

Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia magnilarva* Della Valle, einer zusammen- gesetzten Ascidie.

I. Abschnitt.

Die Reifung des Eies.

Von

Dr. M. v. Davidoff

in München.

Mit Tafel 5 und 6.

Die Untersuchungen, welche ich hiermit der Veröffentlichung übergebe, sind das Resultat einer zweijährigen allerdings oft unterbrochenen Arbeit. Im Jahre 1887 theilte ich Einiges über meine damaligen Erfahrungen am Ei von *Distaplia* mit und zwar in einem Vortrage über die Entstehung der sogenannten Testazellen (1), sowie in einer Notiz im Anatomischen Anzeiger über die Furchung und die Anlage der Keimblätter (2).

Seitdem hat sich Manches in meinen Anschauungen geändert. Ich lernte mit der Zeit besser conserviren und auch besser sehen. Namentlich half mir ungemein das Studium anderer Objecte aus der Gruppe der Tunicaten, so dass auch die vergleichende Methode in Anwendung gebracht werden konnte.

Technisch erwies sich das *Distaplia*-Material, namentlich für die Untersuchung feinerer Verhältnisse, als ein überaus schwieriges Object, was seinen Grund darin hat, dass das Ei dieser Ascidie ungewöhnlich groß und im Reifestadium mit Dotterkörpern vollgepfropft ist. Wie das Studium der Larven von *Distaplia* gerade wegen ihrer Größe äußerst verlockend schien, so stellte sich die Größe des Eies und der Furchungskugeln als ein Übelstand heraus. Die Untersuchung konnte indessen nicht auf die Larven allein beschränkt

werden und so musste ich mich dazu entschließen, entweder die Schwierigkeiten, welche die frühen Stadien boten, zu überwinden oder überhaupt zu einem andern Materiale meine Zuflucht zu nehmen. Gerade das Vorhandensein des Dotters brachte aber Abweichungen vom typischen Verhalten der Entwicklungsprocesse mit sich, welche von vorn herein ein reges Interesse erweckten. Wenn ich nun weiterhin bedachte, dass die Entwicklungsgeschichte der zusammengesetzten Ascidien so gut wie ganz unbekannt ist und *Distaplia* gewiss zu ihren schönsten Formen gehört, so schien die Mühe lohnend, und ich zögerte daher nicht, an die Überwindung der technischen Aufgabe zu gehen. Ich brauche wohl kaum zu versichern, dass es mir nur zum Theil gelang, meines Materiales Herr zu werden, aber ich brachte es doch mit der Zeit so weit, mir von den wesentlichsten Processen schließlich ein genügend klares Bild zu verschaffen.

Hierbei waren mir die 1885 erschienenen, mit Hilfe neuerer Methoden ausgeführten Arbeiten von VAN BENEDEN & JULIN (1, 2) eine willkommene Stütze. Obwohl *Distaplia* sich wesentlich anders entwickelt als *Clavellina*, so fanden sich doch manche Anknüpfungspunkte und Beziehungen, welche in vielen Fällen eine directe Vergleichung beider Formen ermöglichten.

Es sei hier auch dankbar der Schrift HATSCHKE's gedacht, der uns ein so klares, durchsichtiges Bild der Entwicklungsgeschichte von *Amphioxus* lieferte

Seit den denkwürdigen Untersuchungen KOWALEWSKY's ist unser Interesse für die Ascidien nicht erloschen, ja man kann wohl sagen, dass es eher in einer stetigen Steigerung begriffen ist, namentlich seitdem DOHRN die ganze Gruppe der Tunicaten von einem völlig anderen Gesichtspunkte aus beurtheilte. Mag man den Ascidien diese oder jene systematische Stellung zuweisen, so ist doch das Erste, was zur Stütze dieser oder jener Ansicht erbracht werden muss, eine Ausdehnung des Materials nach der Breite und Tiefe. Einerseits müssen die bereits bearbeiteten Formen noch viel genauer untersucht, andererseits aber neue Objecte hinzugezogen werden.

Die bisher studirten solitären Ascidien verhielten sich, namentlich in Hinsicht der Entstehung ihrer Keimblätter, im Wesentlichen alle gleich. Es mussten aber Formen gefunden werden, welche nach dieser oder jener Richtung sich abweichend verhielten, welche es ermöglichten, die bisher bekannten Entwicklungsprocesse in diesem oder jenem Lichte erscheinen zu lassen.

Aus zahlreichen sich täglich mehrenden Beispielen wissen wir, welchen modificirenden Einfluss der Dotter auf die Entwicklung der Embryonalanlage ausübt, wissen andererseits, dass eine Abnahme desselben eine abermalige Rückkehr zu scheinbar primitiven Verhältnissen bewirkt. Es folgt daraus, dass die ersten Entwicklungsprocesse eines Thieres, für sich betrachtet, uns nur ein unsicheres Merkmal abgeben, wenn es sich um die Beurtheilung seiner Stellung im natürlichen Systeme handelt, und dass wir stets, um uns hierin Aufklärung zu verschaffen, die Entwicklung im Ganzen ins Auge zu fassen haben.

Schon der Umstand, dass wir ja nicht mit Bestimmtheit sagen können, ob das Ei der Urformen der Vertebraten ein holoblastisches oder ein meroblastisches gewesen ist, mahnt genügend zur Vorsicht. Gerade die Selachier haben ein ausgeprägt meroblastisches Ei, und das holoblastische Ei der Säugethiere muss vom meroblastischen Typus abgeleitet werden.

Es wird sich nun zunächst darum handeln, ob innerhalb der Gruppe der Tunicaten nicht ähnliche Schwankungen vorliegen, ob die allgemein als primär aufgefassten Processe nicht vielleicht secundär entstanden sind. Diese Frage scheint mir von großer Bedeutung zu sein, ihre endgültige Beantwortung aber wohl nur in einer fernen Zukunft möglich.

Warum gerade das Ei von *Distaplia* so dotterreich ist, kann man leicht erklären. Ihre Larven entwickeln sich im mütterlichen Organismus und führen nur kurze Zeit als geschwänzte Thierchen eine freie Lebensweise. »Bemerkenswerth bei diesen Larven ist der Umstand, dass bei ihnen, wie DELLA VALLE gezeigt hat, noch ehe sie das Mutterthier verlassen, Knospen entstehen, welche also hier eine frühzeitige Coloniebildung einleiten und man daher schon die freischwimmende Larve mit Recht als eine Colonie von mehreren Personen betrachten kann. Andere an dieser Stelle nicht zu erwähnenden Eigenschaften zeigen ebenfalls, dass die freischwimmende *Distaplia*-Larve eine bedeutend vorgeschrittenere Organisationsstufe erreicht, als es bei den bekannten von KOWALEWSKY und KUPFFER beschriebenen Larven der solitären Ascidien der Fall ist. Dadurch wird es verständlich, welche Bedeutung für diese Larven ein reicheres Nahrungsmaterial hat« (DAVIDOFF 2).

In Bezug auf die Morphologie und Histologie der ganzen *Distaplia*-Colonie verweise ich auf die Mittheilungen DELLA VALLE's. Hier sei nur erwähnt, dass die Stücke zur Zeit der Reife getrennten

Geschlechtes sind, dass ich in geschlechtlicher Fortpflanzung begriffene weibliche Colonien von etwa Mitte Januar bis Ende Mai erhielt, dass endlich die Thiere, Dank den fortwährenden Bemühungen der Zoologischen Station in Neapel, ^{*} stets in genügender Menge zur Untersuchung gelangten.

Ursprünglich beabsichtigte ich meine Untersuchungen im Ganzen zu veröffentlichen. Indessen erreichten dieselben einen Umfang, welcher eine Eintheilung in mehrere Abschnitte, wenigstens zum Zwecke einer Publication in einer Zeitschrift, wünschenswerth erscheinen ließ. Ich theile sie also in drei Theile, von welchen der erste, hier vorliegende, die Reifeerscheinungen des Eies behandelt. Der zweite Theil wird sich mit der Furchung und mit der Anlage der Keimblätter bis zur Schließung des Medullarrohres befassen, zu welchem Zeitpunkte sich auch die übrigen »Primitivorgane« anlegen. Der dritte Theil endlich bespricht die Organogenie der Larve. Vielleicht wird sich später noch ein vierter, die Metamorphose behandelnder Abschnitt den übrigen drei anschließen.

Die Litteratur habe ich nach Kräften berücksichtigt. Sie ist aber, namentlich was die Reifeerscheinungen des thierischen Eies angeht, so umfangreich geworden, dass ich hier nur eine speciell für meine Zwecke dienende Auswahl anführen konnte. Sollte ich hierbei diese oder jene Arbeit übersehen haben, so bitte ich mich darauf aufmerksam zu machen.

Die Zeichnungen sind sämmtlich mit den ZEISS'schen Linsen und Ocularen und mit Hilfe eines Zeichenprismas entworfen worden; die sich dabei ergebende Vergrößerung wurde mittelst des Objectivmikrometers ausgerechnet. Es macht sich daher eine detaillirte Maßangabe überflüssig. Jeder kann sich die absolute Größe irgend eines Gebildes einfach durch die Applicirung eines Cirkels ausrechnen.

Der ganzen Arbeit voraus schicke ich ein Capitel über die von mir angewandten

Untersuchungsmethoden.

Um von einer *Distaplia*-Colonie Embryonen zu erhalten, muss man sie entweder mit zwei starken Pincetten zerfetzen oder mit einem Rasirmesser in Schnitte zerlegen. Die letztere Methode ist bei Weitem schonender und ihrer bediente ich mich fast ausschließlich. Die Schnitte dürfen nicht zu dünn ausfallen, da sonst viele, ja sogar unter Umständen alle Embryonen verletzt werden können.

Eine Dicke von 4—5 mm ist wohl am zweckmäßigsten. Hierbei hat man auch den Vortheil, dass eine Anzahl Embryonen in den Bruttaschen der Mutterthiere unversehrt, in loco, liegen bleibt, indessen viele andere beim Versenken der Schnitte in die Conservierungsflüssigkeit herausfallen. Eine in Entwicklung begriffene Colonie enthält eine große Anzahl von Larven und Embryonen auf allen Entwicklungsstadien, aber nur ein geringer Bruchtheil bleibt nach dem Zerschneiden der Colonie unversehrt erhalten. Man bekommt günstigere Resultate, wenn man die Colonie parallel zur Basalfläche des Stockes schneidet, denn dabei trifft man die Bruttaschen der Länge nach und hat Aussicht darauf, eine geringere Anzahl der Embryonen zu verletzen.

Die weiteren bei dieser Untersuchung angewandten Methoden will ich hier etwas genauer beschreiben. Bei den Schwierigkeiten, welche das *Distaplia*-Ei dem Untersucher entgegenbringt, scheint es geboten, ausführlich mitzutheilen, auf welche Weise man brauchbare Präparate hergestellt hat und überhaupt zu diesen oder jenen Resultaten kam. Bei anderen Conservationsmitteln und anderen Manipulationen könnten die Präparate und Zeichnungen ganz anders ausfallen, als es in dieser Untersuchung der Fall ist.

Bei der Beobachtung des ganzen Embryo sowohl im frischen als auch im conservirten Zustande werden die Zellgrenzen und die Kerne vom Dotter verdeckt, und nur nachdem man sich an Schnittpräparaten über die Vorgänge im Ei orientirt hat, ist es möglich, sich auch am ganzen Objecte zurechtzufinden. Bei der Anfertigung der mikroskopischen Schnitte aber bringt der Dotter alle jene Schwierigkeiten mit sich, welche schon von anderen dotterhaltigen Objecten her hinlänglich bekannt sind. In Folge davon müssen die Conservationsmethoden und die weitere Behandlung des Objectes dahin arbeiten, diese Übelstände möglichst zu beseitigen. Um schnittfähig zu bleiben, darf der Dotter eine gewisse Härte nicht überschreiten und kann also nur mit solchen Reagentien behandelt werden, welche es erlauben, späterhin das Object nach Belieben härter oder weicher zu machen. Es sind also solche Conservierungsmittel von vorn herein ausgeschlossen, welche schon an sich erhärtend wirken. Hierzu gehören vor Allen das reine Sublimat, die reine Chromsäure und die sonst so ausgezeichneten Chrom-Osmium-Gemische. Auch der von VAN BENEDEN & JULIN für die Eier von *Clavellina* mit Erfolg angewandte Eisessig (2 pag. 255) konnte aus denselben Gründen hier nicht gebraucht werden. Abgesehen von vielen anderen nach-

theiligen Eigenschaften der genannten Reagentien erhärten sie, namentlich die erstgenannten, das Ei von *Distaplia* in einem solchen Grade, dass es für weitere Studien so gut wie ganz unbrauchbar ist. Andere Conservirungsflüssigkeiten, wie z. B. die KLEINENBERG'sche Pikrin-Schwefelsäure, die PERÉNYI'sche Flüssigkeit, eine 10 % ige Salpetersäure etc. erhärten das Object zwar nicht in dem Grade wie die vorerwähnten Reagentien, wirken aber so nachtheilig, dass ihr Erfolg wohl geradezu als eine Zerstörung bezeichnet werden kann.

Nach vielen vergeblichen Bemühungen gelang es mir endlich, zwei Conservirungsflüssigkeiten zu finden, welche beide in allen Beziehungen ausgezeichnet auf mein Object wirkten. Es ist zunächst eine Mischung von Sublimat mit Eisessig, ein Reagens, das unter dem Namen der LANG'schen Flüssigkeit bekannt ist. Ich nehme 3 Theile einer gesättigten Lösung von Sublimat in destillirtem Wasser und füge 1 Theil Eisessig hinzu. Die frischen Objecte werden ca. $\frac{1}{2}$ —1 Stunde darin gelassen, dann 5—10 Minuten in destillirtem Wasser ausgewaschen und in 40 % igen Alkohol gebracht, wo sie bis zu 1 Stunde verweilen. Schließlich bringe ich sie in 50-, 60- und 70 % igen Alkohol; in letzterem bleiben sie aufbewahrt. Nicht nur erhalten sich die auf diese Weise präparirten Eier und Embryonen in schnittfähigem Zustande, sondern es werden durch diese Mischung auch diejenigen nachtheiligen Eigenschaften beider Reagentien aufgehoben, welche sie, einzeln angewandt, besitzen. Beim Gebrauch des reinen Sublimats ist eine Gesamtschrumpfung der Eier und Larven, eine Schrumpfung der Keimbläschen, Kerne und Kernfiguren unausbleiblich. Außerdem bringt das Sublimat allein die Bestandtheile der Kerne nicht zu einer vollständigen Gerinnung, so dass sie sich meistens diffus färben und die Einzelheiten ihrer feineren Struktur nicht deutlich erkennen lassen. Der Eisessig schwächt, so gut er sonst wirken mag, die Tinctionsfähigkeit der *Distaplia*-Eier und lässt auch die Zellgrenzen nicht mit der wünschenswerthen Deutlichkeit hervortreten. Durch die Mischung des Sublimats mit Eisessig wird die Wirkung beider Reagentien combinirt und werden die Nachtheile des einen durch die Vortheile des anderen compensirt. Es bleibt aber immerhin eigenthümlich, dass das Sublimat-Eisessiggemisch weniger erhärtend wirkt, als jedes dieser Reagentien gesondert genommen.

Die zweite von mir mit Erfolg benutzte Conservirungsflüssigkeit ist abermals eine eisessighaltige Mischung. Ich nehme 3 Theile einer gesättigten Pikrinsäurelösung und 1 Theil Eisessig. Nur lasse ich

in dieser Flüssigkeit die Objecte etwas länger verweilen, etwa 3—4 Stunden, und bringe sie dann sofort in 70 %igen Alkohol, in welchem sie ausgewaschen werden und auch späterhin aufbewahrt bleiben.

Fast in allen Beziehungen kommt die Wirkung des Pikrin-Eisessigs derjenigen des Sublimat-Eisessigs gleich und ist ebenfalls sehr zu empfehlen. Die Kernstrukturen und Mitosen werden gut erhalten, die Tinctionsfähigkeit ist vorzüglich. Schrumpfungen kommen nur äußerst selten vor und sind dann leicht als solche zu erkennen. Das Einzige, worin die Pikrin-Essigsäure der besprochenen Sublimatmischung nachsteht, ist der Umstand, dass die mit derselben conservirten Objecte nicht jene Durchsichtigkeit erreichen, welche sie durchweg nach Behandlung mit Sublimat-Eisessig besitzen.

Ich habe meine besten Präparate vermittelt der Conservation in Sublimat-Eisessig erhalten, auch sind fast alle meine Abbildungen solchen Präparaten entnommen.

Die Färbung der in den beiden erwähnten Flüssigkeiten conservirten Objecte bietet keine Schwierigkeiten. Ich färbe sie in der gewöhnlichen alkoholischen Borax-Carminlösung, in welcher sie 6—8 Stunden verweilen und dann mindestens 12 Stunden, auch länger, in angesäuertem 70 %igem Alkohol ausgewaschen werden. Man muss dafür sorgen, dass der Farbstoff nur an den Kernen fixirt bleibt, da sonst auch der Dotter etwas gefärbt erscheint und dann die Beobachtung wesentlich stört. Oft habe ich recht lange Zeit gebraucht, um meine Objecte ordentlich auszuwaschen. Ist das aber einmal geschehen, so bietet der Embryo ein zierliches Bild dar und kann in Nelkenöl eine Durchsichtigkeit erreichen, welche es gestattet, einen Einblick in die inneren Vorgänge zu gewinnen.

Nach der Färbung werden die Embryonen in 80 %igen, 90 %igen und schließlich in absoluten Alkohol gebracht, dürfen aber in dem letzteren nicht zu lange verweilen, weil man dann abermals Gefahr läuft, sie zu stark zu härten. Die Übertragung in Nelkenöl geschieht allmählich in einem Probirgläschen, in das zuerst Nelkenöl, darauf eine Schicht absoluten Alkohols gegossen wird. Das in das Gläschen gebrachte Object senkt sich langsam, ohne zu schrumpfen, auf den Boden desselben und man darf sicher sein, dass es in allen seinen Theilen vollständig mit Nelkenöl durchtränkt ist.

Hierauf untersuchte ich die Embryonen, wählte mir die nöthigen Stadien heraus und fertigte Skizzen und Umrisszeichnungen an. Zum Einbetten in Paraffin übertrug ich die Embryonen in Xylol,

dann in eine dünne Lösung von Paraffin in Xylol, endlich in reines Paraffin.

Einige Schwierigkeiten stellten sich beim Orientierungsverfahren ein. Ist der Embryo auf einem späteren Entwicklungsstadium, so erscheint er oval, und dann ist seine Orientirung leicht, wenigstens behufs Anfertigung der Querschnitte. Anders aber bei jüngeren Stadien und für Längsschnitte. Hier treten Schwierigkeiten ein, welche nicht leicht zu überwinden sind, und wobei der Mangel an einer durchsichtigen Einbettungsmasse sich recht fühlbar macht. Ich will hier mein Orientierungsverfahren mittheilen, da dasselbe vielleicht auch bei anderen Objecten eine passende Anwendung finden könnte. Ich nehme einen Objectträger und trage auf denselben eine dünne Schicht Glycerin auf, dann bringe ich mit einem Pinsel einen Tropfen einer dicken Collodiumlösung darauf und suche denselben in einer dünnen Lage, etwa auf eine Fläche von $\frac{1}{2}$ qcm auszubreiten. Das Collodium wird fest und stellt dann ein sehr dünnes, vollkommen durchsichtiges Plättchen dar. Jetzt bestreiche ich das Collodiumplättchen mit irgend einer Wasserfarbe (man kann selbst Borax-Carmin hierzu nehmen), jedoch derart, dass ein mittleres Feld frei von Farbe bleibt. Nachdem die Farbe getrocknet ist, bringe ich aus Xylol den zu orientirenden Embryo auf das mittlere, durchsichtige Feld des Plättchens und gebe ihm unter dem Präparirmikroskop mit Nadeln die gewünschte Lage. Nun trockne ich das um den Embryo noch vorhandene Xylol mit Fließpapier ab, nehme einen Tropfen einer dünnen Collodiumlösung und bringe ihn mit einem Pinsel an den Rand des Embryo. Das Collodium umfließt denselben und fixirt ihn an das Plättchen. Nun ziehe ich letzteres von dem Objectträger ab, was sehr leicht geschieht und übertrage es in Xylol. Hier wird das Mittelfeld, auf welchem der Embryo fixirt ist, in etwa $\frac{1}{4}$ Stunde vollkommen durchsichtig. Ich kann jetzt das Plättchen unter das Mikroskop bringen, mit einem Deckgläschen bedecken und die Lage des Embryo genau controlliren. Durch ein passendes Zuschneiden des gefärbten Randes des Plättchens mit einem scharfen Skalpell kann ich die Schnittrichtung bestimmen. Sammt dem dünnen Collodiumplättchen wird der Embryo in Paraffin eingebettet; beim endgültigen Orientiren auf dem Objectschlitten des Mikrotoms muss man aber dafür sorgen, dass er gegen die Schneide des Messers gekehrt ist, derart also, dass das Messer zuerst ihn trifft und nachher das Collodiumplättchen. Es ist dies eine Vorsichtsmaßregel, welche nicht unbedingt nothwendig ist; da aber

das Paraffin sich zuweilen hinter dem Plättchen ablöst, so könnte dieses dem Objecte schaden, wenn es nicht in der eben gesagten Weise orientirt wäre.

Dieses ganze Orientirungsverfahren ist in allen solchen Fällen überflüssig, in welchen die Lage des Embryo im Brutraume des Mutterthieres für die gewünschte Richtung des Schnittes günstig ist und wenn man denselben sammt einem Stückchen des Coloniegewebes orientiren kann. Es ist aber unerlässlich, dass man sich vor dem Schneiden genau über die Lagerung der Symmetrieebenen orientirt. Desshalb genügt es auch nicht, die in den Bruttaschen in loco liegen gebliebenen Embryonen zu untersuchen: man muss sie isoliren, damit man sie unter dem Deckgläschen bequem nach allen Richtungen drehen kann.

Trotz aller hier geschilderten Vorbereitungen zum Schneiden ist die Herstellung tadelloser Schnittserien, namentlich der jüngeren Stadien, keineswegs leicht. Die reifen Eier und die Furchungsstadien bis zur Ausbildung der Darmhöhle stellen eigentlich nichts Anderes dar, als eine compacte Dottermasse. Das Paraffin hat gar keinen Raum im Object, in welchen es hätte eindringen können. Desshalb entstehen beim Schneiden Verlagerungen der Dotterkörper, welche auch leicht aus dem Schnitt herausfallen. Ist der Dotter eine Spur zu weich, so kann eine ganze Partie desselben herausquellen; ist er zu hart, so entstehen Risse und Bröckelungen. Es ist aber außerordentlich schwer, die richtige Consistenz beim Conserviren und Härten zu treffen, deshalb musste ich auf ein Mittel bedacht werden, welches diese Nachtheile einigermaßen beseitigte. Hierbei leistete mir das bekannte Bestreichen der Oberfläche eines jeden Schnittes vor dem Schneiden mit einer dünnen Lösung von Collodium ausgezeichnete Dienste. Letzteres trocknet sehr rasch und verhindert dadurch etwaige Herausquellungen und Verlagerungen der Dotterplättchen: es leistet ihnen Widerstand. Dieses Verfahren verlangsamt allerdings nicht wenig die technischen Manipulationen beim Schneiden, aber die Zeit, welche man darauf verwendet, ist nicht verloren. Ich war schon im Begriff, meine Untersuchungen über die *Distaplia*-Entwicklung ganz aufzugeben; erst als ich den Gebrauch des Collodiums lernte, war für mich die Möglichkeit vorhanden, mit Erfolg weiter zu arbeiten.

