

# Ueber das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernanteile.

Morphologische Beiträge zum Ausbau der Vererbungslehre.

Von

**Valentin Häcker,**

Technische Hochschule, Stuttgart.

Hierzu Tafel XVII—XX und 16 Figuren im Text.

Vor einer Reihe von Jahren haben RÜCKERT und ich<sup>1)</sup> bei verschiedenen Copepoden festgestellt, daß die Furchungskerne nicht bloß im Ruhezustand, sondern auch während der Mitose aus zwei vom Ei- und Samenkern abstammenden Hälften zusammengesetzt sind, und daß dieser Doppelbau der Kerne sich am längsten in der Keimbahn, und zwar bis zu den Urogenitalzellen verfolgen läßt.

Obgleich diese Befunde, denen bald ähnliche in anderen Tiergruppen folgten, bis zu einem gewissen Grade den üblichen Vorstellungen über die Folgen des Befruchtungsprozesses im Wege standen, so mußte doch von einer weitergehenden theoretischen Verwertung derselben abgesehen werden, solange sie nicht in drei Richtungen eine Vervollständigung erfuhren. Es mußte zunächst geprüft werden, ob die von RÜCKERT ausgesprochene Vermutung, daß die Doppelkernigkeit bis ins Keimbläschenstadium fort dauere, richtig sei, sodann mußte das specielle Verhalten der elterlichen

1) V. HÄCKER, Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus, Zool. Jahrb. (Anat. Abt.), Bd. V, 1892, p. 244, Fig. 29; J. RÜCKERT, Ueber das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyclopseies, Arch. mikr. Anat., Bd. XLV, 1895; V. HÄCKER, Ueber die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile während der Embryonalentwicklung von Cyclops, Arch. mikr. Anat., Bd. XLVI, 1896.

Kernanteile unmittelbar vor dem folgenden Befruchtungsprozeß, also zwischen der zweiten und dritten Generation, untersucht werden, und schließlich galt es, zu ermitteln, ob es sich nicht bloß um sporadische Vorkommnisse, sondern um eine allgemeine Erscheinung im Tier- und Pflanzenreich handle.

In der erstgenannten Richtung bewegten sich die Untersuchungen, über deren Ergebnisse ich im Frühjahr 1901 im Anatomischen Anzeiger eine kurze Mitteilung<sup>1)</sup> machen konnte. Seither habe ich unter Wiederaufnahme und Vervollständigung meines alten Cyclopsmaterials auch den zweiten und mittelst Heranziehung anderer Objekte und möglichst vollständiger Berücksichtigung der Litteratur den dritten Punkt in Angriff genommen. Die Resultate aller dieser morphologischen Vorarbeiten sind es, welche in der vorliegenden Schrift zusammengefaßt und der experimentellen Forschung nutzbar gemacht werden sollen.

## 1. Kapitel.

### Biologische Vorbemerkungen.

Da mein früheres Material, *Cyclops brevicornis*, eine weitere Verfolgung der Autonomie der Kernhälften über das Stadium der Urogenitalzellen hinaus nicht gestattete, weil keine genügende Anzahl von jüngeren Larven beschafft werden konnte, versuchte ich, mit Hilfe pelagischer, in unbegrenzter Menge zu erlangender Formen weiter zu kommen. Auf diese Weise kam ich dazu, die pelagischen („limnetischen“) Copepoden des Titisees zu untersuchen.

Wie bereits an anderer Stelle<sup>2)</sup> mitgeteilt wurde, habe ich im Titisee, einem im Hoch-Schwarzwald am Fuße des Feldberges in der Höhe von 848 m gelegenen Seebecken, die verhältnismäßig große Anzahl von vier limnetischen Copepodenarten vorgefunden, nämlich *Cyclops strenuus* FISCH., *Heterocope saliens* LILLJ., *Diatomus laciniatus* LILLJ. und *D. denticornis* WIERZ. In diesem Jahre

1) V. HÄCKER, Ueber die Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz vom Ei bis zu den Fortpflanzungszellen. Anat. Anz., Bd. XX, 1902.

2) V. HÄCKER, Ueber die Fortpflanzung der limnetischen Copepoden des Titisees. Ber. Naturf. Ges. Freiburg, Bd. XII, 1901.

(Juni 1902) hat Herr stud. E. WOLF noch die eisacktragenden Weibchen einer fünften limnetischen Art, *Cyclops oithonoides* Sars, im Titisee angetroffen, so daß also dieser an Zahl der limnetischen Copepodenarten alle großen Schweizer Seebecken übertrifft. Die 4 erstgenannten Arten, von denen *Cyclops strenuus* zur Familie der Cyclopiden, die 3 übrigen zu den Centropagiden (Calaniden der älteren Autoren) gehören, sind entsprechend dem postglacialen Charakter des Titisees sog. subglaciale Formen, d. h. solche, welche einerseits im Norden der alten Welt, in skandinavischen, finnischen und sibirischen Wasserbecken, andererseits im Gürtel der mitteleuropäischen Hochgebirge (Pyrenäen, Alpen, Tatra, Kaukasus) vorkommen.

Alle 4 erstgenannten Copepoden sind wenigstens im Titisee monocyclische Formen, d. h. Formen, welche nur einmal im Jahr während einer kürzeren oder längeren Periode in Fortpflanzung stehen und zu ihrer Entwicklung annähernd 12 Monate bedürfen. Ich gebe im folgenden eine kurze Zusammenstellung der bezüglichen Daten und zum Vergleich einige Angaben der Schweizer Autoren.

Für *Cyclops strenuus* liegen eine Reihe von gut übereinstimmenden Daten vor. Ich habe ihn in dem von Ende Dezember bis Anfang April eisbedeckten Titisee (848 m) im Mai in Fortpflanzung angetroffen, nach ZSCHOKKE<sup>1)</sup> beginnt im oberen See von Arosa (1740 m) seine Hauptvermehrungszeit im Mai und Juni, in sehr hoch gelegenen kalten Gebirgsseen dagegen, z. B. in den Seen des Rhätikons (1874—2313 m), erst im Juli und August. In dem nur sehr selten von ausgedehnten Eisdecken bedeckten Vierwaldstätter See scheint *Cyclops strenuus* nach G. BURCKHARDT<sup>2)</sup> dicyclisch zu sein, indem die erste Generation von Januar bis März, die zweite von Juli bis August sich in Fortpflanzung befindet.

*Heterocope saliens* habe ich im Titisee von der zweiten Hälfte des Juni bis in die erste Hälfte des Oktober in Fortpflanzung angetroffen. Während dieser ganzen Zeit trugen viele Weibchen die Samenballen am Abdomen angeheftet, und die Eileiter strotzten von zahlreichen, auf verschiedener Entwicklungs-

1) F. ZSCHOKKE, Die Tierwelt der Hochgebirgsseen, Basel, Genf und Lyon 1900, p. 150.

2) G. BURCKHARDT, Quantitative Studien über das Zooplankton des Vierwaldstätter Sees, Luzern 1900, p. 168.

stufe stehenden Eizellen, was auf eine sehr lebhafte und im Gegensatz von *Diaptomus* nicht schub- oder satzweise, sondern kontinuierlich erfolgende Eiproduktion schließen läßt. Den Vorgang der Eiablage habe ich so wenig wie meine Vorgänger (GRUBER, NORDQUIST u. A.) verfolgen können, zweifellos werden aber die Eier, wie bei vielen marinen Verwandten (*Cetochilus* u. a.) einzeln abgesetzt.

***Diaptomus laciniatus*** beginnt im Titisee die Bildung von Eisäckchen schon im März, noch unter der Eisdecke. Die Vermehrung erreicht ihr Maximum im Mai, also etwa 3 Monate später als in dem eisfreien Vierwaldstätter See, wo G. BURCKHARDT<sup>1)</sup> das Maximum der Eier tragenden Weibchen im Mittel um den 15. Januar fand.

***Diaptomus denticornis*** produziert im Titisee von Ende Juni bis Anfang Oktober Eiersäcke. Das Maximum der Fortpflanzungstätigkeit fällt jedoch in den August, also in den nämlichen Monat, in dem diese Art auch in den Hochgebirgsseen in die Geschlechtsreife eintritt. Es ist bemerkenswert, daß der nach ZSCHOKKE als hochalpin und hochnordisch zu bezeichnende, den hochalpinen, subglacialen Verhältnissen streng angepaßte *D. denticornis* auch im Titisee jenen Termin eingehalten hat, trotzdem dieser See schon im Anfang April, also 2—3 Monate früher als die Hochgebirgsseen, aufzufrieren pfl egt.

Während also im Titisee die Hauptvermehrung des *D. laciniatus* in die Frühlingsmonate fällt, ist diejenige von *D. denticornis* auf den Hochsommer konzentriert. Es mag vielleicht mit diesem, im wesentlichen auch für die Alpenseen geltenden Verhältnis zusammenhängen, daß beide Arten in demselben Seebecken zusammen vorkommen, während sich z. B. *D. denticornis* und *bacillifer*, welche die gleiche Fortpflanzungszeit besitzen, wenigstens in den Alpen in einem und demselben See ausschließen<sup>2)</sup>.

Im Anschluß an diese Bemerkungen über die jährliche Periodicität der 4 Arten sollen noch einige Worte über das zeitliche Auftreten der beiden Geschlechter der 2 *Diaptomus*-arten hinzugefügt werden. Bei *Diaptomus denticornis* und noch mehr bei *D. laciniatus* trat mir die Erscheinung entgegen, daß die Geschlechter in den Stadien vor Erlangung der vollen Geschlechtsreife in den Oberflächenschichten des Sees sehr ungleichmäßig gemischt sind. Während an den klaren heißen Sommertagen, an

1) G. BURCKHARDT, l. c. p. 164.

2) F. ZSCHOKKE, l. c. p. 127.

welchen wir unsere meisten Fänge ausgeführt haben, in den Oberflächenschichten (0—2 m) die jungen Weibchen ganz außerordentlich überwogen, fanden sich im Winter in den beiden unter der Eisdecke gemachten Fängen die Männchen in großer Majorität vor. Eine genauere Betrachtung der Zahlenverhältnisse führte mich zu der Auffassung, daß die Weibchen mehr gleichmäßiger in den verschiedenen überhaupt bewohnten Schichten verteilt sind, während „die Männchen, als die sensitiveren, speciell wohl auch gegen Licht und Wärme empfindlicheren Individuen mehr eine bestimmte, je nach den Licht- und Wärmeverhältnissen tiefere oder höhere Schicht, ein bestimmtes Optimum, einhalten“ und also an klaren Sommertagen sich mehr in die tieferen Schichten hinabsenken, unter der wenig transparenten Schnee- und Eisdecke dagegen nach der Höhe streben.

Diese am Titisee-Material gewonnenen Ergebnisse stehen in bestem Einklang mit denjenigen von G. BURCKHARDT<sup>1)</sup>, welcher die limnetische Fauna des Vierwaldstätter-Sees zum Gegenstand einer außerordentlich umfassenden und erschöpfenden Untersuchung gemacht hat. So sagt BURCKHARDT<sup>2)</sup> von *Diaptomus gracilis*, daß die Männchen eine sehr deutlich ausgeprägte tägliche Wanderung zeigen, die sich strikte nach der Intensität der Beleuchtung und nach der Klarheit des Wassers richtet, und daß die Weibchen nicht ganz so stark und bedeutend weniger schnell auf die Lichtunterschiede reagieren. Ein noch prompteres Reagieren auf die Lichtveränderungen fand BURCKHARDT bei *D. laciniatus*. Die Männchen dieser Form dringen bei Nacht sehr stark gegen die Oberfläche an und konzentrieren sich hier in der obersten 1 Meter-Schicht, während die Weibchen nachts immer noch auf die 20—50 obersten Meter verteilt sind.

Ein Unterschied zwischen den Verhältnissen in den beiden Seen besteht nur darin, daß in dem infolge seines Reichtums an gelösten organischen Substanzen tiefbraun gefärbten Titisee die Copepoden an und für sich mehr in den Oberflächenschichten konzentriert sind als in dem transparenten, gewöhnlich blau-grünen Vierwaldstätter-See.

1) Die schöne Arbeit G. BURCKHARDT'S ist mir erst nach Veröffentlichung meiner ersten Mitteilung in die Hände gelangt. So sehr ich auch auf der einen Seite bedauert habe, ihr Erscheinen übersehen zu haben, so erfreulich erscheint es mir andererseits, daß wir unabhängig voneinander zu den gleichen Ergebnissen gelangt sind.

2) l. c. p. 227 ff.

## 2. Kapitel.

## Zur Entwicklungsgeschichte der Centropagiden.

Von den 5 limnetischen Titisee-Copepoden haben mir nur die 3 Centropagiden als Material für die eigentliche Untersuchung gedient. Von diesen 3 Formen sind die beiden Diaptomusarten, insbesondere *D. denticornis*, sowohl für die embryonalen, als für die larvalen Stadien, Hetercope der oben besprochenen Verhältnisse halber nur für die letzteren in Betracht gekommen.

Die Entwicklung der Eier von *Diaptomus denticornis* schließt sich sowohl in ihrem äußeren Verlauf, als in Bezug auf die kernteilungsgeschichtlichen Verhältnisse durchaus an diejenige des Cyclopseies an. Ich will daher nur auf zwei Punkte genauer eingehen, bezüglich welcher ich einige neue Thatsachen von allgemeinerem Interesse dem bisher Bekannten hinzufügen kann, nämlich auf die Bildung von Dauereiern und auf die histologische Differenzierung der Keimbahnzellen.

Ueber die Bildung von Dauereiern bei *Diaptomus*. Bei der Feststellung des Fortpflanzungszyklus der beiden Diaptomusarten des Titisees war mir aufgefallen, daß dieselben bezüglich der Geschwindigkeit der Entwicklung einen wesentlichen Unterschied zeigen. Wie wir gesehen haben, fällt im Titisee die Fortpflanzung des *Diaptomus laciniatus* in die Monate März bis Mai. Schon Ende Juli, also nur zwei bis drei Monate nach der Hauptvermehrung, wimmeln die Oberflächenschichten des Sees von geschlechtlich differenzierten, mit allen sekundären Geschlechtscharakteren ausgestatteten *Laciniatus*-Jungen, welche dann ganz langsam während des Herbstes und Winters, also im Verlauf von 8 Monaten, zur vollen Reife heranwachsen. Im Gegensatz dazu treten bei *Diaptomus denticornis*, dessen Hauptvermehrung in den August fällt, geschlechtlich differenzierte Jugendformen erst im folgenden Juni, also zehn Monate später auf, während die Weiterentwicklung zur vollen Geschlechtsreife außerordentlich rasch, in dem kurzen Zeitraum von etwa zwei Monaten, vor sich geht.

Diese merkwürdige Verschiedenheit führte mich vor die Frage, in welchem Stadium die *Denticornis*-Brut überwintert. Um diese Frage zu beantworten, untersuchte ich zunächst, bis zu welchem Stadium die Embryonen von *D. denticornis* in den Eisäcken der Mütter herumgetragen werden. Da ergab sich denn, wie ich zur

Vervollständigung der in der früheren Mitteilung gemachten Angaben kurz ausführen möchte, folgende Sachlage.

Untersucht man zu Anfang der Vermehrungszeit von *Diaptomus denticornis*, also in den ersten Augusttagen, den Inhalt der Eisäcke, so ergeben sich im wesentlichen die nämlichen Verhältnisse, wie bei den tümpelbewohnenden Copepoden, bei *Cyclops* und *Canthocamptus*: es kommen relativ selten die Befruchtung, die früheren Furchungsstadien, die Blastula und Gastrula, dagegen in überwiegender Anzahl die älteren Embryonalphasen, namentlich das Naupliusstadium zu Gesicht. Selbstverständlich hängt dieses Verhältnis mit der relativen Dauer der einzelnen Phasen zusammen. Beispielsweise wiesen 30 auf Schnitten untersuchte Eisäcke von *Diaptomus denticornis* aus einem Fange vom 6. August (1900) folgende Zahlenverhältnisse auf:

I. Richtungskörperbildung, Befruchtung	0 = 0 %	} 56,66 %
II. Furchung bis zur Blastula	6 = 20 %	
III. Gastrulation und vollendetes Gastrulastadium („Dauerstadium“)	11 = 36,66 %	
IV. Spätere Embryonalstadien bis zum Nauplius	13 = 43,33 %	

Nur wenige Wochen später ist aber die Sachlage eine ganz andere. Man findet nunmehr fast ausschließlich die Furchungsstadien und die einzelnen Phasen der Gastrulation, dagegen nur sehr spärlich die späteren Embryonalstadien. So enthielten 20 auf Schnitten untersuchte Eisäcke aus einem am 19. August des nämlichen Jahres (1900) gemachten Fange folgende Stadien:

I. Richtungskörperbildung, Befruchtung	3 = 15 %	} 90 %
II. Furchung bis zur Blastula	7 = 35 %	
III. Gastrulation und vollendetes Gastrulastadium („Dauerstadium“)	8 = 40 %	
IV. Spätere Embryonalstadien bis zum Nauplius	2 = 10 %	10 %

Diese beträchtliche Verschiedenheit zwischen dem früheren und dem späteren Fange findet ihre Erklärung in dem Umstande, daß *Diaptomus denticornis* zweierlei Eier produziert, und zwar im ersten Teil seiner Vermehrungsperiode „Subitaneier“, welche sich innerhalb des Eisackes kontinuierlich bis zum Naupliusstadium weiterentwickeln, im zweiten Teil vorwiegend „Dauereier“, welche zunächst nur bis zu einem bestimmten, im folgenden genauer zu bezeichnenden Stadium gelangen.

Die beiden Arten von Eiern sind von Beginn des Gastrulationsprozesses an sofort an der verschiedenen Umhüllung zu erkennen: die Subitaneier sind bis zum Naupliusstadium — außer von der gemeinschaftlichen Eisackhülle — nur von einer dünnen, als Dottermembran zu bezeichnenden Special-Eihaut, die Dauereier dagegen von einer doppelwandigen, chitinösen Kapsel umschlossen.

Es möge zunächst die Beschaffenheit und Entstehungsweise dieser Kapsel an der Hand der Figuren 11—14 besprochen werden.

Die Fig. 11 zeigt die letzten Mitosen des achten Teilungsschrittes der Blastodermzellen. Die großkernigen Entodermzellen (*E*), von denen 3 im Schnitte liegen, zeigen noch kein Anzeichen der achten Teilung und nehmen, wie dies auch bei den Cyclops-eiern im entsprechenden Stadium<sup>1)</sup> der Fall ist, infolge der Expansion der sich teilenden Blastodermzellen eine palisadenartige Gestalt an. Auf der Kuppe der von ihnen gebildeten pfropfartig in die Furchungshöhle hineinragenden Masse liegt die primäre Urogenitalzelle (*A*-Zelle). In diesem Stadium sieht man, wie unterhalb der dünnen Dottermembran<sup>2)</sup> (*Dm*) die äußere chitinöse Kapsel (*Ch*<sub>1</sub>) zur Abscheidung gelangt.

In Fig. 12 haben die Blastodermzellen größtenteils den neunten, die Entodermelemente den achten Teilungsschritt vollendet, und ebenso hat die primäre Urogenitalzelle durch Teilung die beiden sekundären oder definitiven Urogenitalzellen geliefert. In diesem Stadium erfolgt die Bildung der inneren Chitinkapsel (*Ch*<sub>2</sub>), welche, was ihre Dicke und sonstige Beschaffenheit anbelangt, der äußeren vollkommen gleicht und auf den Schnitten gewöhnlich durch einen schmalen Spalt von ihr getrennt erscheint.

In den folgenden Stadien zeigten sich die beiden Kapseln häufig vom Embryo abgehoben, was möglicherweise auf eine Wirkung der Reagenzien zurückzuführen ist. In solchen Fällen (Fig. 14) ließ sich innerhalb der inneren Kapsel noch eine weitere, sehr dünne Membran erkennen.

Es ließ sich nun weiterhin durch einen Vergleich zahlreicher Eisäcke aus verschiedenen Fängen der Nachweis führen, daß nur

1) Das hier abgebildete Stadium von Diaptomus entspricht der in Taf. V, Fig. 29 meiner letzten Cyclops-Arbeit (Die Keimbahn von Cyclops, 1897) abgebildeten Phase.

2) Auf den vorhergehenden Figuren und ebenso in Fig. 13 u. 14 ist die Dottermembran nicht eingezeichnet.

die dünnhäutigen „Subitaneier“ sich innerhalb des Eisackes bis zum Naupliusstadium weiter entwickeln, während die dickschaligen „Dauereier“ nur bis zu einem bestimmten, wohl charakterisierten Stadium gelangen. Dieses Stadium wird dadurch erreicht, daß zunächst die beiden Urogenitalzellen und die sämtlichen, in den vorhergehenden Stadien durch ihre großen Kerne gekennzeichneten Entodermzellen in das Innere der Furchungshöhle hineingeschoben werden. Sie bilden miteinander ein rundliches Paket von Zellen, dessen Umriß in Fig. 13 durch einen dunklen Kontur hervorgehoben ist. Während nun die Entodermzellen die dem neunten Teilungsschritt entsprechende Teilung ausführen (Fig. 13), stülpen sich vom Blastoporus aus zahlreiche kleinzellige Elemente in das Innere des Embryos ein und schieben sich in den Spalt zwischen dem centralen Zellpaket und der Innenfläche des Entoderms. Inwieweit es sich hierbei um entodermale oder mesodermale Elemente handelt, habe ich nicht weiter verfolgt. Hier sei nur erwähnt, daß die betreffenden Bilder vollkommen den bei Cyclops gefundenen entsprechen<sup>1)</sup> und daß auch ein Vergleich mit den von PEDASCHENKO<sup>2)</sup> bei *Lernaea* beobachteten Verhältnissen keine Schwierigkeiten bietet.

In dem nunmehr erreichten Stadium (Fig. 14) bildet der Embryo eine ovoide, vollständig kompakte Zellenmasse, in welcher die Reste der Furchungshöhle und des Blastoporus (vergl. Fig. 13) vollständig verschwunden sind. Die Kerne des Blastoderms sind, wie ich dies auch bei den Dauereiern von Cladoceren (*Sida crystallina*) gefunden habe, von der Peripherie des Eies weg in die Tiefe ihrer Zellterritorien gerückt.

Es wurden bereits oben, im Gegensatz zu den sich kontinuierlich weiterentwickelnden „Subitaneiern“, die Bezeichnungen „Dauereier“, bzw. „Dauerstadium“ gebraucht. Dafür, daß das in Fig. 14 abgebildete Stadium thatsächlich den Beginn einer ängeren Entwicklungsruhe bezeichnet, scheinen mir, wie ich hier kurz zusammenfassen will, folgende Verhältnisse beweisend zu sein: die Thatsache, daß sich bei *Diaptomus denticornis* überhaupt zweierlei Eier vorfinden, ferner die Beschaffenheit der dicken, mehrschichtigen Chitinkapsel und das auffällige Fehlen der bei anderen

1) Vergl. Die Keimbahn von Cyclops, Taf. V, Fig. 34.

2) D. PEDASCHENKO, Embryonalentwicklung und Metamorphose von *Lernaea branchialis* L. Trav. Soc. Imp. Natur. St. Pétersb., T. XXVI, 1898.

Copepoden so zahlreich sich findenden älteren Embryonalstadien, und schließlich die Aehnlichkeit des fraglichen Stadiums mit dem Ruhestadium der Wintereier der Daphniden<sup>1)</sup>).

Ich glaube es demnach als feststehend betrachten zu dürfen, daß *Diaptomus denticornis* im zweiten Abschnitt der Fortpflanzungsperiode „Dauereier“ erzeugt, womit meines Wissens erstmals für einen Copepoden die Existenz von zweierlei Eiern nachgewiesen sein würde.

Mein konserviertes Material erlaubt es nicht, die weiteren, sich daran anreihenden Fragen zu beantworten: ob die vom Weibchen abgestreiften Eier in flottierendem Zustand oder auf dem Seegrund die Ruhezeit verbringen, wie lange diese Ruhezeit dauert, ob speciell die Embryonen während des ganzen Winters auf diesem Dauerstadium stehen bleiben und in welchem Verhältnis die beiden Entwicklungsweisen zu einander stehen? Die Klarlegung aller dieser Punkte würde nur an Ort und Stelle möglich sein.

Erwähnen muß ich noch, daß ich auch von *Diaptomus laciniatus* am Schluß der Fortpflanzungsperiode, im Juni und Juli, vereinzelte Weibchen gefunden habe, welche in ihrem Eisack an Stelle der 6 rasch zu Nauplien sich entwickelnden Eier nur ein oder zwei von einer dicken Hülle umschlossene, auf früheren Entwicklungsstadien befindliche Eier mit sich führten.

### Histologische Differenzierung der Keimbahnzellen.

Ehe ich auf den eigentlichen Gegenstand, die Autonomie der elterlichen Kernhälften, eingehe, soll noch eine kurze Beschreibung der Keimbahn unserer Objekte, d. h. der vom befruchteten Ei zur Gonadenanlage führenden Zellenfolge, vorausgeschickt werden.

Für *Cyclops brevicornis* habe ich in früheren Arbeiten angegeben, daß die Keimbahn durch eine Reihe von besonderen Merkmalen gekennzeichnet ist: nicht nur, daß die auch bei den übrigen Furchungszellen zu beobachtenden Erscheinungen, nämlich die Autonomie der elterlichen Kernhälften und die Heterotypie des Kernteilungsverlaufes, sich in dieser Zellenfolge am längsten und ausgeprägtesten forterhalten, sondern es kommen noch zwei weitere Merkmale hinzu, welche in jedem einzelnen Furchungsstadium die Keimbahnzellen ohne weiteres charakterisieren, nämlich die zu-

1) Vergl. V. HÄCKER, Die Entwicklung der Wintereier der Daphniden. Ber. Nat. Ges. Freiburg, Bd. VIII, 1894.

nehmende Verlangsamung der Teilungsgeschwindigkeit (zunehmende Phasendifferenz) und das Auftreten einer besonderen morphologischen Differenzierung, der Außenkörnchen oder Ektosomen.

Die nämlichen vier Merkmale finden sich auch bei den Eiern von *Diaptomus denticornis* wieder, wie unter Hinweis auf die beigegebenen Figuren, in welchen die Keimbahnzellen durch einen roten Ton gekennzeichnet sind, in kurzem gezeigt werden soll.

Das erste Merkmal, die Autonomie der Kernhälften, bildet den eigentlichen Gegenstand unserer Untersuchung und kann daher bei diesen Vorbemerkungen übergangen werden. Die beiden folgenden, die Heterotypie des Kernteilungsverlaufes und die zunehmende Phasendifferenz, werden beispielsweise durch die Figur 4, welche den Uebergang vom Vier- zum Achtzellenstadium darstellt, veranschaulicht. Die 3 im Schnitte getroffenen Kernteilungsfiguren zeigen alle einzelnen Unterphasen der Metakinese, d. h. das Auseinanderweichen der Spalhhälften, also Bilder, welche bekanntlich gerade beim heterotypischen Kernteilungsmodus besonders häufig und in besonders charakteristischer Weise zur Anschauung kommen. Die Figur läßt ferner deutlich erkennen, daß die Kernteilung der Keimbahnzelle bemerklich hinter den übrigen Kernteilungen zurückgeblieben ist, eine Differenz der Phase, welche in den nächsten Furchungsstadien sich stufenweise größer gestaltet und z. B. schon beim Uebergang vom 16- zum 32-Zellenstadium fast die ganze Spanne eines Kernteilungsaktes umfaßt, insofern hier die Keimbahnzelle erst die Prophasen und zwar die Diakinese aufweist, während ein Teil der übrigen Zellen den betreffenden Teilungsschritt bereits vollendet hat (Fig. 5 u. 6).

Auf das vierte Merkmal, das Auftreten der Außenkörnchen, muß etwas genauer eingegangen werden. Bei *Cyclops brevicornis* gestaltet sich dieser Vorgang in der Weise, daß jeweils bei der Teilung der Keimbahnzelle und nur bei dieser im Umkreis des einen Poles rundliche, verschieden große Körnchen auftreten, welche sich ähnlich wie die Nukleolen färben, während der Neubildung der Tochterkerne anscheinend zu größeren Brocken zusammenfließen und im Verlauf der eigentlichen „Kernruhe“ wieder vollständig verschwinden. Bezüglich dieser Körnchen, für welche ich den physiologisch indifferenten Namen „Außenkörnchen“ (Ektosomen) vorgeschlagen habe, blieben eine ganze Reihe von Punkten dunkel: was ihre Herkunft anbelangt, so konnte nur ganz vermutungsweise an einen Zusammenhang mit den Nukleolen gedacht

werden<sup>1)</sup>; ferner mußte dahingestellt bleiben, ob bei der Teilung der Keimbahnzelle das körnchenführende oder das körnchenfreie Produkt zur neuen Keimbahnzelle wird<sup>2)</sup>; und endlich war es trotz vielfacher Uebereinstimmung der Bilder zunächst vollkommen ausgeschlossen, Beziehungen zu der Chromatindiminution bei *Ascaris* aufzufinden<sup>3)</sup>.

In allen diesen drei Punkten glaube ich nun infolge der Befunde bei *Diaptomus denticornis* um einige Schritte weitergekommen zu sein. Was zunächst das Thatsächliche anbelangt, so sei nur kurz erwähnt, daß die Außenkörnchensubstanz in der Keimbahnzelle sich erstmals in der Phase des segmentierten Knäuels (Diakinese) als eine einseitig dem einen Kernpol angelagerte Masse bemerklich macht (Fig. 5), daß sie dann allmählich in die Umgebung des betreffenden Spindelpols rückt und jetzt mehr in Gestalt kleiner Körnchen erscheint (Fig. 6, 4, 3, 2, 1) und schließlich zu Beginn des Ruhestadiums vor ihrem vollständigen Schwunde wieder in Form einer kuchen- oder wurstähnlichen Masse dem Kern anliegt (Fig. 7—10).

Um nun auf die Herkunft der Außenkörnchen zu sprechen zu kommen, so zeigen die Bilder bei *Diaptomus* jedenfalls so viel mit Sicherheit, daß diese Gebilde nicht einfach die direkten Umwandlungsprodukte der Nukleolen des Mutterkerns sein können. Denn wenn auch bei *Diaptomus*, ebenso wie bei *Cyclops* das erste Auftreten annähernd mit dem Schwunde der Nukleolen zusammenfällt (Fig. 5 und 6), so ist doch die Masse der Außenkörnchensubstanz zweifellos viel größer als die der gesamten, vor Beginn der Kernteilung vorhandenen Nukleolarsubstanz und zweitens habe ich den entschiedenen Eindruck gewonnen, daß die Masse der Außenkörnchensubstanz auch in der Zeit zwischen dem Spiremstadium und dem Tochterkernstadium noch in fortgesetzter Zunahme begriffen ist (vergl. Fig. 5 und 6 einerseits mit Fig. 7 und 8 andererseits). Angesichts dieses Verhaltens möchte ich, ohne mich auf den Gegenstand weiter einzulassen oder ein abschließendes Urteil abgeben zu wollen, meine auf den Erfahrungen bei *Cyclops* und *Diaptomus* beruhende Auffassung dahin kurz zusammenfassen, daß ich die Außenkörnchen, ähnlich wie die Nukleolen, für temporäre, nicht-strukturierte Abscheidungen oder

---

1) Die Keimbahn von *Cyclops*, p. 66 ff.

2) l. c. p. 74.

3) l. c. p. 63 ff.

Zwischenprodukte des Kern-Zelle-Stoffwechsels halte, welche in ganz bestimmten Zuständen der Zelle zur Abscheidung gelangen bzw. wieder aufgelöst werden.

Eine mehr befriedigende Antwort vermag ich auf die Frage zu geben, ob die körnchenführende oder die körnchenfreie Zellhälfte zur neuen Keimbahnzelle („Stammzelle“ BOVERI's) wird. Die Figuren 7—10, welche drei verschiedenen Eisäcken entnommen sind, geben eine Reihe von Phasen des sechsten Teilungsschrittes wieder. Von den nach Ablauf des fünften Teilungsschrittes vorhandenen 32 Zellen sind in Fig. 7 dreißig somatische Zellen in abermaliger Teilung begriffen, in Fig. 8 ist diese sechste Teilung beinahe, in Fig. 9 und 10 bereits ganz abgelaufen. Die beiden übrigen Zellen, nämlich die (rot gezeichnete) Keimbahnzelle (A-Zelle) und ihre Schwesterzelle (B-Zelle) machen in Fig. 7 und 8 noch keine Miene zur Ausführung des sechsten Teilungsschrittes, in Fig. 9 ist die Keimbahnzelle in das Stadium des Spirems, in Fig. 10 in das der Diakinese eingetreten. Daß, nebenbei bemerkt, in den späteren Phasen (Fig. 9 und 10) die Keimbahnzelle weniger weit in die Furchungshöhle eingedrungen erscheint als in den früheren (Fig. 7 und 8), ist, wie ich glaube, nicht als individuelle Variation aufzufassen, sondern als eine normale Folge der Zustände: ich denke mir, daß die während der Teilung der somatischen Zellen passiv in die Furchungshöhle hereingepreßte Keimbahnzelle (Fig. 7 und 8) zu Beginn der eigenen Teilung sich in ähnlicher Weise, wie dies für jüngere Furchungszellen und Epithelzellen genugsam bekannt ist, abzurunden bemüht ist und sich dabei teilweise wieder aus der Furchungshöhle zurückzieht (Fig. 9 und 10).

In dieser Folge von Figuren ist nun deutlich zu erkennen, daß die Außenkörnchensubstanz, welche während des fünften Teilungsschrittes gebildet worden war, nicht in der großen, durch den Umfang ihres Kernes gekennzeichneten Keimbahnzelle, sondern in dem kleinen, vielfach geradezu rudimentär erscheinenden und höchstwahrscheinlich überhaupt nicht mehr sich teilenden Schwester-element gelegen ist.

Wenn dies aber für den fünften Teilungsschritt Geltung hat, so ist der Schluß kaum abzuweisen, daß auch bei den vorhergehenden Furchungen die in der Keimbahnzelle gebildete Außenkörnchensubstanz nicht der neuen Keimbahnzelle, sondern jeweils ihrer Schwesterzelle als Mitgift überliefert wird, um hier während des Kernruhestadiums der Auflösung anheimzufallen.

Von diesem Standpunkte aus glaube ich nun auch der Beantwortung der dritten Frage näher treten zu können, nämlich der Frage, welche Beziehungen zwischen der Bildung der Außenkörnchen der Copepoden und der Chromatindiminution bei *Ascaris* bestehen. Jedenfalls kann darauf hingewiesen werden, daß es bei *Ascaris* stets, bei den Copepoden mindestens bei einem Teilungsschritte die Schwesterzelle der Keimbahn- oder Stammzelle ist, in welcher die Ab- oder Ausscheidung erfolgt. Es besteht also wenigstens hinsichtlich der Zelle, in welcher sich die Vorgänge abspielen, eine gewisse Uebereinstimmung, und wir könnten sagen, daß sich in der Schwesterzelle der Keimbahnzelle bei den Copepoden gleich bei ihrer Entstehung, bei *Ascaris* erst bei ihrer Teilung ein Differenzierungsvorgang abspielt, der durch das Auftreten gewisser cellulärer bzw. nukleärer Abscheidungen charakterisiert ist. Ob die Uebereinstimmung weitergeht, ob etwa auch die Abscheidungen bei den Copepoden dem Chromatin entstammen<sup>1)</sup>, und ob überhaupt die physiologische Wurzel in beiden Fällen die nämliche ist, darüber möchte ich keine weiteren Vermutungen aufstellen.

