmembran würde den peripherischen, halbdurchlässigen und elastischen Schichten von Zellelementen zukommen, welche die Keimwand bilden.

Zu dem Wasseraufnahmeprozess selbst übergehend, können wir die Behauptung aufstellen, daß der stationäre Zustand nur dann bestehen kann, wenn der von der elastisch gespannten Wand ausgeübte Druck durch einen ebensolchen im Innern des Embryos ausgeglichen wird. Die Volumenzunahme durch Wasserabsorption wird dann eintreten, wenn der innere Druck den von der Wand geleisteten Widerstand überwindet.

Man kann von vornherein sich denken, daß an dem Zustandekommen dieses Überschusses an innerem Druck sowohl Änderungen in der Dehnbarkeit der elastischen Wände des Embryos, als auch Änderungen in dem Werte des Innendruckes teilnehmen können. Die Zunahme der absoluten Dehnbarkeit der Wände und das Steigen des Innendruckes sind die Momente, die durch ver-

¹⁾ Die Elastizität der Keimblätter des Huhns ist experimentell von His (74) nachgewiesen worden.

schiedene wechselseitige Kombinationen die Prozesse der Wasseraufnahme beeinflussen können.

So können z. B. die während der Entwicklung stattfindenden Änderungen in der Dicke und der Oberflächengröße der Körperwände auf Dehnbarkeitsänderungen derselben zurückgeführt werden.

Bezüglich des in wachsenden Embryonen herrschenden Innendruckes begründen die Untersuchungen von Loeb (91—06), sowie die Stellung anderer Autoren zu dieser Frage [Driesch (93—06), Herbst (92, 93), Davenport (97), Schaper (02)] die Ansicht, daß dieser Druck osmotischer Natur ist. Die Frage, ob neben dem osmotischen Druck die Prozesse der Wasseraufnahme auch noch durch den Quellungsdruck [Pfeffer (04), Pantanelli (04)] beeinflusst werden, müssen wir vor der Hand unentschieden lassen. Die Lücken in unseren diesbezüglichen Kenntnissen stammen daher, daß in der zoologischen Literatur ein vollständiger Mangel an irgend welchen Angaben über das Verhalten des osmotischen Drucks in tierischen Embryonen während ihrer Entwicklung besteht. Für die Erkenntnis der Prozesse der Wasseraufnahme ist diese Frage ungemein wichtig, und darum ist die Durchführung einer Reihe von Bestimmungen des osmotischen Druckes in wachsenden Tierembryonen unserer Ansicht nach eine der hauptsächlichsten Aufgaben derjenigen Forschungen, die sich mit dem Wachstumsproblem befassen wollen. Diese Bestimmungen beabsichtige ich in nächster Zukunft durchzuführen.

Haben wir nunmehr die Bedeutung des Wassers als einer Wachstumskomponenten in den ersten Entwicklungsstadien kennen gelernt, so müssen wir noch von diesem Standpunkt aus die aus unseren Untersuchungen über das Wachstum der Froschembryonen unter normalen äußeren Bedingungen erhaltenen Resultate einer Durchsicht unterziehen. Indem wir also zur Grundlage für unsere Erwägungen das im vorigen Abschnitt gewonnene Tatsachenmaterial nehmen, können wir bezüglich der Prozesse der Wasseraufnahme durch sich entwickelnde Froschembryonen zu folgenden Schlüssen gelangen:

1. — Der Prozeß der Wasseraufnahme beginnt unverzüglich nach erfolgter Besamung (vgl. S. 798, Tab. I und II):
2. — Die in der zweiten Stunde nach der Besamung eintre-

te. Abnahme des Eivolumens (vgl. S. 798 und Tab. I) läßt sich hauptsächlich auf den Verlust des Wassers zurückführen, welches an das in dieser Zeit vom Ei produzierte Perivitellin als dessen Hauptbestandteil abgegeben wird. Der Prozeß der Abscheidung des Perivitellins durch das Ei nach der Befruchtung übt einen Einfluß auf die weitere Wasseraufnahme aus (vgl. S. 801 Tab. II.). Dieser Einfluß läßt sich auf die Tätigkeit osmotisch aktiver, im Perivitellin enthaltener Substanzen zurückführen. Ein Beweis für die Anwesenheit dieser Substanzen im Perivitellin ist die vorhin besprochene (S. 802) Erweiterung des perivitellinen Raumes.