Auf den Objectträger klebte ich die Schnitte mit Eiweiß auf, nach der Angabe von P. MAYER. Hierauf brachte ich den Objectträger sammt den Schnitten in absoluten Alkohol, in welchem das

Eiweiß gerann. In Chloroform wurde dann das Paraffin entfernt und die Schnitte schließlich in Nelkenöl aufgeheilt.

Auf die endgültige Einschließung in Canadabalsam musste ich verzichten, da derselbe im Vergleich zu den stark lichtbrechenden Dotterkörpern zu wenig lichtbrechend ist. In Nelkenöl hingegen störten die letzteren die Beobachtung nicht: sie erschienen als blasse, kaum sichtbare Ringe und ließen die Grenzen der großen Furchungskugeln mit aller wünschenswerthen Deutlichkeit erkennen. Ich ließ deshalb meine Präparate in Nelkenöl, bedeckte sie mit einem Deckgläschen und umrahmte dasselbe mit Paraffin. Solche Präparate halten sich ganz gut. Sollte aber mit der Zeit sich hier und da durch einen ungentügenden Verschluss eine störende Luftblase entwickeln, so bringe ich das betreffende Präparat in Chloroform, wobei das Paraffin sich auflöst und das Deckgläschen abfällt. Nun kann ich denselben Verschluss noch einmal vornehmen, ohne dass die Präparate dadurch irgend wie verletzt werden.

Bei der ausführlichen Schilderung der von mir angewandten Untersuchungsmethoden wurde ich auch von dem Gesichtspunkte geleitet, dass dieselben vielleicht bei anderweitigen Arbeiten an dem schönen *Distaplia*-Materiale, vielleicht auch bei anderen dotterhaltigen Objecten eine Anwendung finden könnten. Unsere allerdings in der letzten Zeit sehr vorgeschrittene mikroskopische Technik steht aber noch lange nicht auf der Höhe. Die Schwierigkeiten, welche der Dotter mit sich bringt, sind noch lange nicht überwunden. Es mag deshalb ein noch so geringer Beitrag zur Beseitigung solcher Hindernisse nicht ohne einigen Werth erscheinen.

I. Die Reifung des Eies.

1. Frühe Entwicklungsstadien der Eier.

Über die Herkunft der Eier, über ihre genetischen Beziehungen zu diesem oder jenem embryonalen Gewebe, habe ich keine besonderen Studien gemacht. Diese Frage ist in der letzten Zeit vielfach behandelt und namentlich durch die Untersuchungen von VAN BENEDEN & JULIN an *Clavellina*-Eiern (1, 2) auch genügend beantwortet worden. Was ich in dieser Hinsicht an meinen Präparaten fand, stimmte genau mit den Angaben und Abbildungen der genannten Autoren überein. Ich kann mich ohne Weiteres auf den betreffenden Abschnitt ihrer Arbeit beziehen (2 p. 350). Vor Kurzem hat auch MAURICE diese Frage in Übereinstimmung mit VAN BENEDEN & JULIN

behandelt. Ich halte es deshalb für überflüssig, die Ansichten anderer, früherer Forscher hier anzuführen, möchte aber die Anschauungen VAN BENEDEN'S & JULIN'S erwähnen, weil sie einerseits ein Licht auf die Herkunft gewisser Eihüllen werfen, andererseits auch zum Verständnis des histologischen Baues des Eies beitragen.

Die erste Anlage der Geschlechtsproducte entsteht aus einer Ansammlung von Mesodermzellen (ovotestis). Das Keimepithel des paarigen Ovariums ist also mesodermalen Ursprungs. »L'épithélium germinatif,« sagen VAN BENEDEN & JULIN (2), »se montre constitué de deux sortes de cellules: les unes, plus volumineuses, arrondies de toutes parts, se font remarquer par leurs énormes noyaux clairs, sphériques, pourvus d'un gros corpuscule chromatique; les autres, interposées entre les premières, moulées sur elles, ont de petits noyaux arrondis ou ovalaires, ne montrant aucun corpuscule chromatique bien apparent. Les premières sont des ovules primordiaux; les autres des cellules folliculeuses« (p. 352—353). Die Follikelzellen sind sehr ausgedehnt und erscheinen an Schnitten spindelförmig. An jüngeren Eiern kann eine einzige solche Zelle beinahe $\frac{1}{4}$ der Eieircumferenz umspannen. »Il est de toute évidence,« sagen die beiden Autoren, »qu'un jeune follicule n'est qu'une partie individualisée de l'épithélium germinatif« (p. 353).

Die von VAN BENEDEN & JULIN festgestellten Thatsachen haben nicht nur als solche einen positiven Werth, sondern erscheinen auch dadurch von Bedeutung, weil sie eine andere, von gewissen Autoren vertretene Meinung ausschließen. Es haben nämlich FOL (4), SABATIER (1) und ROULE angegeben, dass die Follikelzellen des Ascidieeies aus dem Inneren des Eies sich heraus entwickelten. Über die Einzelheiten dieser Erscheinung sind die genannten Forscher allerdings nicht einig. FOL und ROULE versuchten die Follikelzellen von sich vom Keimbläschen abschnürenden Knospen herzuleiten, während SABATIER ihre Entstehung im Eidotter ohne Betheiligung des Keimbläschens annahm.

In meinen Präparaten habe ich kein einziges Primordialei ohne die dasselbe umgebenden Follikelzellen gesehen. In vielen Fällen ist die Constatirung solcher Zellen nicht gerade leicht, namentlich an sehr dünnen Schnitten, an welchen der Kern derselben nicht immer getroffen erscheint. Verfolgt man aber die Schnittserie weiter, so findet man sicher einen oder zwei Kerne der Peripherie des Eies anliegend. Die Follikelzellen der jüngeren Eier sind außerordentlich dünn und lassen nur selten in der Umgebung ihres ovalen oder

spindelförmigen Kernes einen doppelten Contour wahrnehmen. Auf den ersten Blick hält man den scharfen Umriss des Eies für seine Membran. An Schnitten indessen, an welchen durch Zufall das Ei geschrumpft oder irgend wie lädirt ist, überzeugt man sich davon, dass dasselbe in diesem Stadium noch keine Membran besitzt und seine Grenzlinie in der That von Follikelzellen herrührt.

Auch in Bezug auf die Structur jüngster Eier muss ich VAN BENEDEN & JULIN Recht geben. Eben so wie diese Forscher, finde ich das Protoplasma solcher Eier fein granulirt, seine Färbung durchweg gleichmäßig. Dasselbe beherbergt keinerlei geformte Bestandtheile, keinerlei Partikelchen, welche sich intensiver als ihre Umgebung färbten, kurz nichts, was an ein chromatisches, kernartiges Gebilde erinnern könnte (Taf. 5 Fig. 1). Jedes solche Ei besitzt ein großes, gleichmäßig abgerundetes, mit einer einfach contourirten Membran versehenes Keimbläschen, dessen Reticulum zunächst großmaschig und vollständig achromatisch ist. Das Keimbläschen (*k*) beherbergt einen großen, stets excentrisch gelagerten, jedoch niemals die Membran tangirenden Keimfleck (*N*), der die Farbstoffe lebhaft anzieht und, nach meinen Erfahrungen, in diesem Entwicklungsstadium des *Distaplia*-Eies nicht homogen ist, sondern mehrere chromatische Körnchen in seinem Inneren zeigt (Fig. 1).

So weit harmoniren meine Beobachtungen mit den Angaben VAN BENEDEN'S & JULIN'S vollkommen.

2. Über die Entstehung der sogenannten Testazellen.

Die weitere Entwicklung der Ascidien-Eier ist bekanntlich mit dem eigenthümlichen Processe der Bildung der »Testazellen« verbunden. Jedes reife Ei findet sich von den letzteren umgeben und besitzt also zwei Hüllen: erstens das Follikelepithel und zweitens eine zwischen dem Ei und dem Follikel eingeschaltete Lage von »Testazellen« (Taf. 6 Fig. 33). Die Herkunft der letzteren hat seit ihrem Entdecker, KOWALEWSKY (1), die Veranlassung zu vielfachen Controversen gegeben. Es besteht eine ganze Litteratur über diesen interessanten Gegenstand, ohne dass bis jetzt von irgend einer Seite her eine befriedigende Deutung dieses Processes, d. h. eine Angabe über die Entstehungsweise dieser Zellen, welche zugleich ihre morphologische Bedeutung erklärt hätte, vorläge.

Ich halte es für überflüssig, hier alle diesen Gegenstand betreffenden, zahlreichen Arbeiten der älteren Autoren ausführlich anzugeben, um so mehr, als in mehreren neueren Arbeiten solche

Zusammenstellungen geliefert worden sind. Ich verweise namentlich auf die im Jahre 1884 erschienene Arbeit von FOL (4). Es sei hier nur zur Orientirung erwähnt, dass die beiden Grundansichten über die Herkunft der »Testazellen«, um welche sich alle späteren Angaben gruppieren, von KOWALEWSKY und KUPFFER herrühren. Ersterer Forscher hat die »Testazellen« von den Follikelzellen hergeleitet wissen wollen — eine Meinung, die er auch in seinen späteren Arbeiten aufrecht erhalten hat (2, 3). KUPFFER gab die Entstehung der »Testazellen« im Inneren des Eies an, und zwar ließ er sie »frei« im Protoplasma des Eies sich bilden (1, 2). Jeder der genannten Forscher hatte seine zahlreichen Anhänger. Auf der Seite KOWALEWSKY's stehen STEPANOFF, GANIN, USSOW, SEELIGER und ULJANIN, auf der Seite KUPFFER's METSCHNIKOFF, SEMPER, FOL und SABATIER. ROULE nimmt in so fern eine besondere Stellung ein, als er die »Testazellen« zwar aus dem Eiinneren entstehen lässt, sie aber nicht direct vom Protoplasma, sondern von Knospen des Keimbläschens herleitet. VAN BENEDEN & JULIN endlich (2), auch MAURICE, deren Ansichten wir etwas genauer zu betrachten haben, vertreten mit aller Bestimmtheit die Angabe KOWALEWSKY's. »Dans aucun ovule primordial,« sagen VAN BENEDEN & JULIN, »nous n'avons rien vu qui put faire supposer une g n se de cellules intra-ovulaires: ni au contact de la v sicule germinative, ni en aucun autre point du vitellus nous n'avons pu distinguer rien qui ressembl t ni   une cellule, ni   un noyau, rien qui rappel t les extroflexions de la membrane nucl aire d crites et figur es par FOL; rien non plus, dans la v sicule g rminative, qui p t  tre interpr t  comme nucl oles accessoires (ROULE)« (pag. 354). Die Abstammung der fraglichen Zellen vom Follikelepithel wird folgenderma en beschrieben: das prim re, aus einer einzigen Zellschicht bestehende Follikelepithel spaltet sich sp ter in zwei secund re Schichten; die innere Schicht entspricht der Lage der Testazellen, die  u ere derjenigen des definitiven oder secund ren Follikelepithels. Erst nach dieser Spaltung bildet sich die Eihaut, und zwar zwischen den beiden Zellschichten, derart also, dass sie die innere Schicht (»couche du Testa«) vom definitiven Follikelepithel sondert, woraus sich dann die Lage der »Testazellen« innerhalb der Eihaut ergibt. Sie befinden sich also zwischen dem Ei und der Eihaut, tangiren zwar die Eioberfl che, senken sich aber niemals tiefer in den Eidotter ein. »L' pith lium folliculaire,« sagen VAN BENEDEN & JULIN, »est form  au d but d'une seule assise de cellules, fusiformes   la coupe. Mais

bientôt l'on remarque çà et là quelques cellules plus saillantes dans le vitellus; elles présentent d'ailleurs des caractères de forme et de structure identiques à ceux des cellules plus superficiellement placées. En certains points de la surface de l'œuf il apparaît manifestement deux assises cellulaires, séparées l'une de l'autre par un contour foncé, légèrement sinueux, ondulé, tantôt plus rapproché, tantôt plus éloigné de la surface du follicule (Fig. 14 *bis*, f IV) (pag. 355—356). Die Membran, welche die beiden Schichten des Follikels trennt, kann nicht vom Eie selbst gebildet worden sein, sondern sie stammt vom Follikelepithel her. VAN BENEDEN & JULIN geben keine morphologische Deutung der von ihnen geschilderten Prozesse. Diejenigen Forscher, welche eine intraovale Entstehung der »Testazellen« annehmen, geben zwar auch keine Erklärung über die Bedeutung der »Testazellen«, haben aber wenigstens das voraus, dass bei ihrer Annahme der ganze Process sich wesentlich einfacher gestaltet. Deshalb erschien mir letztere Annahme von je her als die wahrscheinlichere.

Ich war desshalb auch nicht überrascht, als ich vor zwei Jahren die ersten Schnitte durch ein Ovarium von *Distaplia* anfertigte und, entgegen VAN BENEDEN's & JULIN's Angaben, Kerne im Inneren des Eies, in der unmittelbaren Umgebung des Keimbläschens fand. Das Material, das ich damals untersuchte, war in einer reinen Sublimatlösung conservirt und in 90%igem Alkohol aufbewahrt. Diese Conservationsmethode brachte alle die üblen Folgen mit sich, welche ich bereits Eingangs hervorgehoben habe und damals leider noch nicht kannte. Das Verhängnisvollste war der Umstand, dass sämtliche Kerne und Keimbläschen geschrumpft waren, doch wiederum nicht so stark, dass man das Bild hätte sofort als eine Schrumpfungsercheinung diagnostizieren können. Außerdem waren die Structuren der um das Keimbläschen vorhandenen Kerne nicht deutlich, auch färbten sie sich ziemlich diffus. An diesen Präparaten war aber Eines unzweifelhaft, nämlich eben das Vorhandensein kernartiger Gebilde im Inneren des Eies.

Ich schreibe es meinem damaligen Materiale zu, wenn ich gewisse Vorgänge nicht wahrnahm, welche ich jetzt an meinem in Sublimat-Eisessig conservirten Materiale mit der wünschenswerthesten Deutlichkeit gesehen habe. Damals erschien mir das Keimbläschen stets von einer gleichmäßigen, nirgends hervorgebuchteten oder sich wellenförmig gestaltenden Membran umgeben. Auch sah ich in den meisten Fällen einen hellen Hof um dasselbe, der jede nähere

Beziehung des Keimbläschens zu seiner unmittelbaren Umgebung auszuschließen schien. Ich war desshalb damals gezwungen, jede Betheiligung des Keimbläschens an der Bildung der um dasselbe vorhandenen Kerne zu verneinen und musste mich denjenigen Forschern anschließen, welche eine »freie« Entstehung dieser Zellen im Eiprotoplasma annahmen (KUPFFER, FOL etc.). Diese Anschauung vertrat ich in einem am 22. Februar 1887 in der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München gehaltenen Vortrage. — Ich sandte einen Abdruck dieses Vortrages an Professor VAN BENEDEN, worauf ich ihm auch, seinem Wunsche gemäß, einige meiner Präparate zuschickte. In einem freundlichen Briefe, den ich kurz darauf von ihm erhielt, und für welchen ich ihm bestens danke, schrieb er mir, dass es keinem Zweifel unterläge, dass in ziemlich entwickelten Eiern die »Testazellen« auch im Inneren des Eiprotoplasmas angetroffen werden könnten. Er glaube aber, dass darin noch kein Grund vorläge, eine intraovale Entstehung derselben anzunehmen. An jungen *Distaplia*-Eiern sah er an meinen Präparaten Zellen, welche noch nicht ganz von dem Follikelepithel abgetrennt waren, und dennoch bereits Eigenschaften der Testazellen zu haben schienen. So hielt denn VAN BENEDEN nach der Durchmusterung meiner Präparate an seiner Deutung fest: die Testazellen stammen vom Follikelepithel her, können sich aber unter Umständen tief in den Dotter einsenken. — Prof. VAN BENEDEN hatte die Freundlichkeit, mir auch einige seiner schönen Präparate der *Clavellina*-Eier zu senden. Ich fand in den letzteren die fraglichen Kerne im Inneren des Dotters nicht und schrieb damals an ihn, dass ich, wenn ich nur seine Präparate vor Augen gehabt hätte, sicher zur Annahme einer intraovalen Entstehung der »Testazellen« nicht gegriffen haben würde.

Jedenfalls sah ich ein, dass meine damaligen Präparate ungenügend waren, um diese schwierige Frage endgültig entscheiden zu können. Ich unterließ desshalb jede weitere Veröffentlichung und nahm mir vor, neues Material zu sammeln und dasselbe anders zu conserviren.

An der Hand meiner jetzigen Präparate bin ich in der Lage, mich über die Herkunft der »Testazellen« bei *Distaplia* bestimmt auszusprechen, und es besteht für mich kein Zweifel darüber, dass die nämliche, gleich zu schildernde Entstehungsweise dieser Zellen auch bei anderen Ascidien statt hat. Diese Voraussetzung findet darin ihre Begründung, dass dieser Modus der Entwicklung

der »Testazellen« zugleich ein Licht auf ihre morphologische Bedeutung wirft.

Das jüngste von mir abgebildete Ei (Taf. 5 Fig. 1) besitzt ein annähernd rundes Keimbläschen, dessen Membran gleichmäßig, ohne irgend welche Besonderheiten erkennen zu lassen, dasselbe als ein scharfer Contour umgiebt. Schon bei einem nur etwas größeren Ei (Fig. 2) sieht man, dass die Kernmembran sich an einer Stelle einbuchtet (*Ng*), wodurch dann eine knospenartige Hervorwölbung des Keimbläschens entsteht. An einem etwas größeren Ei (Fig. 3) ist eine solche Knospe noch ausgesprochener und ist in ihrer Abgliederung vom Kern bereits weiter vorgeschritten. Es ist zu bemerken, dass der Keimfleck, der auf den in Fig. 2 und 3 abgebildeten Schnitten nicht mit getroffen ist (vgl. auch Fig. 4—7), wie aus den nebenliegenden Schnitten der Serie hervorgeht, keine Betheiligung an diesen Knospen hat. Auch fehlen in diesem Stadium die von ROULE angegebenen secundären Nucleolen (*nucléoles adventifs*) gänzlich (pag. 1071). Die Knospe besteht lediglich aus einem Theil des achromatischen Kernnetzes, dem Nucleoplasma, und aus einem Abschnitt der Kernmembran. In Fig. 4 ist ein Ei abgebildet, dessen Keimbläschenmembran abermals gleichförmig erscheint, in welchem aber neben dem Keimbläschen noch ein Gebilde vorhanden ist, das in allen Beziehungen den in Fig. 2 und 3 abgebildeten Knospen gleicht (*Ng*). Es ist also ohne Zweifel eine vom Kerne bereits abgelöste Knospe. Sie ist von allen Seiten vom Eiprotoplasma umgeben und erscheint in letzterem als ein helles Bläschen, in welchem man nur bei einer genaueren Untersuchung das achromatische Netz des Keimbläschens wiederfindet. Es sind das dieselben Bildungen, welche ich an meinen früheren Präparaten für Vacuolen gehalten habe. Wahrscheinlich meint ROULE nichts Anderes, wenn er sagt: »Les nucléoles parvenus dans le vitellus sont entourés plus ou moins rapidement par une zone claire, d'abord assez confuse, puis nettement délimitée« (pag. 1071). Vielleicht haben MAURICE & SCHULGIN dieselben Bildungen vor Augen gehabt, wenn sie sagen: »Autour du nucléus se trouve le vitellus nutritif; ce vitellus n'est pas compact, il renferme des cavités, des vésicules creuses répandues çà et là dans sa masse« (pag. 16).

Die folgenden Figuren stellen weitere Entwicklungsstadien der Eier dar (Fig. 5—8) und zeigen, dass der Knospungsprocess des Keimbläschens immer weiter fortschreitet. Man trifft jetzt keine Keimbläschen mehr, deren Membran sich gleichmäßig abgerundet

verhielte. Ihr Contour ist fast überall durch Einbuchtungen und Einschnitte unterbrochen — Verhältnisse, welche sämmtlich zu dem Knospungsprocesse in Beziehung stehen (Fig. 6 und 7). In Fig. 6 sind an der linken Seite des Keimbläschens (*kb*) vier im Entstehen begriffene Knospen vorhanden, und jede von ihnen enthält außer dem Kernnetze noch ein stärker lichtbrechendes Körperchen, das möglicherweise einem secundären Nucleolus ROULE's zu vergleichen wäre. Letzterer ist zunächst eben so achromatisch wie das Kernnetz selbst, und man irrt wohl kaum, wenn man seine Entstehung aus Verdichtungen dieses Netzes herleitet. An den Knospen der Keimbläschen jüngerer Eier (Fig. 2, 3) fand ich solche Bildungen nicht. Sie kommen aber sowohl in noch am Keimbläschen haftenden, als auch in bereits abgelösten Knospen älterer Eier (Fig. 6, 7) constant vor. Es ist daher sicher, dass sie bei *Distaplia* nach und nach, früher oder später, zur Entwicklung kommen. Der Fall, welchen ROULE bei *Phallusia* beschreibt, ist also wohl denkbar, indem diese Nucleolen bei dieser Ascidie sich eben sehr früh anlegen, ehe noch der Knospungsvorgang seinen Anfang nimmt.

Ich will diese Körperchen als Nucleolen bezeichnen, eine Benennung, welche ihnen aus morphologischen Gründen auch späterhin zukommt. Sowohl für die am Keimbläschen noch haftenden, als auch für die bereits abgelösten Knospen werde ich den Ausdruck Nucleogemma, Kernknospe, gebrauchen.

Das Protoplasma des Eies (Fig. 6) enthält außer den am Keimbläschen sitzenden Nucleogemmaen noch eine größere Anzahl bereits freier Knospen (*Ng*). Sie sind zum Theil an der Peripherie des Eies, zum Theil noch in der unmittelbaren Umgebung des Keimbläschens gelagert. In ihrer Structur stimmen die Nucleogemmaen alle darin überein, dass jede von ihnen im Besitze eines wohlentwickelten, überall nachweisbaren Kernkörperchens ist. Die Membran, welche die Kernknospen umhüllt, ist immer deutlich ausgeprägt und trennt sie als eine scharfe Grenzlinie von dem umgebenden Eiprotoplasma ab.

Fassen wir nun diejenigen Eigenschaften der Nucleogemmaen ins Auge, durch welche sie sich von einander unterscheiden, so fällt zunächst ihre Verschiedenheit in der Größe auf (Fig. 6—8 *Ng*). Die an die Peripherie des Eies gelangten sind durchschnittlich kleiner als die noch in der Umgebung des Keimbläschens befindlichen (Fig. 7). Aber auch unter den letzteren kommen auffallende Größenunterschiede vor. Ich verweise auf Fig. 2—8. — Es ist als eine Thatsache anzunehmen,

dass die Nucleogemmen bei *Distaplia* Anfangs eine verschiedene Größe besitzen. An der Peripherie des Eies gleichen sich diese Unterschiede aus. Wir können die Vermuthung aussprechen, dass die größeren von ihnen sich nach der Ablösung vom Keimbläschen theilen, ein Vorgang, den ich zwar nicht in allen seinen Phasen verfolgen konnte, auf welchen aber aus manchen Umständen mit ziemlicher Sicherheit geschlossen werden kann.

