Inhaltsverzeichnis.

Teilnehmer 5
Tagesordnung 5

Erste Sitzung.

Eröffnung und Ansprachen 7
Geschäftsbericht des Schriftführers 7
Th. Boveri: Über die Konstitution der chromatischen Kernsubstanz 10
R. Hesse: Über den Bau der Stäbchen und Zapfen der Wirbeltiere. (Mit 3 Figuren im Text.) 33
E. Teichmann: Die frühe Entwicklung der Cephalopoden. (Mit 11 Figuren im Text.) 42

Zweite Sitzung.

F. Richters: Die Eier und Eiablage der Tardigraden 53
Gräfin M. v. Linden: Das rote Pigment der Vanessen, seine Entstehung und Bedeutung für den Stoffwechsel. (Mit Tafel I.) 53

Dritte Sitzung.

Bericht der Rechnungsrevisoren 65
Wahl des nächsten Versammlungsortes 65
Bericht des Generalredakteurs des »Tierreichs« 66
C. Chun: Über Leuchtorgane und Augen von Tiefsee-Cephalopoden. (Mit 14 Figuren im Text.) 67
O. zur Strassen: Über die Mechanik der Epithelbildung. (Mit 6 Figuren im Text.) 91
H. Schauinsland: Übersicht über die Entwicklung der Wirbelsäule in der Reihe der Vertebraten 112

Vierte Sitzung.

E. Wasmann: Die Thorakalanhänge der *Termitoxeniidae*, ihr Bau, ihre imaginale Entwicklung und phylogenetische Bedeutung. (Mit 12 Figuren auf Tafel II u. III.) 113

Fünfte Sitzung.

R. Kossmann: Über die Anheftung des Discoplacentariereies auf der Gebärmutterwand. (Mit 1 Figur im Text.) 121
E. Bresslau: Die Sommer- und Wintereier der Rhabdocölen des süßen Wassers und ihre biologische Bedeutung. (Mit 2 Figuren im Text.) . . 126

L. Plate: Über die äußere Form eines Säugetier-Cyklops. (Mit 6 Figuren auf Tafel IV.) 139
L. Plate: Beiträge zur Technik des Sammelns, der Konservierung und der Aufstellung biologischer Gruppen mariner Tiere 143
Chr. Schröder: Über experimentell erzielte Instinktvariationen 158
Beratung über die Gründung fachwissenschaftlicher Sektionen 166
K. Thon: Die neuen Exkretionsorgane bei der Hydrachniden-Familie *Limnocharidae* Kr. 166

Demonstrationen.

Hesse, Stäbchen und Zapfen der Wirbeltieraugen 169
Doflein, Augen der Tiefseekrabben 169
Neumayer, a) Fibrillenpräparate nach Apáthys Methode. 169
b) Plattenmodelle der Entwicklung des Kopfskeletts von *Bdellostoma* . 169
Chun, a) Augen und Leuchtorgane von Tiefsee-Cephalopoden 169
b) Die sog. Leuchtpapillen der Prachtfinken. 169
Wasmann, a) Präparate aus der Entwicklung von *Termitoxenia* und andrer Formen 169
b) Thorakalanhänge von *Termitoxenia*. 169
Spemann, Experimentelle Erzeugung von Triocephalie und Cyklopie . . . 169
Plate, Ein cyklopischer Säugetierembryo 169
Gräfin v. Linden, Das rote Pigment der Vanessen in seiner Bedeutung für den Stoffwechsel 169
Schröder, Experimentell erzeugte Instinktvariationen 169
Schauinsland, Übersicht über die Entwicklung der Wirbelsäule in der Reihe der Vertebraten. 169
Richters, Über die Eier und Eiablage der Tardigraden 169
Bresslau, Über Eier, Eiablage und Entwicklung der Rhabdocölen 169
Zarnick, Exkretionsorgane von *Amphioxus* 169

Anhang.

Verzeichnis der Mitglieder 170

Erste Sitzung.

Dienstag den 2. Juni Vorm. 9 bis 1 Uhr.

Nach Eröffnung der Versammlung durch den Vorsitzenden Herrn Prof. Chun und Begrüßung durch den Rektor der Universität Würzburg Herrn Prof. Dr. Meurer, sowie den Bürgermeister Herrn Hofrat Michel erfolgte der

Geschäftsbericht des Schriftführers.

Vom 20. bis 22. Mai 1902 wurde unter dem Vorsitz des Herrn Prof. Chun und unter Beteiligung von 57 Mitgliedern und 22 Gästen die 12. Jahresversammlung im Zoologischen Institut in Gießen abgehalten, woran sich ein Ausflug nach Frankfurt zur Besichtigung des Zoologischen Museums der Senckenbergschen Gesellschaft und des Zoologischen Gartens anschloß. Der Bericht über die Verhandlungen, 221 Seiten mit 2 Tafeln und 57 Textfiguren umfassend, gelangte in der gewöhnlichen Weise zur Versendung an die Mitglieder.