Immerhin scheint Aussicht vorhanden zu sein, daß wir auf diesem Gebiete nicht lange auf ein größeres Vergleichsmaterial zu warten haben werden. Jetzt schon tauchen da und dort Beobachtungen auf, welche sicherlich bei eingehenderer Weiterverfolgung Anknüpfungspunkte bieten werden: so hat, wie ich schon in meiner früheren Arbeit im Nachtrag anführen konnte, JENNINGS<sup>2)</sup> in den Entodermzellen eines Rädertieres (*Asplanchna*) vom vierten Teilungsschritte an einseitige Körnchenansammlungen gefunden, die außerordentlich an die Außenkörnchen der Copepoden erinnern, und andererseits hat ganz neuerdings GIARDINA<sup>3)</sup> bei der Oogonienbildung des Schwimmkäfers (*Dytiscus*) gewisse Differenzierungen festgestellt, bei denen man lebhaft an die BOVERI'schen Befunde bei *Ascaris* erinnert wird.

1) Vergl. hierzu die Bemerkungen am Schluß des Abschnittes „Individualitätshypothese der Chromosomen“.

2) H. S. JENNINGS, The early development of *Asplanchna Herrickii* DE GUERNE. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll., Vol. XXX, 1896, Fig. 16, 38, 48—52, 64 u. a.

3) A. GIARDINA, Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel *Dytiscus*. Intern. Monatsschr. Anat. u. Phys., Bd. XVIII, 1901.

## 3. Kapitel.

**Die Autonomie der Kernhälften während der Furchung und Gastrulation.**

Die Selbständigkeit oder, wie ich das Verhältnis in meiner früheren Mitteilung genannt habe, die Autonomie der Kernhälften, tritt im Ei von *Diaptomus denticornis* in mancher Hinsicht deutlicher, in anderer wieder weniger ausgeprägt als bei *Cyclops* hervor. Wie sich der Leser vielleicht erinnert, läßt sich bei der Furchung des Cyclopseies die Trennung der Kernhälften nicht bloß im Ruhestadium, sondern auch während der Teilung selbst und zwar namentlich im Knäuelstadium, im Dyaster und während der Rekonstitution der Tochterkerne beobachten. Die beiden letztgenannten Phasen liefern auch bei *Diaptomus* ganz analoge Bilder, wie aus Fig. 7 (Dyaster) und 8 (Telophasen) ohne weiteres zu ersehen ist. Freilich lassen nicht alle Teilungsfiguren, sondern immer nur ein Teil derselben den Doppelbau deutlich hervortreten, aber der Grund ist, wie schon RÜCKERT für *Cyclops strenuus* angegeben hat, nicht in einer bereits stattgefundenen „Vermengung“ der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanzen, sondern, namentlich in den späteren Furchungsstadien, in einer innigeren Aneinanderlagerung der Kernhälften, vielfach wohl auch in der verschiedenen Seitenansicht der Figuren zu suchen.

Einen Punkt möchte ich übrigens noch besonders hervorheben, der bei den bisher beschriebenen Objekten noch keine Erwähnung gefunden hat. Bei den in reiner Polansicht sich darbietenden Asteren, z. B. des 4—8-Zellen-Stadiums (Fig. 28 und 29), tritt eine regelmäßige Anordnung der 32 Chromosomen in der Weise hervor, daß sich durch die kreisförmige Aequatorialplatte jeweils ein Durchmesser legen läßt, welcher die Chromosomen in zwei Gruppen zu je 16 trennt, ohne eines der Chromosomen zu schneiden. Es zieht sich längs diesem (auf den Figuren durch die gestrichelte Linie angedeuteten) Durchmesser gleichsam ein schmaler Spalt durch die Aequatorialplatte und die Zweiteiligkeit der letzteren tritt um so deutlicher hervor, als zu beiden Seiten dieses scheinbaren Spaltes die Chromosomen größtenteils der Länge nach ausgestreckt sind, während in den übrigen Teilen der Figur mehr die Winkel- und Hakenform der Elemente vorherrscht. Es darf wohl aus den Bildern der Schluß gezogen werden, daß irgend eine, bei der angewandten Konservierung unsichtbar bleibende

Trennungsvorrichtung vorhanden ist, durch welche auch im Asterstadium die Chromosomen in zwei Gruppen geschieden werden und da, wie die Figur 4 zeigt, in den betreffenden Furchungsstadien mindestens bis zur Metakinese die ganze citronenförmige Teilungsfigur von einer Kernmembran umschlossen ist, so ist wohl anzunehmen, daß jene Trennungsvorrichtung in einer unsichtbaren, membranartigen, die ganze Kernteilungsfigur durchsetzenden Scheidewand besteht.

Ich gehe jetzt zu demjenigen Gegenstande über, welcher in morphologischer Hinsicht den Angelpunkt der vorliegenden Untersuchung bildet, nämlich zu dem Verhalten der Kerne während des eigentlichen Ruhestadiums. Der Uebergang zu demselben erfolgt in den frühen Furchungsstadien von Diaptomus in der Weise, daß die an die Pole gerückten Chromosomen sich zunächst zu chromosomalen Teilbläschen oder, wie ich dieselben nennen will, zu **Idiomer**en<sup>1)</sup> umbilden (Fig. 1 u 3), in ähnlicher Weise, wie dies von RÜCKERT und mir für Cyclops und von anderen Autoren für eine Reihe verschiedener Objekte beschrieben worden ist<sup>2)</sup>.

Die Zahl dieser Idiomerer entspricht übrigens auf keinem meiner Diaptomus-Präparate der vollen Normalzahl der Chromosomen (32), vielmehr finden offenbar schon während der Telophasen Verschmelzungen der Chromosomen und ihrer Abkömmlinge statt, so daß höchstens 8 solcher Teilbläschen zur Anschauung kommen. Dieselben sind, wie sowohl Seitenansicht (Fig. 1) als Polansicht (Fig. 7 und 24) erkennen lassen, annähernd in einer Ebene und zwar in Form eines Ringes oder Kranzes angeordnet, zeigen also nicht die für andere Objekte beschriebene maulbeerförmige Gruppierung.

Sehr rasch erfolgt nunmehr die Verschmelzung der Idiomerer zu zwei gleich großen und dicht nebeneinander geschmiegtten Bläschen, welche zweifellos der väterlichen und mütterlichen Kernhälfte entsprechen und für welche ich die Bezeichnung **Gonomer**en vorschlagen möchte (Fig. 5 rechts und Fig. 8 oben). Während nun die Idiomerer sich als helle Bläschen darstellen, deren färbare Substanz in Form von größeren und kleineren Brocken der

1) Die nächstliegenden Bezeichnungen „Chromomerer“ und „Karyomerer“ haben bereits anderweitige Verwendung gefunden.

2) Ein Teil der älteren Angaben findet sich bei RÜCKERT (l. c. p. 348) citiert. Neuerdings haben namentlich SOBOTA (1897) bei Amphioxus, MEAD (1898) bei dem Annelid Chaetopterus und BOVERI (1901) bei Echinus das Auftreten solcher Teilbläschen beschrieben.

Innenfläche der Bläschenwand angelagert ist (Fig. 1 u. a.), ist in den Gonomeren ein fadenförmiges Gerüstwerk zu erkennen, in welchem sich keine deutlichen nukleolären oder chromosomalen Differenzierungen unterscheiden lassen (Fig. 5 und 8).

Bei der Furchung des Cyclospores pflegt, wie wir gesehen haben, der Doppelbau oder die Gonomerie der Kerne während des Ruhestadiums zu persistieren. Im Gegensatz dazu handelt es sich bei *Diaptomus* nur um eine kurz dauernde Uebergangsphase. Die beiden Gonomeren verschmelzen sehr rasch miteinander, und es kommt zur Bildung eines ungeteilten, zunächst ovoiden, später kugeligen oder kurz-ellipsoidischen Kernes, an welchem nur in sehr seltenen Fällen zwei zipfel- oder lappenförmige Fortsätze auf die ursprüngliche Zusammensetzung hinweisen.

Demnach würde also im eigentlichen Ruhestadium jede Andeutung eines Doppelbaues der Kerne verschwunden sein, wenn nicht die Nukleolarsubstanz in ihrem Auftreten eine auffällige Symmetrie zeigen würde. Wir finden nämlich speciell in den jüngeren Furchungsstadien folgendes: unmittelbar nachdem die Verschmelzung der Gonomeren stattgefunden und der Kern eine ovoide Gestalt angenommen hat, kommen an dem dem Spindelreste zunächst gelegenen Pole mit vollständiger Regelmäßigkeit zwei symmetrisch gelegene, anfänglich gleich große Nukleolen zur Abscheidung (Fig. 6a, 8a). Allmählich rücken dieselben ins Kern-Innere herein (Fig. 6b), sie legen sich aneinander (Fig. 6c) und können schließlich miteinander ganz verschmelzen. In älteren Furchungsstadien, z. B. im Stadium 32—62, habe ich ein etwas verschiedenes Verhalten gefunden: die Entstehungsweise der beiden Nukleolen ist hier die nämliche, wie in früheren Stadien (vergl. Fig. 8a), dagegen sieht man, wie in den sich allmählich abrundenden Kernen die ins Innere rückenden Nukleolen vorübergehend eine erhebliche Verschiedenheit in ihrer Größe zeigen (Fig. 9). Ehe aber ihre Verschmelzung zu einen großen Nucleolus erfolgt, gleicht sich diese Größenverschiedenheit wieder aus: wenigstens fand ich in einem und demselben Eisack in denjenigen Eiern, welche mit Rücksicht auf das Verhalten der Stammzelle als die jüngeren zu betrachten sind (Fig. 9), ungleiche, dagegen in den etwas älteren Eiern (Fig. 10) gleich große Nukleolen, bezw. einen einzigen großen, durch Verschmelzung der beiden ursprünglichen Nukleolen entstandenen Kernkörper.

Ich halte es für das Nächstliegende, diese vorübergehende Größenverschiedenheit der Nukleolen, der wir auch bei der

Gonadenbildung begegnen werden, auf ein ungleiches Wachstum der beiden Körper zurückzuführen, möchte es aber auch nicht für ausgeschlossen halten, daß die Größenverschiedenheit auf einer periodischen, beide Nukleolen betreffenden und vielleicht mit Vakuolenbildung zusammenhängenden Vergrößerung und Verkleinerung beruht, wie ich eine solche früher am Hauptnucleolus des Seeigel-Keimbläschens im Leben beobachtet habe.

In besonders schöner Weise zeigen die Stammzellen und ihre Schwesterzellen, sowie später die sekundären Ur genitalzellen in ihren Kernen das Nukleolenpaar (Fig. 7, 8, 9, 11, 12, 13), und das Nämliche ist der Fall bei den großen centralen Entodermzellen, welche später bei der Gastrulation als ein solider Pfropf in die Tiefe geschoben werden (Fig. 11 und 12 *E*). Im Gegensatz zu den früher besprochenen Kernen habe ich bei allen hier genannten Zellen niemals eine Ungleichheit der Nukleolen wahrgenommen, vielmehr fanden sich immer entweder zwei gleich große „primäre“ oder ein einziger, viel größerer „sekundärer“ Nucleolus. Daß auch hier der sekundäre Nucleolus durch Verschmelzung der primären seine Entstehung nimmt, dafür sprechen zahlreiche, in beinahe allen Zellgattungen und Entwicklungsstadien beobachtete Bilder, in welchen sich zwei dicht nebeneinander gelagerte Nukleolen oder ein einziger bisquitförmiger vorfand.

Es bleibt zu erwähnen übrig, daß sich nach erfolgter Gastrulation auch noch im Ektoderm (Fig. 11 und 12) regelmäßig entweder zwei kleinere oder ein größerer Nucleolus vorfanden, und wenn sich auch das relative Alter der einzelnen Kerne nicht immer so genau feststellen ließ, wie bei der Furchung, so darf doch wohl ohne weiteres angenommen werden, daß auch hier zunächst zwei primäre Nukleolen ihre Entstehung nehmen, durch deren Verschmelzung der große, sekundäre zustande kommt.

Was bedeutet nun das symmetrische Auftreten zweier Nukleolen in den jungen Furchungskernen?

Wenn wir es hier überall mit einem ausgesprochen ellipsoidischen Kernbau zu thun hätten und wenn die beiden Nukleolen etwa in der Nähe der Brennpunkte des Ellipsoids zur Ausbildung kämen, so könnte man vielleicht an einen einfachen Zusammenhang mit der Gestalt des Kerns, an geometrische oder Gleichgewichtsbeziehungen denken. Nun sehen wir aber (Fig. 6) die Nukleolen nebeneinander am spitzigen Pol eines eiförmigen Kernes ihre Entstehung nehmen, eine Anordnungsweise, für welche, wenig-

stens nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse, eine rein mechanische Erklärung nicht gegeben werden kann, und dasselbe gilt für das Auftreten zweier symmetrisch gelegener Nukleolen in kugelförmigen Kernen (z. B. Fig. 13, Urogenitalzellen).

Das Nächstliegende ist jedenfalls anzunehmen, daß die in dem Auftreten der Nukleolarsubstanz hervortretende Symmetrie mit der in den vorangehenden mitotischen Phasen bestehenden Symmetrie, d. h. mit der Selbständigkeit oder Autonomie der elterlichen Kernhälften im Zusammenhang steht, daß also in dem Vorhandensein zweier symmetrischer Nukleolen das Fortbestehen des Doppelbaues der Kerne zum Ausdruck kommt.

Einen absolut strengen Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme vermag ich allerdings für *Diaptomus* selber nicht zu geben, da in denjenigen rasch vorübergehenden Phasen, in welchen der Kern eine deutliche Zusammensetzung aus zwei Gonomeren erkennen läßt (Fig. 5 u. a.), die Nukleolen noch nicht zum Vorschein kommen oder wenigstens nicht mit Sicherheit als solche von den Verdickungen des Kerngerüsts unterschieden werden können. Allein ich glaube, daß der hier angenommene Zusammenhang mit Rücksicht auf die gleich zu besprechenden Beobachtungen an anderen Formen nicht bezweifelt werden kann und daß wir also sagen dürfen, daß in den Embryonalkernen von *Diaptomus* die Autonomie der elterlichen Kernhälften nach Ablauf der Mitose in dem symmetrischen Auftreten zweier Nukleolen zum Ausdruck kommt, daß aber bei längerer Kernruhe diese Symmetrie dadurch wieder verwischt zu werden pflegt, daß die beiden primären Nukleolen zu einem großen sekundären Nucleolus verschmelzen.

Eine vollständige Ergänzung, durch welche der eben ausgesprochene Satz eine sichere Stütze gewinnt, erhalten nämlich die Befunde bei *Diaptomus* durch Beobachtungen an *Cyclops brevicornis* und durch Mitteilungen, welche CONKLIN über das Ei eines Gastropoden, *Crepidula plana*, gemacht hat. Ich muß auf diese Verhältnisse etwas genauer eingehen, da es darauf ankommt, gerade in diesem Punkte die empirische Grundlage so sicher und so unanfechtbar als nur irgend möglich zu gestalten.

Was zunächst *Cyclops* anbelangt, so habe ich schon früher, ohne diesem Verhalten eine weitere Beachtung zu schenken, in den späteren Furchungsstadien von *Cyclops brevicornis* Doppelkerne mit je einem Nucleolus in jeder Kernhälfte

gefunden und auf Abbildungen wiedergegeben<sup>1)</sup>. Hier kann kein Zweifel darüber bestehen, daß das Auftreten zweier symmetrischer Nucleolen mit dem Doppelbau der Kerne in ursächlichem Zusammenhang steht, daß wir es also gewissermaßen mit einem väterlichen und mütterlichen Nucleolus zu thun haben.

Im einzelnen verhält sich bei *Cyclops brevicornis* die Nucleolensubstanz bei der Rekonstitution und im Ruhezustand der Kerne folgendermaßen. In den früheren Furchungsstadien bis herauf zum 8-Zellenstadium (Textfig. A a und b) sieht man schon in jedem der maulbeerförmig gruppierten Idiomeren, je nach deren Größe, eine oder mehrere kleine Nucleolen auftreten (Textfig. A a rechts). Während die Idiomeren, deren Zahl auch bei *Cyclops* niemals der vollen Zahl der Chromosomen [12<sup>2</sup>] entspricht, unter starker Vergrößerung und Abblässung miteinander verschmelzen, nimmt die Zahl der Nucleolen und ihre Ungleichheit zu (Fig. A a links), und wenn sich schließlich ein Doppelkern gebildet hat, befindet sich in jedem Gonomer eine größere Anzahl von Nucleolen, von denen keiner durch Größe gegenüber den anderen besonders hervortritt (Textfig. A b).

Schon im 16-Zellenstadium (Textfig. A c) finden wir ein etwas abweichendes Verhalten. Noch während hier die Idiomeren zu den Gonomeren verschmelzen, nimmt in jeder der beiden, durch tiefe Einkerbungen voneinander getrennten Kernhälften einer der Nucleolen bedeutend an Größe zu und überwiegt nunmehr ganz erheblich gegenüber den übrigen, an verschiedenen Stellen des Kernraumes anschließenden nukleolären Tröpfchen. Häufig sieht man auch dicht neben den großen Nucleolen einen oder mehrere kleinere gelagert, was auf eine successive Verschmelzung der letzteren mit den großen Körpern schließen läßt. Jedenfalls kann aber so viel gesagt werden, daß sich bereits in diesem Stadium in der Anordnung der nukleolären Substanz eine ausgeprägte, dem Doppelbau der Kerne entsprechende und zweifellos mit diesem in einem ursächlichen Zusammenhang stehende Symmetrie bemerklich macht.

In noch späteren Furchungsstadien, etwa vom 64-Zellenstadium an (Textfig. A d), finden sich die bereits oben beschriebenen Bilder: in den fertigen Doppelkernen, deren Gonomeren mehr oder

1) Die Keimbahn von *Cyclops*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIX, 1897, Fig. 16, 24, 26, 27. — Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena 1899, Fig. 136 f.

2) Bei *Cyclops brevicornis* finden sich in den Keimbahnelementen und in den Furchungskernen 12 bivalente Chromosomen.

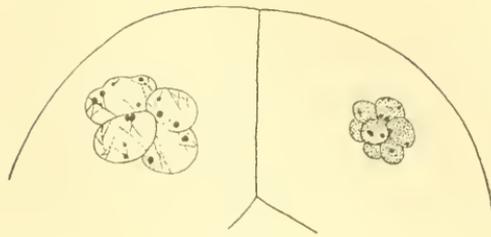


Fig. Aa

Fig. A, a—f.  
Furchungs-  
kerne von  
*Cyclops bre-*  
*vicornis*.

a Maulbeer-  
förmige  
Kerne des  
8-Zellen-  
stadiums.

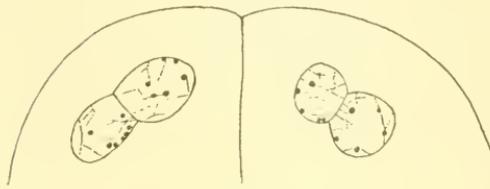


Fig. Ab

b Doppel-  
kerne des  
8-Zellen-  
stadiums.

c Gonomerer  
Kernzustand  
im 16-Zellen-  
stadium.

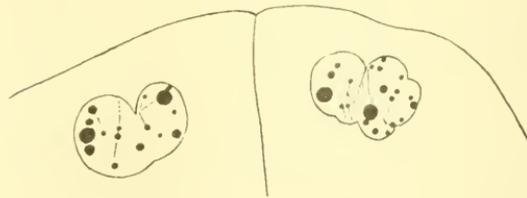


Fig. Ac

d Gonomerer  
Kernzustand  
im 64-Zellen-  
stadium.

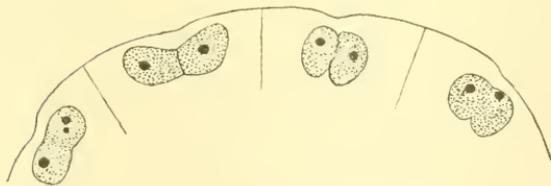


Fig. Ad

e Frühe  
Knäuel-  
phasen der  
gonomeren  
Kerne. f Go-

nomerer  
Kernzustand  
in späteren  
Furchungs-  
stadien.

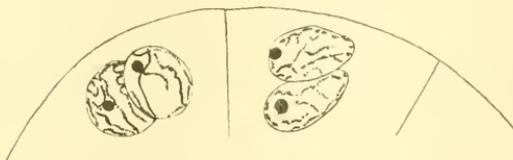


Fig. Ae

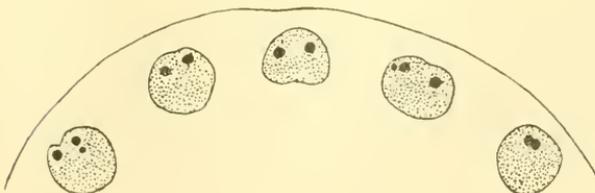


Fig. Af

weniger deutlich durch eine Scheidewand getrennt sind, zeigt jede Kernhälfte einen großen Nucleolus, welchem nur selten (Textfig. Ad links) noch ein kleinerer, gewissermaßen verspäteter zugesellt ist. Noch beim Uebergang zur Knäuelbildung, einer Phase, welche den Doppelbau ganz besonders deutlich erkennen läßt (Textfig. Ae), zeigt jedes Gonomer einen einzigen Nucleolus.

Neben den Eisäcken, welche die eben beschriebenen Bilder (Textfig. Ad und e) aufweisen, finden sich nun auch solche (Textfig. Af), in welchen die Kerne weder durch das Vorhandensein von Scheidewänden noch durch den Besitz von Einkerbungen die Gonomerie hervortreten lassen, dagegen durchweg zwei gleich große Nucleolen beherbergen, also Bilder, welche den bei *Diaptomus* beobachteten (Fig. 10 u. a.) vollkommen entsprechen.

Dieses Nebeneinandervorkommen der beiden Bilder läßt es als unzweifelhaft erscheinen, daß bei *Cyclops* auch im zweiten Falle das regelmäßige Auftreten von zwei Nucleolen auf einen fortbestehenden autonomen Zustand der beiden Kernhälften zurückzuführen ist, wenn auch ein solcher bei unseren jetzigen Hilfsmitteln sich in keiner anderen Weise zu erkennen giebt. Diese zunächst für *Cyclops* gezogene Folgerung ist aber, wie ich glaube, ohne weiteres auf *Diaptomus* übertragbar.

Aehnlich wie die Kerne der späteren Furchungsstadien von *Cyclops* verhalten sich nach den Untersuchungen von CONKLIN<sup>1)</sup> die Furchungskerne von *Crepidula*. Was diese Beobachtungen für mich besonders wertvoll macht, das ist ihre bis in kleinste Einzelheiten gehende Uebereinstimmung mit den Befunden bei *Diaptomus*.

Aus der Verschmelzung der Idiomeren gehen bei *Crepidula* Doppelkerne hervor, deren eng aneinander gedrückte Kernhälften zunächst noch durch eine Scheidewand voneinander getrennt sind. Diese Scheidewand, welche allmählich verschwindet, erhält sich am längsten an der centrosomalen Seite des Kernes und zwar in Gestalt einer in den Kern einschneidenden Furche (Textfig. Ba). In einzelnen Zellen läßt sich diese Furche während des größten Teils der Ruhestadiums verfolgen, in anderen verschwindet sie

1) CONKLIN, E. G., The individuality of the germ nuclei during the cleavage of the egg of *Crepidula*. Biol. Bull., V. 2, Boston 1901. Die hier beigegebenen Skizzen (Textfig. Ba und Bb) sind einer anderen Schrift CONKLIN's entnommen: Protoplasmic movement as a factor of differentiation. Biol. Lect. Marine Biol. Labor. (1898). Boston 1899.

früher, kann aber in den Prophasen des folgenden Teilungsschrittes wieder erscheinen. Der hier beschriebene Doppelbau der Kerne läßt sich bis zum 19-Zellenstadium in den Telophasen aller Furchungskerne und weiterhin bis zum 60-Zellenstadium wenigstens in einigen Kernen verfolgen.

Fig. Ba.

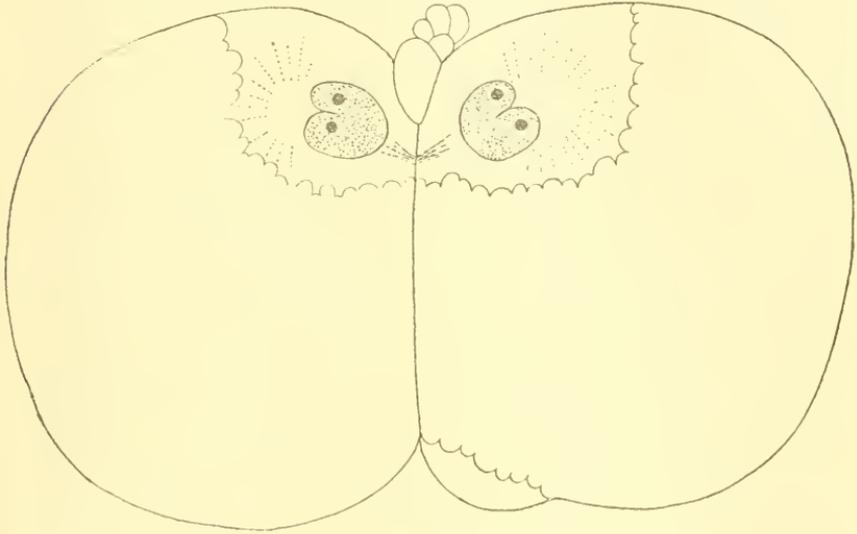


Fig. Bb.

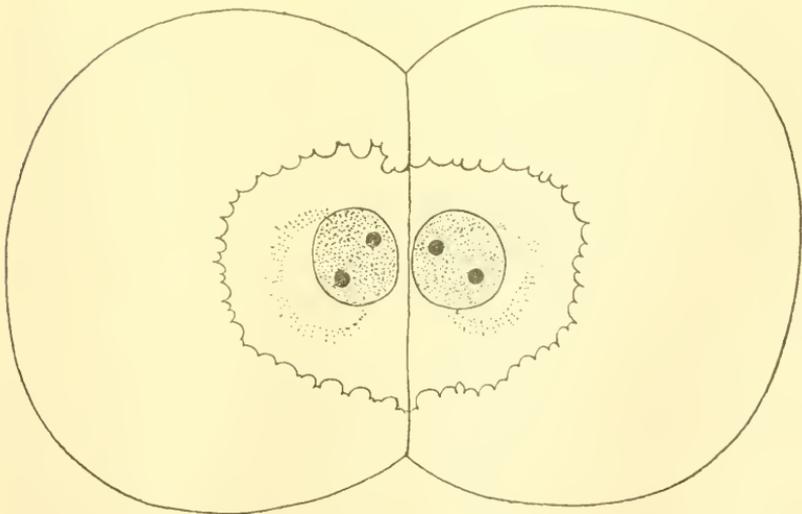


Fig. B, a—b. Zweizellenstadium von *Crepidula*. a Frühere Phase in Seitenansicht. b Spätere Phase in Polansicht (nach CONKLIN).

Was nun das Verhalten der Nukleolen anbelangt, so findet sich gewöhnlich auf jeder Seite der Scheidewand ein einziger kleiner Nucleolus (Textfig. Ba). Diese beiden Nucleoli persistieren noch lange nach dem Schwund der Scheidewand, häufig sogar während der ganzen Ruhephase (Textfig. Bb). Bei den meisten, wenn nicht bei allen Teilungen der früheren Furchungsstadien finden sich in den Telophasen zwei, und nur zwei Nukleolen. Wenn jedoch die Teilung von einer sehr langen Ruheperiode gefolgt ist, kann ihre Zahl auf mehr als zwei anwachsen oder aber sie können alle miteinander zu einem ausnehmend großen (enormously large) verschmelzen.

Wenn nun auch bei *Crepidula* die Autonomie der elterlichen Kernhälften während der Teilung selber nicht wahrnehmbar ist, so dürfen wir doch sicherlich mit CONKLIN annehmen, daß der in den Telophasen immer wieder auftretende Doppelbau der Kerne und das symmetrische Auftreten der Nukleolarsubstanz mit einer Fortdauer der Selbständigkeit der Kernhälften in Zusammenhang zu bringen ist. Auf die Befunde bei *Diaptomus* speciell werfen die Angaben CONKLIN's deshalb ein Licht, weil bei *Crepidula* die beiden Nukleolen auch nach dem Unsichtbarwerden des Doppelbaues persistieren und weil sie, wie bei *Diaptomus*, unter Umständen miteinander zu einem großen sekundären Nucleolus verschmelzen.

Bei *Crepidula* lassen sich also, wie bei *Cyclops brevicornis*, im ganzen drei Phasen der Nukleolenbildung (Auftreten je eines primären Nucleolus in den getrennten Gonomeren, Persistieren im scheinbar einheitlichen Kernraum, Verschmelzung zu einem großen sekundären Nucleolus) verfolgen, während bei *Diaptomus* die erste und zweite Phase gewissermaßen zusammenfällt, indem hier die primären Nukleolen symmetrisch in dem scheinbar einheitlichen Kernraum ihre Entstehung nehmen. Ich habe bereits in der vorläufigen Mitteilung diese Verschiedenheiten in einer Reihe dargestellt und will dieselbe hier in teilweise veränderter Ausdrucksweise wiederholen:

I. *Cyclops*, jüngste Furchungsstadien: In den Idiomeren treten noch vor ihrer Vereinigung zu den Gonomeren zahlreiche kleine Nukleolen auf (Textfig. A a—b).

II. *Cyclops*, mittlere Furchungsstadien: In den Idiomeren treten zahlreiche kleine Nukleolen auf. Nach der Bildung des gonomeren Kernzustandes beginnt in jeden Gonomer ein

Nucleolus an Größe bedeutend zu überwiegen. Diesem schließen sich mehr und mehr die früher und teilweise wohl auch die später gebildeten („adventiven“) Nukleolen an (Textfig. A c).

III. *Cyclops*, spätere Furchungsstadien und *Crepidula*: Erst nach dem Eintreten des gonomeren Kernzustandes erfolgt die Bildung der Nukleolarsubstanz und zwar von vornherein in Form je eines primären Nucleolus in jeder Kernhälfte (Textfig. A, d—e; B, a—b). Es können noch nachträglich gebildete, „adventive“ Nukleolen hinzukommen, oder es kann eine Verschmelzung der beiden primären zu einem sekundären erfolgen.

IV. *Diaptomus*: Erst nach Verschmelzung der Gonomeren zu einem einheitlichen Kerne treten die beiden primären Nukleolen hervor. Kein Hinzutreten adventiver Nukleolen, jedoch vielfach Verschmelzung der primären zu einem großen sekundären Nucleolus (Fig. 8—10).

Es kann nicht entgehen, daß sich in dieser Reihe die Symmetrie im Auftreten der Nukleolarsubstanz von Stufe zu Stufe schärfer geltend macht, so daß schließlich bei *Diaptomus* diese Symmetrie noch hervortritt, trotzdem schon bei der Entstehung der Nukleolen von einem Doppelbau der Kerne nichts mehr zu erkennen ist.

Jedenfalls dürfte aber im Hinblick auf diese Zusammenstellung der Befunde bei *Diaptomus*, *Cyclops* und *Crepidula* kaum bezweifelt werden können, daß auch bei *Diaptomus* das regelmäßige Auftreten zweier Nukleolen im Kernruhe stadium bedingt ist durch den Fortbestand der Autonomie der elterlichen Kernhälften.

#### 4. Kapitel.

##### Die Autonomie der Kernhälften bis zur Bildung der Keimmutterzellen.

Nachdem wir bei *Diaptomus* die Autonomie der elterlichen Kernhälften bis zu dem Punkte verfolgt haben, bis zu welchem die Untersuchung schon bei *Cyclops* gelangt war, nämlich bis zur Bildung der beiden sekundären Urgeschlechtszellen, handelt es sich um die Beantwortung der ersten der in der Einleitung aufgeworfenen Fragen, ob eine Weiterverfolgung bis zur Bildung der Fortpflanzungszellen möglich ist, ob also eine Kontinuität der Auto-

nomie von den Großeltern bis zur Enkelgeneration nachweisbar ist.

Es wurde bereits oben darauf hingewiesen, daß schon während der Furchung und Gastrulation gerade die Zellen der Keimbahn die Symmetrie der Nukleolarsubstanz und damit also auch den Doppelbau der Kerne in besonders typischer Weise erkennen lassen. So zeigt im Stadium 32—62 (Fig. 7 und 8) die (rosa gehaltene) Stammzelle das Nukleolenpaar in charakteristischer Weise und auch in den Prophasen der folgenden Teilung (Fig. 9) ist noch keine Verschmelzung der Nukleolen eingetreten.

Auch die neue, als primäre Urgenitalzelle zu bezeichnende Stammzelle (Fig. 11) zeigt das nämliche Verhalten, und, nachdem sich die (auf meinen Diaptomus-Präparaten leider nicht vorhandene) letzte Teilung vollzogen hat, bringen auch die Kerne der beiden sekundären (definitiven) Urgenitalzellen (Fig. 12 und 13) die Symmetrie der Nukleolen in ausgeprägter Weise zur Ansicht. Später verschwindet freilich diese letzte Spur des Doppelbaus der Kerne und nachdem die beiden Urgenitalzellen zusammen mit dem Pfropf der Entodermzellen in die Tiefe gedrängt worden sind (Fig. 13), sieht man in dem darauffolgenden Dauerstadium (Fig. 14), beziehungsweise in der gleichaltrigen Phase der Subitaneier in den Kernen nur noch einen großen, durch Verschmelzung entstandenen Nucleolus.

Nach dem, was bisher über das Verhalten der Nukleolarsubstanz mitgeteilt worden ist, kann es nicht Wunder nehmen, wenn in den Urgenitalzellen während der ganzen folgenden Ruheperiode, welche erst im Larvenstadium mit drei Schwimmfußpaaren ihr Ende nimmt, sich stets nur je ein großer Nucleolus vorfindet (Fig. 16) und wenn erst bei der folgenden, die Gonadenbildung einleitenden Teilung die Symmetrie der Nukleolarsubstanz wieder zum Vorschein kommt. Denn wenn schon in den kurzen Kernruhestadien der Furchungsperiode jene Verschmelzung mehr und mehr zur Regel wird, so ist von vornherein zu erwarten, daß auch in den Kernen der Urgenitalzellen dieser Fall eintritt und daß der so geschaffene Zustand während der langen Ruhezeit, in welcher die Aktivität der Kerne jedenfalls auf ein Minimum herabgesetzt ist, keine Änderung erleidet. Wenn also auch während einer ziemlich langen (bei den Dauereiern vielleicht durch Monate sich hinziehenden) Ruhezeit die Spuren des Doppelbaues der Kerne vollkommen verwischt bleiben, so wird uns diese Thatsache nicht davon abhalten können, die später bei der Gonadenbildung

auf tretenden Bilder mit den bei der Furchung beobachteten in Zusammenhang zu bringen und gleiche Erscheinungen auf gleiche Ursachen zurückzuführen.

In den jungen Diaptomus-Larven liegt, wie die Fig. 15 zeigt, die Gonadenanlage (*g*) zwischen Herz (*h*) und Verdauungstractus (*m*) und zwar an der Stelle, wo der magenartig erweiterte Abschnitt des letzteren in den dünnen Mitteldarm übergeht. Hier sieht man bei Larven mit 2 Schwimmfußpaaren die 2 sekundären Urogenitalzellen symmetrisch neben einander gelagert und zwar in ähnlicher Weise gegeneinander gepreßt, wie die Blastomeren eines Eies im Zweizellenstadium (vergl. das Querschnittsbild Fig. 16). Ihrer Außenfläche sitzen einzelne peritoneale, linsenförmig gestaltete Zellen auf und im Zellkörper finden sich, der Kernmembran angelagert, Brocken einer anscheinend amorphen Substanz, welche sich sowohl bei Hämatoxylin- als bei Saffraninfärbung schwächer als die Nukleolarsubstanz tingiert. Die großen Kerne enthalten ein blasses Kernfadenwerk, welches mir schon in diesem Stadium den Eindruck eines lockeren Knäuels machte, und je einen großen, unregelmäßig gelagerten Nucleolus.