Mitotische Theilungsfiguren waren an jungen, eben frei gewordenen Nucleogemmen nirgends zu finden, was ja auch durch die Abwesenheit jeglicher chromatischer Elemente in ihnen zur Genüge erklärt wird. Für eine Theilung durch einfache Durchschnürungen, also durch einen Process, der auch der Entstehung dieser Knospen zu Grunde liegt, kann ich auf meinen Figuren manche Belege finden. So gewährt namentlich die Fig. 7 einige Configurationen dieser Gebilde, welche, wie mir scheint, in dieser Richtung gedeutet werden müssen. Es sind einfache, mehr oder weniger tief einschneidende Einbuchtungen der Membran der Nucleogemmen. In jeder Hälfte erkennt man dann oft sehr deutlich je ein Kernkörperchen, das wie früher nur als eine Verdichtung des Reticulums erscheint, in anderen Fällen aber schon jetzt sich deutlich zu färben beginnt. Ferner sind auch solche Bilder nicht gerade selten, wo zwei kleine Nucleogemmen dicht neben einander, aber völlig getrennt liegen — Erscheinungen, auf welche auch von einigen früheren Autoren (ROULE pag. 1071) bereits aufmerksam gemacht wurde, und die ich selbst an meinen früheren Präparaten schon gesehen hatte (1). Nach allem Gesagten glaube ich im Rechte zu sein, wenn ich eine Theilung der größeren Nucleogemmen unmittelbar nach ihrer Lösung vom Keimbläschen annehme. Bei den kleineren bedarf es einer solchen Annahme nicht, denn sie besitzen von vorn herein annähernd diejenige Größe, welche sie auch späterhin bewahren.

Die weiteren Unterschiede der frei gewordenen Nucleogemmen unter einander bestehen in ihrem Verhalten gegen die Farbstoffe. Die mehr central gelegenen färben sich fast gar nicht, während die peripheren durchweg die Farbstoffe begierig aufnehmen. Ich möchte sagen, dass sie sich an der Peripherie des Eies gleichsam individualisiren; sie sind vermöge dessen, sowohl an ganzen Eiern, als auch an Schnitten, an dieser Stelle leicht wahrzunehmen. Sie heben sich scharf vom umgebenden Eiprotoplasma ab, rufen den Eindruck von Zellen mit Membran und Kern (Nucleolus) hervor — es sind kurzum diejenigen Gebilde, welche wir mit dem Namen der »Testa-

zellen« zu bezeichnen pflegen. Es mag den eben erwähnten Umständen zugeschrieben werden, wenn die meisten früheren Forscher, auch ich selbst vor zwei Jahren (1), die »Testazellen« zuerst an der Peripherie des Eies sich bilden ließen.

Wir wollen nun die Umbildung der Nucleogemmen noch etwas genauer ins Auge fassen. Diese Aufgabe ist in so fern wesentlich erleichtert, als die gewünschten Übergangsstadien fast an jedem geeigneten Präparate vorhanden sind.

An den Nucleolen ist vor Allem ein fortschreitendes Wachsthum zu constatiren, wobei wir ohne Weiteres annehmen können, dass sie in derselben Weise, wie sie entstanden sind, auch weiterhin an Volumen zunehmen: sie werden größere Partien des Reticulums in sich aufnehmen, sich mehr und mehr verdichten und demgemäß sich immer deutlicher und deutlicher färben (Fig. 6—8). Selbst im Stadium der Fig. 6 lassen aber die peripheren Nucleogemmen keine Differenzirungen in ihren Nucleolen erkennen. Letztere sind Gebilde, welche in ihrem Habitus dem Nucleolus des Keimbläschens durchaus ähnlich sehen.

Schon im Stadium der Fig. 8, in welchem die Reihe der peripheren Nucleogemmen noch vielfach größere Lücken enthält, kommen nun Erscheinungen zum Vorschein, welche von großem Interesse sind. Es sind nämlich mitotische Theilungsprocesse. Letztere wurden bislang an diesem Orte nicht beobachtet. Ich fand bereits vor zwei Jahren (1) unzweifelhafte Andeutungen solcher Bildungen an einem in FLEMMING'scher Chrom-Osmium-Essigsäure conservirten Ovarium, während an den Sublimatpräparaten keine Spur davon zu sehen war. Jetzt, an Sublimat-Eisessig-Objecten, treten die Mitosen sehr prägnant hervor (Fig. 8 und 11) und würden auch eine tiefgehendere Analyse ihrer Theilungsphasen zulassen, wenn nicht ihre Kleinheit eine genauere Untersuchung als wenig lohnend erscheinen ließe.

Viel wichtiger war die Frage, welche Theile einer Nucleogemma dieses Entwicklungsstadiums in die mitotische Figur einbezogen werden.

Es ist kaum anzunehmen, dass der Nucleolus allein sich in die Chromatinschleifen auflöse. Dazu ist seine Größe wohl nicht ausreichend. Viel plausibler, auch aus anderen Gründen, erschien die Annahme, dass die Hauptmasse der Figur vom Reticulum selbst herrührt. Dasselbe stammt ja in letzter Instanz vom Netz des Keimbläschens her, und seine weitere Entwicklung zeigt, dass es sich

wie der Nucleolus der Nucleogemmen allmählich verdichtet, wodurch das ganze Gebilde an Volumen etwas abnimmt, wodurch aber auch die Fähigkeit des Reticulums, Farbstoffe zu fixiren, zunimmt. In dem Entwicklungsstadium der Fig. 8 ist daher dasselbe intensiv gefärbt.

Gerade vermöge der Dichtigkeit des Reticulums ist es schwer zu entscheiden, ob dasselbe aus einem ununterbrochenen Netzwerke oder aus einzelnen Schleifen von rosenkranzartig angeordneten Chromatosomen besteht. — Jedenfalls kann nicht daran gezweifelt werden, dass im Reticulum der Nucleogemmen nach und nach chromatische Elemente zur Entwicklung gelangen und an einen achromatischen Theil des Netzes gebunden bleiben. Ihre Entstehungsweise können wir um so leichter begreifen, als wir dieselbe mit der Bildungsgeschichte des Nucleolus zu vergleichen haben.

Es würde demnach der ganze Inhalt einer peripher liegenden Nucleogemma 1) aus einem Nucleolus, der sich früher als die anderen chromatischen Elemente entwickelt, 2) aus einem chromatischen Kerngerüst, 3) aus einem hellen Nucleoplasma und 4) aus einer chromatischen Membran bestehen. Es tritt also in diesem Stadium eine Sonderung der Substanzen der Nucleogemma ein, welche namentlich an solchen Elementen zu einem scharfen Ausdruck kommt, welche in mitotischer Theilung begriffen sind. Es erscheint in letzteren Fällen nur die Kernfigur gefärbt; der übrige Inhalt bleibt farblos (vgl. Fig. 8 und 12). Der Nucleolus spielt bei der Mitose der Nucleogemmen dieselbe Rolle, wie auch bei anderen bekannten indirecten Kerntheilungsprocessen; er löst sich im Knäuelstadium des Kernes auf, und seine Substanz wird wahrscheinlich in den Knäuel-faden selbst aufgenommen.

Beim Beginn der Prophasen wird auch die Membran der Kernknospe weniger deutlich und scheint während der Anaphasen zu schwinden, um sich später abermals zu bilden (vgl. Fig. 12).

Die geschilderten Mitosen sind an Schnittpreparaten nicht gerade häufig anzutreffen. Es bedarf oft eines längeren Suchens, um eine recht prägnante Form derselben aufzufinden. Am häufigsten sah ich Spindelformen, und es scheint mir, als ob die Achse der letzteren in keiner Abhängigkeit von irgend einer bestimmten Ebene des Eies stünde. Man sieht Spindeln, deren Achse sowohl radiär, als auch tangential gerichtet ist (vgl. Fig. 8 und 12).

Nach Vollendung der mitotischen Theilung kehren die peripheren Kernknospen zu ihrem früheren Zustande zurück und zeigen keinerlei Abweichungen von ihrer vorherigen Structur.

Es ist nicht möglich, zu entscheiden, ob alle vorhandenen peripheren Nucleogemmen, ehe die weiteren Processe beginnen, sich theilen. Nach der geringen Anzahl der vorkommenden Mitosen muss man annehmen, dass die Theilungen längere Zeit fortdauern, oder dass sie nicht für alle Nucleogemmen unbedingt nothwendig sind. Letztere Annahme hat weniger Wahrscheinlichkeit für sich.

Wenn wir nach allem Mitgetheilten bisher gezwungen waren, die Nucleogemmen als Kerne zu betrachten, so besteht ihre weitere Entwicklung darin, dass sie sich in Zellen umwandeln. An der Peripherie eines nur etwas älteren Eies, als das der Fig. 8, sieht man das Protoplasma um die peripheren Nucleogemmen sich etwas intensiver färben (Fig. 11). Zugleich senkt sich die Peripherie des Eies zwischen je zwei Nucleogemmen etwas ein, bildet Einschnitte, welche sich zunächst als mehr oder weniger deutliche Grenzlinien in die Tiefe fortsetzen (Fig. 12). Ich kann nicht mit Bestimmtheit sagen, ob das *Distaplia*-Ei schon in diesem Stadium eine gesonderte Membran besitzt oder nicht. Jedenfalls könnte die oft deutlich wahrnehmbare Contourlinie des Eies als eine solche in Anspruch genommen werden. Man könnte dann auch annehmen, dass es gerade die Eihaut ist, welche Fortsätze in das Einnere behufs der Abgrenzung des an die Nucleogemmen herantretenden Protoplasmas sendet. An älteren Eiern sind die Abgrenzungen jedenfalls noch viel deutlicher, und schließlich trifft man Stadien, an welchen die Kernknospen sammt ihrem specifischen Protoplasma von allen Seiten her vollkommen vom Eiprotoplasma geschieden sind. Hierbei schnüren sie sich auch von der Peripherie des Eies nach innen ab und sind dann rund herum vom Eiprotoplasma umgeben. Die ursprüngliche Nucleogemma bildet nun den Mittelpunkt einer Zelle, welche von jetzt ab sich anschickt, aus dem Ei herauszutreten.

Wahrscheinlich haben VAN BENEDEN & JULIN dieses Stadium vor Augen gehabt, wenn sie uns mittheilen, dass »les cellules de l'assise interne («couche du Testa») ne deviennent pas seulement plus nombreuses; elles grossissent, font plus fortement saillie dans le vitellus qu'elles dépriment et deviennent hémisphériques ou même globuleuses. Leur contour devient très peu apparent; elles acquièrent le même indice de réfraction à peu près que le vitellus ovulaire« (pag. 356).

Das Protoplasma dieser Zellen, für welche letzteren ich vorläufig den Namen »Testazellen« noch behalten will, ist Anfangs gleichmäßig granulirt wie das des Eies (Fig. 13), allmählich aber

bilden sich in demselben hellere Partien aus, und man kann dann in ihm ein protoplasmatisches sich theilweise färbendes Netz von helleren mit Flüssigkeit gefüllten Maschen unterscheiden (Fig. 14).

Noch bevor diese Zellen aus dem Ei heraustreten, zerfällt das Protoplasma des letzteren in Dotterkörper (vgl. Fig. 15, 16). Die »Testazellen« liegen dann zwischen den letzteren eingebettet, rücken allmählich ganz zur Peripherie und treten schließlich aus dem Ei heraus (Fig. 35). Es entsteht zur selben Zeit, vielleicht unter Aufnahme von Flüssigkeit, vielleicht durch eine Contraction des Eies, ein Raum zwischen der Peripherie desselben und dem Follikelepithel, welcher eben von den »Testazellen« eingenommen wird. An befruchteten Eiern (Fig. 33) liegen sie in einer Reihe um das ganze Ei, welches jetzt mit einer überall deutlich nachweisbaren Eihaut umgeben ist.

Die weiteren Schicksale der »Testazellen« sollen im zweiten Theile dieser Arbeiten berücksichtigt werden. Es sei hier nur erwähnt, dass sie während der embryonalen Entwicklung sich vollkommen passiv verhalten, zum Theil in die Embryonalhöhlen eindringen, zum Theil aber den großen Entodermzellen als Nahrungsmaterial dienen. Diese Schicksale bestätigen die Ansicht, dass die »Testazellen« zu keiner weiteren Gewebsbildung der Ascidienlarve beitragen. Die frühere Anschauung, dass sie zur Herstellung des Mantels verwendet werden, hat sich schon durch die Untersuchungen O. HERTWIG'S (1) als irrthümlich erwiesen.

Aus den in diesem Capitel mitgetheilten Erfahrungen am *Distaplia*-Ei geht hervor, dass alle diejenigen Forscher, KUPFFER an der Spitze, welche eine intraovale Entstehung der »Testazellen« annahmen, im Rechte waren. Es ist aber das Verdienst von FOL (1, 3), zuerst auf die Knospungserscheinungen des Keimbläschens aufmerksam gemacht zu haben. Dass FOL aus diesen Knospen nicht die »Testazellen«, sondern die Follikelzellen entstehen ließ, ist vielleicht ein Missgriff, der um so leichter begreiflich wäre, wenn man sich erinnert, dass FOL sich nicht der Schnittmethode bediente. Es kann aber auch sein, dass gemäß der Angabe FOL's bei *Ciona intestinalis* auch die Follikelzellen mittelst der Nucleogemmen gebildet werden. Dann würde aber dieser Umstand darauf hinweisen, dass die sogenannten Follikelzellen der *Ciona* keine solchen sind, sondern vielleicht sammt den wahren »Testazellen« dieser Ascidie als Homologa der »Testazellen« der *Distaplia* aufzufassen wären. Es ist

dies allerdings eine Frage, welche ich vorläufig nicht entscheiden kann, auf welche ich aber in nächster Zeit genauer einzugehen Gelegenheit finden werde.

Jedenfalls entstehen die Nucleogemmen bei FOL dadurch, dass Chromatinpartikelchen sich vom Keimbläschen ablösen und mit einem Theil des Eiprotoplasmas umgeben. Die Frage aber, ob der Keimfleck sich an diesem Processe direct theilnimmt, lässt FOL unentschieden, scheint indessen eher geneigt zu sein, eine solche Theilnahme anzunehmen. »Chez *Ciona intestinalis*,« sagt FOL, »ce nucléole a une tendance bien évidente à ce placer dans le voisinage immédiat des noyaux folliculaires en voie de formation (Pl. VII Fig. 1 et 4 n). Le fait n'est pas constant, mais il est trop fréquent, si l'on ne tient compte que des noyaux qui sont encore réellement au début de leur formation, pour n'avoir pas quelque raison d'être« (4 pag. 133).

Die »Testa«-Elemente leitet FOL genetisch von dem peripheren Eiprotoplasma ab und stimmt darin mit der Auffassung KUPFFER's überein.

Ein Schritt weiter ist durch die Arbeit ROULE's geschehen, der sowohl die Follikelzellen, als auch die Testazellen von Knospen des Keimbläschens ableitet. Sind einmal die Follikelzellen gebildet, so schreitet der Knospungsprocess weiter, führt aber von nun an zur Bildung der Testazellen. ROULE unterscheidet neben dem großen Keimfleck noch mehrere secundäre Nucleolen. Mit dem ferneren Wachsthum des Eies sollen sich diese Nucleolen theilen, an die Peripherie des Keimbläschens rücken und schließlich in das Eiprotoplasma gelangen. Wir haben gesehen, dass bei *Distaplia* solche Nucleolen erst später beim Abschnüren der Nucleogemmen zur Entwicklung kommen. Es ist daher sehr wohl möglich, dass sie bei den Phallusien bereits viel früher sich anlegen. Das Verdienst ROULE's ist es, FOL's Angaben in gewisser Hinsicht corrigirt, zugleich aber den wahren Modus der Entstehung der »Testazellen« erkannt zu haben. Seine Arbeit bildet für mich eine wichtige Stütze, namentlich wenn es sich darum handelt, den von mir für *Distaplia* festgestellten Entwicklungsprocess der »Testazellen« zu verallgemeinern. Aber auch aus theoretischen Gründen besteht für mich gar kein Zweifel, dass die Kerne der »Testazellen« in allen Fällen Derivate des Keimbläschens sind. Ich hoffe in dem Capitel »über die morphologische Bedeutung der Testazellen« (unten pag. 138 ff.) diese Anschauung näher begründen zu können.

3. Das weitere Verhalten der Follikelzellen.

Was die Entstehung der Follikelzellen angeht, so erwähnte ich bereits, dass ich hierin mit VAN BENEDEN & JULIN vollkommen übereinstimme. Nach allem im vorigen Capitel Beschriebenen braucht es indessen kaum hervorgehoben zu werden, dass auch in der weiteren Entwicklung das Follikelepithel nirgends auch nur eine Spur einer näheren Beziehung seiner Zellen zu den Nucleogemmen zeigt. Überall und in allen Stadien konnte zwischen Ei und Follikelzellen eine scharfe Grenze nachgewiesen werden. Wir können somit die weitere Entwicklung der letzteren in Kürze für sich betrachten.

Wie wir schon früher sahen, besteht das Follikelepithel Anfangs aus nur sehr wenigen flachen Zellen mit länglichen, spindelförmigen Kernen. Nach und nach tritt eine Vermehrung dieser Zellen ein, welche bald ein rascheres Tempo einschlägt (Fig. 1—8). Durch zahlreiche mitotische Kerntheilungsprocesse häufen sich die Zellen an, verlieren hierbei ihre langgestreckte Form und finden in einer Reihe keinen hinreichenden Platz mehr: viele von ihnen werden nach innen geschoben, wodurch stellenweise eine zweite innere Schicht zum Vorschein kommt (Fig. 8). Wahrscheinlich ist es gerade dieses Stadium, welches VAN BENEDEN & JULIN verleitet hat, eine Spaltung des Follikelepipthels in zwei gesonderte Schichten anzunehmen, von welchen die eine, innere, die »Testazellen« liefert. Zur Zeit wenn die Eireifung nahezu vollendet ist, theilt sich nach den beiden Autoren das äußere secundäre Follikelepithel abermals in zwei Schichten. »L'interne,« meinen VAN BENEDEN & JULIN, »adhérente à la membrane ovulaire devient la couche spumeuse de l'oeuf pondu; l'externe reste en place, à la face interne de la membrane anhyste (Basalmembran) du follicule« (pag. 358). VAN BENEDEN & JULIN nehmen daher an, dass das reife Ei folgende fünf Hüllen besitzt: »la couche du testa, l'enveloppe ovulaire anhyste (Eihaut), l'épithélium interne du follicule, l'épithélium externe du follicule, la membrane anhyste du follicule« (pag. 358).

Bei *Distaplia* verhält es sich anders. Beim weiteren Wachsthum des Eies übt letzteres einen bedeutenderen Druck auf das Follikel-epithel aus, welches in Folge dessen sich mächtig ausdehnt. Durch diese mechanische Wirkung seitens des Eies rücken die Follikelzellen der stellenweise entwickelten inneren Reihen wiederum zwischen die Zellen der äußeren hinein und das Follikelepithel wird abermals einschichtig (Fig. 15).

So deutlich dasselbe in allen Fällen vom Ei gesondert ist, so sind die Grenzen zwischen seinen Zellen, namentlich in früheren Stadien, nicht gut zu sehen, und an Zuständen, wie sie in Fig. 8 abgebildet sind, macht die follikuläre Hülle überhaupt eher den Eindruck einer continuirlichen kernhaltigen Protoplasmamasse, als eines aus gesonderten Zellen bestehenden Gewebes. Selbst nachdem die Zellen sich wieder in einer Reihe liegend präsentieren, sind die Grenzen nicht überall deutlich zu sehen, obwohl die Lage der Grenzlinien leicht aus ihrer Configuration erschlossen werden konnte (Fig. 15, 16 und 35 *FZ*). An Eiern, deren Protoplasma eben in Dotterplättchen zerfallen ist (Fig. 15), erscheinen die Follikelzellen noch cubisch. Beim ferneren Wachstume des Eies platten sie sich immer mehr und mehr ab (Fig. 16). Am befruchteten Ei endlich erscheinen sie wiederum lang-spindelförmig (Fig. 35). Dieser Process geht während der embryonalen Entwicklung noch weiter, bis die ganze Schicht in einer schmalen Linie mit eingesäten ganz flachen länglichen Kernen ihren Ausdruck findet.

Das Follikelepithel hat in diesem Stadium dieselben histologischen Merkmale wie diejenige Hülle, welche FOL als zweite Follikelschicht bei *Ciona intestinalis* beschreibt. »Sur des préparations bien colorées,« sagt FOL, »on voit que cette membrane n'est point anhyste, comme on pourrait le croire à première vue, mais qu'elle présente de place en place des noyaux lenticulaires qui, à l'endroit où ils se trouvent, produisent un renflement de la cellule plate et rubanée« (4 pag. 127). FOL glaubt weiterhin, dass die Zellen dieser Hülle, eben so wie die Zellen seiner »couche spumeuse« vom Keimbläschen abstammen, sich aber frühzeitig zu einer continuirlichen Schicht anordnen. Ob das Follikelepithel der *Distaplia* der couche folliculaire membraniforme FOL's verglichen werden kann, muss vorläufig dahingestellt bleiben.

VAN BENEDEN & JULIN haben mit besonderer Sorgfalt die Eihüllen der *Clavellina* studirt (2) und bringen auch ihre Befunde mit den Angaben FOL's in Einklang. Nach ihnen theilt sich die äußere Lage des secundären Follikelepithels abermals in zwei Schichten, »l'une adjacente à l'enveloppe ovulaire et homologue à la couche papillaire ou spumeuse des autres ascidiens, l'autre accolée à la membrane anhyste du follicule et homologue à la membrane décrite par FOL chez *Ciona intestinalis* sous le nom de couche folliculaire membraniforme« (2 pag. 369). Das anfängliche Follikelepithel lässt also, nach den beiden Autoren, fünf discrete Bildungen aus sich hervorgehen.

Das Follikelepithel der *Distaplia* spaltet sich unserer Beschreibung gemäß in keine weiteren Schichten und wird sammt dem Ei aus dem Ovarium ausgestoßen. Dasselbe zeigt eben so wenig wie bei *Clavellina* jene merkwürdigen Differenzirungen seiner Zellen, jene Bildungen von Papillen, welche z. B. KUPFFER¹ bei seiner *Ascidia canina* beschrieben und abgebildet hat (1).

4. Über die morphologische Bedeutung der sogenannten Testazellen.

Diejenigen Forscher, welche bisher die Entwicklungsgeschichte des Ascidieeies studiren, haben nur wenige Angaben über die Bedeutung der »Testazellen« gegeben. Bis zum Jahre 1873, in welchem die bekannte Arbeit von O. HERTWIG »über den Bau und die Entwicklung des Cellulosemantels der Tunicaten« (1) erschien, glaubte man, dass sie zur Bildung der Tunica verwendet werden. Diese Annahme fand auch abgesehen von der HERTWIG'schen Untersuchung nur wenig Anklang. Überall, wo man thierische Hüllen entstehen sah, konnten sie auf Epiblastproducte zurückgeführt werden, und es blieb auch damals unklar, warum der Tunicatenmantel einem so eigenthümlichen Processe seine Entstehung verdanke.

Nach dem Erscheinen der HERTWIG'schen Arbeit ist die Bedeutung der »Testazellen« noch dunkler geworden, indem auch jene einzige Hypothese, so ungenügend sie auch war, aus dem Wege geräumt werden musste. An ihre Stelle ist bisher noch keine neue, einigermaßen befriedigende Deutung der »Testazellen« getreten. Auch FOL war in dieser Beziehung nicht glücklicher als seine Vorgänger. Auf die Verhältnisse bei *Doliolum* hinweisend, bei welchem die »Testazellen« sammt der sich um dieselben entwickelnden Gallerte länger bestehen bleiben, glaubte FOL annehmen zu dürfen, dass diese beiden Elemente (»Testazellen« und Gallerte) eine provisorische Larvenhülle herstellen, welche bei den Vorfahren der Tunicaten eine größere Rolle spielte, als es bei den jetzt noch lebenden Formen der Fall ist. »Tous les auteurs,« sagt FOL, »qui se sont occupés de ce

¹ Die von KUPFFER für die Follikelzellen angegebenen histologischen Umbildungen haben eine große Ähnlichkeit mit den Differenzirungen, welche die »Testazellen« der *Distaplia* nach ihrem Austritt aus dem Ei erfahren. Außerdem zeichnen KUPFFER (1 Taf. VIII Fig. 2 u. 3) und KOWALEWSKY (2 Taf. X Fig. 4) um ihre Follikelzellen noch eine dünne Hülle, welche wohl der couche folliculaire membraniforme FOL's zu vergleichen ist.

sujet jusqu'à présent, se sont partagés en deux camps; les uns regardaient la couche granulense avec sa gélée comme l'origine du manteau, les autres en faisaient un organe rudimentaire et sans aucune utilité. Le juste milieu n'a pas encore trouvé de défenseurs, et pourtant c'est là, comme d'habitude, qu'il faut chercher la vérité. Il me semble admissible,« fährt FOL weiter fort, »que ce testa larvaire, comme je n'hésite pas à l'appeler, ait joué un rôle plus considérable chez les ancêtres des Tuniciers actuels, et que ses fonctions aient diminué, à mesure que la véritable tunique est devenue plus importante et plus précoce« (4 pag. 150).