3. — Wenn wir die Entwicklungsperiode von dem Auftreten der ersten Furche ab bis zum Ablegen der Membranen durch die Embryonen ins Auge fassen, so können wir feststellen, daß der Prozeß der Wasseraufnahme am intensivsten in den Anfangsstadien, nämlich denen der Furchung und Gastrulation, verläuft (vgl. S. 813, Tab. V Fig. 3).

4. — Obgleich aus den Ziffern, welche die Geschwindigkeit des Volumenzuwachses ausdrücken, hervorgeht, daß diese Geschwindigkeit während der Gastrulation größer ist als während der Furchung, so können wir mit Rücksicht auf die Bildung der Gastrulhöhle in dieser Zeit, welche mit der Umgebung kommuniziert, dennoch daraus nicht schließen, daß dieser Unterschied auch für die Prozesse der Wasseraufnahme Gültigkeit habe.

5. — Aus der Erwägung, daß in den Anfangsstadien der Entwicklung die Volumenzuwächse in ziemlich engen Grenzen konstante Größen sind, ziehen wir den Schluß, daß den Gestaltungsprozessen dieser ersten Stadien eine konstante Menge aus der Umgebung aufgenommenen Wassers entspricht (vgl. S. 806, Tab. III. u. IV.).

6. — Bezüglich der Entwicklungsstadien nach dem Ausschlüpfen finde ich durch meine Untersuchungen die Angaben Davenport's und Schapers bestätigt, daß die Intensität der Wasseraufnahmeprozesse mit fortschreitender Entwicklung steigt.

7. — Die oben ausgesprochene Abhängigkeit der Wasseraufnahmeprozesse von der Entwicklungsstufe der Froscheier wirkt auch gleichzeitig ein Licht auf das Wesen dieser Prozesse selbst. Auf Grund der Untersuchungen von Godlewski u. n. (01) wissen wir, daß mit fortschreitender Entwicklung der Froschembryonen auch die Atmungsenergie wächst. Andererseits haben Hassel-

balch und Bohr (1900) bei Untersuchungen über den respiratorischen Stoffwechsel bei Vögeln festgestellt, daß die Kohlensäureproduktion in hohem Grade von dem Entwicklungsstadium und speziell vom Gewicht der Embryonen abhängt, und daß diese Abhängigkeit in dem Maße genau ist, daß man aus der Größe der Kohlensäureabgabe an einem gegebenen Tage das Gewicht des Embryos zu berechnen vermag. Die Zusammenstellung dieser Tatsachen mit dem oben besprochenen Verhalten der Wasseraufnahmeprozesse während der Entwicklung läßt, unseres Erachtens vermuten, daß zwischen der Wasseraufnahme und den Stoffwechselfprozessen im Embryo eine Beziehung besteht.

III. Der Einfluß der Temperatur auf die Prozesse der Wasseraufnahme durch wachsende Froschembryonen und auf die Wasserpermeabilität des Protoplasmas.

Alles, was bisher über das Wachstum der Embryonen gesagt wurde, bezog sich auf solche Wachstumsprozesse, die in möglichst konstanten äußereren Verhältnissen verliefen. Es schien mir wichtig, auch den Einfluß äußerer Faktoren auf die Wachstumsvorgänge, resp. Wasseraufnahmeprozesse näher kennen zu lernen.