Wie schon erwähnt, macht sich der Beginn der Gonadenbildung im Stadium mit drei Schwimmfußpaaren (Fig. 15) bemerklich. Ganz regelmäßig teilt sich zunächst nur die eine der beiden Zellen, so daß ein sehr charakteristisches Dreizellenstadium hervorgeht. So zeigt Fig. 17 auf 2 benachbarten Schnitten die eine Zelle noch in Ruhe, die andere im Beginn der Teilung, in Fig. 15, sowie in Fig. 18, welche letztere 2 hintereinander gelegene Querschnitte durch die Gonadenanlage darstellt, sind bereits 3 Zellen zu sehen und in Fig. 19 (Dorsalansicht) macht die eine der beiden neugebildeten Zellen schon wieder Anstalt, sich aufs Neue zu teilen. Während der Teilung der einen Zelle findet eine Verlagerung der Elemente der Gonadenanlage statt in der Weise, daß sich entweder beide neue Tochterzellen (Fig. 15) oder wenigstens eine derselben (Querschnitte Fig. 18 und Frontalschnitt Fig. 19) vor die ungeteilte Zelle setzen. In zellteilungsgeschichtlicher Hinsicht ist zu bemerken, daß bei der Teilung wieder die von der Furchung her bekannte Chromosomenzahl (32) zum Vorschein kommt (Fig. 17b), daß in den neugebildeten Tochterzellen die Masse der färbbaren, extranukleären Abscheidungen entschieden größer ist, als in den schon längere Zeit im Ruhezustand befindlichen Zellen (Fig. 18a und b) und vor allem, daß in den jungen, eben rekonstituierten, gewöhnlich kugelförmigen Tochterkernen aber-

mals zwei gleich große und symmetrisch gelagerte Nukleolen auftreten (Fig. 18a und b). Bei der vollkommenen Uebereinstimmung, welche die betreffenden Bilder mit den bei der Furchung beobachteten zeigen (vergl. z. B. Fig. 18 mit Fig. 7 ff.), scheint mir jeder Zweifel darüber auszuschließen sein, daß auch hier das gleichzeitige, symmetrische Auftreten der beiden Nukleolen in den neugebildeten, kugeligen Tochterkernen auf einen Fortbestand des Doppelbaues der Kerne zurückzuführen ist.

Auch die folgenden Stadien zeigen mit Regelmäßigkeit die nämliche Erscheinung: junge Kerne enthalten 2 kleinere Nucleolen, ältere, schon längere Zeit in Ruhezustand befindliche einen einzigen großen Kernkörper. In besonders drastischer Weise kommt dieses Verhältnis natürlich dann zum Vorschein, wenn zufälliger Weise keiner der Kerne durch das Messer getroffen ist. So sieht man z. B. in Fig. 20, welche 2 Querschnitte durch die noch undifferenzierte, 12-zellige Gonadenanlage einer Larve mit 3 Schwimmfußpaaren darstellt, deutlich den Gegensatz zwischen den beiden Kernformen hervortreten: einerseits ältere, größere Kerne mit blassem Fadenwerk und einem einzigen, großen Nucleolus, andererseits jüngere, kleinere Kerne mit dichteren, knäuelig oder schleifenförmig sich darstellenden Kernfäden und paarigen Nukleolen.

Dieselben Erscheinungen kehren auch nach erfolgter geschlechtlicher Differenzierung wieder. Wie ich an anderer Stelle<sup>1)</sup> näher ausgeführt habe, fällt bei *Diaptomus* die histologische Differenzierung der Hoden und Ovarien und die Ausbildung der Geschlechtswege zeitlich zusammen mit dem Hervorwachsen der Genitalfüße und der Entfaltung der übrigen sekundären Geschlechtscharaktere. Während also in den Stadien mit 3 und 4 Schwimmfußpaaren die Gonadenanlage wenigstens für unser Auge noch indifferent erscheint, machen sich gleich zu Beginn des „Differenzierungsstadiums“ Verschiedenheiten bemerklich: die männliche Gonade charakterisiert sich durch die größere Zahl und die gleichmäßigere Beschaffenheit der Keimzellen (Fig. 22), die weibliche durch das frühzeitige Auftreten typischer Keimbläschen (Fig. 25 und 26, kb). Einen sicheren Anhaltspunkt zur Unterscheidung der Geschlechter bietet auf Schnittpräparaten auch die einseitige, bezw. paarige Anordnung und der Bau der Geschlechtswege. Während der unpaare Samenleiter in

1) Ueber die Fortpflanzung der limnetischen Copepoden des Titisees, S. 24.

diesen früheren Stadien mit einem zunächst kolbenförmigen (Fig. 21a), später bläschen- oder trichterförmig erweiterten (Fig. 22) Anfangsteil am Vorderende des Hodens beginnt und sich als ein gestreckter Zellenstrang von gleichmäßigem Kaliber nach hinten zieht, sind die beiden Eileiter schon bei ganz jungen Weibchen mit einigen Eimutterzellen gefüllt und zeigen dementsprechende Ausbuchtungen und Einschnürungen.

Die geschilderten, in mehrfacher Hinsicht instruktiven „Differenzierungsstadien“ finden sich bei den beiden *Diaptomus*-Arten des Titisees in den Sommermonaten Juli bis August. Während sich aber bei *Diaptomus denticornis* die Entwicklung zum geschlechtsreifen Tier sehr rasch vollzieht und bis Anfang August vollendet ist, tritt wenigstens bei den männlichen Individuen von *D. laciniatus* etwa um die gleiche Zeit, nämlich von Ende Juli an, eine Entwicklungspause ein, welche während des ganzen Herbstes anhält und erst im Januar von der mit lebhafter Zellvermehrung verbundenen Ausreifung der Gonaden unterbrochen wird.

Unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse sollen, zunächst von *Diaptomus laciniatus*, einige Stadien der späteren Gonadenentwicklung in Bezug auf das Verhalten der Kerne beschrieben werden.

Die Fig. 21 zeigt 3 Querschnitte durch eine ganz junge Hodenanlage. In 2 älteren, blässeren Kernen (Fig. 21b) ist ein großer Nucleolus zu erkennen, in den übrigen, jüngeren Kernen treten 2 kleinere auf und zwar zeigen diese letzteren auf den hier wiedergegebenen Bildern eine allerdings nicht sehr erhebliche Größendifferenz, in ähnlicher Weise, wie wir eine solche in gewissen Furchungsstadien beobachtet haben (Fig. 9). Ob es sich dabei um ein ungleiches Wachstum der beiden gleichzeitig gebildeten Nucleolen handelt oder ob die Bilder so zu erklären sind, daß sich die einzelnen Nucleolen periodisch vergrößern und verkleinern, das möchte ich auch hier dahingestellt sein lassen. Bemerkenswert ist im Uebrigen, daß bereits hier wieder zu der Duplicität der Nucleolen weitere Spuren des Doppelbaues der jungen Kerne hinzukommen, wie denn überhaupt bei fortschreitender Gonadenentwicklung, offenbar im Zusammenhang mit dem Größerwerden der Elemente, auch die Zeichen des Doppelbaues wieder zunehmen. So zeigen auf den vorliegenden Bildern mehrere der jüngeren Kerne (Fig. 21c) eine unverkennbare Biskuitform und erinnern dadurch an gewisse, bei der Furchung des Cyclops-Eies auftretende Kerntypen (Textfig. A, d u. f). Daß in dieser be-

sonderen Gestalt der Kerne wirklich eine Andeutung ihres Doppelbaues zu sehen ist, wird auch dadurch wahrscheinlich gemacht, daß die beiden Nukleolen in ausgeprägter Weise auf die beiden Hälften des Biskuits verteilt zu sein pflegen.

Ein etwas älteres Stadium der Hodenentwicklung zeigt der in Fig. 22 abgebildete Frontalschnitt. Da hier nahezu derjenige Entwicklungsgrad erreicht ist, auf welchem die Hoden während des Herbstes und eines Teils des Winters stehen bleiben und die Zellenvermehrung demnach eine sehr langsame wird, so kann es nicht Wunder nehmen, wenn (auch auf den übrigen, nicht abgebildeten Schnitten) die Zahl der mit nur einem Nucleolus ausgestatteten Kerne eine etwas größere, als in den vorhergehenden Stadien ist.

Untersucht man dann weiterhin die Laciniatus-Männchen während der Entwicklungspause selber, also z. B. im Anfang Oktober, so findet man fast ausschließlich Kerne mit einem Nucleolus, und umgekehrt wird, sobald im Anfang des Januar, noch unter der Eisdecke, die Ausreifung der Hoden und die Bildung der Spermatozoen ihren Anfang nimmt, das Vorkommen von zwei gleich großen Nukleolen in den rasch sich vermehrenden Ursamenzellen zur allgemeinen Regel.

Ich will, um die Zahl der Bilder nicht zu sehr zu vermehren, darauf verzichten, für jedes einzelne Stadium Belege zu bringen. Ich beschränke mich hier darauf, von einem anderen Centropagiden, von *Heterocope saliens*, ein Bild vorzuführen, welches in besonders instruktiver Weise die auch bei *Diaptomus* gefundenen Verhältnisse zusammenfaßt. Ich glaube sagen zu dürfen, daß die im Beginn der Fortpflanzung stehenden *Heterocope*-Männchen, wie sie im Titisee hauptsächlich im Juni erbeutet werden, nur hinter wenigen anderen Objekten zurückstehen dürften, was den einfachen und übersichtlichen Bau der Hoden, die geradezu schematische Aufeinanderfolge der Stadien und die Größe und Schönheit der Kernteilungsbilder anbelangt. Ich verweise auf das in Fig. 23 wiedergegebene Bild, welches nur insofern dem betreffenden Präparate nicht ganz entspricht, als die „Synapsis“-Zone (*syn*) etwas verkürzt worden ist.

In der Keimzone (*kz*) sind die Ursamenzellen in lebhafter Teilung begriffen. Man sieht zwischen den ruhenden Kernen Teilungsfiguren aller Phasen eingesprengt. Im Knäuelstadium läßt sich sehr häufig eine Zusammensetzung des Knäuels aus zwei gleich großen Portionen beobachten: diese Doppelknäuel (*dk*) er-

innern ungemein an manche Phasen der Urgenitalzellen von Cyclops und es dürften die Bilder wohl so zu erklären sein, daß in den beiden Hälften des durch eine unsichtbare Scheidewand gekammerten Kernes jede Knäuelhälfte für sich durch die Wirkung der Reagenzien kontrahiert worden ist. Im Anfangsteil des Hodens zeigen manche ruhende Kerne eine ausgeprägte Biskuit- oder Nierenform, was nach früheren Erfahrungen gleichfalls als eine Andeutung des Doppelbaues zu betrachten ist. Besonders instruktiv ist aber bei diesen in lebhaftester Teilung befindlichen Kernen der fast allgemeine Besitz von zwei gleich großen Nukleolen. Nur ganz wenige Zellen gönnen sich nämlich zwischen den Teilungen so viel Ruhe, daß schon während des Kerngerüststadiums eine Verschmelzung der beiden primären Nukleolen stattfindet (Fig. 23, Mitte). In der Regel findet diese Verschmelzung erst bei der Vorbereitung zur folgenden Teilung statt, weshalb man im Stadium der „Diakinese“ vielfach einen einzigen biskuitförmigen oder bereits kugeligen Nucleolus beobachtet (Fig. 23, Spitze des Hodens).

Die paarige Anordnung der Nukleolarsubstanz ist auch dann noch die Regel, wenn in den Ursamenzellen der letzten Generation, d. h. in den jungen Samenmutterzellen, die Chromatinsubstanz die Knäuelbildung wieder aufnimmt und in den als „Synapsis“ bekannten Kontraktionszustand eintritt. Noch während dieser Phase geht indessen allgemein die Verschmelzung der beiden primären Nukleolen vor sich (Fig. 29 *syn*) und, wenn der Knäuel sich wieder lockert und die für die Keimmutterzellen gleichfalls charakteristische „Diakinese“ (d. h. die lockere Verteilung der längsgespaltene, zunächst faden-, später stäbchenförmigen Elemente im Kernraum) eintritt, ist allgemein zwischen den Fadensegmenten nur ein einziger größerer Nucleolus wahrzunehmen (Fig. 29 *diak*).

Wir haben also gesehen, daß bei den männlichen Centropagiden die Spuren des Doppelbaues, also der Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernhälften, mindestens noch in den jungen Samenmutterzellen wahrzunehmen sind. Die Zweiteiligkeit der Knäuelfiguren, die vielfach biskuitartige oder zweilappige Form der ruhenden Kerne, vor allem aber die regelmäßige Bildung zweier primärer Nukleolen in den jungen Tochterkernen, also lauter Erscheinungen, welche während der Furchung und in den früheren Stadien der Gonadenbildung als Anzeichen des Doppelbaues erkannt werden mußten, treten, wie gezeigt wurde, mit wieder

zunehmender Deutlichkeit auch noch im Hoden der jungen Männchen auf und lassen nur die eine Deutung zu, daß mindestens bis zur Bildung der jungen Samenmutterzellen der Doppelbau der Kerne durch die Teilungen hindurch von Zellgeneration zu Zellgeneration übertragen wird.

Etwas anders verhalten sich die Hoden älterer, mitten in der Fortpflanzungsthätigkeit stehender Männchen. Hier sind die verschiedenen genannten Erscheinungen, insbesondere die Bildung zweier primärer Nukleolen, weniger regelmäßig zu beobachten und es hängt dies zweifellos damit zusammen, daß hier die Vermehrung der Ursamenzellen in einem viel langsameren Tempo vor sich geht, so daß natürlich die Zahl der in Teilung begriffenen, bezw. eben in den Ruhezustand eingetretenen Kerne bedeutend zurücktritt gegenüber der Zahl der schon längere Zeit in Ruhe befindlichen und daher mit einem einzigen sekundären Nucleolus ausgestatteten Elemente.

Ganz das nämliche, was für die Samenbildung der älteren Männchen gilt, ist naturgemäß bei der ebenfalls mehr kontinuierlich erfolgenden Eibildung zu beobachten. Allerdings gelangen speciell bei *Diaptomus* die Eier schubweise zur Reife und zur Ablage, aber die ersten Vorgänge im Ovarium, speziell die Teilungen der Ureizellen, finden doch nicht so simultan statt, wie die Teilungsprozesse in den jungen Hoden, und überdies bedingt schon die wesentlich geringere Zahl der Elemente, daß neugebildete Tochterkerne verhältnismäßig seltener zur Anschauung kommen. Trotzdem habe ich speziell bei jungen, im Sommer gefangenen *Laciniatus*-Weibchen eine ganze Reihe von Bildern gefunden, welche ebenfalls das Auftreten zweier primärer Nukleolen in den jungen Tochterkernen und ihre Verschmelzung in den älteren Phasen in typischer Weise hervortreten ließen. Die Figg. 25 und 26 geben z. B. Schnitte durch ganz junge Ovarien wieder, in welchen nicht nur in den jungen Ureizellen (Fig. 25 unten), sondern zum Teil noch in den Keimbläschen (Fig. 26 rechts oben) die betreffenden Verhältnisse wahrgenommen werden können.

Im Hinblick auf diese Bilder unterliegt es für mich keinem Zweifel, daß auch bei der Eibildung der Doppelbau der Kerne mindestens bis zu den jungen Eimutterzellen forterhalten wird, und daß der Umstand, daß bei älteren Weibchen die Spuren dieses Doppelbaues zurücktreten, mit dem langsameren Tempo der Teilungsprozesse zusammenhängt.

## 5. Kapitel.

**Das Verhalten der elterlichen Kernbestandteile während der Reifungsteilungen.**

Nachdem der Doppelbau der Kerne in beiden Geschlechtern bis zu den Keimmutterzellen verfolgt worden war, mußte versucht werden, das Schicksal der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile während der Reifungsteilungen festzustellen.

Es ist dabei von vornherein an drei Möglichkeiten zu denken. Entweder — und auf diese Möglichkeit weisen einige von botanischer Seite ausgeführte Bastardierungsversuche hin — findet im Verlauf der Keimzellenreifung eine vollkommene Trennung der elterlichen Kernhälften statt, so daß die reife Fortpflanzungszelle entweder nur väterliche oder nur mütterliche Kernbestandteile enthält, oder es erfolgt eine gleichmäßige oder aber eine ungleichmäßige Mischung der Kernbestandteile.

Ich habe mich bemüht, ohne jede Voreingenommenheit meine Präparate auf diesen Punkt hin zu prüfen, und ich bin wenigstens in einem Fall zu Ergebnissen gelangt, welche einen Schritt zur weiteren Klärung des Gegenstandes ausmachen dürften.

Es sollen auch hier zunächst die Verhältnisse im männlichen Geschlecht besprochen werden und zwar unter Bezugnahme auf die Bilder, welche sich bei jüngeren Heterocopen vorfinden. Man findet hier hinter der Zone der Reifungsteilungen (Fig. 23 *rz*) eine Anzahl jugendlicher Samenzellen (Fig. 23 *sp*), deren Zellplasma bei Osmium-Saffraninbehandlung bereits den dunkleren Ton der fertigen Samenzellen (*sp'*) aufweist, bei denen jedoch die Kerne noch nicht gleichmäßig tingiert erscheinen und daher noch einen Einblick in ihre Struktur gewähren. In Fig. 24a und b sind sämtliche Samenzellen dieses Stadiums, welche sich in einem jungen Hoden auf 2 aufeinanderfolgenden Schnitten vorfanden, abgebildet (*sp*), in der oberen Reihe der Fig. 24a findet sich außerdem eine Anzahl beinahe reifer Samenzellen (*sp'*). Wie die Figur zeigt, weisen die ganz jungen, aus der zweiten Reifungsteilung hervorgegangenen Samenzellen außer dem fädigen Kerngerüst eine Anzahl gewöhnlich verschieden großer Nukleolen auf. Man kann sich nun dem Eindruck nicht entziehen, daß auch hier eine gewisse Tendenz der Nukleolarsubstanz zur Ansammlung an zwei Punkten des Kernraumes besteht. Wenigstens lassen sich die sämtlichen verschiedenen Bilder, welche diese schmale Uebergangszone des

Hodens lieferte, sehr gut von der Annahme aus verstehen, daß die kleineren, an verschiedenen Punkten des Kernraumes anschließenden Nukleolen sich nacheinander an zwei den beiden Kernhälften entsprechenden Herden sammeln und hier zu je einem größeren Kernkörper verschmelzen, etwa in der Art, wie wir es in früheren Furchungsstadien von *Cyclops* gefunden haben (p. 317, Textfig. Ac).

In etwas älteren Samenzellen (Fig. 24a *sp'*) sieht man in dem kleiner werdenden Kernraum vielfach zwei dicht nebeneinander gelagerte gleich große Nukleolen, die dann schließlich zu einem einzigen, den Kernraum nahezu ausfüllenden Kernkörper verschmelzen. Allerdings treten in diesen etwas älteren Elementen auch Unregelmäßigkeiten verschiedener Art auf: so können sich, wie Fig. 24a zeigt, in dem sich verkleinernden Kernraum zwei größere und ein kleinerer oder aber ein größerer und zwei kleinere Kernkörper vorfinden. Indessen würden, wie ich nicht näher ausführen will, solche Vorkommnisse sehr leicht durch die ungleichzeitige Bildung der beiden primären Nukleolen, durch das Hinzutreten verspäteter oder adventiver Nukleolen u. s. w. erklärt werden können, so daß dadurch der Gesamteindruck, den die ganz jungen Samenzellen (*sp*) darbieten, nicht weiter alteriert wird.

Ich will zum Verständnis der Fig. 23 nur noch hinzufügen, daß in den älteren Samenzellen, nachdem der Kernraum durch einen einzigen, durch Verschmelzung entstandenen Kernkörper vollständig ausgefüllt ist, auch in dem Zellplasma kleinere Körper von gleichem Färbungsvermögen auftauchen. Die reife Samenzelle von *Heterocope* stellt sich also bei Osmium-Saffraninbehandlung als eine rundliche, rötlichgrau gefärbte Zelle dar, welche im Innern des Kernes einen lebhaft rot gefärbten, kugligen, als sekundären Nucleolus zu deutenden Substanztropfen und im Umkreis desselben einen Kranz kleinerer, ebenso gefärbter, im Zellplasma gelegener Kügelchen enthält.

Es wurde gesagt, daß in den ganz jungen, aus der zweiten Reifungsteilung hervorgegangenen Samenzellen sich eine ähnliche symmetrische Anordnung der Nukleolarsubstanz verfolgen läßt, wie bei der Furchung und Gonadenbildung. Ob nun wirklich darin eine Andeutung des Doppelbaues der Kerne zu sehen ist, möchte ich deswegen mit weniger Sicherheit behaupten, weil die Nukleolen wegen ihrer größeren Zahl doch nicht ganz genau die nämlichen Verhältnisse darbieten, wie in den früheren Stadien der Keimbahn, und vor allem deswegen, weil bei *Heterocope* und *Diaptomus*

die Reifungsteilungen selber wegen der verhältnismäßig großen Zahl und der Kleinheit der Chromatinelemente keine Anhaltspunkte zu einer solchen Deutung gewähren.

Zu bestimmteren und in der Hauptsache abweichenden Resultaten bin ich nun bei der Eibildung gelangt. Auch hier haben mir allerdings weder Diaptomus noch Heterocope ein brauchbares Material geliefert, da die vorliegenden Bilder wegen der Kleinheit der Elemente keine genaue Analyse gestatten. Dagegen möchte ich auch hier wieder auf mein altes Objekt, *Cyclops brevicornis*, zurückgreifen, da hier eine Reihe besonders günstiger Faktoren, die geringe Zahl und Größe der Chromatinelemente, sowie die Möglichkeit, ein beliebig großes Material zu beschaffen, zusammentreffen.

Bereits in einer früheren Arbeit<sup>1)</sup> habe ich über den Verlauf der Reifungsteilungen von *Cyclops brevicornis* ausführlich Mitteilung gemacht und dabei festgestellt, daß die erste Teilung eine Aequations-, die zweite eine Reduktionsteilung ist. Bei der Verfolgung dieser Verhältnisse war mir aufgefallen, daß gewissermaßen nicht der geradeste und einfachste Weg zur Halbierung der Chromosomenzahl eingeschlagen wird, sondern daß eine Reihe von Komplikationen, hauptsächlich verschiedene höchst auffällige Umordnungen der Chromatinelemente eingeschaltet werden. Bezüglich der Bedeutung dieser letzteren Vorgänge wagte ich keine Vermutungen aufzustellen und ich mußte mich im wesentlichen damit begnügen, die Thatsachen aufzuzeichnen.

Von dem inzwischen gewonnenen neuen Standpunkt aus erhalten nun aber, so viel ich sehe, die geschilderten Vorgänge eine vollkommen andere Beleuchtung und die einzelnen Phasen der betreffenden Periode finden gewissermaßen ganz von selber ihre Deutung.

Bei der Besprechung dieser Verhältnisse könnte ich mich einfach auf die früher gegebenen Figuren beziehen, welche (mit einer Ausnahme)<sup>2)</sup> die sämtlichen Phasen in richtiger Reihenfolge zur Darstellung bringen. Ich glaube jedoch, nochmals eine ganze Serie von Figuren und zwar unter besonderer Berücksichtigung einiger für unsere Frage wesentlicher Einzelheiten wiedergeben

1) Ueber die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile u. s. w. Taf. XXVIII.

2) Die Fig. 35 auf Taf. XXVIII der früheren Arbeit bezieht sich nicht, wie ich angenommen hatte, auf die zweite, sondern auf die erste Richtungsteilung.

zu sollen, um damit die Abbildungen dieser Arbeit zu einem vollständigen Kreis zusammenzuschließen.

Im Interesse einer besseren Uebersicht werde ich die Beschreibung der Vorgänge und ihre Deutung auseinanderhalten und will außerdem von vornherein vier Hauptphasen unterscheiden, von denen zwei dem ersten, zwei dem zweiten Teilungsakt zugehören.

### 1. Richtungsteilung.

#### 1. Hauptphase: Gegenüberstellung der Vierergruppen.

Wenn man die Ovidukteier von *Cyclops brevicornis* unmittelbar vor ihrem Austritt untersucht (Fig. 30), so stößt man auf eine in der Mitte der Zelle gelegene Figur, die ich als „provisorische Teilungsfigur“ bezeichnen möchte. Die zwölf, von hellen Höfen umgebenen chromatischen Elemente sind zu je sechs in zwei einander parallelen Ebenen angeordnet und zwar ist immer ein Element der einen Gruppe einem solchen der anderen genau opponiert. In Polansicht sind daher bei einer Einstellung immer nur 6 Elemente zu zählen (Fig. 30b), in Seitenansicht stellen sich dagegen die Chromosomen in der bekannten biserialen Anordnung dar, welche von RÜCKERT, VOM RATH und mir bei den verschiedensten Copepoden aufgefunden wurde (Fig. 30a). Außer den Chromosomen fand ich in diesem Stadium stets ein abseits gelegenes Doppelpunktchen (Fig. 30a), welches sich in Polansicht (Fig. 30b links) als ein einfacher Punkt darstellte. Ueber die Bedeutung dieses Gebildes wage ich keine Vermutung auszusprechen.

Welche Valenz haben nun die 12 Chromatinelemente?

Wie erinnerlich sein dürfte, entsteht bei der Eibildung der Copepoden durch unvollständige Querteilung des längsgespaltenen Kernfadens

$$\frac{a \ b \ c \ d \ \dots}{a \ b \ c \ d \ \dots}$$

eine bei den einzelnen Formen verschieden große Anzahl von „Vierergruppen“  $\left(\frac{ab}{ab}, \frac{cd}{cd} \dots\right)$ , welche aus zwei durch einen Längsspalt voneinander getrennten und durch eine Querkerbe in der Mitte geteilten Stäbchen zusammengesetzt sind (vergl. die schematische Textfig. Ca, p. 342). RÜCKERT, VOM RATH und ich haben nun im allgemeinen angenommen, daß in den central gelegenen Spindelanlagen der ältesten Ovidukteier, welche die Chromatinelemente in zwei parallelen Ebenen angeordnet zeigen und daher scheinbar

die metakinetische Phase aufweisen, die einzelnen Elemente den Wert von Spaltheilften, also von halben Vierergruppen, repräsentieren, daß also die chromatische Figur folgende Zusammensetzung habe:

$$\overline{ab\ cd\ \dots}$$

$$\overline{\overline{ab\ cd\ \dots}}$$

Bei *Cyclops brevicornis* ist dies indessen jedenfalls nicht der Fall. Denn wenn auch vor der Ablage der Eizellen eine sichere Entscheidung bezüglich des Baues der Chromatinelemente wegen ihrer vorübergehenden starken Verkleinerung nicht getroffen werden kann, so zeigen doch die unmittelbar nach der Eiablage sich darbietenden Figuren, wie wir sehen werden, in unzweideutiger Weise, daß jedes der 12 Chromatinelemente den Wert einer ganzen Vierergruppe hat, daß also auch in den central gelegenen Spindelanlagen der ältesten Ovidukteier (Fig. 30) die zwölf Vierergruppen in zwei Niveaus zu je sechs geschichtet sind:

$$\begin{array}{cccccc} \overline{ab\ cd\ ef\ gh\ ik\ lm} \\ \overline{ab\ cd\ ef\ gh\ ik\ lm} \end{array}$$

$$\begin{array}{cccccc} \overline{\overline{no\ pq\ rs\ tu\ vw\ xy}} \\ \overline{\overline{no\ pq\ rs\ tu\ vw\ xy}} \end{array}$$

Dieses für *Cyclops brevicornis* unzweifelhafte Ergebnis dürfte, wie ich glaube, auch auf manche andere Bilder ein Licht werfen. Ich möchte aber, um nicht zu weit vom Gegenstand abzukommen, vorläufig darauf verzichten, ein größeres Vergleichsmaterial heranzuziehen und nur auf einige von RÜCKERT gegebene, auf *Cyclops strenuus* bezügliche Figuren<sup>1)</sup>, sowie auf meine alten, die Eibildung von *Canthocamptus* betreffenden Bilder<sup>2)</sup> verweisen.

Ich wende mich nun zu den eben aus den Ovidukten getretenen und besamten Eiern (Fig. 31 und 32). An Stelle der central gelegenen, eines deutlichen Konturs entbehrenden „provisorischen Teilungsfigur“ gewahrt man jetzt dicht an der Eioberfläche ein linsenförmiges, von einer scharf hervortretenden Membran umschlossenes Bläschen, mit seiner größten Durchmesser-ebene parallel zur Eioberfläche eingestellt (Fig. 31a). In diesem

1) J. RÜCKERT, Zur Eireifung bei Copepoden. Anat. Hefte, 1894, Taf. XXI—XXII, Fig. 19b und 20.

2) V. HÄCKER, Die Vorstadien der Eireifung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLV, 1895, Fig. 35 a und 36.

„sekundären Keimbläschen“ finden sich immer noch, durch eine in der größten Durchmessersebene gelegene Scheidewand voneinander getrennt, jene zwei Gruppen von je 6 Chromatinelementen vor.

Was zunächst die letzteren anbelangt, so setzen sie sich, wie in diesem Stadium in unzweideutiger Weise zu erkennen ist, aus zwei dicht nebeneinander gelagerten, durch eine Querkerbe halbierten und durch einen Längsspalt voneinander getrennten Stäbchen zusammen. Namentlich in der Polansicht (Fig. 31b) tritt der Längsspalt deutlich hervor, woraus sich ergibt, daß in diesem Stadium, wenn man von der üblichen Orientierung der Kernteilungsfiguren ausgeht, die Spalthälften der Elemente nicht übereinander, sondern nebeneinander gelagert sind. Die Chromosomen der beiden Gruppen sind in Bezug auf die Scheidewand spiegelbildlich angeordnet, so daß je einem Elemente der einen Gruppe ein solches der anderen genau opponiert ist, und zwar wenden sich die beiden einander gegenüberliegenden Elemente im allgemeinen ihre konkaven Seiten zu, so daß man an die metakinetische Phase erinnert wird.

Während nun in den provisorischen Kernteilungsfiguren der Ovarialeier, abgesehen von den hellen Höfen, von einer Streifung oder von sonstigen Strukturen des Kernplasmas nichts zu erkennen ist, zeigt das an die Peripherie gerückte, sekundäre Keimbläschen eine Reihe von Differenzierungen, durch welche der Eindruck erweckt wird, als sei der Kern in eine der Chromosomenzahl entsprechende Anzahl von Abteilungen gekammert. Zunächst ist zu erwähnen, daß auch hier die einzelnen Chromatinelemente durch einen hellen, scharf begrenzten Hof von dem übrigen schwach färbbaren Kernplasma abgegrenzt sind. Ich bezweifle nicht, daß es sich sowohl in den Ovarialeiern als auch hier in den sekundären Keimbläschen, wie bei vielen ähnlichen Bildungen, um Schrumpfungsprodukte handelt. Was dann die oben erwähnte Scheidewand anbelangt, so ergibt sich aus einer Zusammenstellung der verschiedenseitigen Ansichten mit Bestimmtheit, daß hier eine wirklich wandartige, die ganze Durchmessersebene umfassende Bildung vorliegt<sup>1)</sup>. Sämtliche Präparate zeigen ferner, daß die Wand jeweils zwischen zwei einander opponierten Chromatinelementen in zwei Lamellen gespalten ist, welche einen linsenförmigen, der

1) In der früheren Arbeit ließ ich es dahingestellt, ob es sich hier um einen Plasmastrang oder um eine das Keimbläschen in zwei Hälften kammernde Scheidewand handelt.

Form der Chromatinelemente entsprechenden Raum zwischen sich einschließen. Ich muß es unentschieden lassen, ob die Entstehung dieses klaffenden Spaltraumes, ebenso wie die der hellen Höfe, auf eine Wirkung der Reagentien zurückzuführen ist.

Außer der Scheidewand sind bei Seitenansichten gut tingierbare, von Pol zu Pol ziehende Streifen und Linien zu bemerken. Gewöhnlich sind die Pole mit der eingekerbten Mitte der Chromatinelemente durch einfache Linien verbunden, während in den Zwischenräumen zwischen den benachbarten Chromosomen Doppel­linien auftreten, welche durch die Scheidewand hindurch ununterbrochen von Pol zu Pol ziehen (Fig. 32a). Auf den ersten Anblick scheinen diese Linien und Streifen den „Spindelfasern“ zu entsprechen. Trotzdem nun aber in späteren Stadien, wie wir sehen werden, die Streifung dichter wird und dann mit den gewöhnlichen Spindelfasern durchaus übereinstimmt (Fig. 33 u. 34), möchte ich doch bezweifeln, ob auf den zunächst beschriebenen Bildern diese Bildungen so zu deuten und ob sie nicht vielmehr mit den gefärbten, feinkörnig oder filzig erscheinenden Plasma­bändern und -brücken in Zusammenhang zu bringen sind, welche bei Polansicht zwischen den hellen Höfen der Chromosomen wahrzunehmen sind (Fig. 31b und 32b). Zu dieser Ansicht führte mich vor allem das Bild, welches die Linien und Linienpaare in Seitenansicht während der Hebung und Senkung des Tubus gewähren.

Im ganzen erhält man also den Eindruck, als sei das sekundäre Keimbläschen in diesen frühen Stadien in eine der Chromosomenzahl entsprechende Anzahl von Keilen oder Segmenten zerlegt, welche in zwei übereinander liegenden Kränzen angeordnet sind. Das Bild erinnert so, abgesehen von der Zahl der Segmente, an die früheren Furchungsstadien gewisser Eier, namentlich an das von F. E. SCHULZE beschriebene Sechszehnzellenstadium von *Sycandra*, und diese Aehnlichkeit wird dadurch noch verstärkt, daß man in Seitenansicht sehr häufig an den Enden der Doppel­linien Einschnürungen der Kernwand wahrnimmt (Fig. 32a). Vermutlich gehören diese Verhältnisse in die gleiche Kategorie von Erscheinungen, wie die „Garbenformen“ der ersten Richtungsspindel von *Ascaris* und die vielpoligen Spindeln in den pflanzlichen Pollen- und Sporenmutterzellen<sup>1)</sup>.

1) Vergl. Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena 1899, p. 126 u. 130.

In etwas späteren Stadien (Fig. 33 und 34) geht das sekundäre Keimbläschen unter Verlängerung seiner Achse in eine nuß- und schließlich helmförmige Spindelanlage über, die Streifung wird allmählich dichter und gleichmäßiger, die Scheidewand wird undeutlich und die Chromatinelemente stellen sich so ein, daß ihr Längsspalt nach den Seiten der Spindeln und die Spalthälften gegen die Pole gerichtet sind.

## 2. Hauptphase: Dicentrische Wanderung und Paarung der Spalthälften.

Unmittelbar auf das eben beschriebene Stadium und offenbar, ohne daß die längsgespaltenen Chromatinelemente sich vorher in einer Ebene zusammenordnen, erfolgt die Wanderung der Spalthälften an die Pole und die Bildung des ersten Richtungskörpers (Fig. 35). In keinem der sehr zahlreichen Eisäcke, welche die betreffenden Phasen zur Anschauung bringen, habe ich die Metakinese, d. h. die Voneinanderlösung der Spalthälften, beobachtet und ich muß daher annehmen, daß hier, wie bei so vielen anderen Zellformen, diese Phase sehr rasch abläuft. Sehr häufig findet sich dagegen das Dyasterstadium: man sieht in dem, einem Blütenköpfchen ähnlichen Richtungskörper und in der Kuppe des Eikerns die Chromatinelemente in zwei kranzförmigen Gruppen angeordnet (Fig. 35a), und glücklich getroffene Querschnitte zeigen aufs deutlichste, daß in den Richtungskörper und Eikern je zwölf einfache Schleifen eingegangen sind (Fig. 35b). Wenn also auch die Metakinese selber nicht zur Ansicht kam, so zeigen doch diese unmittelbar folgenden Phasen in unwiderleglicher Weise, daß von den 12 im sekundären Keimbläschen vorgefundenen „Vierergruppen“ je eine Spalthälfte in den Richtungskörper, die andere in den Eikern eingetreten ist, daß also die erste Richtungsteilung eine „Aequationsteilung“ ist.