Die larväre Hülle FOL's wäre also nach und nach, im Laufe der phylogenetischen Entwicklung des Tunicatenstammes, verdrängt und durch den Cellulosemantel ersetzt worden. Wir hätten also in dem »Testa larvaire« ein in Rückbildung begriffenes Organ vor Augen, das unter den jetzt lebenden Tunicaten vielleicht nur noch bei *Doliolum* eine gewisse Bedeutung hat.

So wenig FOL's Ansicht zur Erklärung der morphologischen Bedeutung der »Testazellen« führt, so leitet sie uns wenigstens auf einen Standpunkt hin, von welchem aus der ganze Vorgang noch am besten zu begreifen ist. Erwägt man aber den Umstand, dass die »Testazellen«, wie es bei *Distaplia* der Fall ist, Producte des Keimbläschens sind, so erscheint FOL's Hypothese auch als eine solche ungenügend.

In den letzten Decennien haben wir aus vielen schönen Arbeiten die hohe Bedeutung der Kerne in den Zellen, der Keimbläschen im Eie hinlänglich kennen gelernt, und können nicht annehmen, dass Theile eines so wichtigen Organs, wie es das Keimbläschen ist, zur Herstellung einer provisorischen Hülle verbraucht werden könnten. Wir müssen in Folge dessen den »Testazellen« eine viel tiefere Bedeutung beimessen. Wir müssen versuchen, sie mit den sonstigen Erscheinungen am thierischen Eie in Einklang zu bringen, mit bekannten Processen, bei welchen das Keimbläschen eine ähnliche Rolle spielt, wie bei der Bildung der »Testazellen«.

Dabei könnte zu allererst an die Polkörperchen gedacht werden, eine Ansicht, welche bereits von SEMPER aufgestellt wurde (pag. 11). Eine solche Homologisirung ist aber aus verschiedenen Gründen nicht durchzuführen, worauf auch FOL (4, pag. 154) aufmerksam macht. Vor Allem ist hervorzuheben, dass die Polkörper nur an reifen, befruchtungsfähigen Eiern gebildet werden, dass sie aus den Producten eines bereits zum Vorgange der Befruchtung umgewandelten

Keimbläschen durch mitotische Theilung entstehen, ferner endlich, dass echte Polkörper neben den »Testazellen« bei den Ascidieeneiern vorkommen.

Nachdem dieser Vergleich gescheitert war, musste nach anderen Vergleichungsobjecten gesucht werden, welche etwa dazu geeignet wären, ein Licht auf die morphologische Bedeutung der »Testazellen« zu werfen. Es war nicht anzunehmen, dass ein solches Object sich bei den Ascidien selbst finden würde. Nach Allem, was bis jetzt über die »Testazellen« der Ascidien bekannt ist, verhalten sie sich überall gleichartig, zeigen keinerlei Varietäten, welche zur Lösung der aufgeworfenen Frage von Bedeutung wären. Ihre späteren Schicksale deuten überall darauf hin, dass sie für die weitere Entwicklung des Embryo und der Larve ohne Bedeutung sind: sie nehmen an keinem bleibenden Gewebe der Larve Antheil, ja dienen sogar, wie ich es schon hervorgehoben habe, den großen Entoblastzellen des Embryo zum Theil als Nahrungsmaterial.

Wenn die Hoffnung auch aufgegeben werden musste, bei den Ascidien selbst das gewünschte Vergleichungsobject zu finden, so war doch immerhin zu versuchen, ob ein solches sich nicht bei diesem oder jenem Repräsentanten der Tunicatengruppe finden ließe. Man musste vor allen Dingen sich darüber klar werden, dass nur ein solches Object die Bedeutung der fraglichen Zellen aufhellen würde, bei welchem sie keine rudimentären Bildungen sind, sondern nach ihrer Abschnürung vom Ei in Thätigkeit bleiben, also eine fortschreitende Entwicklung nach dieser oder jener Richtung noch durchzumachen haben.

Im vorigen Jahre vereinbarte ich mit Professor DOHRN, dass ich für die Fauna und Flora des Golfes von Neapel die Gruppe der Appendicularien bearbeiten wolle, und das Studium des Ovulationsprocesses dieser Thiere hat mir die Bedeutung der Testazellen vollkommen aufgeklärt.

In der Beschreibung der Ovogenese bei den Appendicularien werde ich mich an dieser Stelle sehr kurz fassen, um so mehr, als ich anderswo eine ausführliche Darlegung dieses Processes zu geben habe. Ich erwähne hier also nur das, was zum Verständniss der morphologischen Bedeutung der Testazellen der Ascidien förderlich sein kann.

In seiner grundlegenden Arbeit über die Appendicularien der Meerenge von Messina hat FOL (2) keine näheren Angaben über die Entstehung der Eier dieser Thiere gemacht. Er bildet zwar auf

Taf. VI Fig. 5 ein Ovarium von *Fritillaria furcata* ab, aber dasselbe ist eigentlich nichts Anderes als ein Haufen reifer Eier. »L'ovaire jeune,« sagt FOL, »est opaque et son parenchyme se compose de petits globules; ces globules paraissent se réunir par petits groupes, et chaque groupe s'entourer d'une membrane (pl. VII fig. 6 o). Plus tard les globules disparaissent, et de chacun de ces groupes est résulté un oeuf avec son nucléus« (2, pag. 15). Nach meinen Untersuchungen ist der Ovulationsprocess bei *Fritillaria* viel complicirter, als es nach der Angabe FOL's scheinen möchte. Ich kann mich um so mehr auf die Resultate meiner Beobachtungen stützen, als dieselben fast in allen Punkten mit denjenigen von LEE übereinstimmen. Ich werde bei einer anderen Gelegenheit näher auf die ausgezeichnete Untersuchung von LEE eingehen.

Ein junges Ovarium von *Fritillaria furcata* Fol besteht Anfangs aus einem Agglomerat von nur wenigen Zellen, welche wahrscheinlich wie bei den Ascidien mesodermalen Ursprunges sind. Ich werde sie künftighin als Ooblasten bezeichnen. Die Grenzen zwischen den Zellen sind Anfangs noch deutlich. Jede von ihnen besitzt einen schönen großen Kern, der in seinem Inneren zwar keinen größeren Nucleolus erkennen lässt, dafür aber aus einem dichtgedrängten, zahlreiche chromatische Körperchen enthaltenden Netze besteht. Diese Ooblasten finden sich umgeben von einer continuirlichen Lage länglicher, cubischer Zellen, welche also das ganze Organ nach außen hin abgrenzen. Auf dem folgenden Stadium ist das Ovarium bedeutend gewachsen, wobei die Zellen der äußeren Lage merklich dünner und länger geworden sind. Die inneren Zellen, Ooblasten, scheinen an Zahl nicht zugenommen zu haben, dafür sind sie um Vieles voluminöser geworden, haben sich gegenseitig abgeplattet und lassen von nun an keine sie von einander trennende Grenzlinien unterscheiden (Fig. 17). Die großen Kerne oder Karyoblasten (*kb*) liegen jetzt in einer gemeinsamen, fein granulirten Protoplasmamasse, wobei sie um das Centrum der letzteren gruppiert erscheinen. In diesem Zustande wächst das Ovarium immer weiter, was zu einer noch bedeutenderen Abplattung der äußeren Hüllzellen führt. Die innere Beschaffenheit der Kerne hat sich bislang nur wenig verändert. Wie früher zeigen sie keine größeren Nucleolen, dafür treten im Kernnetze eingelagerte, größere Chromatinkörnchen deutlicher zum Vorschein (Fig. 17 *kb*).

Nun beginnt ein Process, auf den es uns hier hauptsächlich ankommt. Jeder der großen Kerne des Syncytiums fängt an Knospen abzuschneiden, welche Anfangs wie die Nucleogemmen der *Distaplia*,

hell und durchsichtig sind. Man findet aber hier constant von Anfang an ein oder zwei Chromatinkörneben in ihnen eingelagert, und es ist äußerst wahrscheinlich, dass diese Gebilde direct von der chromatischen Substanz des betreffenden Karyoblasten herkommen. Das bei den Nucleogemmen der *Distaplia* so deutliche Reticulum ist hingegen hier kaum wahrzunehmen. Die Configuration und die Größe der Nucleogemmen ist aber bei *Fritillaria* constant. Nach ihrer Ablösung vom Mutterkern bewegen sie sich an die Peripherie des Syncytiums, welches an der betreffenden Stelle eine Hervorwölbung seiner Substanz erkennen lässt (Fig. 17 links), wodurch die hier anwesenden Hüllzellen sich noch mehr ausdehnen und abplatten (*Flk*). Sie lassen dann von ihrem Zellenleib nichts mehr wahrnehmen, sondern präsentiren sich als eine scharfe Grenzlinie, welche nur an der Stelle des stets deutlichen Kernes eine größere Dicke erreicht. In eine solche Hervorwölbung des Syncytiums tritt nun die Nucleogemme ein (Fig. 17 *Ng*), worauf sich das ganze Gebilde vom gemeinsamen Boden abzuschneiden beginnt. — Nachdem dieser Vorgang eine Zeit lang angedauert hat, findet man die ganze Peripherie des Syncytiums von immer größer werdenden Zellen umgeben, welche ihrerseits in eine zellige (follikuläre) Hülle eingeschlossen sind. Diese Zellen (Fig. 17 *Ov*) sind eben nichts Anderes, als junge Eier mit ihrem Follikelepithel.

Auf die geschilderte Weise geht die Entwicklung der Eier bei *Fritillaria furcata* immer weiter. Sowohl die Substanz der Kerne, als auch des gemeinsamen Protoplasmas wird durch die fortwährende Abgabe von Eiern reducirt, bis schließlich, wie es scheint, der letzte Rest beider Substanzen sich in eine Eizelle umbildet. Dann stimmt das Bild des Ovariums genau mit der erwähnten, von FOL gegebenen Figur überein.

Vergleichen wir nun den Modus der Bildung der Eier bei *Fritillaria* mit der Entstehungsweise der »Testazellen« der *Distaplia*, so können wir nicht umhin, eine große Übereinstimmung in beiden Vorgängen zu finden.

Bevor wir indessen diesen Vergleich mit Erfolg durchführen können, müssen wir uns die Frage vorlegen, was denn das Ei der Ascidien selbst ist. Nach allem Gesagten kann dasselbe nicht mit einem Ei der *Fritillaria* homologisirt werden. Wir müssen vielmehr zurückgreifen und sehen, ob wir die Ascidien-Eier mit einem der Ooblasten des *Fritillaria*-Ovariums vergleichen können. Dass letztere bei *Fritillaria* im weiteren Verlaufe ihrer Entwicklung verschmelzen,

ist wohl kein Einwand gegen unseren Vergleich; denn wenn diese Zellen gesondert entstehen, so kann man sich leicht vorstellen, dass sie auch weiterhin getrennt bleiben. Bei unserer Annahme würden ja gerade die Ascidien einen solchen Fall bieten. Die Thatsache, dass der ganze Complex der Ooblasten von *Fritillaria* von einer gemeinsamen Follikelhülle umgeben wird, kann jedenfalls als ein secundärer Zustand aufgefasst werden. Die Urkeimzellen sind phylogenetisch ältere Gebilde, als ihre zellige Hülle, und hat daher letztere sich an das Verhalten dieser Zellen anzupassen.

Wir können also jetzt mit Recht den Schluss ziehen, dass das Ei der Ascidien eigentlich kein solches im gewöhnlichen Sinne ist. Es ist vielmehr ein Ooblast, welcher erst Eier producirt.

Wesshalb diese Eier, mit Ausnahme eines einzigen bei den Ascidien, rudimentär geworden sind, wesshalb sich der Ooblast, wie es scheint, selbst in ein Ei umbildet — das sind weitere, auf der Hand liegende Fragen, welche wir im Folgenden zu beantworten versuchen werden.

Wir müssen vor Allem im Auge behalten, dass die sämtlichen Ooblasten der *Fritillaria* sich durch den beschriebenen Process in Eier umwandeln; es wird also das ganze Material zur Eibildung verbraucht. Dadurch wird eine große Anzahl von Keimzellen erzeugt, aber keine derselben besonders bevorzugt. Sollte nun aber der Fall eintreten, dass eine solche Massenproduction der Eier aus irgend einem Grunde nicht mehr nothwendig erschiene, so können wir den beschriebenen Vorgang uns nach zweierlei Richtungen modificirt denken. Wir können uns erstens vorstellen, dass aus demselben Material eine geringere Anzahl gleichwerthiger Eier hervorgeht, wodurch aber jedes Ei größer wird. Zweitens kann derselbe Zweck auch dadurch erreicht werden, dass bei der ursprünglichen Anzahl der Eier die einen von ihnen zum Nachtheile der anderen bevorzugt werden. Es wird sich eine Ungleichheit in der Vertheilung des Bildungsmaterials einstellen, in Folge welcher die bevorzugten Eier größer werden, die übrigen hingegen kleiner. Hiermit wird auch die Entwicklungsfähigkeit der letzteren beeinträchtigt — sie werden rudimentär, abortiv.

Die Entwicklungsgeschichte des Ascidien-Eies vertritt den zweiten Typus, und zwar ist der Selectionsprocess hier so weit vorgeschritten, dass aus einem Ooblasten nur ein einziges befruchtungsfähiges Ei entsteht, während alle übrigen abortiv werden.

Ich brauche kaum darauf hinzuweisen, dass solche Selections-

processe in der Bildungsgeschichte der Eier im Thierreiche außerordentlich zahlreich sind. Überall da, wo die Eier außerhalb des mütterlichen Organismus befruchtet werden, wo also eine gleichmäßige Befruchtung eines jeden Eies weniger gesichert erscheint, ist ihre Production immer eine massenhafte. Schon in denjenigen Fällen, in welchen der Befruchtungsprocess sich im mütterlichen Organismus vollzieht, wo also die Möglichkeit eines Fehlschlagens desselben so gut wie ganz ausgeschlossen ist, tritt eine beträchtliche Verminderung in der Production der Eier ein. Die Zahl der letzteren sinkt noch mehr, wenn ein Theil ihrer weiteren Entwicklung unter dem Schutze des Mutterthieres abläuft. Das Minimum wird aber erst dann erreicht, wenn die ganzen embryonalen Processe sich im Mutterleibe vollziehen.

Ein illustrirendes Beispiel gewähren uns hierin die Amphibien: die große Anzahl der Eier bei den Fröschen und Kröten vermindert sich innerhalb dieser Classe so sehr, dass bei *Salamandra atra* in beiden Uteris nur je ein einziger Embryo zur Entwicklung kommt, der aber dann auch seine Metamorphose im Mutterleibe durchmacht. Die übrigen in je einem Uterus erzeugten Eier dienen dafür diesem Embryo als Nahrungsmaterial.

Während nun bei den Appendicularien, speciell bei *Fritillaria*, die Befruchtung außerhalb des mütterlichen Organismus stattfindet, indem die reifen Eier durch Dehiscenz der das Ovarium umgebenden Wandungen (vgl. auch FOL 2) ins Freie gelangen, vollzieht sich der Befruchtungsvorgang bei den Ascidien in der Cloake des Mutterthieres. Die Zeitdauer hingegen, innerhalb welcher die befruchteten Eier sich im Mutterthiere weiter entwickeln, scheint eine ziemlich verschiedene zu sein. So giebt KUPFFER für seine *Molgula*-Arten an, dass das Ei noch vor der Furchung ausgeworfen werde und sich im Freien weiter entwickle (2, pag. 361). Bei *Distaplia*, und wahrscheinlich auch bei allen übrigen zusammengesetzten Ascidien, entwickeln sich die Eier bis zur Ausbildung der geschwänzten Larve in besonderen Bruttaschen des mütterlichen Organismus (vgl. DELLA VALLE und MAURICE).

Ein hierher gehöriges interessantes Beispiel schildert MACMURRICH von gewissen Gasteropoden. Die Eikapseln von *Fulgur carica* enthalten je 12—14 Eier, welche sämmtlich zur Entwicklung gelangen. Bei *Purpura floridiana* furchen sich zwar alle Eier, aber nur ein Theil von ihnen entwickelt sich weiter, während die übrigen nach Erreichung des 5.—6. Furchungsstadiums zerfallen und den ersteren

als Nahrungsmaterial dienen. Bei *Fasciolaria tulipa* var. *distans* enthält jede Kapsel 200 Eier, von welchen sich nur 4—6 entwickeln. Die übrigen furchen sich nicht, sondern auch keine Richtungskörper mehr ab. Sie werden als Ganzes von den Embryonen verschluckt. MACMURRICH deutet selbst diese Erscheinung dahin, dass es für die Embryonen ein Vorthail ist, wenn sie längere Zeit als gewöhnlich in der Eikapsel verweilen können. Damit sie indessen ein solches längeres Verweilen aushalten, geht ein Theil der Eier zu Grunde, indem er den Überlebenden als Nahrungsmaterial dient.

Es sind also bei den Ascidien Verhältnisse vorhanden, wie sie auch bei anderen Thieren eine Verminderung der Zahl der erzeugten Eier nach sich ziehen. Unserer Annahme steht demnach nichts im Wege und wir können sie als begründet halten: die »Testazellen« der Ascidien sind abortive Eier. Die Thatsache, dass sie keine follikuläre Hülle mehr erhalten, wie es die functionirenden Eier der Appendicularien thun, sondern zwischen dieser Hülle und dem Ooblasten liegen bleiben, kann als ein weiterer Schritt zu ihrer Rückbildung betrachtet werden. Ihre späteren, bereits mehrfach erwähnten Schicksale bieten eine weitere Stütze für unsere Annahme.

Das aber, was bei den Ascidien bisher als Ei bezeichnet wurde, ist kein solches im gewöhnlichen Sinne. Es ist vielmehr ein Ooblast, der erst Eier erzeugt.

Wenn Alles, was wir bisher angeführt haben, unsere Annahme hinlänglich begründet, so können wir dieselbe noch einem Experimentum crucis unterwerfen.

Wenn der Ooblast der Ascidien einem Ooblast von *Fritillaria* homolog ist, wenn die »Testazellen« und das functionirende Ei der Ascidien homolog sind den Eiern der *Fritillaria*, so muss man theoretisch voraussetzen, dass die Appendicularieneier keine »Testazellen« haben können. Sie können keine abortiven Eier im Sinne der Ascidien entwickeln, weil sie selbst nicht mehr Ooblasten, sondern wahre Eier sind. Ich finde in der Litteratur nur eine Angabe darüber und zwar in der erwähnten Arbeit von LEE. Beim Vergleich des Appendicularieneies mit dem Ei der Ascidien (also dem Ooblast) ist es diesem Forscher aufgefallen, dass der bei den Ascidieneiern bekannte Knospungsprocess am Appendicularieneie fehlt. Er versucht diesen Widerspruch dadurch zu beseitigen, dass er die Eliminirung der Knospen des Appendicularieneies während der Entwicklung des Ovariums annimmt. Es ist freilich eine Annahme, für welche er selbst keine thatsächliche Stütze zu bringen weiß (pag. 662).

Ich selbst habe oft reife Ovarien von *Fritillaria* frisch beobachtet, habe sie conservirt, gefärbt und geschnitten und niemals sah ich eine Andeutung irgend welcher Knospenbildung seitens des Keimbläschens. Ich kann mich hinsichtlich dieses Gegenstandes nicht nur aus theoretischen Gründen, sondern auch erfahrungsgemäß bestimmt dahin aussprechen, dass bei den Appendicularieneiern die »Testazellen« in der That nicht zur Entwicklung kommen.

Ich habe bis jetzt den Namen »Testazellen« absichtlich nicht vermieden, obwohl ich von Anfang an eben so gut wie auch andere Forscher einsah, mit wie wenig Recht er ihnen zugeschrieben wird. Indessen konnte diese Bezeichnung durch eine passendere doch nur dann ersetzt werden, wenn die morphologische Bedeutung dieser Zellen klar gelegt ist. Ich werde sie von jetzt ab im weiteren Verlaufe meiner Arbeit als Abortiveier bezeichnen. Vielleicht findet sich später noch ein anderer besserer Name für sie. — Es kann indessen nicht unerwähnt bleiben, dass die Bezeichnung »Abortiveier« nach der Ansicht einiger Autoren auch auf andere Gebilde eine passende Anwendung finden könnte, nämlich auf die sogenannten Richtungskörper. Wir müssen desshalb die morphologischen Verhältnisse, welche zwischen diesen Körpern und den Abortiveiern der Ascidien etwa bestehen, etwas näher ins Auge fassen.

5. Das Verhältniss der Abortiveier zu den Richtungskörpern.

Wir haben bereits darauf hingewiesen, dass SEMPER schon vor Jahren die Ansicht ausgesprochen hat, dass die »Testazellen« der Ascidien den Richtungskörpern zu vergleichen seien. FOL hat auf die Unmöglichkeit dieses Vergleiches hingewiesen und ich schloss mich seiner Meinung an.

Die Auffassungen der Richtungskörper, welche bisher die herrschenden waren, ließen auch keine näheren Vergleichungspunkte beider Gebilde zu. Nach der Ansicht von BALFOUR, MINOT, VAN BENEDEN und Anderen lag die Bedeutung der Richtungskörper darin, dass sie die männlichen Bestandtheile des hermaphroditischen Keimbläschens entfernen. Nach WEISMANN dienen sie zur Elimination des im Laufe der Entwicklung sich specialisirenden Theiles des Keimplasmas, des nach WEISMANN sogenannten ovogenen Keimplasmas. Nun trat aber BÜTSCHLI mit einer neuen Deutung der

Richtungskörper auf, welche nicht nur den Vergleich mit den Abortiviern der Ascidien ermöglicht, sondern geradezu herausfordert. BÜTSCHLI ging von der Betrachtung gewisser coloniebildenden Protozoen aus. Bei *Pandorina* und *Eudorina* entwickeln sich sämtliche Zellen der Colonie zu Geschlechtszellen, während bei *Volvox* »nur gewisse Zellen der Colonien schon sehr frühzeitig durch besonderes Wachsthum und andere Eigenthümlichkeiten sich zu Geschlechtszellen differenziren« (pag. 6). »Wenn nämlich,« fährt BÜTSCHLI weiter fort, »wie sich [gleichfalls auf Grund der Verhältnisse bei *Volvox* wohl annehmen lässt, in jenen aus weiblichen Gameten zusammengesetzten Colonien eine Differenzirung der Zellindividuen eintrat, so dass nur wenige und schließlich nur eines zu Eizellen sich entwickelt hätten, während die übrigen Individuen kleine Nährzellen geblieben seien, so führt uns diese Vorstellung direkt auf die Vermuthung, dass eben in der scheinbar zusammenhangslosen Bildung der Richtungskörperchen noch ein Anklang an die ehemaligen weiblichen Gametencolonien der Metazoen und ihrer protozoischen Vorläufer zu suchen sei« (pag. 8). BÜTSCHLI deutet also den Abschnürungsprocess der Polkörper vom Ei als eine Theilung des letzteren, wobei ursprünglich beide Theilstücke gleich groß und gleichwerthig waren. Durch eine besondere Bevorzugung eines derselben wurde zunächst die Theilung ungleich, wodurch das eine kleinere Ei seine Entwicklungsfähigkeit einbüßte und zu einer Nährzelle wurde. Schließlich gestaltete sich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung dieses Verhältnis so, wie wir es jetzt bei den Metazoen aus zahlreichen Beispielen kennen: die abortiven Eier sind nunmehr kleine Knospen, welche in Gestalt von Richtungskörpern vom Ei abgeschnürt werden.