Von äußeren Entwicklungsfaktoren halte ich für die wichtigsten: Temperatur und osmotischen Druck des umgebenden Mediums. Die Temperatur, die bekanntlich für das Entwicklungstempo maßgebend ist, muß auf die Intensität einer ganzen Reihe von Entwicklungsprozessen einwirken. Der Einfluß des osmotischen Druckes verdient besondere Beachtung schon deswegen, weil die Wasseraufnahmeprozesse das Wesen des Wachstums in den Anfangsstadien ausmachen. Meine Untersuchungen über den Einfluß des osmotischen Druckes auf das Wachstum der Embryonen von Amphibien und Echiniden bedürfen noch weiterer Ergänzungen. Nur die Versuche über den Einfluß der Temperatur auf das Wachstum der Froschembryonen betrachte ich für abgeschlossen und gebe darum hier ihre Beschreibung.

1. — Die Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf die anfängliche Entwicklung wurden in folgender Weise geführt. Auf kleine Glasplatten legten wir, ähnlich wie bei den vorhin beschriebenen Versuchen, unbefruchtete Frosch-

eier in bestimmter Reihenfolge. Diese Eier wurden besamt und bis zum Auftreten der ersten Furche in Zimmertemperatur stehen gelassen. Nach Kontrollierung der Ergebnisse der Befruchtung wurden die sich nicht entwickelnden Eier entfernt, die entwicklungs-fähigen dagegen im Stadium zweier Blastomeren mikrometrisch gemessen. Nach beendeten Messungen wurden die Schalen mit den Eiern in zwei Thermostaten gestellt, welche die Temperaturen von 10 und 20° C zeigten.

Die Entwicklung der Eier vollzog sich in den bereits oben beschriebenen Gefäßen (Fig. 1, c), durch welche in beiden Thermostaten ein konstanter Strom von kohlensäurefreier Luft geleitet wurde. Im Augenblick, wo der Versuch beginnen sollte, war die Temperatur des in diesen Gefäßen befindlichen Wassers bereits auf die Temperatur des Thermostaten gebracht. Während der ganzen Dauer des Versuches betrug die Temperaturschwankungen in beiden Thermostaten im Maximum 0.5° C.

Die Kontrolle der Entwicklungsstadien wurde in der Weise geführt, daß aus den Thermostaten nur die Glasplatten mit den anhaftenden Eiern herausgenommen wurden, wobei diese Manipulation möglichst schnell ausgeführt wurde, um größere Schwankungen der Temperatur des in den Gefäßen befindlichen Wassers nach Möglichkeit zu vermeiden.

Während der Zeit, in welcher die Messungen ausgeführt wurden, befanden sich die Eier in Zimmertemperatur; die Messungen dauerten jedesmal höchstens eine halbe Stunde.

Unsere Untersuchungen erstreckten sich nur auf das Furchungsstadium der Froscheier. Die auf das Stadium zweier Blastomeren folgenden Messungen wurden also an Eiern vorgenommen, die sich im Blastulastadium befanden, d. h. in dem Augenblick, wo die ersten Spuren des Gastrulationsprozesses auftraten. Stets wurde genau die Zeit nach der Befruchtung, in der die Messungen ausgeführt wurden, notiert.

Es ist bekannt, daß die Temperatur eine prinzipielle Bedeutung für die Entwicklungsprozesse hat. Bei der Erörterung des Einflusses der Temperatur auf die Geschwindigkeit dieser Prozesse muß man meines Erachtens genau unterscheiden zwischen der Geschwindigkeit des Wachstums und der Geschwindigkeit der Gestaltungsprozesse, was leider in der Literatur ziemlich oft verwechselt wird. Uns interessieren hier hauptsächlich die Wachstumsprozesse,

und nur als Hilfsmoment haben wir den Einfluß der Temperatur auf die anfänglichen Gestaltungsprozesse, namentlich auf die Geschwindigkeit der Furchung berücksichtigt. Die Resultate meiner Untersuchungen in dieser Hinsicht stimmen in ihrem Gesamtergebnis mit denen anderer Autoren. [Driesch (93), Hertwig (98), Lillie and Knowlton (98) und Peter (05)]. Diese Untersuchungen haben übereinstimmend nachgewiesen, daß in den Grenzen der normalen Entwicklung mit fortschreitender Temperaturerhöhung die Geschwindigkeitszunahme der Beschleunigung analog ist, welche die chemischen Reaktionen unter dem Einfluß der Temperatur aufweisen (Abegg 05, Peter 05, Loeb 06).