In nur wenig älteren Phasen (Fig. 36) nehmen die anfangs U-förmig gebogenen Schleifen unter vorübergehender Verkürzung und Verdickung die Gestalt von Winkeln mit dicht aneinander gelagerten Schenkeln an und beginnen sich paarweise zusammenzulegen (Fig. 36a und b). Anfänglich ist die gegenseitige Anordnung der Paarlinge keine regelmäßige, und man sieht vielfach, namentlich in Polansicht (Fig. 36b), T-förmige Figuren, deren beide Arme durch je einen Paarling gebildet werden. Allmählich treten aber bei gleichzeitiger Verlängerung und Verdünnung der

Elemente, bestimmtere Verhältnisse ein, indem die beiden nunmehr wieder hufeisenförmigen Schleifen sich mit ihren Umbiegungsstellen aneinanderlegen und so das Bild eines H oder X gewähren (Fig. 37a und b).

Während der anfangs rundliche Eikern (Fig. 36a) sich mehr und mehr senkrecht zur Eioberfläche streckt und eine kugelförmige Gestalt annimmt (Fig. 37a), macht sich aufs neue eine Streifung bemerklich, welche vollkommen derjenigen des sekundären Keimbläschens entspricht. Zunächst erscheint bei Seitenansicht der Kern durch doppelte Linien in eine Anzahl von Fächern gesondert, deren jedes eines der Chromosomenpaare beherbergt (Fig. 36a), später kommen einfache Linien hinzu, welche die Berührungsstelle der Paarlinge, also die Mitte der H- und T-Figuren schneiden (Fig. 37a). Gleichzeitig nehmen die Paarlinge mehr und mehr eine zur Streifung senkrechte, also in Bezug auf die Spindelanlage äquatoriale Lage an.

Es wurde oben darauf hingewiesen, daß das sekundäre Keimbläschen durch die Streifung in 12 keilförmige Segmente oder besser Halbkeile zerlegt erscheint, welche in zwei spiegelbildlich sich entsprechenden Kränzen von je 6 angeordnet sind und deren jeder eine der Vierergruppen beherbergt (Fig. 31). Bei der dicentrischen Wanderung der Spalzhälften verschwindet die Scheidewand zwischen den beiden Kränzen und es sind also, wenn wir von den inzwischen auftretenden feinen Spindelfasern absehen, nur noch 6 von Pol zu Pol sich erstreckende Keile vorhanden (Fig. 39). Ein Vergleich dieses Zustandes mit den bei Abschluß der ersten Teilung sich anbahnenden Verhältnissen läßt es als nahezu sicher erscheinen, daß die im Eikern sich paarenden Spalzhälften je zwei im sekundären Keimbläschen einander opponierten Vierergruppen angehören. Wenn z. B. im sekundären Keimbläschen die Vierergruppen  $\frac{ab}{ab}$  und  $\frac{no}{no}$  in zwei sich entsprechenden Halbkeilen einander opponiert gewesen sind, so werden sich im Eikern nach Ablauf der ersten Teilung eben die beiden Spalzhälften ab und no miteinander paaren. Man könnte, um eine Erscheinung aus einem anderen Gebiet heranzuziehen, sagen, daß in je zwei übereinander liegenden Halbkeilen die Spalzhälften ausgetauscht und wechselseitig gepaart werden, so wie zwischen zwei konjugierten Infusorien die Wanderkerne ausgetauscht und mit den zurückgebliebenen stationären Kernen vereinigt werden.

## 2. Richtungsteilung.

### 3. Hauptphase: Umordnung der Einzelchromosomen.

Es konnte im bisherigen unberücksichtigt bleiben, daß die miteinander gepaarten Spaltheilungen ab und no ihrem Aussehen und ihrer Entstehung nach sich je aus zwei miteinander im Zusammenhang gebliebenen Einzelchromosomen a und b, bezw. n und o zusammensetzen, also bivalent sind. Dieses Verhältnis macht sich bei den jetzt zu besprechenden Vorgängen in einer von vornherein nicht zu erwartenden Weise geltend.

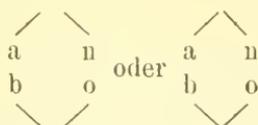
Wir haben gesehen, daß sich die X-förmigen Chromosomenpaare in der Anlage der zweiten Richtungsspindel allmählich senkrecht zur Streifung einstellen (Fig. 37a). Sie nehmen dabei eine zur Äquatorebene der Spindelanlage symmetrische Orientierung an, in der Weise, daß von jedem hufeisenförmigen Paarling der eine Schenkel oberhalb, der andere unterhalb der Äquatorebene zu liegen kommt. Während sich diese Einstellung vollzieht, brechen aber die bivalenten Paarlinge in der Mitte durch und zerlegen sich so in ihre Einzelchromosomen (Fig. 38a und b, Fig. 39). Es entstehen also aus den H-förmigen Figuren  $\begin{pmatrix} a \\ b \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n \\ o \end{pmatrix}$  Vierergruppen-ähnliche Formen:

$\begin{matrix} a & & n \\ & \diagdown & / \\ & & o \end{matrix}$  oder  $\begin{matrix} a & - & - & n \\ b & - & - & o \end{matrix}$ , in welchen je ein Einzelchromosom (z. B. a)

des einen Paarlings mit der auf der gleichen Seite des Äquators gelegenen Hälfte (z. B. n) des anderen in nähere Beziehung tritt. Zunächst tritt allerdings noch keine Verschmelzung der beiden benachbarten Elemente ein, wir werden aber sehen, daß eine solche während der Metakinese zustande kommt und daß demnach eine vollständige Umgruppierung oder Auswechslung der Einzelchromosomen stattfindet.

### 4. Hauptphase: Diccetrische Wanderung der neuformierten Elemente.

Während bei der ersten Teilung die Metakinese wegen ihres offenbar sehr raschen Verlaufes nicht zur Beobachtung gelangte, liegen mir zahlreiche Bilder vor, welche die entsprechende Phase des zweiten Teilungsschrittes vorführen. Man sieht, daß die nebeneinander gelegenen Einzelchromosomen sich enger zusammenschließen und beim allmählichen Auseinanderrücken die von anderen Objekten her bekannten Doppel-V bilden (Fig. 40):



Im Dyasterstadium, also zur Zeit, wenn sich unter gleichzeitiger Abhebung einer Dottermembran der zweite Richtungskörper abschnürt (Fig. 41a), sind aus den V-ern vollständig zusammenhängende, hufeisenförmige Schleifen entstanden, es hat also eine vollkommene Verschmelzung der heterogenen Hälften stattgefunden. Günstig getroffene Querschnitte durch die Schleifengruppen des zweiten Richtungskörpers und Eikerns (Fig. 41b) lassen mit wünschenswertester Deutlichkeit in jedem derselben 6 Schleifen, also die reduzierte Chromosomenzahl erkennen.

Ich vervollständige die gegebene Reihe von Stadien durch zwei Bilder, welche sich auf die erste Furchungsteilung beziehen. Das eine (Fig. 42) giebt die Polansicht des Asterstadiums wieder und läßt zwei Gruppen von je 6 Chromosomen erkennen. Unverkennbar ist in der einen (oberen) elterlichen Gruppe die Isolierung der einzelnen Schleifen weiter vorgeschritten, als in der anderen, eine Verschiedenheit der Phasen, welche die elterlichen Kernhälften vielfach auch noch in späteren Furchungsstadien und sogar noch in den Urgenitalzellen zeigen <sup>1)</sup>. Fig. 43 giebt einen Querschnitt durch die eine Spalthälftengruppe des Dyasterstadiums. Auch hier ist die den elterlichen Kernhälften entsprechende Gruppierung der im Querschnitte als Doppelpunkte sich darstellenden Chromatinschleifen deutlich zu erkennen.

Entsprechend der Sechszahl von (bivalenten) Chromosomen, welche der Eikern bei der zweiten Richtungsteilung erhält, beträgt bei der ersten Furchungsteilung die Zahl der Elemente in jeder der elterlichen Gruppen wiederum 6, wobei jedoch nach dem Vorhergehenden gleichfalls eine latente Bivalenz der Chromosomen anzunehmen ist.

Es wurde bereits erwähnt, daß über die hier geschilderten Vorgänge bereits vor 6 Jahren in allen Einzelheiten berichtet werden konnte. Einige Unsicherheiten, infolge deren die endgiltige Entscheidung gewisser Punkte vorbehalten werden mußte, habe ich inzwischen mit Hilfe des von Jahr zu Jahr vermehrten Materials beseitigen können und ich darf wohl annehmen, daß

1) Vergl.: Ueber die Selbständigkeit u. s. w., p. 598 ff.

die nunmehr gegebene Darstellung in keinem wesentlichen Punkte einer Ergänzung oder Verbesserung bedürftig ist. Die Größe und geringe Zahl der Elemente und vor allem auch ihre lockere Anordnung erleichtern bei *Cyclops brevicornis* die Untersuchung dieser bei manchen anderen Objekten so subtilen Verhältnisse außerordentlich und schließen einen Irrtum namentlich in den Zahlenverhältnissen vollkommen aus.

Eine Deutung der verschiedenen Neugruppierungen habe ich in meiner ersten Arbeit nicht versucht, und ich glaube auch, daß auf dem Boden unserer damaligen Kenntnisse eine solche nicht angängig gewesen ist. Es schien vor allem unmöglich zu sein, die beobachteten Komplikationen in direkte Beziehung zum Reduktionsvorgang zu setzen und es war mir daher, wie ich gestehen muß, die Auffindung dieser Dinge eine nicht ganz erfreuliche Ueberraschung. Hatte ich doch gehofft, in den Eiern von *Cyclops* mit ihren großen Chromatinelementen in jener Richtung besonders einfache und durchsichtige Verhältnisse vorzufinden!

In ein ganz neues Licht werden nun diese Vorgänge gestellt, wenn man die, wie ich glaube, gut zu begründende Annahme macht, daß zwischen den geschilderten Komplikationen des Reduktionsvorganges und dem in der ganzen Keimbahn beobachteten autonomen Zustand der elterlichen Kernhälften ein Zusammenhang besteht. Es wurde in den vorhergehenden Kapiteln der Nachweis erbracht, daß sich der Doppelbau der Kerne von der befruchteten Eizelle bis zu den männlichen und weiblichen Keimmutterzellen mit Zähigkeit forterhält und sich nicht nur im Verhalten der chromatischen, sondern auch, wo dieses versagt, in dem der nukleolären Substanz zu erkennen giebt und endlich, daß die bezüglichlichen Bilder gerade am Ende der Keimbahn, bei der Bildung der Ursamen- und Samenmutterzellen, wieder besonders deutlich und regelmäßig werden. Nun sehen wir, wenigstens bei *Cyclops*, im „sekundären Keimbläschen“ aufs neue das Bild eines aus zwei Hälften zusammengesetzten Kernes vor uns, und zwar wird hier der Doppelbau um so augenfälliger, als hier nicht nur die beiden Kernhälften durch eine deutliche, offenbar zweiblättrige Scheidewand gegeneinander abgegrenzt sind, sondern auch, weil der Inhalt der Kernhälften, die Chromatinelemente, eine ganz besonders ausgesprochene Symmetrie zeigen. Es scheint mir nun die Annahme nicht zu umgehen zu sein, daß der im „sekundären Keimbläschen“ zu Tage tretende Doppelbau die Fortsetzung der bei der Furchung und Gonadenbildung beobachteten Anordnungsverhältnisse bildet,

also gleichfalls durch die Fortdauer der Autonomie der elterlichen Kernhälften bedingt ist. Es ließe sich allerdings dagegen einwenden, daß ja die Form des Doppelbaues im sekundären Keimbläschen eine etwas andere ist als in den vorhergehenden Stadien. Aber einerseits ist auf die bekannte Thatsache hinzuweisen, daß überhaupt die betreffende Phase, die Diakinese, im Keimbläschen eigentümliche Verhältnisse darbietet, wie sie sich in anderen Kernformen nur andeutungsweise vorfinden, andererseits können wir die Besonderheiten, welche der Doppelbau des sekundären Keimbläschen, speciell die spiegelbildliche Gruppierung der Chromosomen aufweist, zu den später erfolgenden Umordnungsvorgängen in Beziehung setzen und also für die hier auftretenden Verschiedenheiten eine bestimmte Erklärung geben.

Wenn nun wirklich die oben gemachte Voraussetzung zutrifft, daß auch der Doppelbau des sekundären Keimbläschen durch die Fortdauer des autonomen Zustandes der Kernhälften bedingt ist, so ergibt sich als notwendige Folgerung, daß die Vierergruppen auf der einen Seite der Scheidewand väterlichen, auf der anderen mütterlichen Ursprungs sind. Sobald aber dieser eine Punkt feststeht, wird auch ohne weiteres die Bedeutung der sich anschließenden Umordnungsvorgänge klar: Dieselbe liegt darin, daß bei *Cyclops* die reife Eizelle in gleichmäßiger Mischung zur Hälfte großväterliche, zur Hälfte großmütterliche Chromatinelemente übernimmt.

Verfolgen wir zunächst nochmals die einzelnen Vorgänge an der Hand der schematischen Figuren (Textfig. C) und erinnern uns daran, daß die Zahl der Vierergruppen in Wirklichkeit zwölf, also das Dreifache der hier abgebildeten Elemente beträgt.

Bei der ersten Richtungsteilung gelangen, wie bei jeder anderen Kernteilung, je 6 väterliche und 6 mütterliche Elemente in die Tochterkerne, jedoch erfolgt die dicentrische Wanderung nicht in zwei gesonderten, den elterlichen Anteilen entsprechenden Gruppen, sondern die väterlichen und mütterlichen Elemente müssen, ihrer Aufstellung in den zwei Fronten entsprechend, zwischen einander durchtreten und sind also vollkommen durcheinander gemischt, während sie an die Pole wandern (Textfig. C b). Diese Mischung ist jedoch, wie wir gesehen haben, keine unregelmäßige. Denn es ließ sich mit größter Wahrscheinlichkeit zeigen, daß bei der unmittelbar folgenden Paarung der Spalthälften die Paarlinge jeweils zwei im sekundären Keimbläschen einander opponierten

Vierergruppen angehören. Es muß sich also schon die dicentrische Wanderung in einer ganz gesetzmäßigen, Quadrillen-ähnlichen Ordnung vollziehen, mögen dabei regulierende, von den Chromatinelementen selbst ausgehende Reize oder irgend welche als Leitbahnen dienenden Kernstrukturen eine Rolle spielen.

Bei der Paarung der Spalhhälften erfolgt die Vereinigung je einer väterlichen und einer mütterlichen Spalhhälfte. Von den beiden

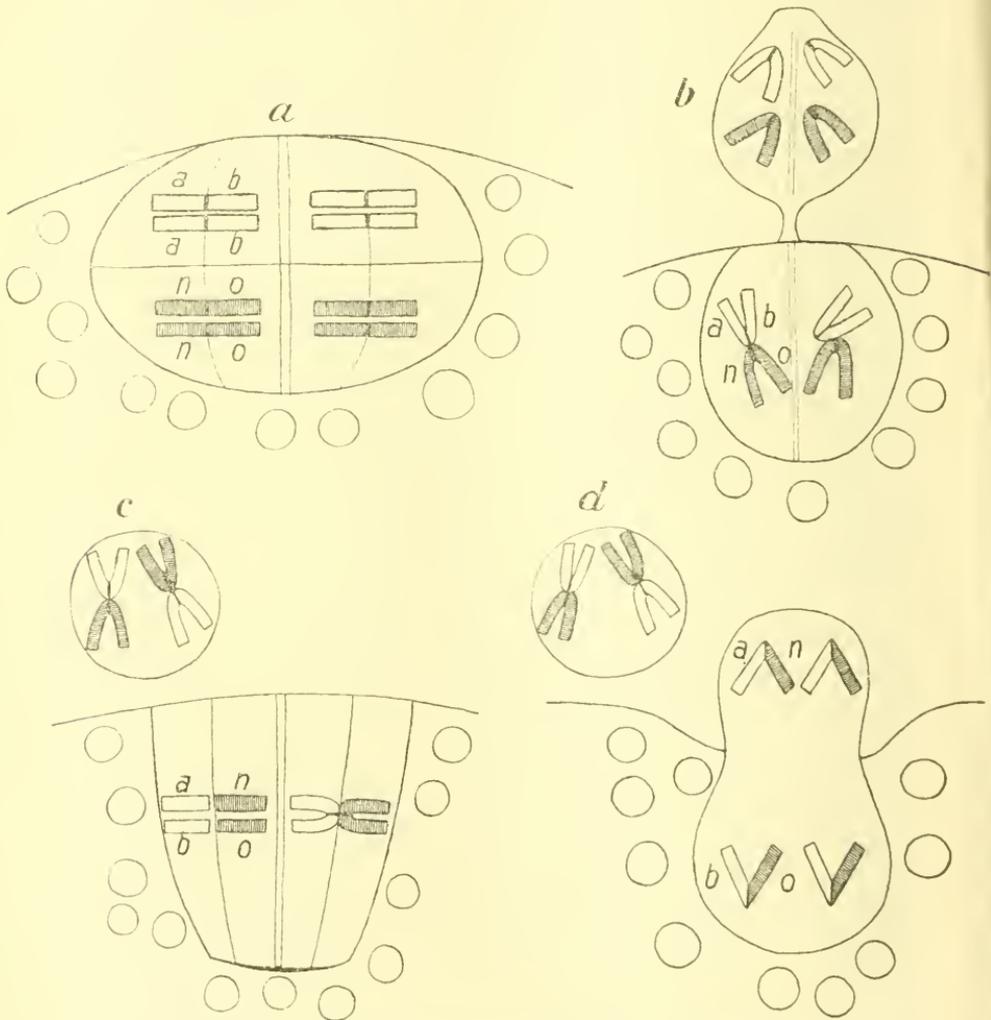


Fig. C, a-d. Verlauf der Reifungsteilungen bei *Cyclops brevicornis*. a Gegenüberstellung der Vierergruppen. b Bildung des ersten Richtungskörpers: im Eikern Paarung der Spalhhälften. c Zweite Richtungsspindel: Auswechslung der Einzelchromosomen. d Bildung des zweiten Richtungskörpers.

einander opponierten Vierergruppen  $\frac{ab}{ab}$  und  $\frac{no}{no}$  werden sich z. B.

jeweils zwei Spalthälften  $ab$  und  $no$  miteinander verbinden und das Gesamtergebnis des ersten Teilungsschrittes ist demnach eine gleichmäßige Durchmischung der väterlichen und mütterlichen Anteile (Textfig. Cb unten). Während also in der ganzen Keimbahn, von befruchteter Ei bis zu den Keimmutterzellen die räumliche Trennung der elterlichen Anteile fortbesteht, wird erstmals im Verlauf des ersten Teilungsschrittes dieser Zustand aufgegeben. Man könnte also sagen, daß bei Cyclops die erste Richtungsteilung die Aufgabe übernimmt, die Durchmischung der elterlichen Anteile einzuleiten.

Die Durchführung dieses Prozesses erfolgt erst während des zweiten Teilungsschrittes. Im Verlauf desselben findet eine Auswechslung der Einzelchromosomen je zweier miteinander gepaarter Spalthälften in der Weise statt, daß je ein väterliches und ein mütterliches Einzelchromosom zusammentreten (Textfig. Cc). Die 12 neuformierten bivalenten Elemente, welche demnach je aus einer väterlichen und einer mütterlichen Hälfte bestehen, werden durch den Reduktionsakt auf den zweiten Richtungskörper und Eikern verteilt und letzterer enthält demnach 6 Mischlinge, welche sich je aus einer väterlichen und mütterlichen oder, da die reife Eizelle bereits eine neue Generation repräsentiert, besser gesagt, aus einer großväterlichen und großmütterlichen Hälfte zusammensetzen (Textfig. Cd).

Wir sehen also, daß die ganze Reihe von Umordnungen, welche die Chromatinelemente im Verlauf der beiden Reifungsteilungen erfahren, zu einem einfachen, gesetzmäßigen und auch theoretisch verständlichen Resultate führt, nämlich zur gleichmäßigen Durchmischung der großväterlichen und großmütterlichen Chromatinelemente in den weiblichen Fortpflanzungszellen.

Nehmen wir einmal, ohne Rücksicht auf die speziell bei Cyclops vorliegenden Verhältnisse, ganz allgemein an, es solle das eben erwähnte Ziel wirklich erreicht werden. Wir können uns dann fragen, welche Wege in diesem Fall überhaupt theoretisch denkbar sind.

Sehr einfach würde die Sache liegen, wenn die zweite Richtungsteilung keine Reduktions-, sondern, wie die erste, eine Aequationsteilung sein würde. Dann wäre es möglich, daß die räumliche Trennung der elterlichen Kernhälften, ebenso wie bei der Furchung

und Gonadenbildung, so auch noch während der beiden Reifungsteilungen fortbestände und daß demnach der Eikern die großväterlichen und großmütterlichen Elemente in zwei getrennten Gruppen erhielte. Der Eikern würde dann die beiderseitigen Chromosomen in gleicher Anzahl übernehmen, aber die Mischung würde offenbar keine so innige sein, wie bei der Paarung je eines väterlichen und eines mütterlichen Elementes.

Ganz ähnlich würden sich die Vorgänge gestalten, wenn die erste Teilung eine gewöhnliche Aequationsteilung mit gonomerer Anordnung der auseinanderrückenden Spaltheilften, der zweite Teilungsschritt eine Reduktionsteilung wäre.

Auch in diesem Fall würde der Eikern nach Ablauf des ersten Teilungsprozesses zwei getrennte Gruppen von Elementen enthalten (Textfig. D) und bei der zweiten Teilung könnte, wie dies für verschiedene Objekte thatsächlich angegeben wird, eine gleichmäßige Verteilung der elterlichen Anteile auf zweiten Richtungs-

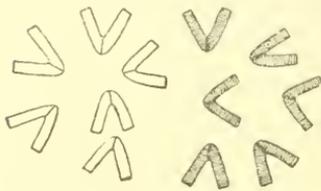


Fig. D. Gruppenweise Trennung der elterlichen Chromosomen.

körper und Eikern in der Weise stattfinden, daß sich die bivalenten Elemente unter Durchführung der Querteilung in ihre beiden Einzelchromosomen zerlegen. Man könnte geradezu mit RÜCKERT annehmen, daß die Bivalenz der Elemente, d. h. die anfängliche Unterdrückung der Querteilung, für den Mechanismus der zweiten Teilung deshalb von großer Bedeutung ist, weil die

gewöhnliche Methode, eine zweireihige Anordnung der Elemente im Aequator herzustellen, infolge des Ausfalls der Längsspaltung nicht zur Anwendung kommen kann.

Wir sehen also, daß auch in dem zweiten hier angenommenen Falle eine gleichmäßige Verteilung der elterlichen Anteile auf Richtungskörper und Eikern sehr wohl stattfinden könnte, daß aber auch hier die väterlichen und mütterlichen Elemente, zunächst wenigstens, in getrennten Gruppen liegen und demnach ihre Durchmischung keine gleichmäßige und vollständige sein würde.

Um eine solche wirklich zu erreichen, müssen offenbar besondere Einrichtungen getroffen sein und wenn wir natürlich auch nicht sagen können, daß der bei *Cyclops brevicornis* eingeschlagene Weg der einzig mögliche oder einfachste sei, so können wir doch wenigstens so viel behaupten, daß die Mittel, welche zur Erreichung des Zieles angewandt werden, wirklich auch direkt zu demselben

hinführen. Die Gegenüberstellung der väterlichen und mütterlichen Elemente, die Paarung der Spalzhälften und die Auswechslung der Einzelchromosomen stellen die drei wichtigsten Etappen auf diesem Wege dar und in der Einfügung dieser Phasen sind auch die Hauptunterschiede begründet, welche zwischen dem bei Cyclops bestehenden Reduktionsmodus und dem theoretisch einfachsten, WEISMANN'schen Modus bestehen.

Es kann noch die Frage erhoben werden, ob das Verhalten der Kernelemente auf besondere physiologische Eigenschaften derselben schließen läßt, welche wir bei anderen Kernteilungsprozessen vermissen. Ohne mich hier auf die Frage nach dem Mechanismus der Teilung einzulassen, möchte ich nur auf den Vorgang der Paarung der Spalzhälften hinweisen. Derselbe beweist, daß zwischen den väterlichen und mütterlichen Elementen Affinitäten bestehen müssen, welche zwischen gleichsinnigen Elementen nicht vorhanden sind. Denn es ist noch nirgends beobachtet worden, daß etwa die an die Pole tretenden Tochterchromosomen sich mit ihren Umbiegungsstellen aneinanderlegen.

Ich werde auf diesen Punkt im allgemeinen Teil nochmals zurückkommen und will nur noch die Frage streifen, ob wir es hier mit Dingen zu thun haben, welche nur für Cyclops oder allenfalls für die Copepoden überhaupt Geltung haben, oder ob die im Vorstehenden beschriebenen Umordnungen der chromatischen Elemente und ein Zusammenhang dieser Vorgänge mit dem Doppelbau der Kerne auch bei anderen Formen angenommen werden können.

Es ist bekannt, daß wir leider noch weit davon entfernt sind, die bei den verschiedenen Objekten beobachteten, auf die Reifungsteilungen bezüglichen Bilder mit Sicherheit aufeinander beziehen zu können. Ich glaube jedoch, daß es zu pessimistisch wäre, wenn man heute von einem Zustand gründlicher Zerfahrenheit oder, wie CARNOY es gethan hat, von einem Tohu-bohu sprechen wollte. Im Gegenteil, die neueren, überaus gründlichen und gewissenhaften Arbeiten, mit welchen in den letzten Jahren besonders die amerikanischen und belgischen Forscher erfolgreich in den Wettkampf eingetreten sind, lassen immer mehr hervortreten, wie fast jede Phase und Unterphase, welche bei irgend einem Objekt vielleicht in besonders augenfälliger Weise hervortritt, sich schließlich bei genauem und wiederholtem Suchen auch bei andern Objekten nachweisen läßt. Wer die letzten Unter-

suchungen über die Liliaceen, die Urodelen, die Seeplanarien genau verfolgt hat, wird sich dem Eindruck nicht entziehen können, daß jede neue Arbeit uns speciell in dieser Richtung vorwärts bringt, mögen auch die Deutungen der Autoren vorläufig in scheinbar unversöhnlicher Weise auseinandergehen.

So scheint es mir denn, daß, was die thatsächlichen Befunde anbelangt, die einzelnen Objekte einander immer näher gerückt werden, und bei dieser Sachlage halte ich es für wahrscheinlich, daß auch hier, wie in so manchen ähnlichen Fällen, diese gegenseitige Annäherung der Befunde um einen weiteren Schritt gefördert werden könnte, wenn auch die theoretischen Anschauungen, unter deren Einfluß die bisherigen Untersuchungen bewußter oder unbewußterweise gestanden sind, durch Gewinnung eines neuen Gesichtspunktes eine Verschiebung oder Erweiterung erfahren würden.

Es muß dahingestellt bleiben, ob die bei der Untersuchung der Copepoden neu gewonnenen Anschauungen in dieser Richtung dienlich sein können und ob von ihnen aus ganz im allgemeinen eine bessere Deutung und Vereinigung des allmählich zu ungeheuren Dimensionen angeschwollenen Thatsachenmaterials ermöglicht werden kann. Jedenfalls verdient aber der eine Umstand Beachtung, daß eine ganze Reihe von speciellen Bildern, welche bei Cyclops in einen direkten Zusammenhang mit der Fortdauer der Autonomie der elterlichen Kernteile gebracht werden konnten, sich auch bei anderen Objekten während der Reifungsteilungen wiederfinden, so daß immerhin die Möglichkeit besteht, daß bei weiterer Untersuchung gewisse specielle Verhältnisse durch die Ergebnisse bei Cyclops in eine neue Beleuchtung gerückt werden.

Ich will hier nur auf zwei Punkte mit einigen Worten eingehen. In neuerer Zeit ist wiederholt die Angabe gemacht worden, daß in den Vorphasen der ersten Reifungsteilung eine nachträgliche Paarung oder Konjugation je zweier ursprünglich selbständiger Chromosomen stattfindet. So hat namentlich MONTGOMERY<sup>1)</sup> bei der Spermatogenese von *Peripatus* sowie von einigen Hemipteren eine während der „Synapsis“ vor sich gehende, paarweise Vereinigung univalenter Chromosomen zu bivalenten beschrieben und

---

1) TH. H. MONTGOMERY, The spermatogenesis of *Peripatus* (*Peripatopsis*) *balfouri* up to the formation of the spermatid. Zool. Jahrb. (Anat. Abt.), Bd. XIV, 1900. -- A study of the chromosomes of the germ-cells of Metazoa. Transact. Amer. Phil. Soc., Vol. XX, 1901.

ist, wie ich dem Referat im Zoologischen Centralblatt entnehme, wenigstens bei den Hemipteren zu der Ansicht gelangte, daß es sich um die Vereinigung eines väterlichen und eines mütterlichen Elementes handle. Leider ist mir die betreffende Arbeit nicht zugänglich gewesen, so daß ich nicht beurteilen kann, inwieweit ein Vergleich der betreffenden Beobachtungen mit den Verhältnissen bei Cyclops angängig ist.

Auf den zweiten Punkt habe ich schon bei früherer Gelegenheit hingewiesen<sup>1)</sup>. Wie wir oben gesehen haben, schließen sich bei Cyclops die gepaarten Chromatinelemente zwischen der ersten und zweiten Teilung zu X- und H-förmigen Figuren zusammen. Genau an derselben Stelle, nämlich zwischen der ersten und zweiten Richtungsteilung und, mit einer Ausnahme<sup>2)</sup>, nur an dieser Stelle, sind auch bei einer Reihe von anderen Objekten, ganz ähnliche X-förmige Elemente gefunden und in der verschiedensten Weise gedeutet werden. Schon früher konnte ich die von KLINCKOWSTRÖM im Ei einer Seeplanarie (*Prostheceraeus*) und die von JUEL und BELAJEFF bei der Pollenbildung einiger Lilien (*Hemerocallis*, *Iris*) gemachten Beobachtungen heranziehen. Neuerdings hat nun SCHOCKAERT<sup>3)</sup> die betreffenden Bilder bei *Prostheceraeus* wieder gefunden und ausführlich beschrieben, GRÉGOIRE<sup>4)</sup> hat derartige Figuren in den Telophasen der ersten Teilung von *Lilium speciosum* beobachtet, und auf ähnliche Dinge sind CARNOY und LEBRUN bei der Eireifung, JANSSENS bei der Samenbildung der Tritonen<sup>5)</sup> gestoßen.

1) Vergl. V. HÄCKER, Ueber vorbereitende Teilungsvorgänge bei Tieren und Pflanzen. Verh. deutsch. Zool. Ges., 1898, p. 108. — Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, p. 171.

2) CARNOY und LEBRUN (*La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens*. *Cellule*, T. XVI, 1899, tab. 11, fig. 102) haben solche Bilder bei der ersten Reifungsteilung des Tritoneies gesehen. Ich habe indessen schon an anderer Stelle und aus anderen Gründen (Ref.: die Reifungserscheinungen. *Erg. An. u. Entw.*, Bd. VIII: 1898, 1899) Zweifel darüber geäußert, ob die von den beiden Autoren angenommene Reihenfolge der Stadien als eine definitive betrachtet werden dürfe.

3) R. SCHOCKAERT, *L'ovogénèse chez le Thysanozoon Brocchi*. (Deuxième partie.) *Cellule*, T. XX, 1902, Tab. 3, Fig. 34—40.

4) GRÉGOIRE, V., *Les cinèses polliniques chez les Liliacées*. *Cellule*, T. XVI, 1899, Tab. 1, Fig. 26.

5) CARNOY und LEBRUN, l. c., Tab. 12, Fig. 119 A; F. A. JANSSENS, *La spermatogénèse chez les tritons*. *Cellule*, T. XIX, 1901, Tab. 1, Fig. 41.

Es scheint mir bemerkenswert zu sein, daß es auch in diesem Punkte gerade die am öftesten untersuchten und in vieler Hinsicht für die Untersuchung besonders günstigen Formen (Copepoden, Seeplanarien, Tritonen, Lilien) sind, bei welchen sich mehr und mehr eine morphologische Uebereinstimmung herausstellt, so daß die Wahrscheinlichkeit besteht, daß die betreffenden Erscheinungen eine noch weitere Verbreitung besitzen.

Nun wird freilich für die meisten der hier genannten Objekte eine ganz andere Entstehungsweise der X-förmigen Figuren angegeben, insofern die Mehrzahl der Autoren, so auch neuerdings wieder SCHOCKAERT, die Zusammensetzung dieser zweiteiligen Elemente mit der in den Anaphasen der ersten Teilung beobachteten Längsspaltung in Verbindung gebracht haben. Es ist daher vorderhand nicht erlaubt, weiter zu gehen, als die äußerliche Aehnlichkeit festzustellen, und es ist abzuwarten, ob spätere Untersuchungen für diese so verbreiteten Vorkommnisse auch eine genetische und physiologische Uebereinstimmung zum Vorschein bringen werden.

## 6. Kapitel.

### Ueber die Verbreitung des gonomeren Kernzustandes im Tier- und Pflanzenreich.

Die Feststellung der Autonomie der Kernhälften oder, wie wir auch sagen können, des gonomeren Zustandes der Keimbahnkerne, wird für die Vererbungslehre von wesentlich größerem Interesse sein, wenn es sich hier nicht um ein vereinzelt, den Copepoden eigentümliches Vorkommnis, sondern um eine Erscheinung von allgemeinerer Verbreitung handelt. Ich habe mich daher nach Abschluß der an den Copepoden ausgeführten Untersuchungen bemüht, teils an meinen eigenen Präparaten, teils in der Litteratur mich darüber zu orientieren, ob sich entsprechende Dinge auch bei anderen Objekten vorfinden, und ich war in der That überrascht, nicht nur auf Schritt und Tritt auf ähnliche, offenbar hierher gehörige Verhältnisse zu stoßen, sondern auch, was für mich noch wertvoller war, zu sehen, daß bereits mehreren Autoren die Eigentümlichkeiten der betreffenden Bilder aufgefallen waren.

Es war dabei nötig sich an bestimmte Kriterien des gonomeren Zustandes zu halten. Nach dem vorläufigen Stand unserer

Kenntnisse sind wir allerdings noch nicht berechtigt, irgend eines derselben als ein absolutes, für sich allein und unter allen Verhältnissen entscheidendes Charakteristikum zu betrachten, aber wir sind doch in der Lage, bald aus dem kombinierten Auftreten solcher Merkmale, bald unter Berücksichtigung äußerer Momente, vor allem der Zugehörigkeit der betreffenden Elemente zur Keimbahn, Analogieschlüsse von einem hohen Wahrscheinlichkeitsgrad zu ziehen.

Die Kriterien des gonomeren Zustandes sind nach dem Bisherigen folgende:

1) Doppelte Knäelfiguren: Furchung von *Cyclops strenuus* (RÜCKERT, l. c., Fig. 10 u. 11); Urogenitalzellen von *C. brevicornis* (HÄCKER, 1896, Fig. 75–78); Ursamenzellen von *Heterocope* (Fig. 23, *dk*).

2) Doppelasteren in Polansicht: Furchung von *Cyclops brevicornis* (Fig. 42); Furchung von *Diaptomus* (Fig. 28 und 29).

3) Doppeldyasteren im Querschnitt: Furchung von *Cyclops strenuus* (RÜCKERT, l. c., Fig. 3 u. a) und *brevicornis* (HÄCKER, 1896, Fig. 52–53; diese Arbeit, Fig. 43).