Diese Theorie stützte BÜTSCHLI auch weiterhin durch einen Vergleich der Oogenese mit der Spermatogenese.

BOVERI (1) hat neuerdings die Anschauung BÜTSCHLI's vertreten und erweitert. Durch den gegen VAN BENEDEN geführten Nachweis, dass bei *Ascaris megalocephala* und *Iumbricoides* die Bildung der Polkörper eine typische karyokinetische Kerntheilung ist, lieferte BOVERI (2) eine weitere Stütze für dieselbe.

Ich kann den Ansichten BÜTSCHLI's und BOVERI's um so mehr beistimmen, als ich gerade im Verhalten des *Distaplia*-Eies einen ferneren Beweis für die Richtigkeit derselben sehe.

»Da die Bildung eines jeden Richtungskörpers eine Zelltheilung ist,« sagt BOVERI (1 pag. 103), »so müssen wir in dem Entwick-

lungsgang, den man als Eireifung bezeichnet, drei Generationen unterscheiden.« Das unreife Ei bezeichnet BOVERI als die Großmutterzelle des Eies. Aus der letzteren gehen 1) die Mutterzelle des Eies und 2) das erste Richtungskörperchen hervor. Aus der Mutterzelle entsteht dann a) das Ei und b) der zweite Richtungskörper. Aus dem ersten Richtungskörper können auch unter Umständen noch zwei Tochterzellen hervorgehen. »Bezeichnet man die reife befruchtungsfähige Zelle als ‚Ei‘,« fährt BOVERI weiter fort, »so darf dieser Name auf die beiden vorhergehenden Generationen nicht angewendet werden, da sie sich physiologisch vom Ei unterscheiden; diese Zellen als ‚Ei‘ zu bezeichnen, ist eben so incorrect, als wenn man die Spermamutterzellen Spermatozoen nennen wollte. Es folgt aus dieser Unterscheidung zugleich, dass es in allen Fällen, in denen Richtungskörper gebildet werden, ein unreifes Ei gar nicht giebt: das Ei ist, sobald es wirklich existirt, auch reif und befruchtungsfähig« (pag. 103).

Wenn ich nun annehme, dass das *Distaplia*-Ei nur einen einzigen großen Richtungskörper abschnürt, wozu ich Grund zu haben glaube, so wäre eine Großmutterzelle des *Distaplia*-Eies nach BOVERI folgerecht mit einem Ooblasten der Ascidien und Appendicularien zu vergleichen. Es würde sich dann nur der Unterschied ergeben, dass in unserem Falle eine solche Großmutterzelle eine große Anzahl von Eimutterzellen erzeugt, von welchen letzteren bei den Ascidien nur eine einzige durch ihre Theilung ein wahres Ei und einen wahren Richtungskörper hervorgehen lässt. Aber nicht nur die Mutterzelle des wahren Eies hat die Fähigkeit erhalten, sich abermals zu theilen, sondern auch die Eimutterzellen der abortiven Eier. Diese Theilung verläuft hier frühzeitig, noch ehe die Nucleogemmen zu Keimbläschen geworden sind. Wenn man indessen bedenkt, dass solche zeitlichen Verschiebungen bei rudimentären Processen überaus häufig sind, und die Verhältnisse bei den Appendicularien im Auge behält, so verliert diese Erscheinung ihre Besonderheit. Nach ihrer mitotischen Theilung umgeben sich die Nucleogemmen an der Peripherie des Ooblasten mit Protoplasma, werden zu Keimbläschen und verlassen den Ooblast als Zellen, welche wir als Eier im BOVERI'schen Sinne zu betrachten haben. Die mitotische Theilung der Nucleogemmen aber wird homolog derjenigen sein, durch welche die Eimutterzelle des wahren Eies der Ascidien und Appendicularien in Ei und Richtungskörper zerfällt. Hierbei ist wohl zu beachten, dass die abortiven Eier der *Distaplia* beim Abschlusse ihrer Entwicklung alle in ihrer Größe vollkommen übereinstimmen.

Wenn ich vorhin bemerkt habe, dass ich in meinen Beobachtungen und Schlussfolgerungen eine Stütze für die BÜTSCHLI'sche Annahme bringen würde, so sehe ich dieselbe darin, dass die Mutterzellen der abortiven Eier der Ascidien sich mitotisch in zwei gleiche Theile theilen. Jener Ausleseprocess, welcher bei der Erzeugung des functionirenden Eies seitens der Eimutterzelle sonst zu Gunsten des Eies, zum Nachtheile des Richtungskörpers ausfällt, hätte bei der Entstehung der Abortiveier keine Bedeutung: die Eimutterzellen dieser halbiren sich desshalb.

Zum Schlusse seines Aufsatzes sagt BÜTSCHLI, dass er »zur Zeit noch außer Stand« sei, die Angaben von FOL, SABATIER, ROULE und BALBIANI, »welche im Wesentlichen auf eine vor der Entstehung der Richtungskörper stattfindende Bildung kleiner Zellen, der Follikelzellen nämlich, hinausläuft« mit seiner Theorie »in Einklang zu bringen«. Bei den großen Widersprüchen aller der von BÜTSCHLI angeführten Mittheilungen unter sich ist dies nur zu sehr verständlich. Nach den hier mitgetheilten Beobachtungen scheinen keine Hindernisse mehr zu bestehen und BÜTSCHLI's Hypothese, auf alle diese Dinge angewendet, behält nicht nur ihre volle Geltung, sondern findet darin zugleich auch eine Bestätigung.

6. Ähnliche Vorgänge bei anderen Thiergruppen.

Sehen wir uns nach analogen Processen im Thierreiche um, so fallen uns, abgesehen von den schon besprochenen Untersuchungen BÜTSCHLI's an Protozoen, zu allererst gewisse Vorgänge bei den Tracheaten auf, welche, wie mir scheint, eine frappante Ähnlichkeit mit der Entstehungsweise der Abortiveier der Ascidien und der Eier der Appendicularien haben.

Zunächst muss der Untersuchungen BALBIANI's gedacht werden, der einen Knospungsprocess am Keimbläschen des Myriopodeneies beobachtet hat. Aus diesen Knospen gehen nach ihm die Follikelzellen hervor.

Aus den Untersuchungen WILL's erfahren wir, dass der Eikern von *Colymbetes* unter reger Zunahme seines Chromatins allmählich Knospen abzuschütten beginnt und damit schließlich eine größere Anzahl von Tochterkernen erzeugt. Die letzteren können entweder von einer körnigen oder homogenen Beschaffenheit sein, welche Unterschiede jedoch »weder eine besondere Entwicklung bedingen, noch eine besondere morphologische Bedeutung besitzen« (pag. 335). Wichtiger für uns sind die Unterschiede in der Größe dieser Knospen,

welche, wie wir sahen, auch bei *Distaplia* vorhanden sind. »Unter den innerhalb des jungen Primordialeies neu gebildeten Kernen,« sagt WILL, »unterscheiden wir nämlich größere und kleinere, von denen die ersteren vorzugsweise im Anfange der kernbildenden Thätigkeit des Eikernes entstehen Durchgreifend ist jedoch dieser Unterschied nicht, denn man kann die Bildung kleiner Kerne vielfach schon zu einer Zeit beobachten, wo noch gar keine oder doch erst sehr wenige große Kerne gebildet sind« (pag. 336). Die größeren Tochterkerne rücken nach WILL allmählich zur Peripherie des Eies und werden hier zu den Kernen der sogenannten Einährzellen, während die kleineren sich in die Kerne der eigentlichen Epithelzellen verwandeln, aus welchen das Follikelepithel sich aufbaut. Die Einährzellen verrichten nach WILL keine bestimmte Function: sie wachsen zu einer bedeutenden Größe heran, um später einfach zu atrophiren.

BLOCHMANN beschreibt einen ähnlichen Vorgang bei den Eiern der Ameisen und Wespen. Er nennt diese Knospen der Keimbläschen »Nebenkerne«, lässt sie ebenfalls nach der Peripherie wandern, glaubt aber, dass sie nach einer vorausgehenden Vermehrung durch Theilung einfach verschwinden.

Hier reihen sich auch die Angaben STUHLMANN's an, der bei zahlreichen Hexapoden das Keimbläschen ein bis zwei große oder mehrere kleinere Stücke (»Reifungsballen«) nach dem Follikelepithel zu abgeben sah, welche sich späterhin einfach auflösten. Der Zeitpunkt dieses Processes unterliegt größeren Schwankungen, ist aber immer ein sehr früher, da das Ei noch nicht die Hälfte seiner definitiven Größe erreicht hat.

KORSCHOLT endlich glaubt die Einährzellen von *Dytiscus* eben so wie die Eier selbst direct aus den Keimzellen der Endkammer des Ovariums herleiten zu müssen und schließt sich hierin der älteren Auffassung an. Würde KORSCHOLT die Nährzellen von *Dytiscus* auf eine ähnliche Weise wie WILL diejenigen von *Colymbetes* entstehen lassen, so könnte man sie ohne Weiteres mit den abortiven Eiern der Ascidien vergleichen.

WILL fasst seine Nährzellen etwas anders auf. »Die Riesen- und eben so die kleinen Epithelzellen« (Nähr- und Follikelzellen), sagt WILL, »sind, wie ich noch ausführlicher darlegen werde, ihrer ganzen Entstehung nach höchst wahrscheinlich als Homologa derjenigen Gebilde aufzufassen, welche im männlichen Geschlechte in ganz ähnlicher Weise dem männlichen Urei entstammen, hier aber

nicht atrophiren, sondern zur Bildung der männlichen Geschlechtsstoffe hinführen. Ihr Bestehen im weiblichen Geschlechte neben dem sich entwickelnden Follikelci ist aber deshalb von so hoher Bedeutung, weil es auf einen ehemaligen zwitterigen Zustand des Primordialeies hinweist« (pag. 366). Ich denke, dass es mir erlaubt ist, trotzdem meine Objecte weit von denen WILL's stehen, seiner letzteren Ansicht nicht beizustimmen. Die Entwicklung beider Geschlechtsstoffe hat namentlich bei niederen Formen große Ähnlichkeiten. Es ist daher nicht nöthig anzunehmen, dass im Falle WILL's das Urei männliche abortive Keimzellen erzeuge — man könnte hier wohl einfach an abortive weibliche Keimzellen denken.

Ich will mein Urtheil über WILL's Deductionen nicht weiter erstrecken und bitte das hier Ausgesprochene eher als eine Mathemaßung, denn als eine Kritik aufzufassen. Es war mir hauptsächlich darum zu thun, zu zeigen, dass der bei den Ascidien und Appendicularien vorhandene Knospungsprocess des Karyoblasten eine weiter verbreitete Erscheinung ist; dass dieser Process hier wie dort zur Bildung von rudimentären Zellen hinführt, welche in beiden Fällen zum Aufbau des Embryo nicht verwendet werden, sondern demselben mehr oder weniger als Nahrungsmaterial dienen. Bei unseren Thieren haben sie den morphologischen Werth von Eiern.

Wir können unsere Betrachtungen indessen noch weiter ausdehnen, indem wir uns vorstellen, dass die Reduction der abortiven Eier noch weiter vor sich geht, als es bei den Ascidien der Fall ist. Wir können dann annehmen, dass die Abortiveier aus dem Ooblasten nicht mehr ausgeschieden werden, sondern sich an der Peripherie desselben einfach auflösen und als Nahrungsmaterial verbraucht werden. Eine noch weiter gehende Reduction würden sie dann erfahren, wenn die Nucleogemmen sich nicht mehr zu Zellen individualisirten, also keine abortiven Eier mehr im wahren Sinne des Wortes entstehen würden. Es kann aber der Knospungsprocess selbst dennoch erhalten bleiben, wobei die abgeschnürten Knospen schon in der Umgebung des Karyoblasten sich entweder auflösen oder irgend eine andere Umbildung erfahren. Es werden im letzteren Falle wie auch in anderen auf rudimentäre Processe hindeutenden Erscheinungen vielfache Abweichungen und Abirrungen vom ursprünglichen typischen Verhalten stattfinden; aber man soll sich durch dieselben nicht beeinflussen lassen, wenn es sich um die morphologische Bedeutung eines Gebildes handelt.

Ich kann aus der neueren Litteratur einige Beispiele anführen,

welche zeigen, dass man auch bei den Wirbelthieren Knospenbildungen am Keimbläschen beobachtet hat. Diese auf eine mehr oder weniger tiefgreifende Reduction der Abortiveier hindeutenden Fälle bezeugen, dass der Modus der Entstehung der Keimzellen der Appendicularien auch bei den Wirbelthieren verbreitet war. Ich muss aber zuerst noch wiederholen, dass nach unserer Anschauung das Ei vor der Abschnürung oder der Auflösung der Nucleogemmen noch kein Ei ist, sondern eine Vorstufe desselben — ein Ooblast.

NUSSBAUM beschreibt eine »maulbeerförmige Kerntheilung« bei jungen Eiern der Batrachier (Larven von *Rana fusca* und *esculenta*, *Pelobates fuscus* und *Alytes obstetricans*). »Die einzelnen Theilstücke sind klein und bleiben es auch zum größten Theil. Nur ein einziger Kern vergrößert sich und wird danach zu einer Vorstufe der männlichen oder weiblichen Zeugungskeime; die übrigen Kerne treten an die Peripherie und erzeugen auf diese Weise eine epitheliale Hülle der Keimzelle, welche beim Ei schon lange den Namen Follikel-epithel führt; bei der Ursamenzelle, der »Spermatogonie«, dagegen von v. LA VALETTE ST. GEORGE »Follikelhaut« genannt worden ist. Das Protoplasma der Zelle folgt nicht sogleich dem sich gleichsam überstürzenden Theilungsvorgang des Kernes; es theilt sich erst später, wie dies ja auch bei der gewöhnlichen Zweitheilung von Zellen zu geschehen pflegt. Nur ist bei der maulbeerförmigen Kerntheilung der Vorgang kein so augenfälliger, da bei dem vollständigen Auseinanderweichen der Kerntheilstücke jeder neue Kern nur mit einem winzigen Protoplasamantel bedacht wird« (pag. 8). An den Eiern der Knochenfische glaubt NUSSBAUM denselben Process annehmen zu dürfen.

Aus einer neueren Untersuchung scheint aber hervorzugehen, dass der Knospungsprocess am Keimbläschen des Knochenfischeies zu keinen Zellen mehr führt. SCHARFF, der diesen Process bei zahlreichen Knochenfischeiern beobachtet hat, theilt mit, dass die vom Keimbläschen sich abschnürenden Chromatinkörper in der Umgebung des letzteren ihrem Zerfall entgegengehen, wobei sie die verschiedensten, unregelmäßigsten Formen annehmen.

Zahlreiche andere Angaben beweisen, dass Chromatinbestandtheile häufig im Dotter gesehen worden sind, ihre Entstehung wurde aber nicht sichergestellt. In den meisten Fällen deuten die beobachteten Erscheinungen darauf hin, dass kernartige Gebilde im Eidotter einer Auflösung entgegenschreiten. In diesem Sinne hat sich auch BONNET geäußert, wenn er die Bilder von verwaschenen Kernen im

Protoplasma des Schafeies von Auflösungsprocessen herrühren lässt, welche zu einer Assimilation dieser Kerne vom Ei hinführen.

Wir stehen hier vor einem Felde, das noch sehr wenig bearbeitet worden ist. Dies mag wohl daher kommen, dass die meisten neueren Arbeiten über Eircifung sich hauptsächlich mit der Befruchtung und den um dieselbe sich gruppirenden Erscheinungen beschäftigen. Alle hier geschilderten Processe hingegen gehen in frühen Stadien der Oogenese vor sich und sind in Folge dessen auch nur wenig beachtet worden.

7. Das weitere Verhalten des Karyoblasten.

Im Anfange meiner Arbeit habe ich mich der Terminologie meiner Vorgänger angeschlossen und die Ooblasten der Ascidien als Eier bezeichnet, ihre Kerne als Keimbläschen. Es war dies unumgänglich nöthig, um überhaupt verstanden werden zu können. Von jetzt ab will ich die Dinge mit ihrem wahren Namen nennen: Ich bezeichne die von anderen Autoren als Ei aufgefasste Zelle der Ascidien als Ooblast, den Kern als Karyoblast.

Es handelt sich weiterhin darum, ob man den Ooblast nach der Abgabe der Abortiveier als Ei-Mutterzelle resp. Ei-Großmutterzelle (je nach der Zahl der Richtungskörper), oder als Ei im BOVERI'schen Sinne bezeichnet. Wenn wir die ersteren Ausdrücke gebrauchten, so würden wir späterhin in große Verlegenheiten gerathen. Man erinnere sich nur daran, dass der Kern der Ei-Mutterzelle oder -Großmutterzelle noch kein Keimbläschen im wahren Sinne des Wortes ist. Er ist vielmehr nach BOVERI der Mutter- oder Großmutterkern desselben. Keimbläschen könnte er nur dann genannt werden, wenn die Richtungskörper bereits abgeschnürt sind. Nun heißt aber das Keimbläschen in diesem Stadium nach der Nomenclatur O. HERTWIG's Eikern, nach VAN BENEDEN Pronucléus femelle oder weiblicher Vorkern. Nach BOVERI müssten wir consequenterweise den weiblichen Vorkern als Keimbläschen bezeichnen. Das wollen wir nun doch nicht thun, sondern wollen BOVERI's Ei-Großmutterzelle als Ei bezeichnen und dasselbe auch in diesem Sinne auffassen. — Wir können dieses mit demselben Rechte thun, wie wir z. B. die Mutterzelle zweier Epithelzellen als Epithelzelle, wie wir das Mutterthier zweier Stentoren als *Stentor* bezeichnen.

Man muss im Auge behalten, dass das Ei (Ei-Großmutterzelle) bei seiner Theilung in zwei Theilstücke von gleichem morphologischen Werthe wie das Ei selbst zerfällt — kurz, wir können das Ei in

unserem Sinne mit einem Spermatozoon vergleichen, wobei das Ei noch theilungsfähig geblieben ist, das Spermatozoon hingegen nicht.

Nach dem Austritt sämtlicher Abortiveier muss der jedem einzelnen Abortivei gleichwerthige Rest des Ooblasten als Ei im gewöhnlichen Sinne, als Homologon des Eies der Appendicularien, aufgefasst werden; denn seine nächste Theilung, eine mitotische, führt zur Bildung eines Richtungskörpers.

Hierbei möchte ich nur noch darauf aufmerksam machen, dass die hier geschilderten Processe mit der Hypothese Roux's, nach welcher die indirecte Kerntheilung den Zweck hat, das vorhandene Material in zwei genau gleiche Theile zu spalten, auffallend übereinzustimmen scheinen. Wenn man die Gleichheit der Theile als morphologische Gleichwerthigkeit auffasst, so bietet unser Fall einen Beleg für Roux's Ansicht. Denn die Eier der Appendicularien und die Abortiveier der Ascidien sind dem sie erzeugenden Ooblasten jedenfalls nicht gleichwerthig, während die Theilstücke bei der Bildung des Richtungskörpers (mitotische Kerntheilung) unter sich gleichwerthig sind.

In diesem Sinne hat sich auch LEE ausgesprochen, wenn er sagt: »On comprend en effet, que le bourgeonnement est un processus qui peut facilement revêtir le caractère d'un vrai processus d'élimination: il peut facilement faire d'une cellule à substance hétérogène, deux cellules de nature très diverse. Il n'en est pas ainsi avec la division indirecte, qui semble avoir pour but de sauvegarder autant que possible l'hérédité cellulaire: d'une cellule à substance hétérogène elle fait, par d'admirables processus de fusion, de mélange, de répartition minutieusement égale, elle fait, dis-je, deux cellules de composition aussi identique que possible à celle de la cellule-mère« (pag. 662—663).

In Fig. 1 besteht, wie wir sehen, der Karyoblast aus einem sich nicht färbenden Reticulum, aus einem großen chromatischen Körper, Nucleolus, aus einer achromatischen Membran und dem Nucleoplasma. Mit dem weiteren Wachsthum des Ooblasten halten die genannten Theile des Karyoblasten gleichen Schritt. Die Ablösung der Knospen scheint also von keinem wesentlichen Einfluss auf diese Wachsthumprocesse zu sein.

Der Nucleolus, der in Fig. 1 noch einige gesonderte Körperchen in seinem Inneren erkennen ließ, wird sehr bald vollständig homogen. Er präsentirt sich dann (Fig. 4 und 5) als ein ovaler oder runder stark lichtbrechender Körper, dessen Lage innerhalb des

Karyoblasten meistens excentrisch ist (Fig. 1, 4, 5, 7, 8). Ich habe bereits bemerkt, dass der Nucleolus keinen Antheil an der Bildung der Nucleogemmen nimmt. Er verhält sich vollkommen passiv, erreicht eine bedeutende Größe (Fig. 8) und beginnt erst dann sich weiter umzubilden, wenn die dem *Distaplia*-Ei eigenthümliche Dotterbildung vollendet ist.

Das Reticulum scheint nicht nur dadurch am allgemeinen Wachsthum des Karyoblasten Theil zu nehmen, dass es sich nach allen Richtungen ausdehnt, sondern es wird, wie mir scheint, dichter und zeigt an den Knotenpunkten oft gesonderte kleine Körperchen, welche indessen auch jetzt keine stärkere Affinität zu den Farbstoffen äußern wollen (Fig. 7, 8).

An einem Ooblasten unmittelbar vor der Dotterbildung, also noch vor dem Austritt der Abortiveier, beträgt der Karyoblast ungefähr $\frac{1}{3}$ des Ooblasten-Durchmessers, während sein Nucleolus $\frac{1}{4}$ des Durchmessers des Karyoblasten hat (Fig. 8).

Das Protoplasma des Ooblasten ist wie früher fein und gleichmäßig granulirt, ist aber viel heller geworden, zeigt in der Umgebung des Karyoblasten nur selten Knospen und hat die Fähigkeit, sich zu färben, welche es in früheren Stadien besaß, nahezu ganz verloren.

Noch vor der Ausstoßung der Abortiveier zerfällt dasselbe in toto in Dotterkörper, ein Vorgang, der sehr rasch geschehen muss, denn ich habe niemals Zwischenstadien angetroffen. Aus diesem Grunde bin ich auch nicht in der Lage, irgend welche nähere Mittheilungen darüber zu machen. Betrachtet man einen Ooblast, der nur wenig größer ist, als in Fig. 8, so erscheint sein ganzes Protoplasma in Dotterkörper von annähernd gleicher Größe zerfallen (vgl. Fig. 15, 16, 18). Sie umgeben dann sowohl den Karyoblast, als auch die noch nicht ausgetretenen Abortiveier in einer dichten Anordnung und gleichen in Habitus und Configuration fast in allen Punkten den wohlbekannten »Dotterplättchen« der Amphibien und Petromyzonten.

Ich habe nirgends eine Stelle im Ooblasten entdecken können, wo die Dotterkörper sich etwa zuerst bildeten, und muss wenigstens vorläufig annehmen, dass sie zu gleicher Zeit im ganzen Protoplasma entstehen. Noch viel weniger konnte ich eine bestimmte Anordnung der Dotterkörper in Bezug auf die Eiachsen bemerken. Sie liegen alle regellos da, dicht bei einander.

Selbst mit den stärkeren Vergrößerungen konnte man in diesem

Entwicklungsstadium des Ooblasten keine Zwischensubstanz entdecken, und ich muss daher annehmen, dass auch nicht die geringste Spur des Protoplasmas des Ooblasten als solches bestehen bleibt. Das ganze Material wandelt sich in Dotter um.