Am Froschmaterial hat die umfangreichsten und wichtigsten Resultate Hertwig (97) erhalten. Da in den Untersuchungen dieses Autors der Furchungsprozeß der Froscheier, die den Gegenstand unserer Beobachtungen bilden, unberücksichtigt geblieben

TABELLE X.

Versuchs Nr.	Zeit der Furchungsdauer		Q_{10}
	10°	20°	
1.	43 h	17 h 30'	2:45
2.	50 h 30'	19 h	2:65
3.	50 h	21 h 30'	2:32
4.	43 h	19 h 30'	2:20
Im Mittel =			2:40

ist, so geben wir in der angeführten Tabelle als Ergänzung zu Hertwigs Untersuchungen die Resultate von vier eigenen Versuchen.

In dieser Tabelle ist die Zeit der Dauer des Furchungsprozesses in zwei Temperaturen (10 und 20° C), die sich um 10° C voneinander unterscheiden, angegeben. Aus dem Verhältnis dieser Zeiten berechneten wir aus jedem Versuche die Größe des Beschleunigungs-, resp. Verzögerungskoeffizienten für 10° (Q_{10}). Der aus diesen Versuchen hergeleitete Mittelwert beweist, daß die Geschwindigkeit der Furchung bei einer Temperatur

von 20°C 2·4 mal größer ist, als bei 10°C¹⁾, wodurch das oben erwähnte Grundgesetz (Abegg, Peter) bestätigt wird.

Aus Angaben der zoologischen Literatur, welche den Einfluß der Temperatur betreffen, geht hervor, daß die bisherigen Untersuchungen sich auf die Gesamtheit der Entwicklungsprozesse erstrecken. Spezielle Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf die Wachstumsprozesse gibt es nur sehr wenige. Mit diesem Problem hat sich, soweit mir bekannt ist, bisher nur Galloway (1900) befaßt. Seine Untersuchungen beziehen sich nur auf ältere Froschembryonen. Die in verschiedenen Temperaturen gezüchteten Froschquappen wurden in gleichen Zeitintervallen gewogen und getrocknet und auf Grund der so gewonnenen Resultate ihr Zuwachs an lebender Masse und ihr Wassergehalt ermittelt. Da aber in diesen Untersuchungen die Entwicklungsstadien der beobachteten Embryonen nicht berücksichtigt waren, so bieten sie keine genügende Handhabe für die Beurteilung, ob und in welcher Weise die Temperatur auf das wechselseitige Verhältnis des Wachstums des Embryos zu dessen Gestaltungsprozessen eingewirkt hat.

Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf das Wachstum in den Anfangsstadien der Entwicklung gibt es in der Literatur überhaupt nicht. Meine darauf bezüglichen Versuche habe ich in der Weise angestellt, daß die Kulturen in zwei Temperaturen, von 10 und 20°C, die bekanntlich (Hertwig) im Bereiche der physiologischen Entwicklungsbedingungen liegen, gezüchtet wurden. In den Kulturen, die sich bei verschiedenen Temperaturen entwickelten, befand sich die gleiche Anzahl von Eiern. Aus der Länge der Äquatorialachsen berechneten wir in oben angegebener Weise die Volumina der einzelnen Eier im Stadium zweier Blastomeren und im Blastulastadium; aus der Gesamtzahl der in jeder Portion gemessenen Eier berechneten wir das Durchschnittsvolumen der einzelnen Eier und aus dem Unterschied der Volumina in diesen beiden Stadien — den durchschnittlichen Zuwachs eines Eies während der Furchung.