4) Doppeldyasteren in Seitenansicht: Furchung von *Cyclops strenuus* (RÜCKERT, l. c., Fig. 2 und 6), *C. brevicornis* (HÄCKER, 1896, Fig. 50) und *Diaptomus* (Fig. 7).

5) Ruhende Doppelkerne mit zahlreichen Nukleolen: Furchung von *Cyclops strenuus* (RÜCKERT), frühere Furchungsstadien von *Cyclops brevicornis* (Textfig. A b).

6) Ruhende Doppelkerne mit je einem Nucleolus in jeder Kernhälfte: spätere Furchungsstadien von *Cyclops brevicornis* (Textfig. A d und A e), Furchung von *Crepidula* (CONKLIN, siehe Textfig. B a),

7) Junge, kugelige oder scheibenförmige Tochterkerne mit zwei symmetrisch gelagerten Nukleolen: Furchung von *Cyclops brevicornis* (Textfig. A f); Furchung und Gonadenbildung von *Diaptomus* und *Heterocope*; Furchung von *Crepidula* (CONKLIN, siehe Textfig. B b).

8) Zweiteilige Keimbläschen mit symmetrisch gelagerten Chromosomen: *Cyclops brevicornis* (Fig. 31 a und 32 a).

In den meisten der im folgenden zusammengestellten, aus einer großen Zahl ausgewählten Beispiele ist das unter 7) aufgeführte Kriterium für die Heranziehung bestimmend gewesen. Auf den ersten Anblick mag vielleicht dieses Kriterium zu den

an und für sich weniger entscheidenden gehören, aber sein Gewicht wird wesentlich erhöht durch die Regelmäßigkeit und Ausschließlichkeit, mit welcher die betreffenden Bilder vielfach auftreten, und wir werden speciell bei den parthenogenetisch sich vermehrenden Pflanzen eine wertvolle Stütze für die Sicherheit dieses Kriteriums kennen lernen.

### Conjugaten.

In den durch Conjugation entstandenen Dauersporen oder Zygoten mancher conjugaten Algen bleiben nach KLEBAHN die beiden Geschlechtskerne geraume Zeit unverschmolzen, bei *Spirogyra jugalis*

(Textfig. Ea) werden sie mehrere

Wochen lang (Juni bis Juli) dicht aneinander geschmiegt angetroffen und bei *Closterium* (Textfig. Ec) bleiben sie sogar während des ganzen Winters getrennt voneinander zwischen den beiden Chromatophorenbällen liegen.

Bei den meisten *Spirogyra*-arten enthält jede der nebeneinander gelagerten Kernhälften einen Nucleolus (Textfig. Ea) und nur bei *Spirogyra orthospira* sind es zwei, nämlich je ein größerer und ein kleinerer

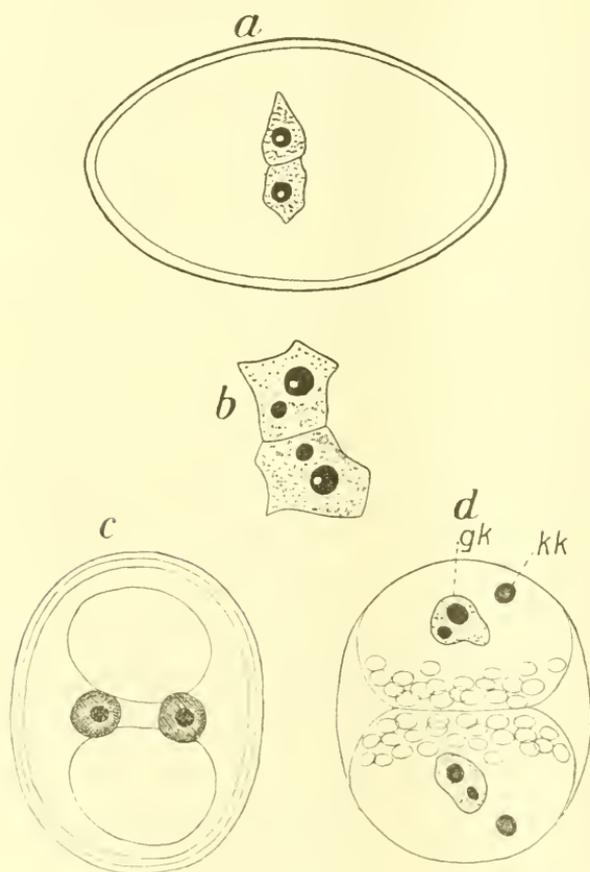


Fig. E, a—d. Zygotenbildung bei den Conjugaten (nach KLEBAHN). a Zygote von *Spirogyra jugalis*. b Doppelkern einer jungen Zygote von *Sp. orthospira*. c Reife Zygote von *Closterium*. d Keimungsstadium von *Closterium*: *gk* Großkern, *kk* Kleinkern.

(Textfig. Eb). Da nun bei Spirogyra im Gegensatz zu anderen Conjugaten keine Richtungsteilungen vorkommen (OVERTON) und somit, nach unseren Erfahrungen bei Cyclops, eine Durchmischung der Kernteile vor der Befruchtung weniger wahrscheinlich ist, so könnte man daran denken, daß bei Spirogyra orthospira das Auftreten zweier Nukleolen in jeder elterlichen Kernhälfte mit einem Fortbestand auch der großelterlichen Kernanteile zusammenhängt.

Auch bei der im Frühjahr erfolgenden Keimung von Closterium (Textfig. Ed) und Cosmarium enthalten die „Großkerne“ (*gk*) vielfach zwei Nukleolen, und man wird um so mehr geneigt sein, bei diesen mit der Furchung der Metazoencier zu vergleichenden Entwicklungsvorgängen an einen gonomeren Zustand der Kerne zu denken, als bei der Keimung der Parthenosporen von Cosmarium in den Großkernen immer nur ein Nucleolus aufzutreten scheint.

Auch bei der Teilung der Spirogyrafäden scheinen in den jungen Tochterkernen großenteils zwei Nukleolen aufzutreten [GERASSIMOFF <sup>1</sup>).

### Fucus.

Diejenigen Verhältnisse, welche auf botanischem Gebiet sich am nächsten mit den Beobachtungen bei der Furchung der Copepoden berühren und thatsächlich auch von einem ihren Untersucher (STRASBURGER) in gleichem Sinne gedeutet worden sind, finden sich bei der Keimung von Fucus.

STRASBURGER <sup>2</sup>) und ebenso FARMER und WILLIAMS <sup>3</sup>) beobachteten bei Fucus, daß geraume Zeit nach der Vereinigung des zunächst linsenförmigen, auf Präparaten dunkel tingierten Spermakernes (Fig. F, a *sp*) mit dem Eikern sich in dem vom Spermakern

1) Vergl. zum Vorstehenden: C. E. OVERTON, Ueber den Conjugationsvorgang bei Spirogyra. Ber. d. bot. Ges., Bd. VI, 1888, p. 68; H. KLEBAHN, Ueber die Zygosporien einiger Conjugaten. Ebenda, p. 160. — Studien über Zygoten I. Die Keimung von Closterium und Cosmarium. Jahrb. wiss. Bot., Bd. XXII, 1891; J. GERASSIMOFF, Ueber die kernlosen Zellen bei einigen Conjugaten. Bull. Soc. Nat. Moscou, No. 1, 1892, p. 18 und 19.

2) E. STRASBURGER, Kernteilung und Befruchtung bei Fucus. Jahrb. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897 (Cytol. Studien Bonner bot. Inst.), p. 210 und 218, Taf. XVIII, Fig. 25—33.

3) J. B. FARMER, und J. LL. WILLIAMS, Contributions to our knowledge of the Fucaceae: their life-history and cytology. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., Ser. B, Vol. CXC, 1898.

stammenden Abschnitt des Furchungskernes (Textfig. F, b *sp*) ein Kernkörperchen ausbildet, welches an Größe, an Schärfe des Umrisses und an Intensität der Färbung dem Kernkörperchen des Eikernes nachzustehen pflegt. Nun fand aber STRASBURGER,

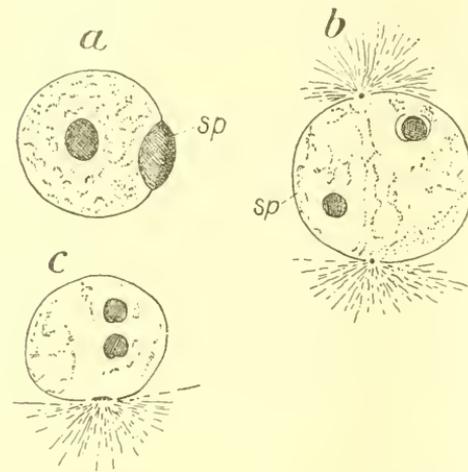


Fig. F. a—c. Keimung von *Fucus*. a Kernkopulation: *sp* Spermakern. b Erster Furchungskern. c Kern der Keimanlage (nach STRASBURGER).

zwei Kernkörperchen führen (Textfig.

Fc), „die durch diese ihre Zahl an die beiden Kernkörperchen erinnern, die man so häufig im Keimkern antrifft“. Nachdem nun bei anderen Objekten ein derartiger Zusammenhang nachgewiesen werden

konnte, wird man auch die von STRASBURGER angedeutete Anschauung für eine durchaus begründete erklären dürfen.

### Gefäßkryptogamen.

Vielleicht lohnt es sich, auch die Sporenbildung der Gefäßkryptogamen mit Bezug auf das Verhalten der Nukleolen einer Revision zu unterziehen. Wenigstens bildet CALKINS<sup>1)</sup> eine junge Spore von *Pteris* mit zwei symmetrisch gelegenen Nukleolen ab, und ebenso lassen verschiedene Bilder von GUIGNARD<sup>2)</sup>, welche die Sporenbildung eines Bärlapps (*Psilotum*) darstellen, eine paarige Anordnung der Nukleolen erkennen. Allerdings müßte hier, wie auch bei den Phanerogamen mit plurinukleolären Kernen, speciell darauf geachtet werden, wie sich ganz junge, eben gebildete Kerne in diesem Punkte verhalten, da selbstverständlich beim späteren Hinzutreten von adventiven Nukleolen etwa vorhandene Symmetrieverhältnisse vielfache Störungen erleiden können.

1) G. N. CALKINS, Chromatin-reduction and tetrad-formation in *Pteridophytes*. Bull. Torrey Bot. Club, Vol. 24, 1897, Tab. 296, Fig. 16.

2) L. GUIGNARD, L'origine des sphères directrices. Journ. de Bot., 1894, Tab. 2, Fig. 1, 2, 6, 7.

## Gymnospermen.

STRASBURGER<sup>1)</sup> gibt einige Figuren, welche die erste Teilung der Pollenmutterzelle von *Larix* darstellen und in den eben gebildeten Tochterkernen deutlich die Symmetrie der Nukleolarsubstanz erkennen lassen (Textfig. G), und ebenso stellt IKENO<sup>2)</sup> Archegoniumanlagen von *Cycas* dar, deren Kerne „während der ganzen Wachstumsperiode einen, selten zwei, sehr vakuolenreiche Nukleolen“ führen.

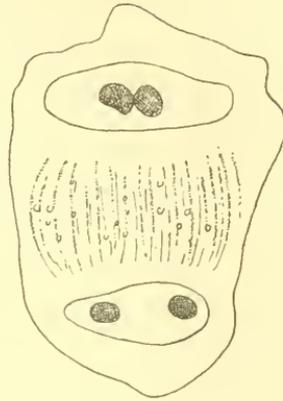


Fig. G. Teilung der Pollenmutterzelle von *Larix* (nach STRASBURGER).

## Angiospermen

Sowohl bei der Pollen-, als bei der Embryosackbildung der Angiospermen sind in jungen, eben gebildeten Tochterkernen vielfach 2 symmetrisch gelagerte Nukleolen beobachtet worden. Ich verweise auf Abbildungen bei ISHIKAWA<sup>3)</sup> (Pollenbildung von *Allium*), GUIGNARD<sup>4)</sup> (Pollenbildung von *Magnolia*), MOTTIER<sup>5)</sup> (Embryosackbildung von *Lilium Martagon* und *candidum*), SCHNIEWIND-THIES<sup>6)</sup> (Embryosackbildung von *Scilla*) und JUEL<sup>7)</sup> (Embryosackbildung von *Antennaria*).

1) E. STRASBURGER, Karyokinetische Probleme. Jahrb. wiss. Bot., Bd. XXVIII, 1895, Taf. III, Fig. 27—28.

2) S. IKENO, Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane und den Vorgang der Befruchtung bei *Cycas revoluta*. Jahrb. wiss. Bot., Bd. XXXII, 1898, Taf. VIII, Fig. 1. u. 2.

3) C. ISHIKAWA, Studies of reproductive elements. III. Die Entwicklung der Pollenkörner von *Allium fistulosum* L. J. Coll. Sc. Tokyo, Vol. X, 1897.

4) L. GUIGNARD, Les centres cinétiques chez les végétaux. Ann. Sc. nat., Bot., Sér. 8, T. V, 1898, Tab. XI, Fig. 21, 28.

5) D. M. MOTTIER, Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung. Jahrb. wiss. Bot., Bd. XXXI, 1897, Taf. II, Fig. 1—2.

6) J. SCHNIEWIND-THIES, Die Reduktion der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen, Jena 1901, Taf. II, Fig. 65—66.

7) H. O. JUEL, Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. Sv. Ak. Handl., Bd. XXXIII, 1900, Textfig. III b.

Von besonderem Interesse sind die Bilder von ISHIKAWA (Textfig. H), weil hier die Veränderungen der Nukleolarsubstanz

(Auftreten zweier primärer Nukleolen, ungleich rasches Wachstum derselben, Aneinanderlagerung und schließliche Verschmelzung) vollkommen parallel laufen den aufeinander folgenden

Umwandlungen des Chromatins (Knäuelbildung, Längsspaltung, Diakinese) und weil wir hier also die zeitliche Aufeinanderfolge der ersteren in

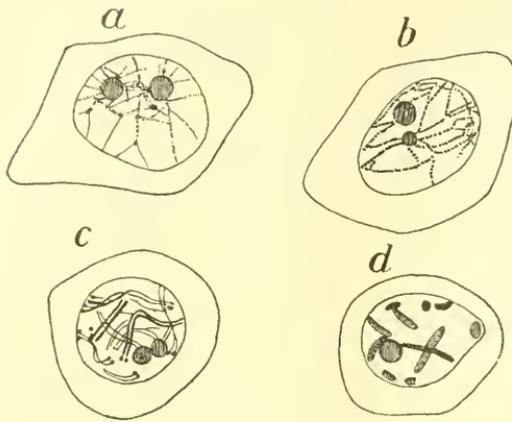


Fig. H, a—d. Pollenbildung von *Allium* (nach ISHIKAWA).

ähnlicher Weise kontrollieren können, wie dies z. B. im Hoden von *Heterocope* der Fall war.

Bezüglich der Embryosackbildung sei auf eine Figur von JUEL (Fig. J, a) hingewiesen, welche den Embryosack einer amphigon sich fortpflanzenden *Antennaria*-Art (*A. dioica*) darstellt. Man sieht zu oberst die beiden Synergiden (*sy*), darunter einen zweizelligen Embryo (*em*), noch weiter unten die ersten Teilungsprodukte des Centralkerns, des „sekundären Embryosackkerns“ (*en*), und am unteren Ende das durch Vermehrung der Antipodenzellen entstandene Antipodengewebe (*an*). Sowohl in den eben gebildeten Kernen des Embryos als in den durch Teilung des Centralkerns entstandenen ersten Endospermkernen ist die charakteristische Anordnung der Nukleolarsubstanz zu erkennen.

Die hier wiedergegebenen Verhältnisse finden ein sehr bemerkenswertes Gegenstück in den Bildern, welche MURBECK<sup>1)</sup> von der parthenogenetischen Embryobildung von *Alchemilla* gegeben hat (Fig. J, b). Während hier die Kerne des Embryos selber (*em*) stets nur einen Nucleolus zeigen, lassen zahlreiche Kerne der Endospermanlage (*en*) eine symmetrische Anordnung der Nuk-

1) Sv. MURBECK, Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Arsskr., Bd. XXXVI, 1901.

leolarsubstanz erkennen. Dieser Gegensatz würde so zu erklären sein, daß bei den parthenogenetischen Formen die Embryonalkerne monogonen, dagegen die Endospermkerne amphigonen Ursprunges sind, insofern letztere dem durch Verschmelzung zweier Polkerne entstandenen Centralkern ihre Entstehung verdanken.

Eine schematische Reinheit zeigen allerdings die Verhältnisse bei *Alchemilla* deswegen nicht, weil durch das Auftreten von adventiven Nukleolen die Symmetrie vielfach verwischt erscheint.

Ganz ähnliche Verhältnisse fand ERNST<sup>1)</sup> im Embryosack von *Paris quadrifolia* (Ei-beere). „Ein sicheres

Erkennungszeichen“ der Keimkerne sind hier die zwei vom Ei- und Spermakern herstammenden Nukleolen, „deren Vereinigung gar nie zu erfolgen scheint“, und in dem von ERNST abgebildeten Endospermkern sind, in Uebereinstimmung mit seinem dreikernigen Ursprung, drei Nukleolen zu sehen.

Auch in vegetativen pflanzlichen Geweben scheint sich nicht selten in jungen Kernen die auf einen Doppelbau hinweisende Symmetrie der Nukleolarsubstanz zu finden. So giebt ZIMMER-

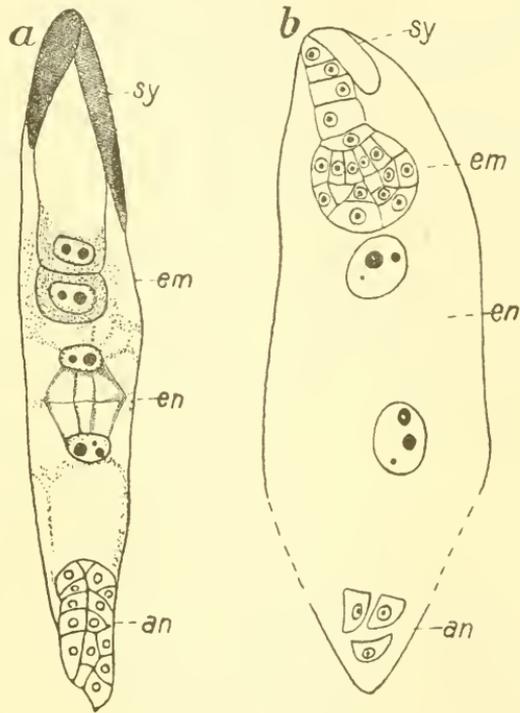


Fig. J. a Embryosack von *Antennaria dioica* (amphigon), b von *Alchemilla acutangula* (parthenogenetisch): sy Synergiden, em Embryo, en Endospermkern, an Antipodengewebe (a nach JUEL, b nach MURBECK). Um den Vergleich zu erleichtern, ist die Figur von JUEL entgegen ihrer natürlichen (anotropen) Anordnung orientiert worden.

1) A. ERNST, Chromosomenreduktion, Entwicklung des Embryosacks und Befruchtung bei *Paris quadrifolia* L. und *Trillium grandiflorum* SALISB. Flora, Ergänzungsband 1902, Fig. 108 u. 120.

MANN<sup>1)</sup> zwei eben gebildete Tochterkerne aus einem jungen Blattstiel von Calla wieder, welche im Gegensatz zu den ruhenden Kernen zwei Nukleolen enthalten.

Noch eine Erscheinung ist hier zu besprechen, welche mit Rücksicht auf gewisse bei tierischen Objekten vorkommenden Verhältnisse von Interesse ist. Die Nährzellenschicht (Tapetenschicht, assise nourricière) der Pollensäcke ist nach GUIGNARD<sup>2)</sup> charakterisiert durch die Zweikernigkeit ihrer Elemente. Während nun gewöhnlich die beiden Kerne keine weitere Teilung eingehen, können sich dieselben nach GUIGNARD bei Magnolia gleichzeitig mit den Pollenmutterzellen teilen. Jeder der Kerne bildet eine zunächst pluripolare, dann bipolare Teilungsfigur, aber die beiden Figuren verschmelzen dann miteinander, und zwar so vollkommen, daß keine Spur von dem doppelten Ursprung zurückbleibt. Man wird schon durch dieses Verhalten bei der Teilung zu der Vermutung geführt, daß derartige Fälle von regelmäßiger Zweikernigkeit, wie sie namentlich in epithelialen Geweben häufiger vorkommen, eine besondere Form des gonomeren Zustandes darstellen.

### Plathelminthen.

Es wurde bereits oben erwähnt, daß nach den Untersuchungen von KLINCKOWSTRÖM, VAN DER STRICHT, FRANCOTTE, GÉRARD und SCHOCKAERT die Reifungserscheinungen des Polycladeneies manche auffallende Aehnlichkeit mit derjenigen des Copepodeneies zeigen. Es wäre daher sehr erwünscht, das kerngeschichtliche Verhalten der Polycladeneier der ganzen Keimbahn entlang kennen zu lernen. Vorderhand kann nur auf eine Beobachtung von SCHOCKAERT<sup>3)</sup> hingewiesen werden, welcher in einer Eimutterzelle von Thysanozoon den Chromatinfaden in zwei getrennten Portionen angeordnet gefunden hat, sowie auf eine Mitteilung von VAN DER STRICHT<sup>4)</sup>, derzufolge der in Bildung begriffene weibliche Ge-

1) A. ZIMMERMANN, Ueber die chemische Zusammensetzung des Zellkerns, I. Zeitschr. wissenschaftl. Zool., Bd. XII, 1896, Taf. II, Fig. 25 u. 26.

2) L. GUIGNARD, Les centres cinétiques chez les végétaux. Ann. Sc. nat., Bot., Sér. 8, T. V, 1898, p. 200.

3) SCHOCKAERT, l. c. p. 122, Tab. 1, Fig. 2.

4) O. VAN DER STRICHT, Les ovocentres et les spermocentres de l'ovule de Thysanozoon Brocchi. Verh. Anat. Ges. 1897.

schlechtskern in auffälliger Weise die Zusammensetzung aus zahlreichen selbständig gebildeten Idiomeren erkennen läßt.

Verhältnisse, welche wieder sehr an die Veränderungen der Nucleolen im Hoden von *Diaptomus* und *Heterocope* erinnern, hat MONTGOMERY<sup>1)</sup> bei der Eibildung einer Nemertine, *Lineus gesserensis*, aufgefunden. MONTGOMERY giebt in der That auch für die betreffenden Bilder die, wie mir scheint, einzig mögliche Erklärung, daß „two nucleoli of nearly equal size are produced, either simultaneously or in succession, and these afterwards fuse together“.

### Ascaris.

Die Befunde bei den Copepoden stehen, wie dem Leser nicht entgangen sein wird, in engster Beziehung zu den Ergebnissen am *Ascarisei* und zu der Hypothese von der Individualität der Chromosomen. Ich darf wohl die Geschichte dieser Hypothese, ihre erste Aufstellung durch RABL und ihre definitive Begründung und Formulierung durch BOVERI als bekannt voraussetzen und will nur, indem ich auf die meisterhafte Darstellung bei WILSON<sup>2)</sup> verweise, einige wesentliche Punkte aus dem Thatsächlichen und Theoretischen kurz zusammenfassen.

BOVERI<sup>3)</sup> hatte bei den beiden Varietäten von *Ascaris megaloccephala*, *A. m. bivalens* mit der Normalzahl von 4 und *A. m. univalens* mit der Normalzahl von 2 (Keimbahn-)Chromosomen, gewisse Unregelmäßigkeiten bei der Richtungskörperbildung gefunden, insbesondere solche Fälle, in denen nur ein einziger Richtungskörper gebildet wurde und infolgedessen in befruchtungsbereiten Eikern bei *A. bivalens* 4 (statt 2), bei *univalens* 2 (statt 1) Chromosomen auftreten. Die Thatsache nun, daß bei *A. bivalens* die überzähligen Chromosomen auch bei der Furchung wiederkehren, diene zusammen mit anderen Be-

1) TH. G. MONTGOMERY, Comparative cytological studies with especial regard to the morphology of the nucleolus. Journ. Morph., Vol. XV, 1898, p. 450, Tab. XXIV, Fig. 163—172.

2) E. B. WILSON, The cell in development and inheritance, 2. Aufl., Newyork 1900, p. 294 ff.

3) Vergl. u. a. TH. BOVERI, Die Entwicklung von *Ascaris megaloccephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse, Festschr. f. KUPFFER, Jena 1899, p. 426, und: Merogonie (Y. DELAGE) und Ephebogenesis (B. RAWITZ), neue Namen für eine alte Sache, Anat. Anz., Bd. XIX, 1901, p. 171.

obachtungen als Stütze für die Hypothese von der Individualität der Chromosomen, durch welche ein genetischer Zusammenhang zwischen je einem der aus dem ruhenden Kern hervorgehenden mit einem bestimmten der in die Bildung des Kernes eingegangenen gefordert wird.

Die Hypothese von der Individualität der Chromosomen schließt selbstverständlich die Annahme einer fortdauernden Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernteile ein, und so hat denn schon BOVERI in seinem Referat über Befruchtung (1891) den Schluß gezogen, daß in allen vom befruchteten Ei abstammenden Zellen die Hälfte der Chromosomen väterlichen, die andere mütterlichen Ursprunges sei. Diese Folgerung hat, speciell für die Furchungszellen von *Ascaris*, eine Bestätigung erhalten durch den von HERLA <sup>1)</sup> und ZOJA <sup>2)</sup> geführten Nachweis, daß bei Bastardbefruchtung zwischen *A. bivalens* (♀) und *univalens* (♂) die Keimbahnkerne 3 Chromosomen enthalten, von welchen sich das eine auch noch in späteren Furchungsstadien durch seine geringere Größe und stärkere Krümmung als das väterliche ausweist.

Es ergibt sich aus dem Vorstehenden, daß hinsichtlich der Furchung ein enger Parallelismus zwischen den Befunden bei *Ascaris* und bei den Copepoden besteht, und dieser Parallelismus tritt um so mehr hervor, als nach HERLA <sup>3)</sup> wenigstens im Beginn des Zweizellenstadiums von *Ascaris* die Kerne aus 2 nahezu gesonderten Bläschen sich zusammensetzen können und nach CARNOY und LEBRUN <sup>4)</sup> die ruhenden Kerne desselben Stadiums offenbar sehr häufig je zwei Nukleolen enthalten. Wenigstens zeigt die ganze Figurenreihe Taf. II, Fig. 13—17 bei CARNOY und LEBRUN ausnahmslos dieses Verhältnis.

Auch außerhalb der Furchungsperiode scheinen in der Keimbahn von *Ascaris* die Zeichen des gonomeren Zustandes hervorzutreten. Wenigstens enthält auf einer die Keimzone des *Ascaris* hodens darstellenden Figur von O. HERTWIG <sup>5)</sup> etwa ein Drittel

1) V. HERLA, Etude des variations de la mitose chez l'Ascaride mégalocéphale. Arch. Biol., T. XIII, 1894, Fig. 16, 17, p. 455, 460.

2) R. ZOJA, Untersuchungen über die Entwicklung der *Ascaris megalocéphala*. Arch. mikr. Anat., Bd. XLVII, 1896, Fig. 22 u. 32.

3) HERLA, l. c. p. 446, Taf. XVI, Fig. 28—29.

4) J. B. CARNOY und H. LEBRUN, La fécondation chez l'Ascaris mégalocéphala. La Cellule, T. XIII, 1897.

5) O. HERTWIG, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXVI, 1890, Taf. IV, Fig. 8.

der Kerne 2 Nukleolen. Die Untersuchung des Hodens von jugendlichen Individuen wird leicht ergeben, ob hier ähnliche Regelmäßigkeiten vorliegen, wie bei Heterocope und anderen Objekten.

### Anneliden.

In den Ektodermkernen des Ophryotrocha-Embryos habe ich<sup>1)</sup> „mehrere, sehr häufig zwei Nukleolen“ vorgefunden, und KORSCHOLT<sup>2)</sup> hat im Mitteldarm von Ophryotrocha Doppelkerne und Kerne mit 2 Nukleolen gesehen, die indessen, nach der Ansicht dieses Forschers, nur als Stadien einer amitotischen Teilung aufzufassen wären. Auch MONTGOMERY<sup>3)</sup> beschreibt für die Ovogonien eines anderen Annelids, Polydora, einen eigentümlichen Teilungsprozeß, welcher mit einer Teilung des Nucleolus und der Bildung doppelkerniger Zellen verbunden sein soll. Aus seinen Figuren<sup>4)</sup> geht jedenfalls so viel hervor, daß die Kerne der Ovogonien häufig 2 symmetrisch gelagerte Nukleolen aufweisen.

Zu erwähnen ist noch in diesem Zusammenhang der ausgesprochen idiomere Zustand, welchen nach MEAD<sup>5)</sup> der weibliche Geschlechtskern und die Furchungskerne des Zweizellenstadiums von Chaetopterus bei ihrer Bildung aufweisen.

### Echinodermen.

Bei der Furchung eines Seeigels (*Toxopneustes lividus*) hat bereits FOL<sup>6)</sup> idiomere und gonomere Kernzustände aufgefunden, und neuerdings hat BOVERI<sup>7)</sup> von *Echinus microtuberculatus* eine

1) V. HÄCKER, Pelagische Polychätenlarven. Zur Kenntnis des Neapler Frühjahrs-Auftriebs. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXII, 1896, Taf. IV, Fig. 17 und 17a.

2) E. KORSCHOLT, Ueber Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LX, 1895, Taf. XXVIII, Fig. 10—18.

3) MONTGOMERY, l. c. p. 457.

4) l. c., Tab. XXVIII, Fig. 257—260.

5) A. D. MEAD, The origin and behaviour of the centrosomes in the Annelid egg. J. Morph., Vol. XIV, 1898, Taf. XVIII, Fig. 36 bis 38, Taf. XIX, Fig. 49.

6) H. FOL, Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Mém. Soc. Phys. et Hist. nat. Genève, T. XXVI, 1879, Tab. VI, Fig. 15—17 (Idiomerie) und Tab. 7, Fig. VII (Gonomerie).

7) TH. BOVERI, Zellenstudien. Heft 4: Ueber die Natur der Centrosomen, Jena 1901.

Anzahl von Bildern gegeben, auf welchen die aus den Chromosomen entstandenen Gruppen von Kernbläschen zu sehen sind.

### Arthropoden.

Sehr zahlreich sind bei den Arthropoden die Fälle, in denen wir auf die Anzeichen des gonomeren Zustandes der embryonalen und Keimbahnkerne stoßen. Hierher gehören die Genitalanlage eines parasitischen Copepoden, *Lernaea branchialis* [PEDASCHENKO<sup>1</sup>], der Keimstreif von *Oniscus* und *Mysis* [R. S. BERGH<sup>2</sup>], die Keimzone im Hoden der Maulwurfsgrille, *Grylotalpa* [VOM RATH<sup>3</sup>], Fig. M], und des Brombeerspinners, *Gastropacha rubi* (VON LA VALETTE ST. GEORGE<sup>4</sup>), die Endkammern der Eiröhren der Bienenkönigin [PAULCKE]<sup>5</sup>), die Genitalanlage des Skorpions [BRAUER<sup>6</sup>]. Bei allen diesen Objekten zeigen die Kerne mit größerer oder geringerer Regelmäßigkeit zwei Nukleolen, und es ist nicht daran zu zweifeln, daß die Regelmäßigkeit in Wirklichkeit eine noch vollständigere ist als auf den meistens nach Schnitten wiedergegebenen Bildern.

Mit dem gonomeren Zustand der Keimbahnkerne ist auch der Doppelbau zu vergleichen, welchen nach PETRUNKEWITSCH<sup>7</sup>) im unbefruchteten Bienenei (Drohnenei) die Abkömmlinge des „Richtungskopulationskerns“ zeigen, d. h. des durch Verschmelzung der 2 inneren Richtungskörper entstandenen Gebildes.

1) D. PEDASCHENKO, Embryonalentwicklung und Metamorphose von *Lernaea branchialis* L. Trav. Soc. Imp. Natur. St. Pétersb., T. XXVI, 1898, Tab. I, Fig. 34, D—F.

2) R. S. BERGH, Ueber die relativen Teilungspotenzen einiger Embryonalzellen. Arch. Entw.-Mech., Bd. II, 1895, Taf. IXX, Fig. 4 u. 6.

3) O. VOM RATH, Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Grylotalpa vulgaris* LATR. Arch. mikr. Anat., Bd. XL, 1892, Taf. V, Fig. 9.

4) VON LA VALETTE ST. GEORGE, Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner (*Bombyx mori*). Arch. mikr. Anat., Bd. L, 1897, Taf. XXXVIII, Fig. 1, Taf. XII, Fig. 1 u. 2.

5) W. PAULCKE, Ueber die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin. Zool. Jahrb. (Anat.), Bd. XIV, 1890.

6) A. BRAUER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Skorpions. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LVII, 1894, Taf. XX, Fig. 33.

7) A. PETRUNKEWITSCH, Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb. (Anat.), Bd. XIV, 1901, Taf. IV, Fig. 23.

Schließlich sind hier gewisse Erscheinungen zu erwähnen, welche allerdings mit den in Frage stehenden Verhältnissen nicht direkt zu vergleichen, aber doch höchst wahrscheinlich in einen engeren Zusammenhang zu bringen sind, nämlich die viel besprochenen Doppelkerne im Ovarium der Hemipteren.

Fig. K.

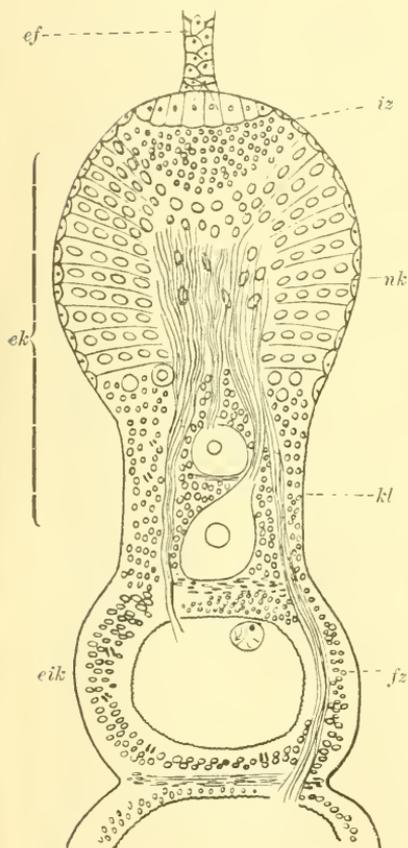


Fig. L.

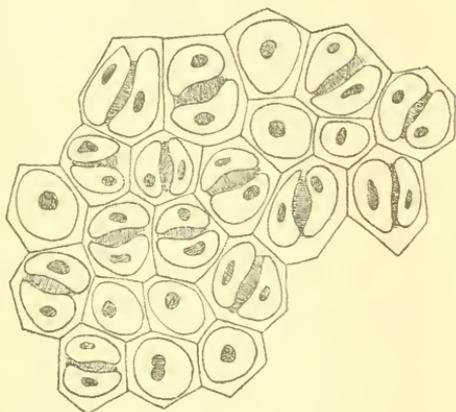


Fig. M.

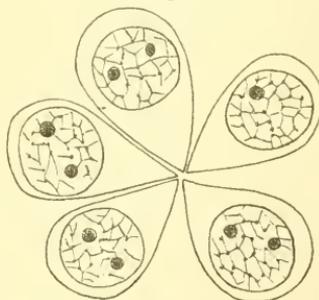


Fig. K. Ovarium eines Hemipterons (nach GROSS). *ef* Endfaden, *ek* Endkammer (*iz* Zone der indifferenten Zellen, *nk* Nährkammer, *kl* Keimlager), *eik* Eikammer (*fz* Follikelzellen).

Fig. L. Doppelkerne aus dem Epithel eines älteren Eifaches eines Hemipterons (nach PREUSSE).