Die Gestalt der Dotterkörper ist in Folge davon auch keine kugelförmige, sie platten sich gegenseitig etwas ab und erscheinen sogar nicht selten eckig (Fig. 15, 16, 18). An Schnittpräparaten unterliegt ihre Größe bedeutenden Schwankungen, ein Verhältnis, welches vielleicht, wenigstens zum Theil, auf die Schnittmethode selbst zurückzuführen ist. Durchschnittlich kleiner als die übrigen Dotterkörper sind immer diejenigen, welche sich in der unmittelbaren Umgebung des Karyoblasten befinden (Fig. 18).

Wir haben gesehen (Fig. 11—13), dass die Nucleogemmen sich mit einer besonderen Protoplasmahülle umgeben, noch ehe die Dotterbildung begonnen hat, und daher wird die Thatsache verständlich, dass das Protoplasma der Abortiveier bei der Dotterbildung nicht in Mitleidenschaft gezogen wird. Nach Vollendung dieses Processes beginnen die Abortiveier aus dem Ooblasten herauszutreten (Fig. 16).

Der Karyoblast verhält sich während dieser ganzen Zeit passiv. Nach Beendigung seiner Knospenbildung scheint er in einen Ruhezustand zu treten, aus welchem er erst während des Austrittes der Abortiveier wieder erwacht.

Von nun an können wir ihn als Keimbläschen bezeichnen, den Ooblast als Ei.

Die erste Erscheinung, welche die Umbildungsprocesse des Keimbläschens einleitet, besteht in dem Schwinden seiner Membran und in einem Undeutlichwerden seines Reticulums. Der gleichmäßige, scharfe Contour ist nicht mehr zu sehen, und daher ist auch eine scharfe Abgrenzung des Keimbläschens vom Dotter nicht mehr möglich (vgl. Fig. 18 u. ff.). In etwas älteren Stadien erhalten sich nur noch Spuren des ursprünglichen Kernnetzes, welche dann ab und zu als gebrochene, varicöse Linien noch wahrgenommen werden können (Fig. 19, 21). Aber dieser Auflösungsprocess geht noch weiter. Es verschwindet bald jede Andeutung eines Netzes und das ganze Nucleoplasma wird fein und regelmäßig granulirt (Fig. 23, 24).

Durch diese Metamorphose geht aus dem Karyoplasma, dem Reticulum und der Membran des Keimbläschens eine neue Substanz hervor. Sie besitzt Eigenschaften, welche wir nur am Protoplasma zu beobachten gewohnt sind. Im Hinblick auf das spätere Verhalten dieser Substanz, auf

die in weiteren Processen ihr zukommende Rolle, nenne ich sie *actives Plasma* oder *Ergoplasma*.

Es ist begreiflich, dass das *Ergoplasma* nach seiner Entstehung die ursprüngliche ovale Form (Fig. 18) nicht behält. Es tritt in nähere Beziehungen zum umgebenden Dotter und scheint einige Dotterkörper direct in sich aufzunehmen, während es die anderen benachbarten gleichsam umfließt (Fig. 19). Es treibt zwischen die Dotterkörper Fortsätze hinein, welche, indem sie sich weiter verästeln, auch immer tiefer in den Dotter eindringen. Schließlich gewährt das *Ergoplasma* ein Bild eines vielfach verästelten dotterhaltigen Körpers (Fig. 21—26).

Das Treiben der Fortsätze seitens des *Ergoplasmas* ist als ein activer Vorgang zu beurtheilen, wobei zunächst keine Vermehrung seiner Substanz stattfindet. In Folge davon rückt der Dotter in dem Maße, wie das *Ergoplasma* sich in ihm ausbreitet, immer näher zum Nucleolus heran, der in späteren Stadien sich nur von einer sehr geringen Menge von *Ergoplasma* umgeben findet.

Hand in Hand mit diesen Vorgängen geht auch eine Metamorphose des Nucleolus vor sich. Sie macht sich zunächst dadurch bemerkbar, dass der ganze Nucleolus etwas schrumpft (Fig. 18). Seine ursprüngliche glatte Oberfläche zeigt jetzt eigenthümliche kurze zackige Fortsätze, welche manchmal regelmäßig an der ganzen Peripherie entwickelt sind (Fig. 20).

Ich habe lange Zeit geglaubt, dass ich es hier mit Kunstproducten zu thun hätte, bis ich mich habe überzeugen können, dass die eigenthümlichen Bilder der Fig. 20 u. ff. Übergangsstadien sind, welche zu noch weiteren Schrumpfungen des Nucleolus führen: er erscheint oft verlängert (Fig. 21), treibt hier und dort gröbere und feinere Fortsätze, welche wiederum mit secundären Zacken besetzt sind. Seine Peripherie sieht dann aus wie die Landkarte einer küstenreichen Gegend, mit vielen Buchten und Landzungen. Vermöge dieser Formveränderungen ist es nicht möglich, zu entscheiden, ob der Nucleolus in Folge des Schrumpfungsprocesses auch wirklich an Volumen abnimmt, oder ob diese Bildungen in gleicher Weise wie die Fortsätze des *Ergoplasmas* auf activem Wege gebildet werden. An Schnitten, je nach ihrer Richtung und je nach der Form des Nucleolus, erscheint derselbe größer oder kleiner; denn wenn man z. B. einen länglich gewordenen Nucleolus quer treffen würde, so könnte er durch seine Kleinheit überraschen, wenn man

aus den übrigen Schnitten der Serie sich nicht ungefähr eine Vorstellung von seiner absoluten Größe machen könnte.

Ich glaube annehmen zu müssen, namentlich wenn ich mich auf die späteren Umbildungsstadien des Nucleolus stütze, dass derselbe schon in diesem Stadium tatsächlich schrumpft, und dass alle Zacken und Fortsätze seines Contours lediglich Schrumpfungsercheinungen sind. Vielleicht, ja sogar wahrscheinlich, werden sie dadurch hervorgerufen, dass der Nucleolus Flüssigkeit ausscheidet.

Was seinen Inhalt betrifft, so lassen sich in demselben auch jetzt noch keine histologischen Differenzirungen erkennen, obwohl er im Ganzen etwas heller geworden ist (Fig. 20, 21). Die Tinctionsmittel, welche er immer noch begierig anzieht, färben seine Peripherie und ihre Zacken intensiver als die centrale Partie.

Erst später, an etwas größeren Eiern, treten in der helleren Zone Formelemente auf, welche Anfangs in weiten Abständen als winzige Chromatinkörperchen erscheinen. Ihre Anzahl vermehrt sich rasch, denn an einem nur wenig größeren Ei (Fig. 22) ist der ganze Inhalt des Nucleolus wie fein punktiert. Diese Körperchen, welche ich bereits als Chromatosomen bezeichnen darf, heben sich deutlich vom helleren Grunde ab, lassen aber bislang noch keine bestimmten Gruppierungen wahrnehmen. Aber bald darauf sammeln sie sich an einer Stelle in einer dichteren Anordnung an (Fig. 23), und es entsteht aus ihnen mitten im Nucleolus ein compacter chromatischer Körper, dessen Contouren ihn Anfangs nicht scharf von seiner Umgebung scheiden. Auf den folgenden Stadien sieht man um diesen Körper eine derbe chromatische Membran und in seiner Mitte ist bereits ein größeres chromatisches Korn entwickelt (Fig. 26).

Die nicht in die Bildung dieses Chromatinkörpers eingegangenen Chromatosomen fangen zunächst in seiner Nähe an, sich netzartig anzuordnen, welche Gruppierung rasch um sich zu greifen scheint. Wir treffen dann den ganzen Nucleolus von einem dichten chromatischen Netze eingenommen (Fig. 27).

Wenn wir vorläufig von den weiteren Umgestaltungen des Nucleolus absehen und uns die Frage vorlegen, welcher Art seine bisherigen Umbildungen waren und zu was sie führten, so können wir unsere Antwort darauf so zusammenfassen, dass aus dem Nucleolus ein Kern mit Kernnetz, mit einem Nucleolus und Nucleolus hervorgegangen ist.

Wir können diesen Kern weder als Keimbläschen, noch als

Nucleolus bezeichnen. Es ist eben ein neues Gebilde, das wir einstweilen mit dem Namen Polkern belegen wollen.

Die bisherige Umbildungsgeschichte des Keimbläschens ergibt, dass aus demselben zwei verschiedene Elemente hervorgegangen sind:

1) das Ergoplasma, 2) der Polkern.

VAN BENEDEN & JULIN beschäftigen sich nicht eingehender mit der Umbildungsgeschichte des Keimbläschens. Ich finde in ihrer Arbeit nur folgende Angabe: »Dans les follicules les plus avancés (Fig. 14 *fm*) l'œuf, prêt à être évacué dans la cavité de l'oviducte, n'occupe plus qu'incomplètement la cavité du follicule. Il a pris une forme sphérique parfaitement régulière; son vitellus présente une structure toute différente de celle de l'œuf en voie de développement: au lieu de la vésicule germinative on trouve près de la surface une figure pseudokaryokinétique« (2, pag. 356—357). An einem nahezu reifen Ei zeichnen die beiden Autoren (2, Taf. XV Fig. 14 rechts) den Contour des Keimbläschens nicht mehr scharf und rund, sondern lassen denselben in zahlreiche kurze Fortsätze auslaufen. Es ist ohne Frage, dass VAN BENEDEN & JULIN dasjenige Stadium gesehen haben, an welchem die Membran des Keimbläschens sich eben auflöst, aber die Metamorphose des Nucleolus noch nicht begonnen hat.

In einer älteren Angabe von STEPANOFF sind die Verhältnisse etwas näher beschrieben. »Das Wachsthum des Keimbläschens geht parallel mit dem Wachstume der Eier selbst (*Phallusia* s. *Ciona intestinalis*)« sagt STEPANOFF. »Wenn aber der Dotter eine Größe von 0,2268 mm erreicht hat, ist das Keimbläschen nicht mehr so scharf contourirt; es verliert nach und nach seine Solidität und zerfließt endlich in dem umgebenden Protoplasma des Dotters. Im Centrum des Dotters bleibt dann nur eine lichte Stelle sichtbar, die in einem völlig reifen Ei, das eine Größe von 0,27 mm erreicht hat, vollständig schwindet. . . . Der Keimfleck,« fährt unser Autor weiter fort, »behält während der von uns für den Dotter und das Keimbläschen beschriebenen Vorgänge dieselbe Gestalt, die er in den jungen Eiern hatte; in den reifen Eiern erscheint er nur etwas ausgewachsen und bekommt zugleich eine grobkörnige Beschaffenheit, die auf eine retrograde Metamorphose hindeutet« (pag. 112).

Über die Angaben von MAURICE & SCHULGIN kann ich mich nicht bestimmt äußern, denn sie theilen mit, dass die Umbildung des Nucleolus des Keimbläschens erst nach der Befruchtung vor sich geht. Das von den beiden Autoren geschilderte Verhältniß ist dermaßen eigenthümlich, dass es wohl schwerlich ein

Analogon im Thierreiche finden wird. Ich führe trotzdem ihre Angabe hier an, weil sie einige richtige Beobachtungen aus der Metamorphose des Keimbläschens enthält. Ihr Object ist ebenfalls eine zusammengesetzte Ascidie, und zwar *Amarœcium proliferum*. »Les premiers phénomènes que l'on observe après la fécondation sont les suivants,« heißt es, »le nucléolus de l'œuf s'étale, devient diffus et finit par occuper toute la largeur du nucléus, avec lequel il arrive à se confondre entièrement. Alors le nucléus lui-même acquiert des dimensions plus grandes, ses contours deviennent moins nets, il perd sa forme primitive et prend un aspect rayonné. Il subsiste encore un certain temps dans cet état avant de disparaître entièrement; en effet, alors que l'œuf possède déjà quatre ou six cellules résultant de la ségmentation, on peut encore apercevoir dans la masse du vitellus non segmenté, le noyau primitif de l'œuf, noyau de plus en plus diffus, mais que l'on peut encore parfaitement distinguer. On voit, d'après ce qui vient d'être dit, que le noyau primitif de l'œuf ne prend aucune part à la ségmentation« (pag. 17—18). Ich werde im zweiten Theile meiner Arbeit etwas näher auf diese Angaben eingehen.

Kehren wir nun zu unserem Objecte zurück. Vor Allem müssen wir hervorheben, dass bei der bisher betrachteten Umbildung des Nucleolus in den Polkern derselbe seine centrale Lage im Ei nicht aufgegeben hat. Die weiteren Veränderungen spielen sich aber während seines Wanderns an die Peripherie des Eies ab. Sein zackiger Umriss wird allmählich glatter; es entwickeln sich statt dessen einige wenige längere Fortsätze, wodurch eine ziemlich bedeutende Verkleinerung des eigentlichen Körpers entsteht. Allmählich differenzirt sich eine derbe, ziemlich dicke, chromatische Membran, welche vom Körper des Polkerns sich continuirlich auf die Fortsätze erstreckt (Fig. 27).

Das Ergoplasma hat sich während dessen immer mehr und mehr im Ei ausgebreitet, derart, dass nur noch geringe Spuren desselben in der unmittelbaren Umgebung des Polkerns anzutreffen sind. In Folge dessen rücken die Dotterkörper noch näher zum letzteren heran und füllen auch die zwischen seinen Fortsätzen vorhandenen Buchten aus. Das Ergoplasma hat sich aber im ganzen Ei ausgebreitet und stellt ein feines Netz dar, in dessen Maschen die Dotterkörper liegen. Mit stärkeren Linsen kann es an jeder beliebigen Stelle des Eies nachgewiesen werden.

Die Wanderung des Polkernes an die Peripherie des Eies können

wir kaum als eine active bezeichnen. Sein ganzer Habitus, das Vorhandensein einer derben Membran — das sind Alles Gründe, welche gegen eine solche Annahme sprechen. Ich neige mich vielmehr nach der anderen Seite hin und glaube, dass es das Ergoplasma ist, welches, indem es zum Theil sich selbst an der Peripherie des Eies ansammelt, den Polkern dahin bewegt. Die Activität des Ergoplasmas hatten wir schon Gelegenheit zu beobachten, und da wir keinen Grund haben, vorauszusetzen, dass sie erloschen ist, so können wir die Wanderung des Polkerns ungezwungen durch die Activität des Ergoplasmas erklären.

Weitere Umbildungen des Polkerns habe ich an Ovarialeiern der *Distaplia* nicht gesehen. Das Ei gelangt in diesem Stadium auf eine hier nicht näher zu erörternde Weise in die Bruttasche des Mutterthieres und wird daselbst befruchtet.

Es ist gegenwärtig eine feststehende Thatsache, dass das Keimbläschen vor der Bildung der Richtungskörper eine, wie man sich ausdrückt, regressive Metamorphose erleidet. »Es rückt,« sagt HERTWIG (2), »aus der Mitte des Eies allmählich nach der Oberfläche empor, schrumpft ein wenig ein, indem Flüssigkeit in den umgebenden Dotter austritt, seine Kernmembran schwindet, der Keimfleck wird undeutlich und scheint sich schließlich aufzulösen« (pag. 24). Die Richtungsspindel bildet sich »aus Theilen des sich auflösenden Keimflecks, oder aus einem Theil der Kernsubstanz des Keimbläschens aus« (pag. 25).

Indem ich hier aus HERTWIG's Lehrbuch die betreffende Stelle anführe, welche gleichsam ein Résumé der bisherigen Kenntnisse dieses Vorganges giebt, kann ich meine weiteren litterarischen Angaben auf nur wenige neuere beschränken. Es wird sich hauptsächlich darum handeln, nachzusehen, ob das, was wir als actives Plasma oder Ergoplasma bezeichnet haben, auch bei anderen thierischen Eiern vorkommt. Dass das Netz und die Membran des Keimbläschens sich im Karyoplasma auflösen und zu einer plasmatischen Masse werden — oder wie sich die meisten Autoren ausdrücken, das Keimbläschen scheide eine Flüssigkeit aus — scheint eine weit verbreitete Erscheinung zu sein. Nur wird dieser »Flüssigkeit« zuweilen eine eigenthümliche Rolle zugeschrieben. O. SCHULTZE glaubt z. B., dass der um das Keimbläschen angehäuften Kernsaft »in kurzer Zeit in den Eikörper eintritt«, ein Vorgang, der für unsere Beobachtungen

wichtig genug ist, gegen welchen wir auch nichts einzuwenden haben. »Bald darauf,« fährt SCHULTZE weiter fort, »wird das Perivitellin ausgeschieden. . . . Da erscheint es in der That am einfachsten, diese Flüssigkeit auf Rechnung des vorher aufgenommenen Kernsaftes zu setzen, um so mehr, da das Verhalten der Reagentien und Farbstoffe dem Kernsaft und dem Perivitellin gegenüber ein gleiches ist« (pag. 217). Nach SCHULTZE wird also der Kernsaft aus dem Ei ausgeschieden — eine Angabe, welche mit den bekannten Thatsachen nicht harmonirt, und noch weniger mit den ausgezeichneten Untersuchungen BÖHM's am Ei von *Petromyzon* in Einklang zu bringen ist.

»Während die Eier an Volumen zunehmen,« sagt BÖHM, »wird das Keimbläschen größer, dabei verändert es die centrale Lage, um sich allmählich der Oberfläche des Eies zu nähern; die chromatischen Netze verschwinden und scheint der Keimfleck auf Kosten derselben sich zu vergrößern. Eier, die 0,5 mm groß sind, zeigen ein Keimbläschen, welches keine Chromatinnetze mehr enthält: es liegt noch an der Oberfläche des Eies, ist aber von derselben durch eine dotterarme Schicht getrennt.« An Eiern der nahezu geschlechtsreifen Thiere (0,1 mm Durchmesser) nahm der Keimfleck fast gar keine Chromatintinctionen mehr an. »Geschlechtsreife Thiere, die zum Theil Ovarialeier, zum Theil auch Eier in der Bauchhöhle enthielten, ließen verschiedene Stadien der flächenhaften Ausbreitung des Keimbläschens am animalen Pole des Eies erkennen. Die Keimbläschenmembran war nicht mehr zu sehen und konnte man nur in seltenen Fällen auf Schnitten den Keimfleck als ein sehr blasses, kaum von der Umgebung zu unterscheidendes Gebilde, mit Mühe erkennen.

In noch weiter entwickelten, abgelegten, nicht besamten Eiern hat sich das Keimbläschen noch weiter ausgebreitet und stellt nun eine hyaline dünne Scheibe am animalen Pole des Eies dar — das Polplasma« (pag. 56—57).

BÖHM findet an seinem Objecte, eben so wie ich am *Distaplia*-Ei, dass das Netz und die Membran des Keimbläschens sich auflösen und aus ihnen ein plasmatischer Körper hervorgeht, welchen BÖHM »Polplasma« nennt. Im Falle BÖHM's scheint das Netz sich früher aufzulösen als die Membran. Bei *Distaplia* gehen diese Processe zu gleicher Zeit vor sich, und zwar noch ehe das Keimbläschen (Polkern) seine Wanderung nach der Peripherie des Eies begonnen hat. Die Ausbreitung des Polplasmas BÖHM's am animalen Pole des *Petromyzon*-Eies muss jedenfalls als ein activer Vorgang seitens

desselben aufgefasst werden, wie überhaupt auch sein späteres Verhalten, nach der Befruchtung, auf eine rege Activität hindeutet. So würde denn das Polplasma BÖHM's auch in dieser Eigenschaft mit unserem Ergoplasma übereinstimmen.

Noch viel ähnlicher dem *Distaplia*-Ei verhält sich das Ei von *Colymbetes fuscus*, nach den bereits bei Gelegenheit der Bildung der Nucleogemmen erwähnten Untersuchungen WILL's. Nachdem die Tochterkerne des *Colymbetes*-Eies abgegeben worden sind, zeigt sich im Keimbläschen wieder Kernsaft, in welchem das Chromatin sich zu lösen beginnt. Darauf verliert der Umriss des Keimbläschens seine »regelmäßig abgerundete Oberfläche«. Es zeigen sich Erhebungen und Vertiefungen, »ja zum Theil sogar tiefe Einschnitte« (pag. 341), wobei das Keimbläschen immer weiter zu wachsen scheint. Gleichzeitig beginnen zunächst einzelne periphere Theile desselben eine Umwandlung ihrer Substanz zu erleiden — sie werden stellenweise homogen und gleichen in ihrer Beschaffenheit »durchaus dem benachbarten Protoplasma. . . . An solchen Stellen schwindet auch bald die Kernmembran, so dass damit die homogene Kernpartie mit dem benachbarten Protoplasma verschmilzt« (pag. 342). Diese Processe gehen nun immer weiter und »reduciren den Kern auf eine immer geringere Größe . . . gleichzeitig bemerken wir, dass die chromatischen Kernkörperchen noch weiter in ganz winzige Körnchen zerfallen sind und außerdem auch bedeutend an Zahl abgenommen haben. Diese Abnahme ist natürlich durch die Abgabe an den Protoplasmaleib zu erklären; zu einem kleinen Theil jedoch ist sie bei so alten Kernen auch mit dadurch veranlasst, dass auch in dem Kernsaft des Kernes selbst die Chromatinsubstanz bereits angefangen hat, sich zu lösen. In Folge dessen ist der Kernsaft des Eikernes in diesem Alter nicht mehr völlig indifferent gegen Tinktionsmittel, sondern er färbt sich bereits ganz matt rosa. . . . Das gesammte Protoplasma des Eies hat sich zu dieser Zeit bereits in eine große Menge von größeren und kleineren Dotterpartikelchen umgewandelt, mit Ausnahme einer schmalen Schicht homogenen Plasmas in der directen Umgebung des Kernes, welche aber ebenfalls ihrer baldigen Umwandlung in Dottersubstanz entgegenseht und an den meisten Kernen dieses Alters schon nicht mehr nachweisbar ist. . . . Während der zuletzt betrachteten Stadien hat sich auch eine Lageveränderung des Kernes vollzogen. Der Kern verlässt die Mitte des Eies und rückt ganz allmählich an die Peripherie des Eies« (pag. 352—353).

BLOCHMANN hat die eben erwähnten Angaben WILL's, allerdings an anderen Objecten, nicht bestätigen können und meint, dass diese von WILL beschriebenen Umwandlungen des Keimbläschens auf degenerative Processe zurückzuführen seien. Wenn aber, wie auch STUHLMANN angiebt, das Keimbläschen sich amöboid an die Peripherie des Eies bewegt, so scheint mir doch eine protoplasmatische Umwandlung eines Theiles des Keimbläschens durchaus erforderlich zu sein, um überhaupt eine active Bewegung zu ermöglichen.

Nach der Annahme der meisten Forscher erleidet das Keimbläschen des thierischen Eies vor der Befruchtung eine regressive Metamorphose, welche, wie es scheint, sich auch auf den Keimfleck ausdehnt. Ich glaube nicht, dass man die hier geschilderten Vorgänge des *Distaplia*-Eies mit dieser Annahme in Einklang bringen kann. Diese Processe müssen meiner Ansicht nach gerade umgekehrt, als eine progressive Erscheinung aufgefasst werden. Die anfängliche, vielleicht eine Verminderung des Gesamtvolumens nach sich ziehende Schrumpfung des Nucleolus ist hier mit einer wichtigen histologischen Differenzirung verbunden, aus welcher schließlich ein neues Gebilde, der Polkern, hervorgeht. Eben so wenig glaube ich für die übrigen Bestandtheile des Keimbläschens einen regressiven Vorgang annehmen zu müssen. Sie sind zwar als solche im Ergoplasma nicht mehr vorhanden, aber es ist aus ihnen ein Körper hervorgegangen, dessen Eigenschaften ganz andere geworden sind. Sie sind zu einem sich activ bewegenden und sich vermöge dieser Activität im Dotter ausbreitenden Plasmakörper geworden.