Die Zahl der Mitglieder betrug am 1. April 231 gegen 219 Mitglieder zu Ende des vorigen Geschäftsjahres, da 18 ordentliche Mitglieder im Laufe des Jahres eingetreten, zwei (Dr. Rebel in Wien und Prof. Weltner in Berlin) ausgetreten sind (vgl. hierzu p. 10). Vier Mitglieder hat die Gesellschaft durch den Tod verloren.

Am 18. September 1902 starb in Stuttgart Ernst v. Zeller. Geboren in Stuttgart am 2. Dez. 1830 beschäftigte er sich neben seinen medizinischen Fachstudien bereits mit naturwissenschaftlichen und speziell zoologischen Fragen. Befestigt wurde er hierin noch durch das nach der unter Luschka in Tübingen erfolgten Promotion bei Johannes Müller in Berlin fortgesetzte Studium, jedoch wurde er hierdurch sowie durch den später von seiten Siebolds auf ihn ausgeübten Einfluß nicht bewogen, sich ausschließlich der Zoologie zu widmen, sondern blieb der Medizin als seinem Lebensberuf treu. Seit 1862 wirkte er anfangs als Assistent seines Vaters an der würtembergischen Staatsirrenanstalt Winnenthal und übernahm später deren Leitung, die er bis zum Jahre 1900 beibehielt. Seinen Mußeund Erholungsstunden verdanken wir die an interessanten Beobachtungen reichen, ausgezeichneten Arbeiten über Bau, Fortpflanzung

und Entwicklung des *Polystomum*, *Diplozoon* und *Leucochloridium*, die feinen Beobachtungen über die Opalinen der Batrachier und die Begattung der Urodelen.

Am 8. November 1902 starb in Tharand Professor Hinrich Nitsche. Geboren am 14. Februar 1845 widmete er sich zunächst dem Studium der Rechte, ging jedoch schon bald zu demjenigen der Naturwissenschaften über. Unter Grube beschäftigte er sich in Breslau besonders mit zoologischen Studien und setzte diese von Ostern 1864 bei Pagenstecher in Heidelberg, später bei Peters und Gerstäcker in Berlin fort, wo er bereits seine Bryozoen-Untersuchungen begann. Im Jahre 1868 in Berlin zum Doktor promoviert, wurde er im folgenden Jahre Assistent bei Leuckart in Leipzig und habilitierte sich dort 1871 für Zoologie. Aus diesen und den folgenden Jahren stammen Nitsches wertvolle und bekannte Arbeiten über die Organisation und Entwicklung der Bryozoen. Die im Jahre 1876 erfolgte Berufung an die Forstakademie Tharand gab seinen Arbeiten eine andre Richtung und fortan beschäftigte er sich fast ausschließlich mit forstwissenschaftlichen oder damit in Verbindung stehenden Studien. Außer zahlreichen kleineren Schriften von diesem Gebiet und seinem neueren Werk über Hirschgeweihe legt besonders das in Verbindung mit Judeich herausgegebene als ausgezeichnet bekannte »Lehrbuch der mitteleuropäischen Forstinsektenkunde« von dieser seiner Tätigkeit Zeugnis ab.

Am 10. März 1903 starb in Leipzig Professor Victor Carus. Geboren am 25. August 1823 in Leipzig widmete er sich in seiner Vaterstadt und später in Dorpat, wohin sein Vater Ernst August Carus als Professor der Chirurgie berufen wurde, dem Studium der Medizin. In Leipzig unterzog er sich im Jahr 1847 den medizinischen Abschlußprüfungen und wurde 1849 zum Doktor der Medizin promoviert, um nachher seine Studien hier in Würzburg unter Kölliker, sowie in Freiburg bei Siebold fortzusetzen. Im selben Jahr (1849) ging Carus als Präparator am Vergleichend-anatomischen Institut nach Oxford und kehrte 1851 nach Leipzig zurück, um sich in der medizinischen Fakultät für Vergleichende Anatomie zu habilitieren. Im Jahre 1853 zum außerordentlichen Professor ernannt, lehrte er an der Universität seiner Vaterstadt bis an sein Lebensende, abgesehen von den beiden Sommerhalbjahren 1873 und 74, während deren er Wyville Thomson in Edinburg vertrat.

Von seinen wissenschaftlichen Verdiensten seien hier nur die Arbeiten über den Generationswechsel, das System der tierischen Morphologie, die Wertbestimmung zoologischer Merkmale und die Leptocephaliden erwähnt. Carus' Geschichte der Zoologie, die Icones