Fig. M. Rosette von Samenmutterzellen von *Grylotalpa* (nach VOM RATH).

Schon PAUL MAYER (1874), E. VAN BENEDEN (1876) und KORSCHOLT (1887) hatten im Follikel-epithel des Hemipteren-Ovariums doppelte Kerne aufgefunden, und von letzterem ist bereits

die Vermutung ausgesprochen worden, daß dieses Vorkommen auf Teilungszustände der Zelle hindeute.

In letzter Zeit ist dann von drei verschiedenen Seiten, von PREUSSE<sup>1)</sup>, einem Schüler KORSCHOLT's, von DE BRUYNE<sup>2)</sup> und von GROSS<sup>3)</sup>, einem Schüler H. E. ZIEGLER's, der Gegenstand wieder aufgenommen worden, und zwar haben die genannten Forscher, ausgehend von der Voraussetzung, daß es sich hier um amitotische Kernteilungen handle, sämtlich die Frage nach der physiologischen Bedeutung der Amitose im Auge gehabt.

Es soll hier zunächst an der Hand einer von GROSS gegebenen Figur (Fig. K) einiges über den Bau des Hemipteren-Ovariums vorausgeschickt werden. Die einzelne Eiröhre der Hemipteren gliedert sich in den Endfaden (*ef*), die Endkammern (*ek*), und die Eikammern (*eik*). In der vom Endfaden scharf abgesetzten Endkammer lassen sich wieder drei aufeinander folgende Bezirke unterscheiden. Der erste wird gebildet von einer Zone von gleichartigen, indifferenten Zellen (*iz*). Im mittleren, als Nährkammer (*nk*) bezeichneten Abschnitt findet man zu äußerst eine epithelartig angeordnete Schicht von Zellen, welche wohl als Matrix der Tunica propria zu betrachten ist (GROSS), weiter nach innen folgen die Nährzellen, und im Centrum der Nährkammer befindet sich ein von einer amorphen Masse erfüllter Raum, dessen Inhalt durch Auflösung der zerfallenden Nährzellen seine Entstehung nimmt und den jungen Eiern als Nährmaterial dient. Im dritten Bezirk der Endkammer, dem Keimlager (*kl*), finden sich abermals kleinzellige Elemente und dazwischen die jungen Eier, welche durch „Dotterstränge“ mit dem centralen Raum der Nährkammer in Verbindung stehen.

Bezüglich des genetischen Zusammenhanges der verschiedenen Elemente stimmen die neueren Autoren darin überein, daß von den indifferenten Zellen (*iz*) des Anfangsabschnittes der Endkammer sowohl die Matrixzellen und Nährzellen, als auch die Eizellen abstammen. Dagegen gehen aus den kleinzelligen Elementen des Keimlagers, welche nach KORSCHOLT, PREUSSE und DE BRUYNE

1) F. PREUSSE, Ueber die amitotische Kernteilung in den Ovarien der Hemipteren. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LIX, 1895.

2) C. DE BRUYNE, Contribution à l'étude physiologique de l'amitose. Livre jubil. dédié à CH. VAN BAMBEKE, Brux. 1899.

3) J. GROSS, Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXIX, 1900.

(l. c.) ebenfalls von den indifferenten Zellen des Anfangsabschnittes herkommen, die Follikelzellen (*fz*) hervor. Diese letzteren liefern, ehe sie ihre eigentliche Thätigkeit, die Bildung der Eischale beginnen, gleichfalls Dottersubstanz für die wachsenden Eier, aber nicht durch Auflösung, sondern durch Sekretion, wobei die Zelle in ihrem Bestande erhalten bleibt (GROSS).

Wie gestaltet sich nun in den verschiedenen Abschnitten der Eiröhre die Verteilung einerseits der Mitosen, andererseits der von den Autoren mit amitotischen Vorgängen in Zusammenhang gebrachten Doppelkerne?

Wenn gemäß den Anschauungen von FLEMMING, H. E. ZIEGLER und vom RATH den Amitosen wirklich nur ein degenerativer Charakter zukommt, so werden im Hemipteren-Ovarium von vornherein nur in den Nährzellen und in den Follikelzellen Amitosen zu erwarten sein. Dagegen müßten sich speciell die indifferenten Zellen im Anfangsabschnitt der Endkammer nur auf mitotischem Wege teilen. Ebenso würde zu erwarten sein, daß die kleinzelligen Elemente des „Keimlagers“ sich nur mitotisch vermehren, da ihnen als Mutterzellen des Follikelepithels ein regenerativer Charakter zukommt.

Nach den Ergebnissen von DE BRUYNE und GROSS würde sich die Sache thatsächlich so verhalten. Dagegen hatte PREUSSE im Anfangsabschnitt der Eikammern ungefähr gleich viel Amitosen und Mitosen und im Keimlager fast ausschließlich Amitosen vorgefunden. PREUSSE war denn auch zu dem Schluß gekommen, daß die Amitose im Ovarium der von ihm untersuchten Hemipteren eine wichtige funktionelle Bedeutung habe, indem sicherlich eine größere Anzahl von Generationen nacheinander auf diese Weise gebildet werde.

Es kann hier davon ganz abgesehen werden, wer von den genannten Autoren bezüglich der Verteilung und Bedeutung der Amitosen im Hemipteren-Ovarium im Recht ist. Dagegen läßt sich die Frage aufwerfen, ob die geschilderten Amitosen wirkliche direkte Teilungen im REMAK'schen und FLEMMING'schen Sinne darstellen und ob sie nicht gewisse Beziehungen zur Gonomerie der Kerne haben.

Es ist zunächst zu sagen, daß keiner der drei neueren Autoren mit Sicherheit feststellen konnte, daß der Kerndurchschnürung auch eine Zellteilung folge. DE BRUYNE und GROSS bestreiten sogar das Vorkommen einer solchen aufs entschiedenste. Es dürfte demnach auch die Ansicht DE BRUYNE's richtig sein, wonach die Bedeutung dieser Kernverdoppelung in einer Ver-

größerung der Berührungsfläche zwischen Kernsubstanz und Cytoplasma liege.

In zweiter Hinsicht ist zunächst auf die ganz außerordentliche Aehnlichkeit der „amitotischen“ Bilder des Hemipteren-Ovariums (Textfig. L) mit den gonomeren Kernen von Cyclops, Diaptomus und Crepidula hinzuweisen, namentlich auf die Uebereinstimmung in der Anordnung der nukleolären Substanz. Allerdings geben in letzterer Beziehung die Untersucher des Hemipteren-Ovariums übereinstimmend an, daß die verschiedenen Bilder in der Weise miteinander zusammenhängen, daß die Teilung der Kerne genau im Sinne des REMAK'schen Schemas mit einer Durchschnürung des Kernkörpers beginne, daß dann die beiden Tochter-nukleolen auseinanderrücken, der Kern sich seinerseits durchschnüre und schließlich in zwei mit je einem Kernkörper ausgestattete Hälften zerfalle.

Ich möchte nun auch keineswegs, vor einer erneuten Untersuchung des Gegenstandes, es als ausgeschlossen betrachten, daß der Vorgang den hier geschilderten Verlauf nimmt, sowenig mir auch die Durchschnürung eines Kernkörpers, also einer nach meiner Ansicht unorganisierten Substanzmasse, einleuchtend ist und sowenig mich die gegebenen Situationsbilder (vgl. DE BRUYNE, l. c., Taf. II, Fig. 9) davon überzeugen, daß die oben aufgezählten Phasen der Kerndurchschnürung sich wirklich auch mit den hintereinander folgenden Zonen der Endkammer decken. Vielmehr möchte ich hier nur so viel sagen: welches auch die Entstehung der Doppelkerne des Hemipteren-Ovariums sei — mögen dieselben primär, d. h. in den Telophasen der Kernteilung, oder erst nachträglich, auf Grund der Durchschnürung eines zunächst einheitlichen Kernes ihre Entstehung nehmen — jedenfalls könnte die Frage erwogen werden, ob nicht die beiden Halbkerne den Gonomeren der Keimbahnkerne anderer Formen entsprechen. Es würde dabei ins Gewicht fallen, daß ja die Doppelkerne des Hemipteren-Ovariums gleichfalls von Keimbahnkernen ihre Abstammung herleiten und also sozusagen ein besonderes Anrecht auf den gonomeren Zustand haben.

Wie dem auch sein mag, jedenfalls scheint es mir von großem historischen Interesse zu sein, daß heute noch, 50 Jahre nach der Aufstellung des REMAK'schen Schemas, die Wirkung desselben eine so nachhaltige ist, daß keiner der Untersucher des Hemipteren-Ovariums überhaupt mit der Möglichkeit rechnete, es könnten die verschiedenen Phasen der Doppelkerne (vergl. Textfig. L) nicht

im Sinne einer Kernzerlegung, sondern in dem einer allmählichen Verschmelzung aneinander zu fügen sein.

### Mollusca.

Der gonomere Zustand der Furchungskerne des *Crepidula*-Eies, insbesondere das Verhalten der Nukleolen, wurde bereits früher ausführlich besprochen und durch Wiedergabe von CONKLIN'S Abbildungen illustriert. Auch in den jungen Eimutterzellen mancher Pulmonaten und Lamellibranchier scheint, wie aus der Darstellung von LIST<sup>1)</sup>, OBST<sup>2)</sup> und LINVILLE<sup>3)</sup> ersichtlich ist, häufig eine symmetrische Anordnung der Nukleolarsubstanz zu Tage zu treten.

### Tunicata.

Für das Ei von *Cionia intestinalis* hat GÓLSKI<sup>4)</sup> neuerdings einen gonomeren Zustand der Kerne des Zweizellenstadiums beschrieben.

### Selachier.

RÜCKERT<sup>5)</sup> fand bei der Furchung von *Torpedo* die Kerne vielfach aus zwei Unterabteilungen zusammengesetzt, „die ihrem ganzen Verhalten nach sehr wohl als die väterliche und mütterliche Hälfte des Kernes angesprochen werden können“. Freilich besitzen auch einige Merocytenkerne, die nach RÜCKERT von überzähligen Spermakernen abstammen und demnach nur väterliche Kernsubstanz enthalten, einen solchen Doppelbau. Indessen würde derselbe nach RÜCKERT auf nachträgliche Verschmelzung zweier Schwesterkerne zurückzuführen sein.

1) TH. LIST, Beiträge zur Chemie der Zelle und der Gewebe. I. Ueber die Färbung tierischer Gewebe mit Berlinerblau. Mitt. Zool. Stat. Neap., Bd. XII, 1896, Taf. XXII, Fig. 4, 6, 19.

2) P. OBST, Untersuchungen über das Verhalten der Nukleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXVI, 1899, Taf. XII, Fig. 11.

3) H. R. LINVILLE, Maturation and fertilization in Pulmonate Gastropods. Bull. Mus. Comp. Zoöl. Harv. Coll., Vol. XXXV, 1900, Taf. IV, Fig. 25.

4) ST. GÓLSKI, Reifung und Befruchtung der Eier von *Cionia intestinalis* F. Bull. Ac. Sci. Crac., 1899. Die ausführliche Arbeit ist polnisch geschrieben.

5) J. RÜCKERT, Die erste Entwicklung der Eier der Elasmobranchier. Festschr. für KUPFFER, Jena 1899, p. 619, 651, Tab. LV, Fig. 31.

BEARD<sup>1)</sup> hat sodann in den „germ-cells“ von Raja auch noch nach dem Ablauf der Furchung und selbst noch in jungen Embryonen „a bilobed or twin nature“ der Kerne beobachtet, so daß also hier, gerade so wie bei den Copepoden, der Doppelbau der Kerne sich nach der Furchung vorzugsweise auf die Keimbahn beschränken würde. Auch die Abbildungen, welche A. H. SCHMIDT<sup>2)</sup> von den Ei- und Follikelzellen der Embryonen und Jungen verschiedener Selachier (Torpedo, Raja, Acanthias) gegeben hat, weisen vielfach 2 Nukleolen in der für den gonomeren Zustand typischen Anordnung auf.

### Amphibien.

Die Furchungskerne der Urodelen (Siredon, Triton) passieren, wie aus den Darstellungen von BELLONCI, KÖLLIKER und VAN DER STRICHT<sup>3)</sup> hervorgeht, einen ausgesprochen idiomeren und vielfach wohl auch einen gonomeren, zweiblasigen Zustand, und ebenso sind auf den übrigen Strecken der Keimbahn hierher gehörige Dinge zu beobachten.

Es ist bekannt, daß von einer Reihe von Autoren (VON LA VALETTE ST. GEORGE, NUSSBAUM, FLEMMING, C. K. HOFFMANN, HERMANN, MEVES, VOM RATH u. a.) sowohl in den jüngsten, nicht differenzierten Genitalanlagen der Urodelen, als auch im Hoden und Ovarium der erwachsenen Urodelen und Anuren mit Regelmäßigkeit sehr verschieden geformte Kerne gefunden worden sind: maulbeerförmige, polymorph-gelappte, zweilappige, hantelförmige, Loch- und Doppelkerne<sup>4)</sup> (vergl. Textfig. N—P). Die Deutung, welche den betreffenden Bildern gegeben wurde, war eine sehr verschiedene, und es hat sich darüber eine hartnäckige Diskussion entsponnen. Mit großer Entschiedenheit hat insbesondere vom

1) J. BEARD, The morphological continued of the germ-cells in Raja batis. Anat. Anz., Bd. XVIII, 1900, p. 467, 469.

2) A. H. SCHMIDT, Onderzoekingen betreffende het ovarium der Selachii, Leiden 1898, Fig. 14, 21, 36, 65—67.

3) Vergl. insbesondere O. VAN DER STRICHT, Contribution à l'étude de la sphère attractive. Bull. Ac. R. Belg., 3. Sér., T. XXIII, 1892, Fig. 15, 2, 5.

4) Vergl. die Zusammenstellung der Litteratur bei O. vom RATH, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von Salamandra maculosa. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LVII, 1893, p. 159 ff. — Ueber den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von Anilocra etc. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LX, 1895.

RATH den Satz verfochten, daß die maulbeerförmigen und polymorphen Kerne, welche sich im Sexualapparat der Amphibien finden, nicht in den Entwicklungszyklus der Samen- und Eizellen gehören, sondern degenerierende Elemente darstellen, bei welchen von einem späteren Ausglätten der Einbuchtungen und einem Uebergang zur Mitose nicht die Rede sein könne. Auch die Entstehung der Ring- oder Lochkerne wurde auf abnorme Vorgänge zurückgeführt und das Auftreten der Hantel- und Doppelkerne mit amitotischen Vorgängen in Zusammenhang gebracht.

Fig. N.

Fig. O.

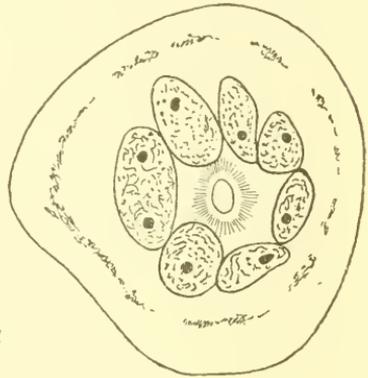
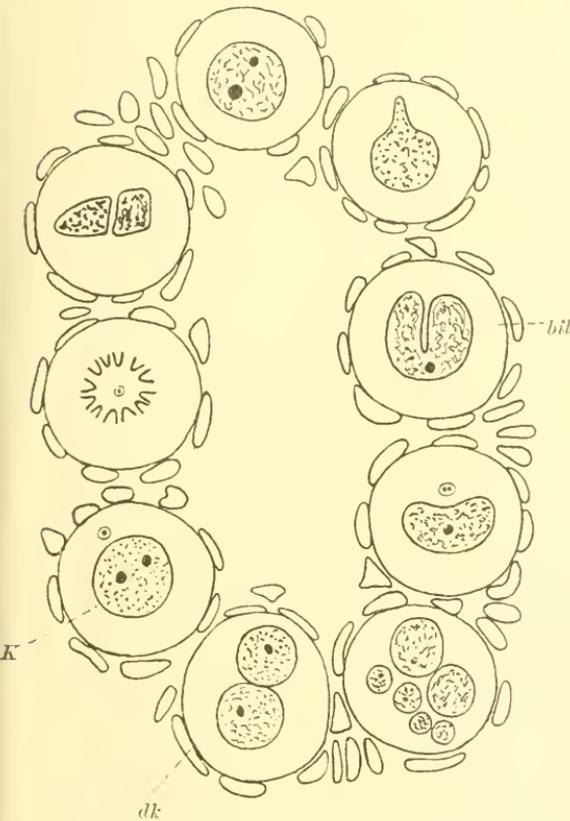


Fig. P.

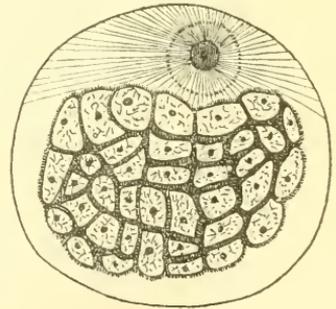


Fig. N. Querschnitt durch die Genitalanlage einer Salamanderlarve (nach VOM RATH). *K* Kern mit 2 Nukleolen, *bil* zweilappiger Kern, *dk* Doppelkern.

Fig. O. Ringkern aus dem Regenerationsfeld des Salamanderhodens (nach VOM RATH).

Fig. P. „Vielkernige“ Sexualzelle aus dem Hoden von *Bufo vulgaris* (nach VOM RATH).

Wenn nun schon durch das Auftreten aller dieser Kernformen in ganz jungen, noch nicht differenzierten Genitalanlagen die Annahme sehr unwahrscheinlich gemacht wird, daß wir es hier mit Degenerationserscheinungen zu thun haben, so sprechen noch verschiedene andere Beobachtungen direkt gegen die Auffassung vom RATH's. Insbesondere konnten BELLONCI und MEVES<sup>1)</sup> für die Spermatogonien der Urodelen den Nachweis führen, daß die Ring- oder Lochkerne normalerweise auf dem Wege der Mitose entstehen, indem an den Tochterkernen die Membranbildung sehr früh und zwar nicht bloß am äußeren Kernumfang, sondern auch im Umkreis des von der Centralspindel eingenommenen Kernbinnenraumes beginnt, und auch für die maulbeerförmigen Kerne machen die bei der Furchung der Urodelen-Eier sich vorfindenden analogen Bilder einen Zusammenhang mit normalen, mitotischen Prozessen wahrscheinlich.

Wenn aus diesen und verschiedenen anderen Gründen an degenerative Vorgänge und amitotische Teilungen wohl nicht zu denken ist, so fragt es sich, wie dieses regelmäßige Nebeneinander-vorkommen so verschiedenartiger, abweichender Kernformen zu erklären ist, und ob wir es hier mit besonderen, auf die Amphibien beschränkten Erscheinungen zu thun haben. Eine Durchsicht der von den verschiedenen Autoren gegebenen Bilder lehrt nun ohne weiteres, daß in den Sexualzellen der Amphibien keine einzige Kernform auftritt, welche nicht auch bei der normal verlaufenden Furchung der Copepoden und anderer Tiere wiederkehren würde. So sind die „Maulbeerformen“, wie sie sich namentlich ausgeprägt im Hoden der Kröte (*Bufo vulgaris*) finden (Textfig. P), sowie ein Teil der „Ring- und Lochkerne“ (Textfig. O) als idiomere Kernzustände zu deuten, andere „Ring- und Lochkerne“ und ebenso die polymorph gelappten und zerklüfteten Kerne zeigen die allmähliche Verschmelzung der Idiomeren, während die hantelförmigen, zweilappigen (Textfig. N *bil*) und Doppelkerne (Textfig. N *dk*) den reinen gonomeren Zustand repräsentieren. Auch abgerundete Kerne mit 2 Nukleolen finden sich speciell auf den Abbildungen vom RATH's zahlreich vor und sind von dem Verfasser ausdrücklich vermerkt worden (Textfig. N *K*).

---

1) Vergl. insbesondere F. MEVES, Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*. Arch. mikr. Anat., Bd. XLVIII, 1896, Taf. I, Fig. 14 u. a.

Auch in den Epidermiszellen der Urodelenlarven treten polymorphe Kerne in regelmäßiger Weise auf, und schon VAN DER STRICHT<sup>1)</sup> hat, wie mir scheint, mit vollem Recht hervorgehoben, daß diese gelappten Kernformen im letzten Stadium der Mitose entstehen, und daß die lappigen Vorsprünge den einzelnen Chromosomen entsprechen, die Chromosomen also während der Ruheperiode ihre Individualität bewahren. Auch hier kommen übrigens die Grenzzustände der Idiomerie und Gonomerie, nämlich abgerundete Kernformen mit regelmäßig 2 Nukleolen, zur Beobachtung. Der Güte von Herrn Dr. PETRUNKEWITSCH verdanke ich einige Präparate von der Cornea der Siredon-Larve, welche besonders instruktive Verhältnisse darbieten (Taf. XX, Fig. 44).

In der beigegebenen Fig. 44 ist die Einstellung auf die kleineren, dunkleren Kerne und die Zellgrenzen der oberen Schicht erfolgt, während die großen, hellen Kerne der unteren Schicht als durchschimmernd zu denken sind. Zu der letzteren gehört auch der in der Mitte der Figur gelegene Knäuel. Im unteren Teil der Figur ist ein Leukocyt zu sehen, der sich zwischen den beiden Zellschichten hindurchdrängt und dabei einen Kern der oberen Schicht tief einfurcht, so daß derselbe in zwei durch die dünne, gestreifte Membran getrennte Stücke zerlegt erscheint. Die Kerne der oberen Schicht sind häufig gelocht, die der unteren zweilappig, herzförmig oder nierenförmig. Nahezu sämtliche Kerne enthalten 2 Nukleolen, nur in einigen besonders großen, vielleicht durch Verschmelzung entstandenen Kernen der unteren Schicht (Fig. 44 *a*) sind vier gleich große Nukleolen und in einigen wenigen Kernen ein einziger, dann besonders großer Kernkörper zu beobachten. In der Mehrzahl der Fälle sind die beiden Nukleolen symmetrisch auf den Kernraum verteilt (*b*), doch sieht man in den großen blassen Kernen der unteren Schicht nicht selten, daß sich die beiden Nukleolen innerhalb der einen Kernhälfte einander mehr oder weniger genähert haben (*c*, *d*).

Ich glaube, daß die betreffenden Bilder nicht anders gedeutet werden können, als daß hier ein gonomerer Kernzustand vorliegt. Daß es sich speciell bei den eingeschnürten Kernen (*b*, *c*) nicht um amitotische Zustände handelt, geht daraus hervor, daß sich die betreffenden Kerne noch in diesem eingeschnürten Zustand zur Mitose vorbereiten, wie der in der Mitte der Figur gelegene Knäuel zeigt. Im übrigen geht aus der Thatsache, daß sich außer zahl-

1) l. c. p. 44 und 49.

reichen Mitosen und den erwähnten Riesenkernen überhaupt nur binukleoläre Kerne vorfinden, mit Sicherheit hervor, daß hier der so gekennzeichnete gonomere Zustand während der ganzen, zwischen zwei Teilungsschritten liegenden Ruhephase aufrechterhalten wird.

Nach allem Bisherigen glaube ich, daß die Ansicht derjenigen Autoren, welche in den abweichenden Kernformen der Sexual- und Epidermiszellen der Amphibien keine Degenerationsformen sehen (HERMANN, MEVES, VAN DER STRICHT), vollkommen richtig ist und daß wir es hier mit idiomeren und gonomeren Kernphasen zu thun haben. Inwieweit das Auftreten derartiger Kernformen durch die Wirkung äußerer Faktoren begünstigt wird und inwieweit hier vielleicht Verhältnisse, die gerade noch auf der Grenze zwischen physiologischen und pathologischen Zuständen schwanken, in Betracht kommen, darüber möchte ich mich in keine weiteren Erörterungen einlassen. Ich möchte nur bemerken, daß ich auch bei meinen an Cyclops-Eiern angestellten Aetherisierungsversuchen<sup>1)</sup> thatsächlich eine Wirkung äußerer Bedingungen auf die Dauer und das stärkere Hervortreten des idiomeren und gonomeren Kernzustandes feststellen konnte.

### Säuger (Mensch).

Es sei hier zum Schluß einer Arbeit von WINIWARDER<sup>2)</sup> gedacht, welche in erster Linie eine außerordentlich sorgfältige Darstellung der embryonalen und postembryonalen Entwicklung des Kaninchen-Ovariums mit besonderer Berücksichtigung der kerngeschichtlichen Verhältnisse giebt. Es ist von großem Interesse, zu sehen, wie ganz allgemein schon die Veränderungen der Kernstruktur beim Uebergang zum Keimbläschenstadium mit den entsprechenden Vorgängen bei Wirbellosen, speciell bei den Copepoden, übereinstimmen, wie insbesondere auch die Synapsisphase mit allen ihren Eigentümlichkeiten durchlaufen wird und die zuerst für die Copepoden festgestellte frühzeitige Längsspaltung hervortritt.

Soweit nun aus dem Text und aus den Schnittbildern ersichtlich ist, zeigen auch beim Kaninchen die Kerne der Eimutterzellen mindestens sehr häufig zwei symmetrisch gelagerte Anhäufungen

1) V. HÄCKER, Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. Anat. Anz., Bd. XVII, 1900.

2) H. v. WINIWARDER, Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères (lapin et homme). Arch. Biol., T. XVII, 1900.

von Nukleolarsubstanz. Im speciellen weisen die Kerne unmittelbar vor und nach der Synapsis, wie auch im Text ausdrücklich hervorgehoben wird, zwei voluminöse Nukleolen auf<sup>1)</sup> und ebenso scheint auch noch nach der Synapsis die Nukleolarsubstanz häufig an zwei opponierten Stellen des kugeligen Kernraumes angeordnet zu sein<sup>2)</sup> (Textfig. Q, a).

Ganz analoge Bilder erhielt WINI-WARTER bei einem 7 Monate alten menschlichen Foetus, der durch Operation excidiert worden war und dessen Ovarien mit FLEMMING'scher Lösung und Sublimat tadellos konserviert werden konnten. Auch hier scheinen sich die Nukleolen bei den aus der Synapsisphase hervorgegangenen Kernen an zwei opponierten Punkten des Kernraumes zu bilden und dann miteinander zu verschmelzen<sup>3)</sup> (Textfig. Q, b und c).

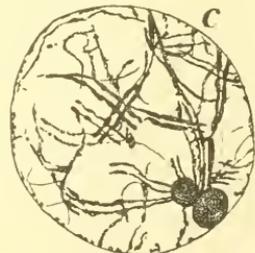
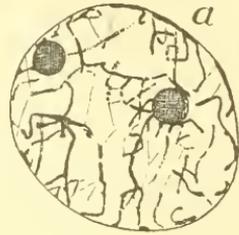


Fig. Q a—c. a Keimbläschen aus dem Ovarium des Kaninchens, b aus dem eines menschlichen Foetus (nach v. WINI-WARTER).

Werfen wir einen Rückblick auf das hier zusammengestellte Vergleichsmaterial. Ich glaube soviel sagen zu können, daß auch dann, wenn einzelne der herangezogenen Beispiele auf Grund einer Nachprüfung in Wegfall kommen müssen, die Gesamtheit der Beobachtungen mit Bestimmtheit darauf hinweist, daß der gonomere Kernzustand der sexuellen und epithelialen Zellen im Tier- und Pflanzenreich eine außerordentlich weite Verbreitung besitzt.

Es ist richtig, daß sich dieser Satz nur zum Teil auf das Vorkommen von wirklich zweiteiligen Kernen und zu einem noch kleineren Teile auf einen nachweisbaren genetischen Zusammenhang dieser Kernbeschaffenheit mit dem Befruchtungsvorgang stützen

1) l. c. p. 87, Taf. IV, Fig. 12c, Taf. VI, Fig. 21—23.

2) l. c. Taf. VI, Fig. 40—41.

3) l. c. Taf. VII, Fig. 89, 87 u. a.

läßt. Aber nachdem bei einer Reihe von Objekten (Diaptomus, Cyclops, Crepidula) das Auftreten von zwei Nukleolen in jungen, kugeligen oder scheibenförmigen Kernen als sicheres Kriterium für den Doppelbau nachgewiesen werden konnte, dürften die Bilder mit binukleolären Kernen kaum minder entscheidend sein als das Vorkommen von eigentlichen Doppelkernen, und gerade sie sind es ja, die durch ihre charakteristische Gleichartigkeit und ihr regelmäßiges Auftreten sich besonders auffällig machen und den früheren Untersuchern auch sicher aufgefallen wären, wenn nicht deren Aufmerksamkeit sich auf andere Kern- und Zellgebilde konzentriert hätte.

Ich möchte gleich hier betonen, daß der Wert des fraglichen Kriteriums vollkommen unabhängig ist von den Anschauungen, welche man bezüglich der Natur der Nukleolen vertritt.

Zoologischerseits sind, wie bekannt sein dürfte, hauptsächlich zwei Theorien bezüglich der Bedeutung der Nukleolen Gegenstand einer weiteren Diskussion geworden, die vom Verf. 1895<sup>1)</sup> aufgestellte und seither in mehreren Schriften verteidigte Kernsekrettheorie und die an die Namen O. HERTWIG<sup>2)</sup>, R. HERTWIG<sup>3)</sup> und CARNOY<sup>4)</sup> anknüpfende Transportations- oder besser Nukleinspeicher-Theorie.

Ersterer zufolge sind die Nukleolen speciell des Keimbläschens nicht organisierte, nukleäre, bei der Thätigkeit der chromatischen Substanz oder, wie ich jetzt sagen möchte, der Kerngerüstsubstanzen sich abscheidende Stoffwechselprodukte, welche noch während der Kernruhe oder zu Beginn der Mitose als eine Art Kernsekret in gelöster oder ungelöster Form aus dem Kernraum entfernt werden.

Nach dieser Theorie würde das Verhalten der Nukleolen in gonomeren Kernen so zu erklären sein, daß in den jungen, eben gebildeten Kernen, entsprechend der Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernbezirke, die Nukleolarsubstanz zunächst an

1) Die Vorstadien der Eireifung, Arch. mikr. Anat., Bd. XLV, 1896, p. 246; Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, p. 116.

2) O. HERTWIG, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies, III. Teil, Morph. Jahrb., Bd. IV, 1878.

3) R. HERTWIG, Ueber Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abh. Bayer. Ak. Wiss., II. Kl., Bd. XIX, 3. Abt., München 1898.

4) J. B. CARNOY und H. LEBRUN, l. c.

zwei getrennten Herden anschießt (primäre Nukleolen), daß jedoch später, bei zunehmender Masse der Nukleolarsubstanz, infolge kapillarer Anziehung ein Zusammenfließen der gebildeten Tröpfchen erfolgt (sekundärer Nucleolus).

Der Nukleinspeicher-Theorie zufolge wird die Substanz der Nukleolen bei der Rekonstitution der Tochterkerne den Tochterschleifen entnommen und zu Beginn der folgenden Teilung auf die sich bildenden Chromosomen übertragen. Die Nukleolen dienen also als Nukleinspeicher oder vielleicht auch als Nukleinelaboratorien [R. FICK <sup>1)</sup>]. Eine notwendige Konsequenz der Theorie ist die Leugnung der Individualität der Chromosomen [CARNOY und LEBRUN, R. FICK, WILSON <sup>2)</sup>, HARTMANN <sup>3)</sup>].

Es ist hier nicht der Ort, in eine Kritik dieser Theorie einzugehen. Ich werde, soweit dies innerhalb des Rahmens der vorliegenden Arbeit zulässig ist, im allgemeinen Teil nochmals auf dieselbe zurückkommen und brauche hier nur darauf hinzuweisen, daß auch dann, wenn sich die Nukleinspeicher-Theorie zu einem Teile als richtig erweisen sollte, das symmetrische Auftreten zweier Nukleolen in den jungen Tochterkernen doch unmöglich anders gedeutet werden könnte, als daß hier Beziehungen zu dem auch in anderer Weise erkennbaren Doppelbau der Kerne bestehen.

## 7. Kapitel.

### Allgemeiner Teil.

Die hauptsächlichlichen Ergebnisse, welche in den vorhergehenden Abschnitten niedergelegt worden sind, lassen sich in folgende vier Punkte zusammenfassen:

1) Der gonomere Kernzustand, d. h. die Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernhälften, läßt sich in der Keimbahn der Copepoden vom befrucht-

---

1) R. FICK, Mitteilungen über die Eireifung der Amphibien. Verh. Anat. Ges., 1899.

2) E. B. WILSON, Experimental studies in cytology, I. Arch. Entw.-Mech., Bd. XII, 1901, p. 575.

3) M. HARTMANN, Studien am tierischen Ei. I. Ovarialei und Eireifung von *Asterias glacialis*. Zool. Jahrb. (Anat. Abt.), Bd. XV, 1902.

teten Ei bis zu den Keimmutterzellen (Samen- und Eimutterzellen) verfolgen.

2) Während der Eireifung von Cyclops findet eine Umordnung der Chromatinelemente in der Weise statt, daß die Eizelle in gleichmäßiger Mischung großväterliche und großmütterliche Elemente erhält. Mit dieser Umordnung ist eine Paarung je eines großväterlichen und großmütterlichen Einzelchromosoms verbunden.

3) Es darf mit großer Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß der gonomere Kernzustand eine weite, wenn nicht allgemeine Verbreitung bei den amphigon erzeugten tierischen und pflanzlichen Organismen besitzt. Derselbe kommt besonders in sexualen und epithelialen Zellen zum Vorschein (Nährzellenschicht der Pollensäcke, Follikelzellen des Insektenovariums, Epidermis der Urodelenlarven).

4) Es besteht ein enger Zusammenhang zwischen dem idiomeren und gonomeren Kernzustand, in dem Sinne, daß der letztere gewissermaßen als ein Grenzfall des ersteren erscheint.

An diese, wie mir scheint, wohl begründeten Ergebnisse sollen nun im folgenden theoretische Erörterungen allgemeiner Natur angeknüpft werden.

### Wesen der Befruchtung.

Seit der Feststellung der Befruchtungsvorgänge im Seeigellei ist von den Zoologen und Botanikern mit ziemlicher Uebereinstimmung als das Wesen der Befruchtung die Verschmelzung zweier Zellen und ihrer Kerne angegeben worden. So faßt O. HERTWIG heute<sup>1)</sup> seine Anschauungen über den Befruchtungsprozeß in folgender Weise zusammen: „Bei der Befruchtung finden deutlich nachweisbare, morphologische Vorgänge statt. Bei diesen ist das Wichtige und Wesentliche die Vereinigung zweier, von verschiedenen Geschlechtszellen abstammender Zellenkerne, eines Ei- und eines Samenkerns. Es verschmelzen hierbei äquivalente Mengen männlicher und weiblicher, färbbarer Substanz.“ Und

1) O. HERTWIG, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere, 7. Aufl., Jena 1902, p. 54.

weiter unten spricht O. HERTWIG nochmals von einer Verschmelzung: „— erst durch die Befruchtung, welche auf der Verschmelzung zweier Kerne beruht, wird dann die volle Substanzmasse und die volle Anzahl der Segmente eines Normalkerns wiederhergestellt.“ In ähnlicher Weise sagt WEISMANN<sup>1)</sup>, im Hinblick auf die morphologische Seite des Vorganges, daß „die sog. ‚Befruchtung‘ im wesentlichen eine Kernverschmelzung ist“, und auch WALDEYER<sup>2)</sup> hält die Befruchtung, deren Wesen die Verschmelzung zweier Zellen zu einer einzigen sei, erst dann für perfekt, wenn auch die Verschmelzung der Kerne und der beiderseitigen Chromosomen eingetreten ist.