Aus unseren Angaben geht ferner hervor, dass der Dotter des *Distaplia*-Eies zur Zeit der Wanderung des Polkernes an die Peripherie zweierlei mit einander gemengte Substanzen enthält: 1) das ursprüngliche Eiprotoplasma, welches sich in toto in Dotterkörper umgewandelt hat, und das wir von vorn herein, auch an jungen Eiern, als Nähr- oder Deutoplasma bezeichnen können, und 2) das Ergoplasma, das aber nucleolären Ursprunges ist.

Man hat bereits früher nach dem Vorgange VAN BENEDEN's zwei verschiedene Stoffe im Eiprotoplasma angenommen: man unterschied ein Eiprotoplasma im engeren Sinne und ein Deutoplasma. Ersteres wurde als die wichtigste Substanz des Eies angesehen, indem man glaubte, dass die wichtigsten Lebenserscheinungen sich in ihr abspielten. Nach unseren Beobachtungen dürfte diese Eintheilung in so fern eine Abänderung erfahren, als bei den Ascidien-Eiern und auch in manchen anderen Fällen der ganze Einhalt mit Ausnahme

des Keimbläschens, also Protoplasma und Deutoplasma, in spezifisches Nahrungsmaterial sich umwandelt. Auf solche Fälle können wir die von VAN BENEDEN vorgeschlagene Unterscheidung nicht anwenden. So wenig wir mikroskopisch im Plasma junger *Distaplia*-Eier zwei differente Substanzen nachweisen können, so wenig fördert auch seine weitere Entwicklung zwei verschiedene Stoffe zu Tage. Wir sind daher gezwungen, den ganzen Dotter junger Eier als Nährplasma aufzufassen, und können dem letzteren auch fernerhin keine active Rolle bei der Gestaltung späterer Lebensprocesse beimessen. Nur nach dem Vermengen des Nährplasmas resp. des Dotters mit dem Ergoplasma besteht der Körper des *Distaplia*-Eies aus einem activen und passiven Theile; man muss aber hierbei im Auge behalten, dass der active Theil, das Ergoplasma, ein Derivat des Keimbläschens ist.

Ich will nur noch hinzufügen, dass das Nährplasma der thierischen Eier seine specifischen Nährstoffe in sehr verschiedener Weise zur Entwicklung bringen kann. Je nach ihrer Menge, im gegebenen Falle, können diese Stoffe als große Dotterkörper, als kleinere Dotterkugeln, endlich als winzige Lecithinkörnchen entstehen. Gerade vermöge dieser Verschiedenheiten wird es wohl oft sehr schwer sein, auf den hierher gehörenden Entwicklungsstufen des Eies Ergo- und Nährplasma aus einander zu halten. Wir wollen indessen hoffen, dass, nachdem wir auf diese Erscheinung aufmerksam geworden sind, sich auch Reagentien finden werden, welche eine specifische Wirkung auf eine der beiden Substanzen äußern, so dass wir auch an nicht »dotterhaltigen« Eiern im Stande sein werden, dieselben Befunde zu constatiren.

8. Richtungskörper, Befruchtung und Furchungskern.

Wenn ich von meinen bisherigen Beobachtungen sagen kann, dass sie wohl nur unwesentliche Lücken enthalten, so muss ich leider zu meinem großen Bedauern auf nähere Angaben über die Gegenstände dieses Capitels verzichten. Ich habe nur Weniges gesehen, will es aber hier desswegen mittheilen, weil mir auch dieses Wenige nicht ganz ohne Bedeutung zu sein scheint.

Dass meine Beobachtungen über alle diese Dinge so spärlich ausgefallen sind, war eigentlich zu erwarten. Das Ei der *Distaplia* wird, nachdem es in die Bruttasche des Mutterthieres gelangt ist, wahrscheinlich sehr bald befruchtet. Man findet nur äußerst selten ein Ei, welches nicht bereits in Furchung begriffen wäre, und auch dann ist das Stadium, in welchem es sich befindet, nur nach Schnittpräparaten festzustellen. Man kann nun solche Eier jahrelang

schneiden, ohne eine brauchbare Serie von Stadien an einander reihen zu können. So erwies sich denn das *Distaplia*-Ei als ein ungünstiges Object zur Erforschung der Befruchtungsvorgänge. Ich habe mir desshalb auch keine weitere Mühe hinsichtlich dieses Gegenstandes gegeben, und hoffe später Gelegenheit zu finden, diesen Vorgang an solchen solitären Ascidien zu studiren, bei welchen eine künstliche Befruchtung möglich und daher auch die Arbeit lohnender ist.

Hier will ich nur mittheilen, dass ich einmal in einer Schnittserie eines ungefurchten Eies statt eines Polkernes nur einen kleinen Haufen Chromatinkörnchen fand (Fig. 29), deren gegenseitige Anordnung ich auf keine bekannte Prophase der mitotischen Kerntheilung zurückzuführen vermochte. Vielleicht war die Schnittrichtung nicht günstig, vielleicht sind die Theilchen durch das Messer dislocirt worden. Sie lagen in einem Ring von einer dunkleren grobkörnigen Substanz, welche sich deutlich von dem umgebenden Ergoplasma absetzte (*Pk*). Ich irre wohl kaum, wenn ich annehme, dass diese Substanz aus einer Umbildung der Membran, des Netzes und des Karyoplasmas des Polkerns hervorgegangen ist: denn die drei letztgenannten Bildungen waren spurlos verschwunden.

Ferner gelang es mir einmal, das Ei gerade im Stadium zu treffen, als es im Begriffe war, einen Richtungskörper abzuschneiden. Auch die Schnittrichtung erwies sich in diesem Falle als günstig: auf einem Schnitt der Serie traf ich den Richtungskörper, auf dem nächstfolgenden den im Ei zurückgebliebenen Theil des Polkerns.

Ich habe die beiden Schnitte in Fig. 30 und 31 abgebildet. In der ersteren Figur sieht man den Richtungskörper (*Pk*), der von der rechten Seite her gänzlich vom Ei abgeschnürt erscheint. Links bildet die Eihaut noch eine Erhebung gegen denselben und ist an dieser Stelle von der umgebenden Membran des Richtungskörpers noch nicht scharf gesondert. Der Inhalt des letzteren besteht, wie zu erwarten war, aus Dotterkörpern, Ergoplasma und aus einer Hälfte des Polkerns. Die Dotterkörper verhalten sich durchaus denjenigen im Ei anwesenden gleich: sie sind nach der Mitte des Richtungskörpers hin etwas zugespitzt und kehren ihre Basis seiner Membran zu. Das Ergoplasma nimmt das Centrum ein und sendet zwischen die Dotterkörper mehr oder weniger feine Fortsätze hinein. An einer Stelle, nach der Peripherie des Eies zu, streckt das Ergoplasma einen größeren Fortsatz aus, welcher, wie auf dem folgenden Schnitte (Fig. 31) zu sehen ist, continuirlich mit dem Ergoplasma des Eies zusammen-

hängt. Im Richtungskörper enthält letzteres mehrere chromatische Körnchen, welche in einem Halbkreise radiär angeordnet sind.

Auf dem nächsten Schnitt (Fig. 31) sieht man, wie der nach dem Ei zu gerichtete Fortsatz des Ergoplasmas des Richtungskörpers sich zwischen die Dotterkörper tiefer in das Ei einsenkt und mit dem Ergoplasma, das sich in der Umgebung des zurückgebliebenen Theiles des Polkerns befindet, verschmilzt. Letzterer besteht auch hier aus einer Anzahl kleiner Chromatinkörner, welche annähernd in gleicher Anordnung wie im Richtungskörper sich befinden. Um dieselben kann man jetzt keine spezifische Substanz mehr unterscheiden, wie früher in Fig. 29, und ich glaube, dass sie, wenn auch nicht mit dem Ergoplasma verschmolzen, so doch jedenfalls zu demselben irgend wie in nähere Beziehungen getreten ist. Im Ei sendet das in der Umgebung der Chromatinkörper angesammelte Ergoplasma Fortsätze nach allen Richtungen aus, welche sich zwischen die benachbarten Dotterkörper einsenken und continuirlich mit dem übrigen Ergoplasmanetz zusammenhängen.

Ob das *Distaplia*-Ei ein oder zwei Richtungskörperchen abschnürt, kann ich nicht mit Bestimmtheit angeben. Vielleicht darf man, wenn man die Größe des beobachteten Richtungskörpers in Betracht zieht, vermuthen, dass demselben kein zweiter nachfolgt.

MACMURRICH, der bei *Fulgur carica*, einem Prosobranchiaten, von dem großen dotterhaltigen Ei nur einen einzigen dotterhaltigen Richtungskörper sich abschnüren sah, glaubt auf Grund seiner Beobachtung schließen zu dürfen, dass überhaupt im ganzen Thierreiche die Zahl der Richtungskörper in einem umgekehrten Verhältniss zur Quantität des Dotters steht. Diese Hypothese harmonirt allerdings wenig mit den Befunden von SCHULTZE und BÖHM, von welchen der Erstere für die Amphibien, der Letztere noch neuerdings für *Petromyzon* das Vorhandensein zweier Richtungskörper nachgewiesen haben.

Bei den solitären und socialen Ascidien scheinen nach der Angabe von FOL und VAN BENEDEN & JULIN zwei Polkörper zur Abschnürung zu kommen: auch vollzieht sich letztere nach FOL noch im Ovarium. »Les oeufs des Tuniciers,« sagt FOL, »sont tout particulièrement défavorables à l'observation de ces phénomènes, à cause de leurs enveloppes qui nuisent à la clarté des images. Néanmoins, j'ai rencontré de loin en loin des objets qui ne me laissent aucun doute sur ce point. Les processus sont exactement les mêmes que chez les Étoiles de mer, seulement ils se passent, comme chez les

Oursins, au sein de l'ovaire. J'ai vu des vésicules germinatives ratatinées, j'ai vu des amphiasters de rebut, et enfin j'ai vu des globules polaires. . . . Les globules polaires sont au nombre de deux et se distinguent facilement des globules du testa, d'abord par la présence d'un noyau, puis par les dimensions, et enfin par la position, car ils sont logés sous le testa larvaire, dans un espace lenticulaire compris entre ce dernier et la surface du vitellus« (4, pag. 153—154).

VAN BENEDEN & JULIN (1, pag. 5) geben an, dass sie pseudokaryokinetische Figuren an Eiern der *Clavellina* gesehen haben, welche dem Oviducte entnommen waren. Diese Figuren sollen denjenigen gleichen, welche VAN BENEDEN bei *Ascaris megalcephala* beobachtet hat: »Nous avons constamment trouvé l'axe de la figure dicentrique dirigé non pas radiairement, mais toujours perpendiculairement au rayon de l'œuf. Aussi, pensons-nous qu'ici, comme chez l'*Ascaris megalcephala*, l'élimination des globules polaires se fait dans le plan équatorial de la figure et que le lieu de formation de ces éléments ne répond nullement à l'un des sommets du fuseau de direction.«

Ich kann darüber nicht urtheilen, ob die Richtungsspindel bei *Distaplia* radiär oder tangential gerichtet war. Verbindungsfasern habe ich auch nicht wahrnehmen können. Offenbar war das Stadium, das ich gesehen und abgebildet habe, ein älteres. An späteren Stadien, während der ersten Phasen der Segmentation ist es mir niemals gelungen, Reste eines Richtungskörpers zu finden.

Was die Befruchtung angeht, so kann ich anführen, dass ich einmal an der Peripherie eines ungefurchten Eies zwei neben einander liegende Kerne fand (Fig. 32 *Sp. Wk*). Sie waren beide von bedeutend kleineren Dotterkörpern umgeben, welche ihrerseits zwischen sich ein Netz von Ergoplasma erkennen ließen. Der eine größere Kern (*Sp*) lag der Peripherie näher und schien mit derselben vermittelt eines vielleicht plasmatischen Stranges in Verbindung zu stehen. Der kleinere Kern lag etwas tiefer im Ei, jedoch in nächster Nähe des größeren. Ich glaube den größeren Kern für einen Spermakern halten zu dürfen, den kleineren für den weiblichen Vorkern.

Das Ei muss ziemlich rasch nach der Befruchtung abgetötet worden sein, denn es haben an den beiden Kernen noch nicht jene Umwandlungen begonnen, welche sonst der Copulation beider Kerne vorausgehen.

VAN BENEDEN & JULIN theilen mit, dass sie mehrere Eier der

Clavellina mit zwei Pronuclei gesehen haben. »Ces éléments nucléaires,« sagen sie, »ne deviennent jamais de grands noyaux sphériques, comme chez les *Ascaris*, *Pterotrachea*, *Sagitta* etc.« (1, pag. 5—6). Das weitere Schicksal dieser Kerne und den Modus der Entstehung der ersten karyokinetischen Figur aus ihnen haben VAN BENEDEX & JULIN eben so wenig wie auch ich verfolgt.

Das letzte Stadium der Eireifung, das ich in diesem Abschnitte meiner Arbeit anführen will, ist ein Ei mit einem Furchungskern (Fig. 33). Dasselbe hat einen Durchmesser von $0,480\ \mu$, ist also beinahe einen halben Millimeter groß. Seine Peripherie erscheint auf Schnitten als eine kreisförmige regelmäßige Linie, welche der Ausdruck einer äußerst zarten Membran ist. Der Zeitpunkt, an welchem letztere sich bildet, ist für mich unklar geblieben. Sie ist jedenfalls zur Zeit der Abschnürung des Richtungkörpers bereits vorhanden.

In einer einfachen Reihe um das Ei herum liegen die Abortiv-eier, welche ihrerseits von einer Schicht sehr dünn und lang gewordener Follikelzellen umgeben sind.

Der Furchungskern (Fig. 33 und 34 F%) befindet sich nicht im Centrum des Eies, sondern liegt dem einen Pole (dem späteren animalen Pole) desselben näher. Er ist umgeben von einer bedeutenden Quantität von fein granulirtem Ergoplasma, das pseudopodienartige Fortsätze nach allen Richtungen in den Dotter hinaussendet. Der Furchungskern selbst besitzt noch keine Membran und besteht aus einer großen Anzahl kleiner Chromatinkügelchen (Fig. 34 F%), von welchen jedes von einem helleren Hofe umgeben zu sein scheint. Es erinnert dieses Verhältniss an das, was wir an den Karyoblasten der *Fritillaria* (Fig. 17) gesehen haben, und scheint mit den Befunden, welche BÖHM am Furchungskern des *Petromyzon*-Eies gesehen hat, im Wesentlichen übereinzustimmen.

BÖHM giebt an, dass der Spermakern wie auch der Eikern vor ihrer Copulation in Chromatinkörper, »Meriten«, zerfallen und unterscheidet daher Spermato- und Karyomeriten. Demnach ist der Furchungskern bei ihm anfänglich aus zwei Portionen zusammengesetzt. »Die eine mit einer Strahlung umgebene besteht aus 4—5 Kugeln, die wir sofort als etwas größere Spermato-meriten wieder erkennen; die andere besteht aus kleineren stärker tingirten, zahlreicheren kugeligen Stücken (Karyomeriten)« (pag. 60). »Ein Merit besteht,« nach BÖHM, »aus einer wenig chromatinhaltigen Kugel, dem Körper,

welche ein Chromatinkorn, Mikrosoma, enthält.« . . . »4 Stunden nach der Besamung,« sagt BÖHM, »finden wir den definitiven Furchungskern von einer ellipsoidischen Gestalt, membranlos, wenig gefärbt und in ihm stark gefärbte Chromatinkörner: die Mikrosomen. Der definitive Furchungskern bildet sich dadurch, dass die Körper der Spermato- und Karyomeriten des provisorischen Furchungskernes mit einander verschmelzen und die Mikrosomen dabei frei werden. Aus diesen letzteren baut sich nun der chromatische Antheil der karyokinetischen Figur auf, deren Bildung das Einschneiden der ersten meridionalen Furchung vorangeht« (p. 61).

An dem von uns beobachteten Furchungskern der *Distaplia* liegen die Chromatosomen noch in ihren Kapseln eingeschlossen, die Spermato- und Karyomeriten sind aber an ihm nicht aus einander zu halten. Wir können annehmen, dass wir dasjenige Stadium des Furchungskernes nach dem Schema BÖHM's vor uns haben, bei welchem die beiden Arten der Meriten zwar nicht mehr aus einander zu halten sind, ihre völlige Verschmelzung aber noch nicht vor sich gegangen ist.

Die im vorigen Kapitel mitgetheilten Beobachtungen sind spärlich genug ausgefallen. Ich glaube aber trotzdem einige Schlüsse aus ihnen ziehen zu können, welche dazu geeignet sein dürften, ein weiteres Licht auf die bereits früher betrachteten Vorgänge zu werfen.

Was zunächst den Polkern angeht, so können wir, wie mir scheint, mit Grund annehmen, dass derselbe sich im Wesentlichen so verhält, wie es bei anderen thierischen Eiern nur vom Keimbläschen her beschrieben wird. Seine Membran und sein Reticulum lösen sich auf, es bleiben dann nur Chromatinkörnchen bestehen, welche in die Bildung einer chromatischen Kernfigur eingehen und so zum Theil in den Richtungskörper gelangen, zum Theil im Ei zurückbleiben und den chromatischen Theil des weiblichen Vorkernes liefern. Über die übrigen Bestandtheile des Polkernes kann vermuthungsweise ausgesprochen werden, dass sie die achromatischen Theile der Richtungsfigur mit bilden helfen, wobei die im Ei zurückgebliebene Partie zur achromatischen Grundlage des weiblichen Vorkernes wird.

Alle diese Dinge würden ja nichts Besonderes bieten, wenn man nicht wüsste, dass der Polkern sammt allen seinen Derivaten lediglich vom Nucleolus des Keimbläschens herammt; dass alle diese

Vorgänge also nicht innerhalb des Eiprotoplasmas vor sich gehen, sondern im Ergoplasma (Polplasma, BÖHM); dass endlich das Ergoplasma selbst vom Keimbläschen her stammt, also auch selbst umgewandelte Kernsubstanz ist.

Wie BÖHM für das Ei von *Petromyzon* gezeigt hat und ich es für *Distaplia* nachgewiesen zu haben glaube, liegt auch der Furchungskern mitten im Ergoplasma und es besteht kein Grund, anzunehmen, dass dieses Verhältnis sich künftighin während der Furchung ändert. Der Kern jeder künftigen Gewebszelle wird in das Ergoplasma eingebettet sein, welches letztere seine netzartige Anordnung wohl auch in Zukunft bewahren wird. Die active Rolle, welche es im Ei zu spielen berufen wurde, wird es auch in künftigen Entwicklungsprocessen nicht einbüßen, sondern überall da, wo wir es antreffen, als das wesentliche gestaltende Element der Zelle auftreten. Es würde mit derjenigen Substanz der Zelle zusammenfallen, welche KUPFFER Protoplasma im engeren Sinne nennt und welche FLEMMING als Filarplasma, STRASBURGER als Hyaloplasma bezeichnet.

In seinen Arbeiten nennt BOVERI diese Substanz Archoplasma und schreibt ausschließlich ihr eine active Rolle bei den Theilungsvorgängen der Eier (*Ascaris*) zu. »Die übrigen Bestandtheile der Zelle,« sagt BOVERI, »nehmen, wie es scheint, an dem Theilungsvorgänge keinen activen Antheil, sondern werden bei der Durchschnürung der Zellsubstanz ihrer Lage entsprechend einfach auf die Tochterzellen vertheilt« (3, pag. 61). Die wichtige Rolle, welche das Archoplasma im Eie von *Ascaris megalocephala* spielt, leuchtet schon daraus ein, dass aus demselben die ganze achromatische Kerntheilungsfigur mit ihren Fäden, Polsonnen und Centrosomen (Centralkörperchen, VAN BENEDEN & NEYT) entstehen. Die Activität der »Archoplasmafädchen« ist hierbei so augenfällig, dass BOVERI sich dazu veranlasst fühlte, sie geradezu als »musculöse Fibrillen« zu bezeichnen. Sie heften sich an die einzelnen chromatischen Elemente an und die Bewegung dieser Elemente »ist einzig und allein die Folge der Contraction der daran festgehefteten Fibrillen« (3, pag. 100).

Ich kann hier nicht näher auf die schönen Untersuchungen BOVERI's eingehen, noch weniger mich auf die grundlegende Arbeit VAN BENEDEN's und die sich daran knüpfende Litteratur einlassen, sondern will nur noch die Frage aufwerfen, ob das Archoplasma BOVERI's nicht mit unserem Ergoplasma identificirt werden könnte.

Leider ist dieses bislang noch nicht möglich, da BOVERI gerade den für meine Zwecke so wichtigen Punkt erst in nächster Zeit zu bearbeiten verspricht: nämlich die Entstehung der Eier und die allmähliche Ausbildung des Keimbläschens bei *Ascaris megalocephala* (2 pag. 13). — Ich kann hier nur eine einzige Thatsache aus den BOVERI'schen Untersuchungen anführen, welche vielleicht dafür sprechen dürfte, dass das Archoplasma auch bei *Ascaris* nucleolären Ursprunges ist — das ist nämlich eine Reaction desselben gegen die Pikrinessigsäure. »Der Nachweis,« sagt BOVERI, »dass das Archoplasma eine von den übrigen Zellbestandtheilen verschiedene Substanz ist, lässt sich durch eine Reaction desselben auf die Pikrinessigsäure führen. Wirkt diese Säuremischung in bestimmter Weise auf das Ei von *Ascaris megalocephala* ein, so verquellen alle Bestandtheile der Zellsubstanz: Grundmasse, Fäden, Körnchen und Dotterkörper zu einer homogenen, leicht vacuolisirten, durchsichtigen Masse, in der nur die Struktur der Kerne und das Archoplasma sich erhält« (3 pag. 62). In diesem Falle verhalten sich also die Bestandtheile der Kerne und das Archoplasma gleich.

Weil BOVERI die frühen Stadien der Eientwicklung nicht untersucht hat, ist es auch nicht möglich, zu entscheiden, ob er von Anfang an mit einem Keimbläschen oder mit einem Polkern in unserem Sinne zu thun gehabt hat.

Die in dieser Arbeit angeführten, von Ascidien, Insecten und *Petromyzon* herstammenden Fälle dürften indessen der Vermuthung Raum geben, dass es sich auch anderwärts damit nicht anders verhält. Man kann nicht voraussetzen, dass das Ergoplasma bei gleichen physiologischen Functionen das eine Mal aus dem Keimbläschen herrührt, das andere Mal eine Zellsubstanz ist. Dann würde es das eine Mal eine Kernsubstanz sein, welche thätig in den Process der mitotischen Theilung eingreift, das andere Mal aber ein Archoplasma im Sinne BOVERI's.

Eine andere schwierige Frage, über welche ich mir noch kein Urtheil gebildet habe, ist diejenige der Herkunft des Ergoplasmas im Keimbläschen selbst. Ist das Ergoplasma, wie wir Grund hatten, es vorauszusetzen, bei allen aus dem Ei stammenden Zellen um ihren Kern vorhanden und als ein feines Netz auch weiterhin in der Zelle ausgebreitet, so muss der Vorgang, durch welchen es zu einem Bestandtheile des Keimbläschens wird, vorläufig dahin gestellt bleiben. Vielleicht könnte man annehmen, dass schon bei den Ahnenzellen der Eier das Ergoplasma sich um den Kern gruppirt, sich

mit einer Membran umgibt und sich schließlich in das Reticulum des Keimbläschens umwandelt, wobei der Kern der Zelle zum Nucleolus wird. Die übrigen Substanzen des Zellenleibes würden sich dann ausschließlich zu Nahrungsmaterial umbilden.

Ich hoffe, dass die Erforschung dieser fundamentalen Processe nicht lange auf sich warten lassen wird. Sollten diese Zeilen hierzu eine Anregung bringen, so wäre ihr Zweck erreicht.