¹⁾ Für das erste Entwicklungsstadium bis zur Schließung der Dorsallippe (Stadium I) ist $Q_{10} = 2·47$, wie aus Peters (0·5, S. 150) Berechnungen, die er auf Grund der Resultate von Hertwigs Untersuchungen angestellt hat, hervorgeht. Der von uns für die Furchung erhaltene Wert ist somit etwas kleiner, was mit der Regel übereinstimmt, nach welcher die Größe des Temperaturkoeffizienten mit fortschreitendem Wachstum der tierischen Embryonen gleichfalls wächst.

In Tabelle XI sind die Resultate dieser Versuche zusammengestellt. Wir ersehen daraus, daß die Unterschiede in den Zuwächsen der Embryonen beider Kulturreihen verhältnismäßig äußerst gering sind und außerdem in den einzelnen Versuchen in zwei verschiedenen Richtungen auftreten. Es scheint sehr wahrscheinlich zu sein, daß diese Unterschiede innerhalb der Grenzen eines Feh-

TABELLE XI.

Versuchs Nr.	Zahl der in jeder Portion gemessenen Eier	Zweiblastomerenstadium		Die Temperatur, in der die Entwicklung sich vollzog	Blastulastadium		Durchschnittlicher Volumenzuwachs eines Embryos während des Furchungsprozesses
		Zeit seit der Besamung	Durchschnittsvolumen eines Embryos		Zeit seit der Besamung	Durchschnittsvolumen der Blastula	
			emm.			emm.	
1.	14	5 h 30'	2.56	10°	48 h 30'	2.95	0.39
			2.54	20°	23 h	2.91	0.37
2.	14	5 h	2.62	10°	55 h 30'	2.99	0.37
			2.72	20°	24 h	3.06	0.34
3.	38	5 h	2.82	10°	55 h	3.19	0.37
			2.76	20°	26 h 30'	3.14	0.38

lers liegen, welcher entweder bei der Berechnung der Eivolumina, oder bei der Fixierung des Augenblicks, in welchem in den verschiedenen Temperaturen der die Furchungsperiode abschließende Moment eintrat, begangen wurde, — oder daß sie schließlich in der verschiedenen Individualität der Eier selbst begründet sind. Auf Grund dessen können wir als Resultat der obigen Versuche die Feststellung der Tatsache betrachten, daß die Menge des aufgenommenen Wassers in der Entwicklungsperiode vom Stadium zweier Blastomeren bis zur Blastula konstant ist ohne Rücksicht darauf, ob wir die Zeitdauer dieser Periode durch Erhöhung oder Erniedrigung der Temperatur verkürzen oder verlängern. Die Menge des aufgenommenen Wassers hängt also nicht von der Zeitdauer dieses Prozesses, sondern von dem Entwicklungsstadium ab. Aus diesen Tatsachen folgt außerdem noch der äußerst

wichtige Schluß, daß durch Temperaturerhöhung die Prozesse des Wachstums, resp. der Wasseraufnahme durch wachsende Embryonen in demselben Grade beschleunigt werden, wie die Gestaltungsprozesse.

Wenn wir nun die Schlußfolgerungen beachten, zu denen wir am Ende des vorigen Abschnitts gelangt sind: daß mit den Gestaltungsprozessen in den Anfangsstadien der Entwicklung die Menge des aus der Umgebung aufgenommenen Wassers im engsten Zusammenhange steht und ferner, daß zwischen der Menge des aufgenommenen Wassers und den Prozessen des Stoffwechsels eine enge Beziehung besteht, so bilden diese meine obigen Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur eine Bestätigung jener Schlußfolgerungen. Die Temperatur übt meiner Ansicht nach lediglich einen mittelbaren Einfluß auf das Wachstum aus, sie beschleunigt den Stoffwechsel, und erst dieser Kreis von Erscheinungen bestimmt das Tempo der Wasseraufnahme und damit zugleich auch das des Wachstums.