Es scheint mir, daß sich die Anwendung des Ausdruckes „Kernverschmelzung“ nicht ganz mit den neueren Befunden in Einklang bringen läßt. Wenn man nämlich das Wort „Verschmelzung“ (fusion) bildlich gebraucht, beispielsweise von irgend welchen menschlichen Einrichtungen, so von Geschäften oder Körperschaften, so ist damit immer ein Aufgeben der Selbständigkeit der Partner, die Herstellung einer Einheit an Stelle einer Zweiheit gemeint. Nun weist aber eben die Zähigkeit, mit der sich speciell in der Keimbahn der Copepoden der Doppelbau der Kerne forterhält, darauf hin, daß es sich bei der Einführung des Spermakerns in die Eizelle gar nicht um die Herstellung eines einheitlichen, sondern gerade um die Schaffung eines Doppelgebildes handelt. Es sollen zweikernige Fortpflanzungszellen gebildet werden, in welchen die beiden Kerne in räumlicher Trennung und, so weit wie möglich, in physiologischer Unabhängigkeit voneinander bleiben, gerade wie bei einem Doppelschraubenschiff die beiden Maschinen vollständig getrennt voneinander untergebracht und unabhängig voneinander zu arbeiten im stande sind. Wir werden vielleicht sogar sagen dürfen, daß da, wo eine „Verschmelzung“ der Kernhälften thatsächlich vorkommt, dieselbe nur durch äußere, accidentielle Faktoren bedingt wird, denn wir sehen bei Diaptomus, daß der bei der Furchung in so verschiedener Richtung sich äußernde gonomere Zustand Hand in Hand mit dem Kleinerwerden der Kerne zurücktritt und sofort wieder deutlicher zum Vorschein kommt, sobald

1) A. WEISMANN, Vorträge über Descendenztheorie, Jena 1902, Bd. I, p. 321.

2) W. WALDEYER, Befruchtung und Vererbung, Leipzig 1898, p. 39 und 40.

das Kernvolumen wieder ein größeres wird (Urgenitalzellen, Ur-samenzellen). Andererseits giebt es Fälle, in welchen eine „Verschmelzung“ der Kernteile immer erst unmittelbar vor der Mitose stattfindet, so daß man daran denken könnte, es solle durch diese Verschmelzung nichts weiter als eine Vereinfachung des Teilungsmechanismus bewirkt werden (Sexualzellen der Amphibien, Nährzellen im Pollensack von Magnolia, Zygoten der Conjugaten).

Jedenfalls wird durch die Befruchtung in erster Linie ein zweikerniger Zellzustand geschaffen, und wir würden danach, falls sich wirklich die Ergebnisse bei den Copepoden auf andere Organismen übertragen lassen, als das Wesentliche des Befruchtungsvorganges die Paarung zweier Kerne zweielterlicher Abkunft in einer einzigen Zelle zu bezeichnen haben. In dieser Fassung würde der Satz auch die Konjugation der Infusorien und die mit Zellverschmelzung verbundenen Zygotenbildungen in sich begreifen.

Schon frühere Autoren haben offenbar Bedenken getragen, schlechtweg von einer Zell- und Kernverschmelzung zu sprechen. So läßt WILSON<sup>1)</sup> allerdings die Befruchtung der höheren Formen in einer „permanent fusion of two germ-cells“ bestehen, aber er spricht in dem zusammenfassenden Kapitel schließlich doch nur von einer „union of equivalent nuclei“, als der wesentlichen Tatsache der Befruchtung und geschlechtlichen Fortpflanzung. Ebenso bezeichnet WEISMANN<sup>2)</sup>, sobald er von der morphologischen Seite des Befruchtungsvorganges zur physiologischen übergeht, als wesentlichen Erfolg des Amphimixis „die Vermischung oder besser die Vereinigung der Vererbungssubstanzen zweier verschiedener Individuen“, und in ähnlicher Weise sagt BOVERI<sup>3)</sup>, daß die Kombination der elterlichen Kernsubstanzen als der Qualitätenträger das Ziel aller Paarung vom Infusionstierchen bis zum Menschen sei.

#### Konkurrenz der Kernhälften. Gemischte Vererbung.

Bereits in meiner früheren, den Gegenstand betreffenden Arbeit<sup>4)</sup> habe ich darauf aufmerksam gemacht, daß bei Cyclops

1) E. B. WILSON, The cell in development and inheritance, 2. Aufl., New York 1900, p. 180 und 230.

2) l. c. p. 355.

3) Th. BOVERI, Das Problem der Befruchtung, Jena 1902, p. 35.

4) Ueber die Selbständigkeit u. s. w., p. 598 und 615. Vergl. auch Praxis und Theorie u. s. w., p. 235.

die beiden Kernhälften sich vielfach nicht nur in räumlicher Trennung, sondern auch in physiologisch differenter Verfassung befinden. Sowohl während der ersten Furchungsteilungen, als auch später in den Urogenitalzellen sind dahin gehörige Bilder häufig anzutreffen. So zeigt die Fig. 45 der früheren und die Fig. 42 der vorliegenden Arbeit von zwei verschiedenen Eiern die Polansicht der ersten Furchungsspindel: man sieht in beiden Fällen die 6 Elemente der einen Hälfte noch eine kontinuierliche Kette bilden, während die der anderen bereits vollständig voneinander isoliert sind. Noch auffälliger ist das Verhalten der Kerne der sekundären Urogenitalzellen, insofern in denselben in einem gewissen Stadium die eine Chromatingruppe sich in Form eines lockeren, die andere als dichter Fadenknäuel darstellt. Ich glaube auch jetzt noch, daß der Schluß, den ich damals gezogen habe, richtig ist, daß nämlich „auch hier noch der physiologische Zustand der beiden Kernhälften nicht der gleiche ist, und dies würde wiederum darauf hinweisen, daß die Wechselwirkungen zwischen jeder der beiden Chromatingruppen einerseits und dem Zellplasma andererseits verschiedenartige, zum mindesten verschieden intensive sind. In diesen Wechselwirkungen muß aber das liegen, was wir heutzutage Beherrschung der Zelle durch den Kern nennen. Es wäre also denkbar, daß die beiden Kernhälften in einer Art von Konkurrenz hinsichtlich der Beeinflussung des Zellenlebens miteinander stehen, und daß dieser Wettkampf der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz in der Phasenverschiedenheit der Gruppen seinen Ausdruck findet“<sup>1)</sup>.

Das Wesentliche in den hier nochmals mitgeteilten Beobachtungen liegt, wie mir scheint, darin, daß durch direkte Beobachtung die Möglichkeit einer ungleichen Entwicklung und Ausbildungsstufe der beiden Kernhälften erwiesen wird. Wenn wir nun für einen Augenblick annehmen, es sei wirklich eine Verallgemeinerung der Befunde bei den Copepoden erlaubt und der gonomere Kernzustand sei, wenn auch in latenter Form, nicht nur in den

1) Auch bei *Diaptomus* scheinen, wie wir sahen, verschiedene Bilder auf ein ungleich rasches Wachstum der beiden primären Nukleolen hinzuweisen. Es mußte aber hier dahingestellt bleiben, ob darin eine Verschiedenwertigkeit der Kernhälften zum Ausdruck kommt und ob nicht vielmehr die Bilder auf eine rhythmische Vergrößerung und Verkleinerung beider Nukleolen, auf ein „Pulsieren“ derselben zurückzuführen sind, wie ein solches von verschiedenen Seiten beobachtet worden ist.

sexualen, sondern überhaupt in allen Zellen nachzuweisen, dann würden wir einer Erklärung für die Erscheinung der gemischten Vererbung näher kommen, d. h. der Thatsache, daß die verschiedenen Teile der Nachkommen in verschiedenem Grade mehr dem einen oder dem anderen der Eltern nachfolgen. Wir hätten dann anzunehmen, daß sich die beiden Kernhälften bezüglich der Einwirkung auf die Zelle bald summieren und ergänzen, bald gegenseitig bekämpfen und ausschließen, und würden damit auf halbem Wege den Anschauungen entgegenkommen, welche von WEISMANN<sup>1)</sup> in dieser Richtung geäußert worden sind und in letzter Linie zu der Annahme eines Kampfes der verschiedenen Arten von Biophoren geführt haben.

#### Mischung der großelterlichen Elemente. Affinität der Chromosomen.

Es wurde auf Grund der Beobachtungen bei Cyclops die Frage zu beantworten gesucht, wie sich die beiden elterlichen Kernhälften während der Reifungsteilung verhalten, ob hier der gonomere Zustand beibehalten wird oder ob eine Aenderung in der Kernzusammensetzung vor sich geht. Es wurde gezeigt, daß durch die Gegenüberstellung der väterlichen und mütterlichen Elemente im „sekundären Keimbläschen“, durch die Paarung der Spalthälften während der dicentrischen Wanderung und durch die Auswechslung der Einzelchromosomen eine gleichmäßige Mischung der großväterlichen und großmütterlichen Elemente im befruchtungsfähigen Eikern bewirkt wird, und es konnte gleichzeitig, unter Heranziehung der bei anderen Objekten beobachteten Bilder, der Möglichkeit Ausdruck verliehen werden, daß es sich hier um allgemeiner verbreitete Vorgänge handle.

Wenn nun schon die Gegenüberstellung der Vierergruppen im sekundären Keimbläschen auf besondere, von anderen Kernformen nicht bekannte Wirkungsweisen zurückgeführt werden muß, so haben wir es vollends bei der Paarung der Spalthälften und ihrer X-förmigen Anordnung mit Vorgängen zu thun, welche sonst nirgends während der dicentrischen Wanderung der Tochter-Chromosomen beobachtet worden sind und nur durch besondere, den Chromatin-Elementen im allgemeinen nicht zukommende Qualitäten und Wechselbeziehungen bedingt sein

1) l. c., Bd. II, p. 59.

können. Da nun die weitere Untersuchung zu dem Ergebnis führte, daß bei der Chromosomenpaarung jeweils die Vereinigung eines väterlichen und eines mütterlichen Elementes stattfindet, so ist anzunehmen, daß zwischen den väterlichen und mütterlichen Chromosomen gewisse Affinitäten bestehen, welche zwischen gleichnamigen Chromatinteilen nicht wirken. Die nämlichen Affinitäten, welche die Paarung der Spalthälften zur Folge haben, werden auch bei der darauf folgenden Umwechslung der Einzelchromosomen im Spiele sein, wenn auch hier etwas Neues, nämlich die Querteilung der bivalenten Elemente und ihr Zerfall in die Einzelchromosomen, hinzukommen muß. Das schließliche Resultat ist dann, wie wir gesehen haben, die Neuformierung bivalenter Elemente, welche je aus einer väterlichen und einer mütterlichen Hälfte bestehen, und damit die gleichmäßige Mischung der väterlichen und mütterlichen, oder wie wir jetzt besser sagen können, der großväterlichen und großmütterlichen Chromatinteile im befruchtungsfähigen Eikern.

Welcher Natur die zwischen ungleichnamigen Elementen bestehenden Affinitäten sein mögen, darüber möchte ich keine Vermutungen aufstellen. Ich möchte nur daran erinnern, daß Affinitäten ähnlicher Art einerseits zwischen Ei- und Samenzellen, andererseits zwischen Ei- und Samenkern angenommen werden müssen.

Unter der sexuellen Affinität im engeren Sinne oder der Affinität zwischen den Fortpflanzungszellen (sexuelle Cytotaxis) verstehen wir mit O. HERTWIG<sup>1)</sup> „Wechselwirkungen, welche befruchtungsbedürftige Zellen verwandter Art aufeinander ausüben in der Weise, daß sie, in bestimmte Nähe zu einander gebracht, sich anziehen, sich verbinden und in eins verschmelzen, wie zwei chemische Körper, zwischen denen nicht gesättigte, chemische Affinitäten bestehen“. Bei dieser sexuellen Affinität im engeren Sinne können auf weiblicher Seite auch Teile des Geschlechtsapparates, Eihüllen u. s. w. beteiligt sein.

Was die Affinität zwischen den Geschlechtskernen (sexuelle Karyotaxis) anbelangt, so hat, so viel mir bekannt ist, zum ersten Male R. FICK<sup>2)</sup> die Thatsache, daß bei physiologischer

1) O. HERTWIG, Die Zelle und die Gewebe, Jena 1893, p. 240.

2) R. FICK, Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotl-Eies. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LVI, 1893.

Polyspermie nur ein einziger Spermakern zur Konjugation zugelassen wird, auf die Sättigung der „Affinität“ des Eikerns zurückgeführt. Zu noch klareren Vorstellungen ist RÜCKERT<sup>1)</sup> in seinen schönen Ausführungen über die physiologische Polyspermie der Selachier gelangt, indem er zu der positiven, zwischen Ei- und Spermakern bestehenden Affinität das negative Gegenstück, die gegenseitige Abstoßung der Spermakerne, hinzufügte. RÜCKERT hat nämlich in sehr einleuchtender Weise zu zeigen versucht, daß die gleichmäßige Verteilung der Spermakerne in der Keimscheibe und die Thatsache, daß immer nur ein Spermakern mit dem Eikern kopuliert, durch ein den Spermakernen selbst zukommendes „Vermögen, sich von einer gewissen Entfernung an gegenseitig abzustößen“, erklärt werden könne. „Während also zwischen den ungleichnamigen Kernen (Eikern und Spermakern) ein Anziehungsvermögen, besteht zwischen den gleichnamigen bei der normalen polyspermen Befruchtung ein Abstoßungsvermögen.“

Der Affinität zwischen den Fortpflanzungszellen und derjenigen zwischen den Geschlechtskernen würde sich nunmehr die Affinität zwischen den elterlichen Chromosomen (sexuelle Chromotaxis) anreihen. Während nun aber die Wirkung der beiden ersten Affinitäten mit wenigen Ausnahmen (Closterium und andere konjugate Algen) zeitlich zusammenfällt, kommt die Affinität zwischen den elterlichen Chromosomen erst am Schluß der ganzen Entwicklung oder, wie wir sagen können, am Schluß der Kinder-Generation zur Geltung.

Nehmen wir auch hier an, es sei schon jetzt erlaubt, die Befunde bei den Copepoden zu verallgemeinern, so würden gewisse Erscheinungen, die bei der Bastardbefruchtung zu Tage treten, eine Erklärung finden.

Es ist bekannt, daß bei der Kreuzung zweier in näherem verwandtschaftlichen Verhältnis stehender Arten die verschiedensten Abstufungen bezüglich des Erfolges der Bastardierung zu Tage treten. In vielen Fällen fehlt jede Affinität zwischen dem Sperma einerseits und dem Ei beziehungsweise dem weiblichen Geschlechtsapparat andererseits, und es wird also der Befruchtungsprozeß überhaupt nicht angebahnt. In anderen Fällen ist wohl die Affinität zwischen den Fortpflanzungszellen ganz oder nahezu ausreichend, aber es ist keine Affinität zwischen den Geschlechtskernen vorhanden. Hierher, beziehungsweise zu den zwischen der

1) J. RÜCKERT, Die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier, Jena 1899, p. 677 ff.

ersten und zweiten Kategorie stehenden Grenzfällen ist vermutlich ein von HIRASÉ<sup>1)</sup> beschriebenes Vorkommnis zu rechnen: in der Decke der Pollenkammer von Ginkgo (*Ginkgo biloba*) finden sich häufig neben den eigenen Pollenschläuchen die Pollenkörner anderer Coniferen, so z. B. der Fichte, auf verschiedenen Stadien der Keimung vor, dagegen kommt es anscheinend niemals zu einer erfolgreichen Bastardbefruchtung.

In einer weiteren Zahl von Fällen ist die Affinität zwischen den Fortpflanzungszellen und diejenige zwischen den Geschlechtskernen ausreichend, und es kommt entweder zu einer Befruchtung mit folgender abnormer Embryonalentwicklung oder zur Erzeugung unfruchtbarer oder zur Erzeugung fruchtbarer Bastarde. Die weit-aus bekannteste Erscheinung ist, wenigstens bei Tieren, die Bastardbefruchtung mit folgender Erzeugung unfruchtbarer Bastarde, und man pflegt in der That auch dieses Verhältnis als die Regel zu betrachten. Nun ist aber doch, genau betrachtet, dieser Fall der am meisten rätselhafteste, denn man sollte meinen, wenn es überhaupt auf Grund einer genügend starken Affinität zwischen den Geschlechtsprodukten zu einer normalen Embryonalentwicklung und zur Ausbildung vollkommen lebensfähiger Nachkommen kommt, so müßten auch die Fortpflanzungszellen eine normale Beschaffenheit zeigen, und wenn sich die Eltern verschiedener Abkunft erfolgreich paaren, so müßte dies bei den Nachkommen gleicher Abkunft um so mehr der Fall sein.

Vielleicht geben uns auch hier die Beobachtungen bei den Copepoden einigen Aufschluß. Wir haben gesehen, daß bei der Reife der Fortpflanzungszellen eine umständliche Neugruppierung der elterlichen Kernanteile vor sich geht und daß dieselbe auf eine besondere, zwischen den elterlichen Chromosomen bestehende Affinität zurückgeführt werden muß. Es wäre nun denkbar, daß die gewissermaßen gröberen Affinitäten zwischen den Fortpflanzungszellen und den Geschlechtskernen ausreichend sind, um eine erfolgreiche Befruchtung und die Bildung lebensfähiger Bastarde zu bewirken, daß aber die feinere Affinität zwischen den elterlichen Chromosomen in nicht genügendem Maße vorhanden ist, um jene komplizierten Umordnungsprozesse und damit die vollkommene Reife der Eizellen herbeizuführen. So würde es zu erklären sein, daß der Erfolg der Bastardierung am Schlusse der zweiten

---

1) S. HIRASÉ, Étude sur la fécondation et l'embryogénie du *Ginkgo biloba*. J. Coll. Sc. Tokyo, Vol. XII, 1898.

Generation sein Ende nimmt, und auch die weitere Thatsache würde verständlich sein, daß eine Rückkreuzung der Bastarde mit den Stammformen häufig erfolgreicher ist als die Paarung der Bastarde unter sich.

Ich will auf diese Vermutung, deren Richtigkeit durch direkte Beobachtung geprüft werden könnte, nicht weiter eingehen und nur noch zum Schluß die Frage aufwerfen, ob nicht die so verschiedenartigen Ergebnisse, welche sich bei der Bastardierung von Pflanzen (*Pisum*, *Hieracium*, *Zea* u. a.) bezüglich der dritten Generation herausstellen<sup>1)</sup>, wenigstens zum Teil durch einen verschiedenen, normalen oder abnormen Verlauf der am Schluß der zweiten Generation stattfindenden Keimzellenreife bedingt sein könnten.

#### Individualität der Chromosomen und morphologische Organisation der Kerne.

Schon WILSON<sup>2)</sup> hat RÜCKERT's und meine Befunde bei den Copepoden, sowie die oben erwähnten Ergebnisse von HERLA und ZOJA als Stütze für die RABL-BOVERI'sche Hypothese von der Individualität der Chromosomen und für die Annahme einer morphologischen Organisation der Kerne herangezogen: „Leaving aside all doubtful cases, the well-determined facts form an irresistible proof of the general hypothesis; and it is one with which every general analysis of the cell has to reckon.“ WILSON führt dann aus, daß die Individualitätshypothese allerdings einen unglücklichen Namen erhalten habe, da, abgesehen von einigen speciellen Fällen (Keimbläschen von *Canthocamptus* und *Cyclops*, Keimbläschen der Selachier), beinahe kein direkter Beweis dafür existiere, daß die Chromosomen als „Individuen“ im Chromatinnetz der ruhenden Zelle persistieren. Es gehe im Gegenteil in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die Identität der Chromosomen vollständig im ruhenden Kerne verloren. „But this verbal difficulty“, fährt WILSON fort, „should not blind us to the extraordinary interest and significance of the facts“. „No phenomena in the history of the cell more clearly indicate the existence of a morphological organization which, though resting upon, is not to be confounded

1) Vergl. C. CORRENS, Die Ergebnisse der neuesten Bastardforschungen für die Vererbungslehre. Ber. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XIX, 1901.

2) E. B. WILSON, l. c., 2. Aufl., p. 294 ff.

with, the chemical and molecular structure, that underlies it; and this remains true even though we are wholly ignorant what that organization is.“

In ähnlicher Weise sagt WEISMANN<sup>1)</sup>, daß die Feststellung der Trennung der väterlichen und mütterlichen Kernhälften während der Entwicklung der Copepoden „unsere Annahme von der Selbstständigkeit der Kernstäbchen trotz ihrer scheinbaren Auflösung im Kernnetz des ruhenden Kernes vollends sicherstellt“.

Zunächst wird freilich durch die Beobachtungen bei den Copepoden nur eine Fortdauer der Individualität der Kernhälften oder Gonomeren erwiesen. Indessen ergibt sich sofort eine Erweiterung dieses Satzes, sobald man das Verhältnis des gonomeren Zustandes zum idiomeren ins Auge faßt. Schon vor einiger Zeit war es mir gelungen<sup>2)</sup>, durch Aetherisierung der Eier von Cyclops die Umbildung der Chromosomen zu Teilbläschen oder Idiomeren zu beschleunigen und auf diese Weise künstlich maulbeerförmige Kerne zu erzeugen. Ich war dabei zu der Anschauung gekommen, daß der Furchungskern des Metazoen-Eies ursprünglich ein Compositum aus mehreren, den einzelnen Chromosomen entsprechenden Teilkernen darstellt, und es sind zu Gunsten dieser Anschauung, die im übrigen ja nur eine Erweiterung der Individualitätshypothese ist, seither auch von anderer Seite Beobachtungen herangezogen worden. So hat SPULER<sup>3)</sup> die Teilkerne in degenerierenden Eizellen des Säugetierovariums und GOLDSCHMIDT<sup>4)</sup> die „Karyomeriten“ im Ei von Polystomum in ähnlichem Sinne gedeutet. Wie wir nun im Obigen gesehen haben, passieren nicht nur die Furchungskerne zahlreicher tierischer Eier, sondern auch die Keimzellkerne mancher Formen, so namentlich der Amphibien, bei ihrer Konstituierung einen Teilbläschen- oder idiomeren Zustand und da bei den nämlichen Objekten die Idiomeren späterhin vielfach zu Gonomeren verschmelzen, so ergibt sich zunächst der Satz, daß der gonomere Kernzustand ge-

1) A. WEISMANN, Vorträge, Bd. II, p. 48.

2) V. HÄCKER, Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. Anat. Anz., Bd. XVII, 1900.

3) A. SPULER, Ueber die Teilungserscheinungen der Eizellen in degenerierenden Follikeln des Säugerovariums. Anat. Hefte, Heft 50, 1900.

4) R. GOLDSCHMIDT, Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei Polystomum integerrimum RUD. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXXI, 1902.

wissermaßen nur einen speciellen Fall des idiomeren darstellt. Umgekehrt wird man aber dann auch berechtigt sein, die Fortdauer des gonomeren Zustandes während der ganzen Entwicklung als einen indirekten Beweis für die latente Fortdauer eines idiomeren Zustandes, d. h. also für die Persistenz der Individualität der Chromosomen heranzuziehen.

Ich will hier nur noch bemerken, daß sich die Verschmelzung der Idiomeren zu Gonomeren vielfach in einem bestimmten Rhythmus zu vollziehen scheint. Wenigstens fand ich bei der Furchung des Cyclops-Eies öfters Bilder, auf denen die 6 aus den Chromosomen jeder Kernhälfte entstandenen Idiomeren zunächst zu 3 Teilbläschen verschmelzen, welche dann ihrerseits sich zu einem Gonomer vereinigen<sup>1)</sup>, und ähnliche Regelmäßigkeiten weist auch das Diaptomus-Ei auf (Fig. 27). Diese stufenweise Verschmelzung der Idiomeren steht in einem reciproken Verhältnis zu einer anderen Erscheinung, welche ich früher bei einem anderen Objekt beobachtet habe<sup>2)</sup>. Im reifenden Keimbläschen von *Canthocamptus* zeigt nämlich der Kernfaden eine gleichfalls stufenweise Zerlegung in Segmente, wobei hintereinander die Divisoren: 2, 3, 2, 2 auftreten. Möglicherweise haben wir es bei diesen rhythmischen oder stufenweisen Verschmelzungs- und Segmentierungsprozessen mit phylogenetischen Reminiscenzen zu thun, deren Bedeutung vielleicht durch spätere Untersuchungen klargestellt werden kann.

Es muß hier zum Schluß noch einmal auf die Angriffe zurückgekommen werden, welche die Vertreter der Nukleinspeichertheorie gegen die Individualitätshypothese gerichtet haben. Ich habe bereits bemerkt, daß eine Anzahl dieser Autoren, so CARNOY und LEBRUN, R. FICK, HARTMANN, zu einer schroffen Abweisung der betreffenden Anschauungen gelangt sind. Auch WILSON, welcher noch in der zweiten Auflage seines Lehrbuchs (1900) sich im wesentlichen als Anhänger der Individualitätshypothese bekennt, ist neuerdings zu dem Ergebnisse gekommen, daß seine Beobachtungen an Magnesium-Eiern „are not favorable to the hypothesis of the persistent individuality of chromosomes“.

Es würde zu weit führen und den durch die Sache gegebenen Rahmen dieser Arbeit weit überschreiten, wenn ich ausführlich auf

1) Ueber die Selbständigkeit u. s. w., Taf. XXIX, Fig. 54.

2) Die Vorstadien der Eireifung, p. 233.

das Für und Wider dieser Angriffe eingehen wollte. Es müßten dabei eine Reihe von färbungsanalytischen und konservierungstechnischen Fragen <sup>1)</sup> erörtert und die zahlreichen morphologischen Thatsachen, welche mindestens der allgemeinen Giltigkeit der Theorie im Wege stehen, aufs neue wiederholt werden. Ich möchte hier nur folgendes bemerken: Der zuerst von FLEMMING im Jahre 1875 aufgestellte Satz, daß die netz- und gerüstförmigen Kernstrukturen allgemeine vitale Gebilde und die Nukleolen specielle, von den Gerüststrängen abgegrenzte Dinge sind, scheint mir auch heute noch als einer der morphologischen Fundamentalsätze der Zellenlehre zu Recht zu bestehen. Auch in denjenigen Fällen, in welchen an Stelle des Kerngerüsts fadenförmige Gebilde treten, wie z. B. in den Keimbläschen der Copepoden, Selachier und Tritonen, muß die räumliche Selbständigkeit der Kernfäden und Nukleolen als eine kaum zu widerlegende Thatsache bezeichnet werden. Ich habe speciell das CARNOY-LEBRUN'sche Objekt, die Ovarialeier der Tritonen, seit vielen Jahren immer wieder in der Hand gehabt und auf verschiedene Weise behandelt, und ich habe überall da, wo überhaupt die Laune der Konservierungs- und Färbungsmethoden die Fadenstrukturen hervortreten ließ, stets die erwähnte Unabhängigkeit mit Sicherheit wahrgenommen. Ich kann einen großen Teil der CARNOY-LEBRUN'schen Bilder unmöglich für etwas anderes als für Kunstprodukte, entstanden durch Verklumpung und Ueberfärbung, betrachten, und ich bitte diejenigen Leser, die gegen dieses Mißtrauen Zweifel erheben sollten, in der Arbeit von CARNOY und LEBRUN <sup>2)</sup> die Figuren 75—78 zu betrachten. Ich glaube, daß die Verfasser durch die Vorführung solcher Bilder jeden Anspruch darauf verloren haben, daß man in ihre Methode Vertrauen setzt. Ich will hier hinzufügen, daß ganz neuerdings auch HELEN D. KING <sup>3)</sup> auf Grund von Untersuchungen an Bufo-Eiern die Richtigkeit der CARNOY'schen Anschauungen in Abrede stellt.

---

1) Es kann den auf diesem Gebiete arbeitenden Forschern das Studium des A. FISCHER'schen Werkes: Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas, Jena 1899, nicht genug empfohlen werden.

2) La vésicule germinative etc., Cellule, T. XVI, 1899. Vergl. mein Referat: Die Reifungserscheinungen, Erg. Anat. und Entw., Bd. VIII, 1898, p. 880.

3) HELEN D. KING, Preliminary note on the formation of the first polar spindle in the egg of *Bufo lentiginosus*. Anat. Anz., Bd. XXI, 1902.

Das zweite in Frage kommende Objekt, die Keimbläschen der Echinodermen, kenne ich aus eigener Anschauung nur unvollkommen. Ich möchte nur bezüglich der HARTMANN'schen Bilder (l. c. Fig. 4—15) dem Zweifel Ausdruck geben, ob es sich hier nicht um eine durch zu starke Wirkung der Reagentien erzeugte einseitige Ruptur der Kernmembran und um ein partielles Ausfließen der als sehr plastisch zu denkenden Nukleolarsubstanz handeln könne. Ich habe wenigstens bei Cyclops wiederholt Bilder bekommen, welche infolge der Anwendung von heißem Sublimatalkohol ein derartiges Zerreißen der Kernmembran und teilweises Ausfließen des Kerninhaltes aufwiesen.

Was schließlich die WILSON'schen Bilder (l. c. Fig. 62 ff.) anbelangt, so scheint mir kein zwingender Grund zu der von dem Verfasser gegebenen Deutung vorzuliegen. Ebensogut, wie WILSON einen Zerfall des Nucleolus in die Chromosomen annimmt, wäre auch denkbar, daß die Bildung der Chromatinfäden im Umkreis des allmählich sich verkleinernden Nucleolus stattfindet, genau wie dies bei anderen, der Beobachtung günstigeren Objekten, z. B. bei *Canthocamptus*, der Fall ist.

Ich glaube nach allem, daß an der räumlichen Selbständigkeit der Kerngerüste bzw. Kernfäden einerseits und der Nukleolen andererseits im Sinne FLEMMING's festgehalten werden muß. Eine andere Frage ist dann allerdings die nach dem Zusammenhang der färbbaren Substanz der Kerngerüste und Kernfäden, des Chromatins im Sinne FLEMMING's, und der Nukleolarsubstanz. Die neueren überaus gründlichen Untersuchungen von A. FISCHER u. a. weisen eher darauf hin, daß die Nukleolarsubstanz nicht zum Chromatin der neueren Zellenlehre gehört<sup>1)</sup>, aber selbst wenn dies der Fall wäre und wenn, was aber bekanntlich nicht zutrifft, sämtliche morphologischen Befunde ohne Ausnahme zu Gunsten einer direkten Ueberführung der einen Substanz in die andere sprechen würden, so wäre damit der allgemeinen Giltigkeit der Individualitätshypothese immer noch nicht der Boden entzogen. Denn es bliebe immer noch ein Weg, um die Beobachtungen theoretisch zusammenzufassen und dem Gewicht der zu Gunsten der Individualitätslehre sprechenden Thatsachen Rechnung zu tragen.

Nehmen wir an, daß die „morphologische Organisation“ des Kernes nicht auf der färbbaren Substanz des Kerngerüsts und der Chromosomen, sondern auf der achromatischen, gewöhn-

1) Vergl. A. FISCHER, l. c. p. 188.

lich als Linin bezeichneten Unterlage derselben beruhe, so würden wir leicht einen Weg zur Verständigung gewinnen <sup>1)</sup>. So gut nämlich in den Furchungskernen von *Diaptomus* auf Grund des symmetrischen Auftretens der Nukleolen und der Zweiteiligkeit der Teilungsfiguren ein Doppelbau des Liningerüsts, also ein Nebeneinanderbestehen von selbständigen, wenn auch äußerlich nicht abgegrenzten Territorien angenommen werden muß, ebensogut läßt sich Entsprechendes auch für das Liningerüst der gewöhnlichen ruhenden Kerne annehmen, in welchen „alles Chromatin auf den Nucleolus konzentriert erscheint“. Damit würde aber eine Kontinuität der Kerngerüstterritorien der ruhenden Kerne und der achromatischen Unterlagen der Chromosomen gegeben sein.

Ob die Untersuchungen tatsächlich in dieser Richtung gehen werden, ob weitere Fortschritte durch eine Neubelebung des Begriffes „Chromatin“ (A. FISCHER) bewirkt werden können, oder ob sie von einer genaueren morphologischen und chemischen Kenntnis des Linins ausgehen werden, darüber sollen hier keine weiteren Vermutungen angestellt werden. Es schien mir aber angebracht zu sein, auch in dieser Richtung einmal vom Hauptthema abzuweichen und die Zulässigkeit der aus den Beobachtungen gezogenen und der Individualitätshypothese günstigen Folgerungen zu prüfen.

### Geschlechtsbestimmung.

Die morphologische Zusammensetzung der Keimbahnkerne aus einem väterlichen und einem mütterlichen Teil legt die Frage nahe, ob vielleicht auch der in der Sexualität gelegene Gegensatz, also die prospektive Potenz der einzelnen Keimzelle in Bezug auf das Geschlecht des aus ihr hervorgehenden Organismus, im äußeren Verhalten von Kern und Zelle zum Ausdruck kommt.

Beide Dinge stehen allerdings nur insofern in Verbindung miteinander, als auch das Problem der Geschlechtsbestimmung ein vererbungstheoretisches und also in letzter Linie kerngeschichtliches ist. Ein engerer, direkter Zusammenhang, etwa in dem Sinne, daß die väterlichen Kernteile ausschließlich die Anlagen zur Ent-

---

1) Unter der Voraussetzung, daß nicht auf der färbaren, sondern auf der achromatischen Substanz die morphologische Organisation des Kernes beruhe, würden auch die Differenzierungsvorgänge in der Keimbahn von *Ascaris* und *Cyclops* (s. oben, p. 310) einem eingehenderen Vergleiche zugänglich sein.

wickelung der männlichen Charaktere enthalten, ist ja ohne weiteres auszuschließen, wie aus bekannten Vererbungserscheinungen hervorgeht.

Dennoch halte ich es für angebracht, in diesem Zusammenhang auch auf das Problem der Geschlechtsbestimmung einzugehen und die hierher gehörigen Fragen unter Betonung des morphologischen Standpunktes zusammenzufassen, denn ich bin überzeugt, daß es gelingen wird, auch in dieser Richtung die feste morphologische Grundlage zu verbreitern und so die experimentelle Forschung auf neue Wege hinzuweisen.

Schon verschiedene Forscher haben versucht, die Lehre von der Geschlechtsbestimmung auf den Boden der morphologischen Forschung zu stellen, und ich darf nur an die von MINOT und VAN BENEDEEN ausgearbeitete und längst widerlegte Theorie erinnern, welcher zufolge die hermaphroditen Kerne der unreifen Ei- und Samenzellen während der Ei- und Samenreife sich ihrer männlichen bzw. weiblichen Kernbestandteile entledigen, so daß Ei- und Samenkern Halbkern (Pronuclei) von entgegengesetztem Sexualcharakter werden<sup>1)</sup>.

Eine andere Annahme, nämlich die von erbungleichen Zellteilungen als Ursache der verschiedenen geschlechtlichen Prospektivität der Keimzellen haben RAUBER und WEISMANN gemacht. RAUBER<sup>2)</sup> ist von den Verhältnissen bei dem aberranten Annelid *Dinophilus* ausgegangen, bei welchem sich nach KORSCHULT im Ovarium ausgesprochen dimorphe, männliche und weibliche Eier vorfinden, und hat als Ursache für das Zustandekommen der zweierlei Eiformen asymmetrische Zellteilungen postuliert, durch welche die geschlechtlich indifferenten „Voreier“ je in ein männliches und ein weibliches Ei zerlegt werden, und in ähnlicher Weise hat WEISMANN<sup>3)</sup> die Entstehung der geschlechtlich dimorphen Eier der Rädertiere und der Reblaus (*Phylloxera*), also die Trennung der männlichen und weiblichen Anlagen, auf erbungleiche Teilungen zurückgeführt, für welche „kein äußerer, auch kein intracellulärer Einfluß verantwortlich gemacht werden kann“. Im speciellen denkt sich WEISMANN<sup>4)</sup>, daß die histologische Differenzierung zu weib-

1) Vergl. O. HERTWIG, *Die Zelle*, Bd. I, p. 22; E. B. WILSON, *The Cell*, 2. Aufl., p. 243.

2) A. RAUBER, *Der Ueberschuß an Knabengeburt und seine biologische Bedeutung*, Leipzig 1900, p. 131.