9. Zusammenfassung der Resultate.

1. Das allgemein als Ei bezeichnete Gebilde ist bei den Ascidien (*Distaplia*) kein solches im gewöhnlichen Sinne. Es ist vielmehr ein Ooblast, der erst Eier producirt, und in Folge dessen einem Ooblast der Appendicularien (*Fritillaria*) zu vergleichen.

2. Die von den Ooblasten producirtten Eier functioniren als solche bei den Appendicularien, während bei den Ascidien nur ein einziges davon befruchtungsfähig wird. Alle übrigen werden abortiv und sind bisher als »Testazellen« beschrieben worden.

3. Die Kerne der Eier der Appendicularien so wie auch der abortiven der Ascidien entstehen als Knospen des Ooblastenkernes, des Karyoblasten. Sie bilden sich bei den Ascidien ohne Betheiligung des Nucleolus als einfache Abschnürungen von Theilstücken der Membran und des Reticulums des Karyoblasten. An der Oberfläche des Ooblasten vermehren sie sich bei *Distaplia* auf karyokinetischem Wege.

4. Später umgeben sich die Kernknospen oder Nucleogemmen mit einem Theil des Protoplasmas des Ooblasten, werden dadurch zu Zellen und schnüren sich schließlich vom letzteren ab.

5. Die Eier der Appendicularien erhalten bei ihrer Abschnürung eine folliculäre Hülle, mit welcher der Ooblastencomplex dieser Thiere von Anfang an umgeben war. Bei den Ascidien erhalten die Abortiveier keine Hülle mehr, sondern verbleiben in dem Raume zwischen dem Ooblasten (Ei) und dem Follikelepithel.

6. Letzteres entsteht bei den Ascidien nach dem von VAN BENEDEN & JULIN angegebenen Modus, d. h. aus den nicht zu Ooblasten gewordenen Zellen des Keimepithels.

7. Es besteht ein Grund, anzunehmen, dass die Reduction der vom Ooblasten gebildeten Eier noch weiter vor sich geht, als es bei den Ascidien der Fall ist. Die Nucleogemmen erhalten dann keine specifische Protoplasmahülle mehr, sondern lösen sich im Ooblasten auf. Die bei Wirbelthieren mehrfach beobachteten Knospenbildungen

des Keimbläschens (Karyoblasten) sind wahrscheinlich hierher zu zählen.

8. In späteren Furchungsstadien ließ es sich nachweisen, dass manche Abortiveier der *Distaplia* von den großen Entoblastzellen gefressen werden, während andere, ohne an irgend einer Gewebsbildung der Larve Theil zu nehmen, noch längere Zeit bestehen bleiben.

9. Nach dem Austritt der Abortiveier aus dem Ooblasten stellt derselbe ein wahres Ei dar, der Karyoblast ein Keimbläschen.

10. Das gesammte Protoplasma des Eies (Eidotter) zerfällt in Dotterkörper, derart, dass keine Zwischensubstanz erhalten bleibt.

11. Zu gleicher Zeit lösen sich Membran und Reticulum des Keimbläschens in dessen Karyoplasma auf und wandeln sich in einen plasmatischen, sich activ bewegenden, amöbenartigen Körper um, der sich allmählich im ganzen Ei netzartig ausbreitet, das Ergoplasma (Polplasma, BÖHM).

12. Der Nucleolus, der sich bisher passiv verhalten hat, bildet sich durch eine innere histologische Differenzirung in einen »Polkern« mit Membran, Kernnetz und Nucleolus um.

13. Durch Action des Ergoplasmas wird der Polkern zur Peripherie des Eies geführt. Er verliert hierbei seine Membran und sein Netz — sein Chromatin verwandelt sich in ehromatische Schleifen, welche beim Abschnüren des Richtungskörpers eine ehromatische Figur aus sich hervorgehen lassen. Er verhält sich also gerade so, wie es sonst nur vom Keimbläschen her bekannt ist.

14. Es wurde die Bildung eines Richtungskörpers beobachtet; dieselbe muss als eine Zelltheilung aufgefasst werden.

15. Für die BÜTSCHLI'sche Hypothese, dass die Richtungskörper rudimentäre Eier sind, ist durch die Verhältnisse bei *Distaplia* in so fern eine Stütze erbraucht worden, als gezeigt wurde, dass die Abortiveier derselben nach ihrer Theilung alle die gleiche Größe haben.

16. Der Furchungskern ist von einer größeren Menge Ergoplasmas umgeben. In dem beobachteten Stadium besteht er aus einer großen Anzahl von gleichartigen »Meriten« (BÖHM).

17. Das Ergoplasma ist, nachdem es entstanden und auch weiterhin, in allen späteren Derivaten der Eizellen, mit dem Protoplasma im Sinne KUPFFER's zu identificiren.

Nachschrift.

Nachdem mein Manuscript bereits druckfertig geworden war, erschien die ausführliche Arbeit BÖHM's »Über Reifung und Befruchtung der Eier von *Petromyzon Planeri*« (Arch. Mikr. Anat. 32. Bd. pag. 613—670). Ich betrachte diese Arbeit als einen werthvollen Beitrag zur Lehre von der Befruchtung bei den Wirbelthieren. Da BÖHM in der ausführlichen Schrift in keinerlei wesentlichen Punkten von seiner in dieser Arbeit mehrfach citirten vorläufigen Mittheilung abweicht, so glaube ich an dieser Stelle auch nicht näher auf seine neuere Publikation eingehen zu müssen.

Neapel, den 31. December 1888.

Litteraturverzeichnis.

- Balbiani, E. G., Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophiles. in: Z. Anzeiger 6. Jahrg. 1883.
- van Beneden, E., Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation. in: Arch. Biol. Tome 4. 1883.
- van Beneden, E., & Charles Julin, 1. La segmentation chez les Ascidians dans ses rapports avec l'organisation de la larve. in: Bull. Acad. Belg. (3) Tome 7. 1884.
- 2. Recherches sur la morphologie des Tuniciers. in: Arch. Biol. Tome 6. 1884.
- van Beneden, E., & Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division cellulaire karyokinétique chez l'*Ascaris* du cheval. in: Le Moniteur Belge N° 232. Août 1887.
- Böhm, A. A., Über die Befruchtung des Neunaugeneies. in: Sitz. Ber. Akad. München 8. Februar 1887.
- Blochmann, F., Über die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Heidelberg 1886.
- Bonnet, R., Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei. in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abth. Jahrg. 1884.
- Boveri, Th. 1. Über die Bedeutung der Richtungkörper. in: Sitz. Ber. Ges. Morph. Phys. München 2. Bd. 1886.
- 2. Zellen-Studien. Heft 1. Die Bildung der Richtungkörper bei *Ascaris megalocephala* und *Ascaris lumbricoides*. in: Jena. Zeit. Naturw. 21. Bd.
- 3. Zellen-Studien. Heft 2. Die Befruchtung und Theilung des Eies von *Ascaris megalocephala*. ibid. 22. Bd. 1888.
- Bütschli, O., Gedanken über die morphologische Bedeutung der sogenannten Richtungkörperchen. in: Biol. Centralbl. 4. Bd. 1885.
- Davidoff, M. v., 1. Über freie Kernbildung in Zellen. in: Sitz. Ber. Ges. Morph. Physiol. München 3. Bd. 1887.

- Davidoff, M. v., 2. Über die erste Entwicklung bei *Distaplia magnilarva* Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie. in: Anat. Anzeiger 2. Jahrg. 1887.
- Della Valle, Nuove contribuzioni alla storia naturale delle Ascidie composte del Golfo di Napoli. in: Mem. Accad. Lincei Vol. 10 1881.
- Fol, H., 1. Sur la formation des œufs chez les Ascidiens. in: Journ. Micr. Paris 1. Année. 1877.
- 2. Études sur les Appendiculaires du détroit de Messine. Genève 1872.
- 3. Sur l'origine des cellules du follicule et de l'ovule chez les Ascidiens et chez d'autres animaux. in: Compt. Rend. Tome 96. 1883.
- 4. Sur l'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers. in: Recueil Z. Suisse Tome 1. 1884.
- Ganin, M., Neue Thatfachen aus der Entwicklungsgeschichte der Ascidien. in: Zeit. Wiss. Z. 20. Bd. 1871.
- Hertwig, O., 1. Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Cellulosemantels der Tunicaten. in: Jena. Zeit. Naturw. 7. Bd. 1873.
- 2. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. 1. Abtheilung. Jena 1886.
- Korschelt, Eug., Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insectenovariums. in: Zeit. Wiss. Z. 43. Bd. 1887.
- Kowalewsky, A. O., 1. Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. in: Mém. Acad. Pétersbourg (7) Tome 10. 1866.
- 2. Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. in: Arch. Mikr. Anat. 7. Bd. 1871.
- 3. Über die Entwicklung des *Pyrosoma*. ibid. 11. Bd. 1875.
- Kupffer, C., 1. Die Stammesverwandschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren. ibid. 6. Bd. 1870.
- 2. Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. ibid. 8. Bd. 1872.
- Lee, Arthur Bolles, Recherches sur l'ovogénèse et la spermatogénèse chez les Appendiculaires. in: Recueil Z. Suisse Tome 1. 1884.
- Mac Murrich, J. Playfair, A contribution to the Embryology of the prosobranch Gasteropods. in: Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. 3. 1886.
- Maurice, Ch., Étude monographique d'une espèce d'Ascidie composée (*Fragaroides aurantiacum* n. sp.). in: Arch. Biol. Tome 8. 1888.
- Maurice, Ch. & Schulgin, Embryologie de l'*Amaroecium proliferum*. in: Ann. Sc. N. (6) Tome 17. 1884.
- Metschnikoff, E., Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. in: Zeit. Wiss. Z. 22. Bd. 1872.
- Nussbaum, M., Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. in: Arch. Mikr. Anat. 18. Bd. 1880.
- Roule, L., Sur la structure de l'ovaire et la formation des œufs chez les Phallusiadées. in: Compt. Rend. Tome 96. 1883.
- Sabatier, A., 1. De l'ovogénèse chez les Ascidiens. ibid.
- 2. Sur les cellules du follicule et les cellules granuleuses chez les Tuniciers. in: Recueil Z. Suisse Tome 1. 1884.
- Scharff, Robert, On the Intra-Ovarian Egg of some Osseous Fishes. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 28. 1887.
- Schultze, O., Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibiencies. in: Zeit. Wiss. Z. 45. Bd. 1887.

- Seeliger, O., Eibildung und Knospung von *Clavellina lepadiformis*. in: Sitz. Ber. Akad. Wien 86. Bd. 1882.
- Semper, C., Über die Entstehung der geschichteten Celluloseepidermis der Ascidien. in: Arb. Z. Inst. Würzburg 2. Bd. 1875.
- Stepanoff, Paul, Über die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Phallusia*. in: Bull. Acad. Pétersbourg Tome 13. 1869.
- Stuhlmann, Franz, Die Reifung des Arthropodeneies. in: Ber. Nat. Ges. Freiburg 1. Bd. 1887.
- Uljanin, Basilius, Die Arten der Gattung *Doliolum* im Golfe von Neapel etc. in: Fauna Flora Golf Neapel 10. Monogr. 1884.
- Ussow, M., Zoologisch-embryologische Untersuchungen. in: Arch. Naturg. 41. Jahrg. 1875.
- Will, L., Oogenetische Studien. I. in: Zeit. Wiss. Z. 43. Bd. 1886

Erklärung der Abbildungen.

Alle Zeichnungen, mit Ausnahme der Fig. 17, rühren von *Distaplia magnilarva* her und sind mit ZEISS'schen Linsen vermittelt einer Camera lucida entworfen. Die sich hierbei ergebende Vergrößerung ist in dieser Erklärung jeder Figur beigelegt. Da, wo keine besondere Angabe über die Conservationsmethode steht, ist Sublimat-Eisessig angewendet worden.

Die für alle Figuren gültigen Bezeichnungen sind folgende:

<i>Aov</i> Abortiveier.	<i>Ng</i> Nucleogemma (Kernknospe).
<i>Dk</i> Dotterkörper.	<i>Nk</i> Nucleolus des Polkernes.
<i>Eh</i> Eihaut.	<i>Nl</i> Nucleolus.
<i>Ep</i> Ergoplasma.	<i>Ob</i> Ooblast.
<i>Fl</i> Follikelzellen.	<i>Or</i> Ei.
<i>Flk</i> Kerne derselben.	<i>Pk</i> Polkern.
<i>Kb</i> Karyoblast.	<i>Rt</i> Reticulum, Kernnetz.
<i>Mk</i> Kernmembran.	<i>Vg</i> Keimbläschen.

Tafel 5.

Fig. 1. Ein Ooblast (Ei der Autoren) vor der Entstehung der Nucleogemmen. Vergr. 600.

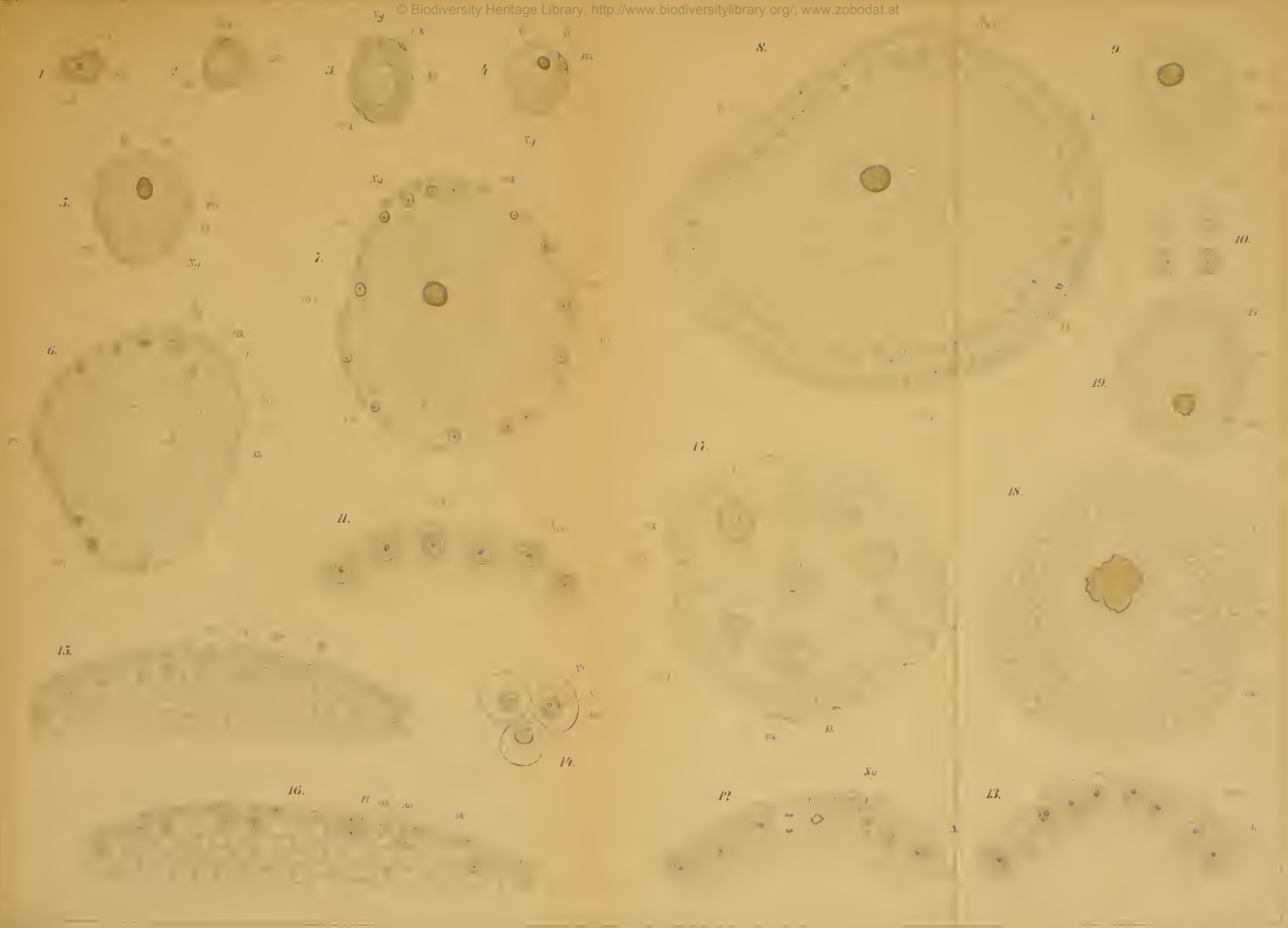
- 2—5. Ooblasten in auf einander folgenden Altersstufen, die Bildung und weiteres Verhalten der Nucleogemmen zeigend. Vergr. 600.
- 9. Ein Karyoblast mit vielen Nucleogemmen. Vergr. 600.
- 10. Verschiedene Entwicklungsstufen der Nucleogemmen. Halbschematisch. Vergr. 600.
- 11—13. Peripherie von drei auf einander folgenden Stadien älterer Ooblasten, von welchen der, dem die Fig. 11 entnommen, etwas älter ist als der in Fig. 8 abgebildete. Die Follikelzellen sind weggelassen. Vergr. 980.
- 14. Abortiveier nach ihrem Austritt aus dem Ooblasten. *N* Kern. Vergr. 980.
- 15. Peripherie eines Ooblasten unmittelbar nach der Dotterbildung. Vergr. 600.
- 16. Dieselbe von einem etwas älteren Ooblasten.

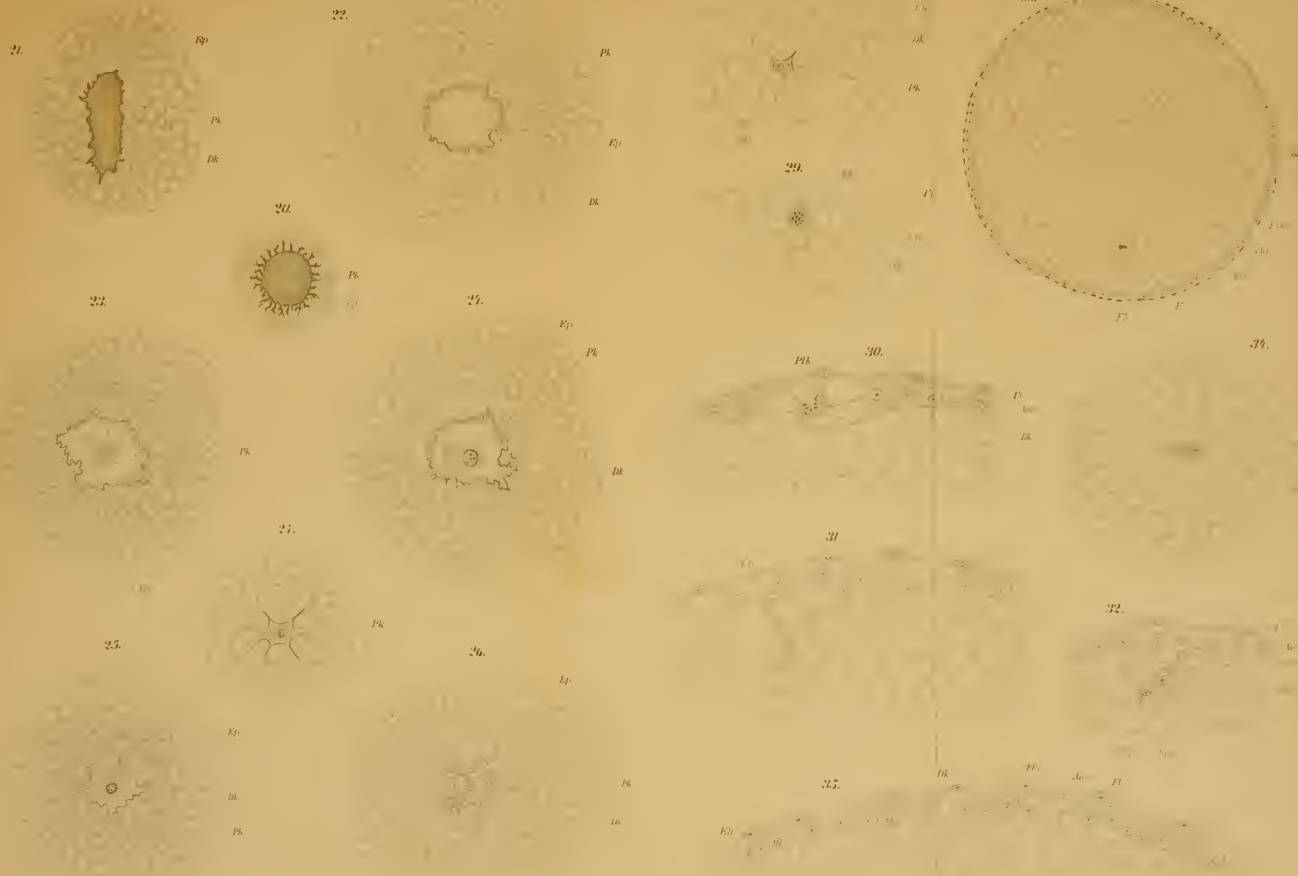
Fig. 17. Schnitt eines halbreifen Ovariums von *Fritillaria furcata* Fol. (conser-virt in 100 ccm Eisessig + 10 Tropfen einer 1%igen Überosmiumsäure-Lösung). Vergr. 265.

- 18. Ein Keimbläschen mit den es umgebenden Dotterkörpern. Das Reticulum desselben fängt an, sich aufzulösen. Die Membran als solche ist nicht mehr deutlich zu sehen. Vergr. 600.
- 19. Ein Keimbläschen nach vollständiger Auflösung der Membran und des Reticulums. Das Ergoplasma fängt an, in den Dotter vorzudringen. Der Nucleolus, der eine längliche Form hatte (Fig. 21), ist quer getroffen. (Conservation in Pikrin-Eisessig.) Vergr. 600.†

Tafel 6.

- 20. Ein Nucleolus mit zahlreichen durch seine Schrumpfung entstandenen Fortsätzen. Vergr. 600.
- 21. Nucleolus, dessen Form eine eigenthümlich langgestreckte ist. Vergrößerung 600.
- 22—26. Auf einander folgende Stadien der Umbildung des Nucleolus in einen Keimkern, wobei das Ergoplasma sich immer weiter und weiter netzartig im Dotter ausbreitet, daher letzterer fortwährend näher zum Nucleolus rückt. Vergr. 600.
- 27. Ein Nucleolus nach vollendeter Umbildung in einen Keimkern. Das Keimplasma ist nur in Spuren um denselben vorhanden. Er findet sich von größeren Dotterkörpern unmittelbar umgeben. Vergr. 600.
- 28. Peripherie und Polkern eines Eies aus der Bruttasche des Mutterthieres. Vergr. 600.
- 29. Der Polkern ist noch mehr peripher gerückt und zeigt nur noch einige Chromatinkörper. Seine übrigen Bestandtheile sind aufgelöst und umgeben die chromatischen Theile als eine dunklere, sich vom Ergoplasma noch scharf absetzende Substanz. Vergr. 600.
- 30 und 31. Zwei auf einander folgende Schnitte. Fig. 30 zeigt einen Richtungskörper, Fig. 31 die Peripherie des Eies, in welcher der zurückgebliebene Theil des Polkernes zu sehen ist. Vergr. 600.
- 32. Peripherie eines Eies unmittelbar nach der Befruchtung. Sp Spermakern. W% weiblicher Vorkern. Vergr. 600.
- 33. Ei mit Furchungskern (Fk). Vergr. 72,5.
- 34. Der Furchungskern desselben Eies und seine Umgebung. Vergr. 600.
- 35. Peripherie desselben Eies. Vergr. 600.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel](#)

Jahr/Year: 1889-1891

Band/Volume: [9](#)

Autor(en)/Author(s): Davidoff M. v.

Artikel/Article: [Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Distaplia magnilarva Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie. - 1.Abschnitt: Die Reifung des Eies. 113-178](#)