2. Wasserpermeabilität des Protoplasmas. Krabbe (96) war der erste, welcher in der Pflanzenphysiologie auf die große Bedeutung der Wasserpermeabilität des Protoplasmas, resp. der Plasmahaut für das Zellenwachstum hinwies. Werden zwei plasmolysierte Zellen, deren osmotischer Innendruck der gleiche ist, in Wasser gelegt, so erreichen sie den Turgeszenzzustand in der gleichen Zeit nur in dem Falle, wenn ihre Plasmahäute den gleichen Grad von Permeabilität besitzen. Ist ihre Permeabilität verschieden, so erreicht eine Zelle um so früher den Turgeszenzzustand, je größer ihre Wasserpermeabilität ist. Hier müssen wir jedoch beachten, daß durch die Permeabilität ausschließlich die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme bedingt wird, daß sie aber auf den Schlußwert des osmotischen Druckes absolut keinen Einfluß hat.

Durch die Untersuchungen dieses Autors, ferner durch die von van Rysselberghe (02) ist festgestellt worden, daß die Temperatur ein die Permeabilität des Plasmas der Pflanzenzellen stark beeinflussender Faktor ist; diese Autoren haben gezeigt, daß in einer Temperatur von 20—25° C die plasmolysierten Zellen den Turgeszenzzustand 5—8 mal schneller erreichen, als in einer Temperatur von 0—5° C.

Bei meinen Untersuchungen habe ich mir die Frage vorgelegt, ob der Grad der Permeabilität der Zellenwand einen Einfluß auf

die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme während der Furchung ausübt. Mit Rücksicht darauf, daß in der zoologischen Literatur Angaben über derartige Untersuchungen fehlen, führten wir eine Reihe von Versuchen aus, die den Zweck hatten, vor allem festzustellen, ob die Wasserpermeabilität des Protoplasmas der Tierzelle in demselben Maße von der Temperatur abhängt, wie es von Krabbe und van Rysselberghe für die Pflanzenzelle gezeigt worden ist.

Als Versuchsmaterial benutzten wir frisch dem Eierstock entnommene, unbefruchtete Froscheier. Unsere vorhin besprochenen Resultate haben gezeigt, daß nach Unterbringung solcher Eier in Wasser ihr Volumen infolge von Wasseraufnahme schnell wächst (vergl. Tab. II.); diese Erscheinung beruht auf dem Unterschied des osmotischen Druckes zwischen dem Mutterorganismus und dem Wasser, in welches die Eier eingetaucht wurden. Wenn die Temperatur auf den Grad der Permeabilität des Eiprotoplasmas einen Einfluß hat, so müßte die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme durch unbefruchtete Eier in niedrigerer Temperatur geringer sein als in höherer.

Vor Beginn des Versuches stellten wir die frisch aus dem Eierstock herausgenommenen und auf zwei Glasplatten befestigten Eier

TABELLE XII.

Versuchs Nr.	Dauer des Aufenthaltes der Eier in destill. Wasser vor Beginn der Messungen	Durchschnittsvolumen eines Eies in einzelnen Portionen	Temperatur	Zeitintervall zwischen den einzelnen Messungen	Durchschnittsvolumen eines Eies am Schluß des Versuches	Durchschnitl. Volumenzunahme eines Eies bei zwei verschiedenen Temperaturen
		emm.			emm.	emm.
1.	4	2.38	10°	4	2.43	0.05
		2.43	20°		2.65	0.22
2.	3	2.70	10°	5	2.75	0.05
		2.66	20°		2.94	0.28
3.	2	3.01	10°	4	3.04	0.03
		3.01	20°		3.17	0.16
4.	2	3.04	10°	4	3.10	0.06
		3.03	20°		3.27	0.24

auf einige Stunden in destilliertes Wasser von Zimmertemperatur, worin die Gallerte stark aufquoll und die Eier infolge der Wasseraufnahme eine vollkommen kugelförmige Form annahmen. Nach Herausnahme der Eier aus dem Wasser wurden sie gemessen, und alsdann sofort in zwei Gefäßen mit destilliertem Wasser untergebracht, die nun in Thermostaten mit den konstanten Temperaturen von 10 und 20° C gestellt wurden. Die Zeit, während welcher die Eier in den verschiedenen Temperaturen verblieben, war in jedem Versuch die gleiche und betrug für die Mehrzahl der Versuche 4 Stunden.