3) A. WEISMANN, *Vorträge*, Bd. I, p. 414.

4) *Vorträge*, Bd. II, p. 57.

lichen oder zu männlichen Zellen auf der Beherrschung durch spezifische Geschlechtszellen-Determinanten beruht.

Eine Gruppe für sich bilden die Untersuchungen am Bienenei, welche neuerdings durch PETRUNKEWITSCH<sup>1)</sup> zu einem definitiven Abschluß gebracht worden sind, wenigstens hinsichtlich des einen, überaus wichtigen Faktums, daß die von der Königin in die Drohnenzellen abgelegten Eier immer unbefruchtet sind.

Es soll nun im folgenden in Kürze versucht werden, die auf die morphologische Seite des Problems bezüglichen Angaben nochmals zu gruppieren, um auf diese Weise Anhaltspunkte für ein weiteres Vorgehen zu gewinnen.

Verschiedene Autoren haben bereits hervorgehoben, daß von vornherein drei Möglichkeiten in Bezug auf den Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung gegeben sind: es können die geschlechtlichen Unterschiede dem Ei schon vor der Befruchtung aufgeprägt werden oder bei der Befruchtung durch Intervention der Samenzelle oder nach erfolgter Befruchtung durch die Wirkung der Ernährung und anderer äußerer Faktoren. Allen diesen drei Möglichkeiten ist bei der Aufstellung der verschiedenen Theorien Rechnung getragen worden, jedoch gehen die Resultate, zu denen die einzelnen Autoren gelangt sind, sehr weit auseinander. So nimmt RAUBER<sup>2)</sup> im wesentlichen eine ovariale (progame) Geschlechtsbestimmung an, DÜSING<sup>3)</sup> schreibt dem Befruchtungsvorgang selber eine, wenn auch nicht ausschließliche, so doch sehr wichtige Bedeutung zu (syngame Geschlechtsbestimmung), während LEUCKART<sup>4)</sup> mit vielen Vorgängern und Nachfolgern die früheren Embryonalstadien für geschlechtlich indifferent hält und demnach eine erst im fötalen Leben erfolgende (epigame) Geschlechtsbestimmung annimmt.

Es soll im folgenden die Frage behandelt werden, welches Gesamtbild die bisher ermittelten Thatsachen vom zellgeschicht-

---

1) A. PETRUNKEWITSCH, Die Richtungkörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb. (Anat. Abt.), Bd. XIV, 1901.

2) A. RAUBER, Der Ueberschuß an Knabengeburt und seine biologische Bedeutung, Leipzig 1900.

3) C. DÜSING, Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen. Jen. Zeitschr. Naturw., Bd. XVII, 1884.

4) R. LEUCKART, Zeugung. WAGNER'S Handwörterbuch der Physiologie, Bd. IV, Braunschweig 1853, p. 768.

lichen Standpunkt aus gewähren und inwieweit von der zellgeschichtlichen Untersuchung weitere Aufschlüsse zu erwarten sind.

Denken wir uns Formen mit primärem Hermaphroditismus, wie solche durch die Volvox-Kolonien repräsentiert werden und möglicherweise auch unter den Metazoen [Spongien, Rippenquallen<sup>1)</sup>] noch vorkommen. Wir können uns dann fragen, auf welche Weise aus diesem primär-hermaphroditischen Zustand der getrennt-geschlechtliche durch Arbeitsteilung hervorgegangen ist, d. h. welche besondere Qualitäten die Keimzellen erhalten mußten, damit aus ihnen statt hermaphroditischer Individuen eingeschlechtliche entstanden.

Offenbar sind hier von vornherein wieder drei Hauptfälle denkbar. Entweder konnten die Anlagen zu den beiden Geschlechtern oder, um mit WEISMANN zu reden, die Eierstock- und Hodendeterminanten so auf die Keimzellen verteilt werden, daß sowohl Eizellen als Samenzellen bald Eierstock-, bald Hodendeterminanten erhielten, oder so, daß die Eizellen nur die Anlage zum weiblichen, die Samenzellen nur die zum männlichen Geschlecht übernahmen, oder endlich so, daß die Eizellen ausschließlich nach der männlichen, die Samenzellen nach der weiblichen Richtung determiniert wurden.

Im ersten Hauptfall würden wir viererlei Fortpflanzungszellen, nämlich Weibcheneier, Männcheneier, Weibchen-Samenzellen und Männchen-Samenzellen erhalten. Solange die Bestimmungskraft aller vier Arten von Fortpflanzungszellen die gleiche ist, wird sich bei der wechselseitigen Kopulation in 25 Proz. Fällen eine rein männliche, in 25 Proz. eine rein weibliche Determination ergeben, während in 50 Proz. aller Fälle die Wirkungen der beiden miteinander vereinigten Anlagen sich aufheben würden. Offenbar ist dieses Verhältnis zu ungünstig, als daß man erwarten könnte, daß dieser Fall in der Natur irgendwo realisiert ist. Dagegen ist anscheinend bei einer Reihe von Tieren, so bei Dinophilus, bei gewissen Rädertieren und Pflanzenläusen (Phylloxera), der specielle Unterfall verwirklicht, daß nur die Eier als Weibchen- und Männcheneier determiniert

---

1) Bei den meisten höheren Formen, z. B. bei den Mollusken, ist wohl der Hermaphroditismus sekundär aus dem getrennt-geschlechtlichen Zustand hervorgegangen. Vergl. z. B. A. LANG, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, 2. Aufl., 1. Lief.: Mollusca (K. HESCHELER), Jena 1900, p. 373.

sind, während die Samenzellen, wie es scheint, indifferent oder vielleicht hermaphroditisch sind.

In einer eben erschienenen Schrift<sup>1)</sup> vertritt auch BEARD auf Grund seiner Untersuchungen an Selachieren die Anschauung, daß bei den Metazoen ursprünglich vier Kategorien von Gameten existieren, und zwar zwei Arten von Eiern (Weibchen- und Männcheneier) und zwei Arten von Samenzellen, von welchen letzteren jedoch nur eine funktionierend ist, während die bei einer Reihe von Tierformen (Paludina, Pygaera, Cicada, Anuren) beobachtete zweite Form zu verschiedenen hohen Ausbildungsstufen, aber niemals zur Funktion gelangt. Die Geschlechtsbestimmung liegt nach BEARD nur in den Fortpflanzungszellen des weiblichen Metazoons.

In den hier angeführten Fällen hätten wir also eine reine ovariale oder progame Geschlechtsbestimmung mit Spaltung der Anlagen vor uns, und man kann die Frage aufwerfen, ob wohl die morphologische Forschung Aussicht hat, in dieser Richtung weiterzukommen. Bereits RAUBER hat in seiner, an Anregungen reichen Schrift darauf hingewiesen, wie wichtig es wäre, bei *Dinophilus apatris* oder einer geschlechtlich übereinstimmenden Species den genauen Verlauf der Teilungsvorgänge zu kennen, die im Ovarium zur Bildung der männlichen und weiblichen Eier führen. RAUBER hat sogar den *Dinophilus* zum Gegenstande einer Preisarbeit gemacht und die Hoffnung ausgesprochen, daß mehrfache und gute, mit allen Hilfsmitteln unternommene Untersuchungen sich damit beschäftigen werden<sup>2)</sup>. Daß aus den Anfangsstadien der Gonadenbildung noch eine Menge von neuen kerngeschichtlichen Thatsachen herauszuheben sind, das zeigen die wenigen Untersuchungen, die sich bis jetzt eingehender mit diesen Phasen beschäftigt haben, und so ist zu hoffen, daß die Inangriffnahme dieses Gegenstandes bei möglichst verschiedenartigen Objekten uns, wenn auch nicht den direkten Anblick asymmetrischer Teilungen, so doch die Kenntnis von mancherlei Dingen verschaffen wird, welche in näherer Beziehung zur Geschlechtsbestimmungsfrage stehen.

Für den zweiten Hauptfall, in welchem die Eizellen nur die Anlagen zum weiblichen, die Samenzellen nur die zum männlichen

1) J. BEARD, The determination of sex in animal development. Anat. Anz., Bd. XX, 1902.

2) RAUBER, l. c. p. 213.

Geschlecht enthalten, lassen sich aus der Tierwelt keine Beispiele angeben. Dagegen weisen auf den dritten Hauptfall, in welchem die Fortpflanzungszellen in reziproker Weise in erster Linie die Anlagen zum entgegengesetzten Geschlecht in sich schließen, eine ganze Reihe von Beobachtungen hin.

Die bekannten Verhältnisse bei den Bienen, Wespen und Blattwespen, denen sich unter gewissen Einschränkungen die Beobachtungen bei den Cladoceren anschließen lassen, weisen darauf hin, daß bei diesen Formen das unbefruchtete Ei die Tendenz hat, sich zu einem männlichen Tiere zu entwickeln, und daß die weiblichen Tendenzen im großen ganzen erst durch die Befruchtung eingeführt werden. Auch DÜSING ist bei seinen, bis jetzt unerreichten, zu einem großen Teil auf statistischem Material beruhenden Untersuchungen im wesentlichen zu dem Resultat gekommen, daß bei Haustieren und Menschen im allgemeinen jedes Geschlecht dahin strebt, das andere hervorzubringen, wenn auch allerdings für die Fortpflanzungszellen ein im Laufe ihrer Entwicklung sich vollziehender Wechsel der Tendenz anzunehmen ist. Es sei hier nur auf die häufig in typischer Weise hervortretende Erscheinung hingewiesen, daß bei physisch sehr ungleichen Eltern die Nachkommenschaft zum Geschlecht des schwächeren Teiles hinneigt.

Wenn also im allgemeinen die einzelne Fortpflanzungszelle die ihrem Träger entgegengesetzten Tendenzen enthält, so wird das Geschlecht des Nachkommen erst durch die Befruchtung und die dabei sich geltend machende Konkurrenz der beiden Geschlechtskerne bestimmt. „Im Augenblick der Befruchtung entscheidet sich der Sieg für das stärkere Geschlecht, ohne daß wir verstehen, worauf diese Stärke und damit der Sieg beruhe“ [KLEBS<sup>1)</sup>].

Im Hinblick auf die weit verbreitete Erscheinung, daß die ursprünglich miteinander verbundenen Qualitäten und Lebensleistungen eines Organismus durch Arbeitsteilung auf zwei alternierende Generationen verteilt werden, können wir auch sagen, daß bei derartigen amphigon sich fortpflanzenden Tieren ein Generationswechsel der Geschlechter besteht, indem das männliche Geschlecht das weibliche und umgekehrt das weibliche das männliche erzeugt, ein Gedanke, den ich auch in dem Buche des Physikers ZEHNDER<sup>2)</sup> wiedergefunden habe. Bei jedem Befruchtungsakt kreuzen sich

1) Citiert bei RAUBER, l. c. p. 109.

2) L. ZEHNDER, Die Entstehung des Lebens, Teil II, Tübingen 1900, p. 153.

also zwei Linien des Generationswechsels, und es kommt darauf an, welche Tendenz in der Konkurrenz den Sieg behält.

Spezielle Anpassungen können das Bild des reinen Generationswechsels stören. Wie z. B. beim Generationswechsel der Trematoden zwischen zwei geschlechtlichen Generationen mehrere ungeschlechtliche eingeschaltet werden, die sich in steigendem Maße der Organisationsstufe der Geschlechtstiere nähern, so werden auch bei dem Wechsel der Geschlechter in Anpassung an besondere Bedingungen Wiederholungen und Uebergangsformen auftreten können, so daß Verhältnisse zu stande kommen, denen wir z. B. bei den Cladoceren begegnen.

Der dritte Hauptfall stellt also die syngame Geschlechtsbestimmung mit generationsweisem Wechsel der Geschlechter dar, und wir werden uns auch hier fragen, ob die zellgeschichtliche und die auf ihr aufbauende experimentelle Methode der Biologie und der Statistik zu Hilfe kommen können. Ich glaube, daß gerade in dieser Richtung Untersuchungen, die sich auf ähnlichem Gebiete, wie die vorliegende, bewegen, eine Förderung unserer Kenntnisse versprechen und die Möglichkeit exakter experimenteller Forschung anzubahnen geeignet sind. Sie werden zunächst dazu führen können, in noch vollkommener Weise, als es mir bisher durch Aetherisierung des Cyclops-Eies geglückt ist, innerhalb der Grenzen der Entwicklungsfähigkeit des Eies die räumliche Trennung der Kernteile zu beeinflussen und die vorhandenen physiologischen Ungleichheiten derselben stärker hervortreten zu lassen.

Durch derartige Untersuchungen wird auch die Lösung einer weiteren, hierher gehörigen Frage näher gerückt werden können, der Frage, inwieweit es eine Beeinflussung des Geschlechts nach erfolgter Befruchtung, also eine epigame Geschlechtsbestimmung, giebt. Gerade in dieser Hinsicht gehen die Meinungen bekanntlich am weitesten auseinander. Eine morphologische Thatsache, nämlich die, daß beim Menschen identische Zwillinge mit gemeinsamen Eihäuten und Doppelmißbildungen stets einerlei Geschlecht besitzen, scheint allerdings entschieden gegen die Möglichkeit der epigamen Geschlechtsbestimmung zu sprechen<sup>1)</sup>, aber andererseits glaube ich doch gerade vom morphologischen Standpunkte aus, in Uebereinstimmung mit RAUBER, die Möglichkeit nicht bestreiten zu dürfen, daß bei anderen Organismen ein progam

1) Vergl. WEISMANN, Vorträge, Bd. II, p. 51.

oder syngam bestimmtes Ei durch Verschiedenheit der Ernährung in ein anderes Geschlecht übergeführt werden könne.

Es wurde in den bisherigen Erörterungen der Einfachheit halber zunächst von der Annahme ausgegangen, daß der Kern der einzelnen Fortpflanzungszelle hinsichtlich der Vererbungserscheinungen und speciell hinsichtlich der Geschlechtsbestimmung eine Einheit darstelle, und es wurde von diesem Standpunkte aus unternommen, die bisher ermittelten Thatsachen zu gruppieren und unsere zellgeschichtlichen Vorstellungen mit denselben in Einklang zu bringen. Damit habe ich mich aber in einen bewußten Gegensatz zu einigen neueren Ergebnissen und gerade zu denjenigen der vorliegenden Arbeit gestellt, und es ist daher nötig, auf dieselben mit einigen Worten zurückzukommen.

Die von WEISMANN entwickelte Anschauung, daß der Kern in vererbungsmechanischer Hinsicht eine aus mehreren selbständigen Vererbungsträgern, den Idanten, zusammengesetzte Vielheit darstelle, hat neuerdings einen festeren Boden gewonnen. Meine eigenen Untersuchungen haben mich zu der Auffassung geführt, daß der Furchungskern ein Compositum aus mehreren, den einzelnen Chromosomen entsprechenden Teilbläschen darstellt, und haben gezeigt, daß jedenfalls die Keimbahnkerne den gonomeren Zustand bis zur Reifungsperiode beibehalten und daß die Gonomeren in gewissen Perioden sogar äußerlich wahrnehmbare Verschiedenheiten ihres Zustandes aufweisen. In einer eben erschienenen Schrift<sup>1)</sup> ist nun auch BOVERI bezüglich des Echinus-Eies zu dem Schlusse gelangt, daß die einzelnen Chromosomen verschiedene Qualitäten besitzen müssen. BOVERI's Ergebnisse weichen allerdings insofern von der WEISMANN'schen Anschauung ab, als nach BOVERI nicht jedes Chromosom sämtliche Qualitäten enthält, sondern die letzteren auf die verschiedenen Chromosomen verteilt sind. Die Chromosomen würden also danach nicht etwa bloß individuell verschiedene Gebilde im Sinne WEISMANN's, sondern essentiell ungleichwertige Elemente sein.

Indem wir diesen Erweiterungen unserer Kenntnisse und Vorstellungen Rechnung tragen, werden wir es als möglich bezeichnen müssen, daß nicht sämtliche Idanten, Teilbläschen oder Chromosomen eines und desselben Kernes in Bezug auf die Be-

1) Th. BOVERI, Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkernes. Verh. Phys.-med. Ges. Würzb., N. F. Bd. XXXV, 1902.

stimmung des Geschlechtes in einer Richtung wirksam sind, sondern daß es im Kern männliche und weibliche Untereinheiten giebt und daß jeweils die Majorität derselben ausschlaggebend ist. Es würde verlockend sein, von hier aus verschiedene Erscheinungen, z. B. das bei den verschiedenen Tieren so ungleiche und vielfach wechselnde Sexualverhältnis, das Auftreten ununterbrochener Parthenogenesis (Cypris, Rhodites) u. s. w. näher zu betrachten, indessen glaube ich mich vorläufig mit dem Hinweis auf die möglichen Konsequenzen der gezogenen Folgerungen begnügen zu müssen.

Manches, was in diesem Kapitel ausgesprochen worden ist, wird vielleicht dem Leser als allzuweit gehend erscheinen. Man wird vielleicht die Heranziehung der Geschlechtsbestimmungsfrage überhaupt als unangebracht bezeichnen und andererseits eine erschöpfende Berücksichtigung der Litteratur vermissen. Ich glaubte jedoch, angesichts der großen Zahl von Forschern, welche mit den intimen Vorgängen in den Fortpflanzungszellen beschäftigt sind, daß der Versuch, auch dieses Gebiet in den Kreis der Aufmerksamkeit hereinzuziehen, nicht ganz aussichtslos ist und vielleicht da und dort Früchte tragen wird.

### Tafelerklärung.

In den Fig. 1—26 sind die zur Keimbahn gehörigen Zellen in rotem Ton gehalten.

D. d. = Diaptomus denticornis. H. s. = Heterocope saliens.

D. l. = Diaptomus laciniatus. C. b. = Cyclops brevicornis.

#### Tafel XVII.

Fig. 1. D. d. Stadium I—II. Idiomerie der Tochterkerne. Körnchenabscheidung in der somatischen Zelle. Zwischen den beiden Zellen der zweite Richtungskörper.

Fig. 2. D. d. Stadium II—IV. In der Zelle rechts unten Körnchenabscheidung.

Fig. 3. D. d. Stadium II—IV. Beginnende Tetraëderstellung. Idiomerie der Tochterkerne. Körnchenabscheidung in der Schwesterzelle der Keimbahnzelle. Im Eicentrum der zweite Richtungskörper.

Fig. 4. D. d. Stadium IV—VIII. Die Keimbahnzelle ist in der Teilung um einen Schritt zurück hinter den übrigen Zellen (Phasendifferenz). Körnchenabscheidung in der somatischen Tochterzelle.

Fig. 5. D. d. Stadium XVI—XXXII. Ektosomale Abscheidungen an einem Pole des Keimbahnkerns.

Fig. 6. D. d. Stadium XVI—XXXII. *a*, *b*, *c* aufeinander folgende Phasen in der Anordnung der Nukleolen.

Fig. 7. D. d. Stadium (XXX + A + B) — (LX + A + B). *A* Stammzelle, *B* Schwesterzelle der Stammzelle mit reichlicher, dem Kern angelagerter ektosomaler Substanz. Die Blastodermkerne zeigen den sechsten Teilungsschritt. Die Dyaster links und rechts zeigen den gonomeren, die Tochterkerne oben den idiomeren Zustand.

Fig. 8. D. d. Stadium (XXX + A + B) — (LX + A + B). Bezeichnungen wie vorher. Die sechste Teilung der Blastodermkerne ist nahezu abgelaufen. Oben Gonomerie der Tochterkerne.

Fig. 9. D. d. Stadium (LX + A + B). Die Stammzelle (*A*) tritt in die zum sechsten Teilungsschritt gehörige Mitose ein, beginnt sich abzurunden und die in die Furchungshöhle hervorragende Kuppe (Fig. 7 und 8) zurückzuziehen.

Fig. 10. D. d. Stadium (LX + A + B). Die Stammzelle (*A*) ist in die Phase der Diakinese eingetreten.

Fig. 11. D. d. Stadium (CXXVIII—CCLVI). Die achte Teilung ist im Ablauf begriffen. Nur die großkernigen Entoderm-

zellen (*E*) machen noch keine Anstalt zur Teilung. Im Centrum des Eies die primäre Urgenitalzelle (rot). *Dm* Dottermembran, *Ch*<sub>1</sub> erste Chitinkapsel.

Fig. 12. D. d. Die Blastodermkerne haben größtenteils den neunten, die Entodermkerne den achten Teilungsschritt vollendet. Die primäre Urgenitalzelle hat sich in die beiden sekundären Urgenitalzellen (rot) geteilt. *Dm* Dottermembran, *Ch*<sub>1</sub>, *Ch*<sub>2</sub> erste, zweite Chitinkapsel.

## Tafel XXIII.

Fig. 13. D. d. Die Urgenitalzellen (rot) und die sich teilenden Entodermzellen sind ins Innere der Furchungshöhle geschoben. Vom Blastoporus aus stülpen sich zahlreiche kleinzellige Elemente ein.

Fig. 14. D. d. Dauerstadium des Diaptomus-Eies. Beide Chitinkapseln und eine innerhalb derselben gelegene zarte Membran haben sich vom Ei abgehoben. Die Blastodermkerne sind nach innen gerückt. Im Innern des Eies liegen die eine kompakte Masse bildenden entodermalen und genitalen Elemente.

Fig. 15. D. l. Medianschnitt durch eine Larve mit 3 Schwimmpfußpaaren. *m* Magen, *h* Herz, *g* Gonadenanlage im Dreizellenstadium.

Fig. 16. D. l. Querschnitt durch eine Larve mit 2 Schwimmpfußpaaren. Zwischen Herz und Darm die beiden sekundären Urgenitalzellen.

Fig. 17. D. d. Zwei Schnitte durch die zweizellige Gonadenanlage.

Fig. 18. D. l. Zwei Schnitte durch die dreizellige Gonadenanlage.

Fig. 19. D. l. Frontalschnitt durch die dreizellige Anlage.

Fig. 20. D. l. Zwei Schnitte durch die zwölfzellige Gonadenanlage.

Fig. 21. D. l. Drei Querschnitte durch eine junge Hodenanlage. *h* Herz, *sl* Samenleiter.

Fig. 22. D. l. Frontalschnitt durch eine etwas ältere Hodenanlage. *sl* blasen- oder trichterförmig erweiterter Anfangsabschnitt des Samenleiters, *lh* Leibeshöhle.

Fig. 23. H. s. Längsschnitt durch den Hoden eines jungen Männchens. *kz* Keimzone (*dk* Doppelknäuel), *wz* Wachstumszone (*syn* Synapsis, *diak* Diakinese) *rz* Reifungszone, *vz* Verwandlungszone (*sp* eben gebildete, *sp'* ältere Spermazellen).

Fig. 24. H. s. Zwei Schnitte durch den Anfangsteil der Verwandlungszone des Hodens.

## Tafel XIX.

Fig. 25. D. l. Teil einer ganz jungen Ovarialanlage.

Fig. 26. D. l. Frontalschnitt durch ein junges Ovarium. *kb* Keimbläschen.

Fig. 27. D. d. Idiomerenkranz aus dem Furchungsstadium II—IV.

Fig. 28—29. D. d. Polansicht der Asteren des Stadiums IV bis VIII. Die 32 Chromosomen lassen sich durch einen Durchmesser ohne Rest in zwei Gruppen von 16 teilen.

Fig. 30. C. b. Central gelegene „provisorische Teilungsfigur“ im Oviduktei. Gegenüberstellung der Vierergruppen. a Seitenansicht, b Polansicht der einen Gruppe von Vierergruppen. Außer den Vierergruppen findet sich noch ein Doppelpünktchen unbekannter Herkunft.

Fig. 31. C. b. „Sekundäres Keimbläschen“. (Das von vielen Autoren als Metakinese beschriebene Stadium.) Gegenüberstellung der Vierergruppen. a Seitenansicht, b Polansicht.

Fig. 32. C. b. Etwas älteres Stadium.

Fig. 33—34. C. b. Umwandlung zur definitiven ersten Richtungsfigur.

Fig. 35. C. b. Abschnürung des ersten Richtungkörpers. a Seitenansicht, b Querschnitt durch die Chromosomengruppen.

Fig. 36. C. b. Paarung der Spalhhälften.

Fig. 37. C. b. Paarung der Spalhhälften. Bildung X- und H-förmiger Figuren.

Fig. 38. C. b. Durchbruch der Spalhhälften in der Mitte. Auswechslung der Einzelchromosomen.

#### Tafel XX.

Fig. 39. C. b. Zweite Richtungsspindel.

Fig. 40. C. b. Metakinese der zweiten Richtungsspindel.

Fig. 41. C. b. Dyaster der zweiten Richtungsspindel und erster Richtungskörper ( $rk_1$ ). a Seitenansicht, b Querschnitt durch die Chromosomengruppen.

Fig. 42. C. b. Stadium I—II. Aster in Polansicht.

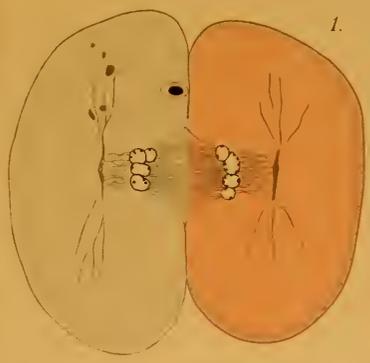
Fig. 43. C. b. Stadium I—II. Querschnitt durch eine Gruppe von Tochterchromosomen.

Fig. 44. Cornea einer Siredon-Larve. Einstellung auf die obere Zellschicht mit ihren kleineren dunkleren Kernen und Zellgrenzen. Die großen blassen Kerne der unteren Schicht sind als durchschimmernd zu denken. Rechts unten ein zwischen beiden Zellschichten sich durchdrängender und einen Kern furchender Leukoeyt. In der Mitte ein Spirem mit Andeutung der Gonomerie (zur unteren Schicht gehörig).

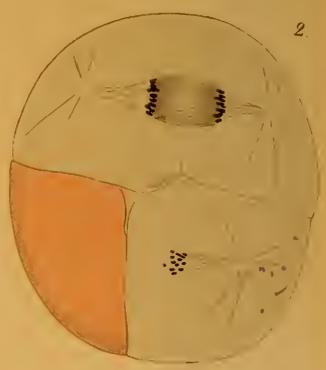
## Inhalt.

	Seite
1. Kapitel. Biologische Vorbemerkungen . . . . .	298
Subglacialer Charakter und Fortpflanzungszyklus der limnetischen Copepoden des Titisees.	
2. Kapitel. Zur Entwicklungsgeschichte der Copepoden . . . . .	302
Ueber die Bildung von Dauereiern bei Diaptomus. Histologische Differenzierung der Keimbahnzellen.	
3. Kapitel. Die Autonomie der Kernhälften während der Furchung und Gastrulation . . . . .	311
Befunde bei Diaptomus, Cyclops und Crepidula.	
4. Kapitel. Die Autonomie der Kernhälften bis zur Bildung der Keimmutterzellen . . . . .	321
Befunde bei Diaptomus und Heterocope.	
5. Kapitel. Das Verhalten der elterlichen Kernbestandteile während der Reifungsteilungen . . . . .	329
Befunde bei Cyclops brevicornis.	
6. Kapitel. Ueber die Verbreitung des gonomeren Kernzustandes im Tier- und Pflanzenreich . . . . .	348
Kriterien des gonomeren Zustandes.	
Conjugaten.	
Fucus.	
Gefäßkryptogamen.	
Gymnospermen.	
Angiospermen.	
Plathelminthen.	
Ascaris.	
Anneliden.	
Echinodermen.	
Arthropoden.	
Mollusken.	
Tunicaten.	
Selachier.	
Amphibien.	
Säuger (Mensch).	
Rückblick. Kernsekret-Theorie und Nukleinspeicher-Theorie.	

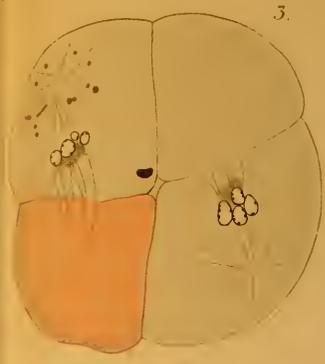
	Seite
7. Kapitel. Allgemeiner Teil . . . . .	373
Wesen der Befruchtung.	
Konkurrenz der Kernhälften. Gemischte Vererbung.	
Mischung der großelterlichen Elemente. Affinität der Chromosomen.	
Individualität der Chromosomen und morphologische Organisation der Kerne.	
Geschlechtsbestimmung.	



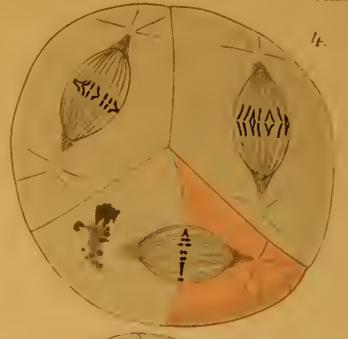
1.



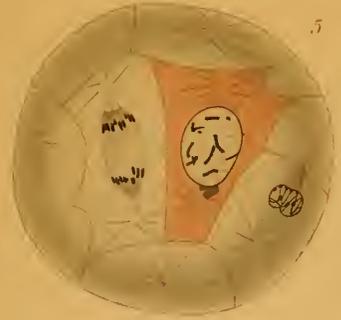
2.



3.



4.



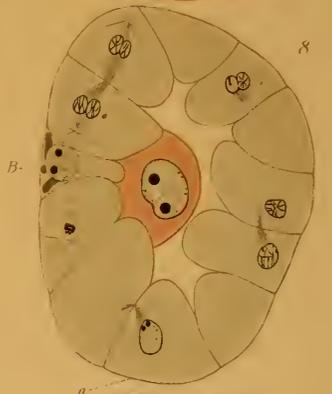
5.



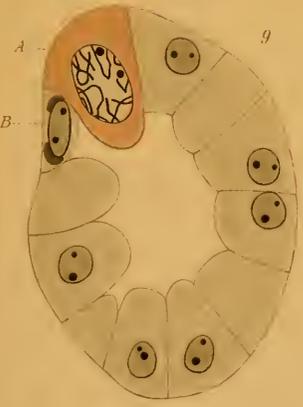
6.



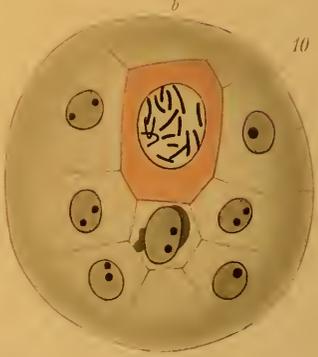
7.



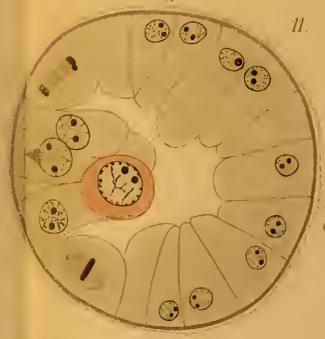
8.



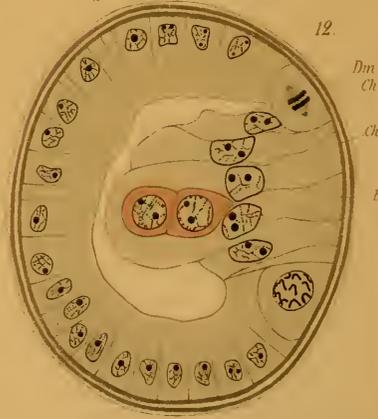
9.



10.



11.



12.





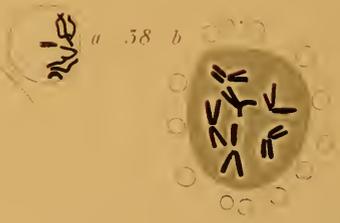
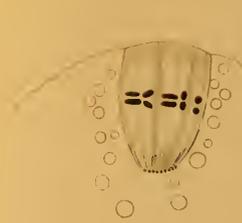
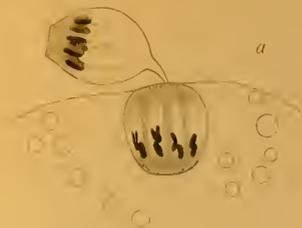
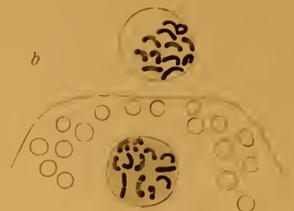
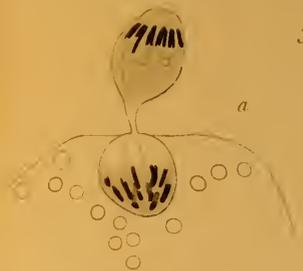
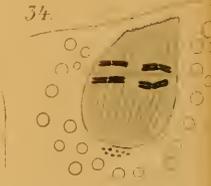
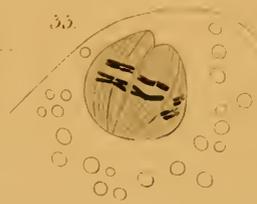
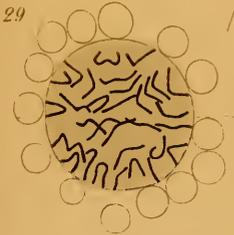
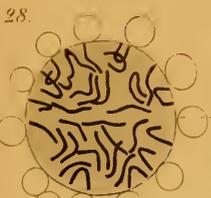
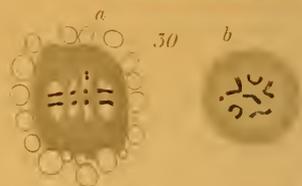
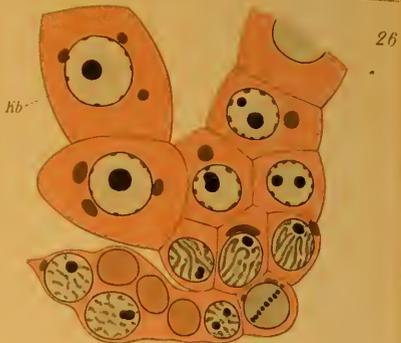
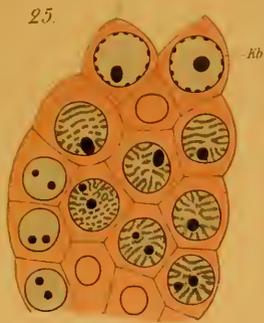






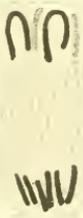
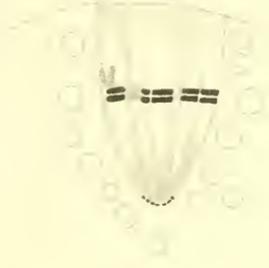








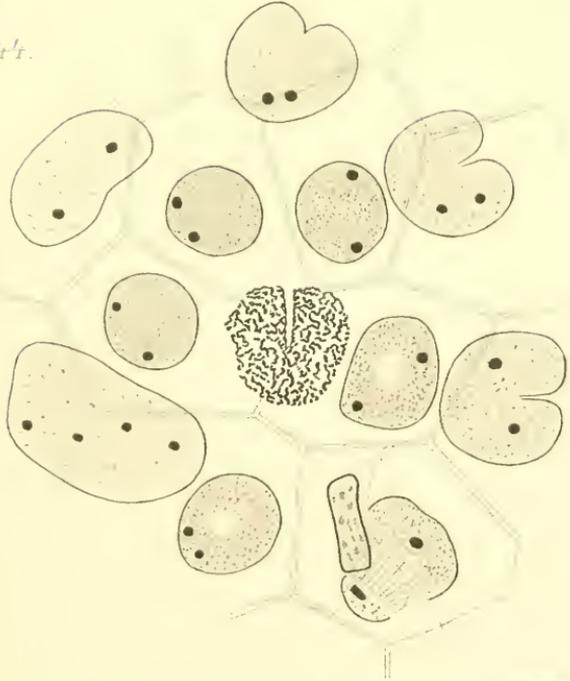
39.



40.



41.



42.



43.