In den Versuchen, deren Ergebnisse in der beigefügten Tabelle zusammengestellt sind, wurden in jeder Portion je 10 Eier gemessen. Aus den in jedem Versuch ausgeführten Messungen berechneten wir das durchschnittliche Volumen eines Eis in jeder Portion vor Beginn und nach Beendigung des Versuches. Der Unterschied zwischen dem ursprünglichen und dem endgültigen Volumen der Eier, die in verschiedenen Temperaturen gehalten wurden, bezeichnet den Volumenzuwachs, resp. die Menge des durch die Eier während der Dauer des Versuches aufgenommenen Wassers.

Aus der Größe der Zuwächse der Eivolumina in jeder Portion sehen wir, daß die Menge des Wassers, welches von den Eiern während ein und derselben Zeit bei verschiedenen Temperaturen aufgenommen wird, sehr verschieden ist. Im ersten Versuch nahmen die in einer Temperatur von 10° C verweilenden Eier während der Dauer von 4 Stunden 0·05 cmm Wasser auf, in einer Temperatur von 20° C dagegen 0·22 cmm, d. h. mehr als viermal so viel. Andere Versuche weisen noch größere Differenzen auf. Wenn wir die Resultate der einzelnen Versuche zusammenfassen, so können wir feststellen, daß bei einer Erhöhung der Temperatur um 10° die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme sich vergrößert hat: im ersten Versuch — 4·4 mal, im zweiten — 5·6 mal, im dritten — 5·3 mal, im vierten — 4 mal. Wir können wohl behaupten, daß, wenn man die Temperatur von 10° auf 20° steigen läßt, die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme durch unbefruchtete Eier sich fast fünffach (4·8 mal) vergrößert.

Da in den einzelnen Versuchen nur Eier, die demselben Weibchen entstammten, untersucht wurden, so ist es wenig wahrscheinlich, daß die festgestellten Unterschiede in der Wasseraufnahme durch Schwankungen des osmotischen Drucks in den zu den Ver-

suchen angewandten Eiportionen verursacht sein könnten. Ferner besteht auch die Möglichkeit, daß die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme von Veränderungen chemischer Natur, die sich innerhalb der unbefruchteten Eier abspielen, beeinflußt wird¹⁾. Diese Veränderungen könnten namentlich in höherer Temperatur eine intensivere Produktion von osmotisch aktiven Substanzen verursachen. Da jedoch chemische Reaktionen im Bereiche von 10° eine höchstens dreifache Beschleunigung erleiden, könnten wir hier, wo wir doch fast die fünffache Beschleunigung konstatiert haben, kaum einen Teil dieser Differenz auf Veränderungen chemischer Natur zurückführen. Die Hauptursache der Geschwindigkeitsänderungen in der Wasseraufnahme bilden ohne Zweifel die Änderungen in dem Grade der Wasserpermeabilität des Protoplasmas, und darum können wir die Resultate unserer Versuche dahin deuten, daß bei einer Erhöhung der Temperatur von 10 auf 20° C die Wasserpermeabilität des Protoplasmas der Froscheier ungefähr um das Fünffache steigt. Nach den von van Rysselberghe (02, S. 245) angegebenen Tatsachen wächst die Wasserpermeabilität der Pflanzenzellen zwischen 0 — 10° C — 3·4 mal und zwischen 10 — 20° C — 2·07 mal. Der Einfluß der Temperatur ist somit in unseren Versuchen bedeutend größer.

Um auf die Besprechung des Furchungsprozesses bei Froscheiern zurückzukommen, so müßte — falls in diesem Entwicklungsprozeß die Permeabilität der Zellenwand einen Faktor bildet, der auf die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme durch das Blastocoel einen Einfluß ausübt, — die Menge des aufgenommenen Wassers in niedrigerer Temperatur kleiner sein, als in höherer. Im Bereiche von 10 — 20° C steigert sich die Geschwindigkeit der Furchung, wie wir festgestellt haben (Tab. X), ungefähr 2½ mal (2·4), die Wasserpermeabilität des Protoplasmas dagegen sogar 5 mal. Der Umstand, daß sich die Wasserpermeabilität in höherem Maße vergrößert als die Furchungsgeschwindigkeit, würde zur Folge haben, daß am Ende des Furchungsprozesses eine größere Wassermenge bei der höheren Temperatur aufgenommen würde. Durch unsere Versuche ist jedoch festgestellt worden (Tab. XI), daß die Temperaturerhöhung an der Menge des durch die Froscheier während der Furchung aufgenommenen Wassers nichts ändert.

¹⁾ Vergl. Loeb (06 a).

Diese Tatsache deutet also mittelbar darauf hin, daß in den sich furchenden Keimen der Grad der Wasserpermeabilität der Zellenmassen einen Einfluß auf die Prozesse der Wasseraufnahme nicht auszuüben scheint.

Aus der embryologischen Abteilung des anatomischen Institutes in Krakau.

Literaturverzeichnis.

- Abegg R. 1905. Zeitschr. f. Elektrochemie. Nr. 33.
 — 1905. Ebenda. Nr. 46.
 Bataillon E. 1901. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 12.
 — 1904. Ebenda. Bd. 18.
 Bezold. 1857. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 8.
 Davenport C. B. 1897. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. T. 28.
 — 1897—9. Experimental Morphology. P. I—II. London.
 Driesch H. 1893. Mitteil. der Zool. Stat. Neapel. Bd. 11.
 — 1894. Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig.
 — 1901. Erg. d. Anatomie u. Entw. Bd. 11.
 — 1906. Erg. d. Physiologie. Jahrg. 5.
 Galloway T. W. 1900. Amer. Natur. T. 34.
 Godlewski E. jun. 1901. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 11.
 Hamburger H. J. 1902—4. Osmotischer Druck und Ionenlehre. Bd. I—III.
 Hasselbalch K. A. 1900. Skand. Arch. f. Physiologie. Bd. 10.
 Herbst C. 1892. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 55.
 — 1893. Mitteil. der Zool. Stat. Neapel. Bd. 11.
 — 1893a. Biol. Zentralblatt. Bd. 13.
 Hertwig O. 1897. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 51.
 — 1906. Handb. d. Entw.-Geschichte d. Wirbeltiere. Bd. I.
 His W. 1874. Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig.
 Höber. 1906. Physikalische Chemie d. Zelle u. d. Gewebe. II. Aufl.
 Korschelt E. u. Heider K. 1902. Lehrbuch d. vergleichenden Entwicklungsgeschichte d. wirbellosen Tiere. I. Lief.
 Krabbe G. 1896. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 29.
 Loeb J. 1891—2. Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. T. I—II. Würzburg.
 — 1893. Arch. f. ges. Physiologie. Bd. 55.
 — 1898. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 7.
 — 1902. Ebenda. Bd. 15.
 — 1904. Arch. f. ges. Physiologie. Bd. 103.
 — 1906. Vorlesungen über d. Dynamik d. Lebenserscheinungen. Leipzig.
 — 1906a. Untersuchungen über künstliche Parthenogenese. Leipzig.
 Lyon E. P. 1907. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 23.
 Pantanelli E. 1904. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 40.
 Peter K. 1905. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 20.

- Pfeffer W. 1877. Osmotische Untersuchungen. Leipzig.
 — 1904. Pflanzenphysiologie. 2 Bände.
 Roux W. 1895. Ges. Abhandlungen. Bd. II.
 Van Rysselberghe. 1902. Recueil d. l'Inst. Bot. publ. par Errera. T. 5.
 Sachs J. 1887. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig.
 Schaper A. 1902. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 14.
 Schultze O. 1887. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 45.

Nakładem Akademii Umiejętności.

Pod redakcją

Sekretarza Wydziału matem.-przyrod. Władysława Natansona.

Kraków. 1908. — Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego, pod zarządem J. Filipowskiego.

24 Października 1908.