zootomicae und seine sorgfältige Übersetzung der Darwinschen Werke sind uns allen bekannt. Das größte Verdienst um unsre Wissenschaft erwarb er sich durch seine bibliographischen Arbeiten und diese Tätigkeit erfüllte den größeren Teil der zweiten Hälfte seines arbeitsreichen Lebens. Durch die in Verbindung mit Engelmann herausgegebene Bibliotheca zoologica und vor allem durch die geradezu mustergültige Bibliographie des Zoolog. Anzeigers unterstützte Carus in höchst dankenswerter Weise das zweckmäßige Weiterarbeiten des Einzelnen und förderte dadurch in stiller, rastloser Tätigkeit den Fortschritt der Wissenschaft. Dies geschah weiterhin durch die Begründung des »Zoologischen Anzeigers«, eines Organs, welches nach Möglichkeit die verschiedenen Richtungen der Zoologie zusammenfassen und in gedrungener Form die rasche Veröffentlichung der gewonnenen Resultate in recht weiter Verbreitung ermöglichen sollte; ihm hat Carus mehr als 25 Jahre vorgestanden und ihn auch alsbald der D. Z. G. als ihr Organ zur Verfügung gestellt. Auch im übrigen erwarb sich Carus um unsre Gesellschaft bleibende Verdienste, nicht nur dadurch, daß er zu ihrer Begründung und Konsolidierung mit Rat und Tat beitrug, sondern auch durch sein Wirken im Vorstand der Gesellschaft, dem er von Anfang angehörte. Der Dank für seine Verdienste um die D. Z. G. fand in einer Ehrung zu Carus' 70. Geburtstag seinen Ausdruck.

Am 15. März 1903 starb in Tiflis Gustav Radde. Geboren am 27. November 1831 in Danzig wandte er sich der Pharmazie zu, suchte jedoch schon von früh an mit den ihm zu Gebot stehenden geringen Mitteln seine naturwissenschaftliche Ausbildung zu vervollständigen und konnte bereits 1852, ebenfalls mit sehr bescheidenen Mitteln, seine erste Reise in die Krim unternehmen. Seitdem blieb er in Rußland und erwarb sich durch seine Reisen in Taurien und der Krim, im Süden und Osten von Sibirien und vor allem im Kaukasus, sowie in dem Kaspischen Küstengebiet und als Führer der transkaspischen Expedition große Verdienste nicht nur um die allgemeine geographische Kenntnis dieser Länder, sondern ganz besonders auch ihrer Tierwelt. In einer Anzahl umfassenderer Werke, sowie in speziellen Bearbeitungen der Fauna und Flora der bereisten Gegenden sind die Ergebnisse seiner Forschungen niedergelegt. Im Jahr 1866 begründete Radde das Kaukasische Museum in Tiflis, dessen Bestand zum beträchtlichsten und wertvollsten Teil auf seine eignen Reisen zurückzuführen ist; ihm stand er bis in seine letzten Lebensjahre vor.

Seit dem 1. April d. J. sind 11 Mitglieder in die Gesellschaft eingetreten, so daß sich die oben genannte Mitgliederzahl von 231 auf 242 erhöht.

Der Rechenschaftsbericht schließt ab:

Einnahmen	3038 ℳ	48 ₰
Ausgaben	1951 »	64 »
Kassenvorrat:	1086 ℳ	84 ₰

Hierzu kommen:

Ausstehende Mitgliederbeiträge	605 ℳ	— ₰
In Obligationen des Deutschen Reichs angelegt	11 600 »	— »
Also beträgt das Vermögen der Gesellschaft:	13 291 ℳ	84 ₰

Ich darf ersuchen, zwei Revisoren wählen und mir nach Prüfung des Rechenschaftsberichts Entlastung erteilen zu wollen.

Zu Revisoren wurden gewählt die Herren Professor Blochmann und Dr. Spemann.

Hierauf heißt Prof. Th. Boveri die Versammlung, zugleich im Namen seiner jüngeren Kollegen, im zoologischen Institut der Universität Würzburg willkommen und erstattet sodann sein Referat:

Über die Konstitution der chromatischen Kernsubstanz.

M. H.!

Von seiten der Vorstandschaft ist mir der ehrenvolle Wunsch ausgesprochen worden, der Versammlung ein Referat zu erstatten über ein Forschungsgebiet, an dessen Bearbeitung ich selbst teilgenommen habe. Ich habe das allgemeinste Thema gewählt, das mir unter diesen Umständen zur Verfügung steht, nämlich die Frage der Konstitution der chromatischen Kernsubstanz. Vielleicht ist das, was ich Ihnen vortragen möchte, durch diesen kurzen Titel nicht ganz genügend gekennzeichnet. Daß es sich bei unsern Betrachtungen nicht um Konstitution im chemischen Sinn handelt, braucht freilich kaum gesagt zu werden. Aber auch Struktur im morphologischen Sinn, wie sie durch mikroskopische Analyse von Zellkernen mit stärksten Vergrößerungen erkannt werden konnte, habe ich hier nicht im Auge. So viel Wertvolles auch über die Anordnung der färbbaren Substanz der Kerne im einzelnen festgestellt worden ist,

so scheint mir doch die allgemeine Erkenntnis, die sich aus den bisherigen Beobachtungen ableiten läßt, zu dürftig zu sein, um viel darüber zu sagen.

Der Weg, den wir bei unsrer Analyse betreten wollen, ist gegeben in den Vorgängen, die wir bei der Teilung des Kerns beobachten. So wenig ein ruhender Kern für unsre bisherigen Mittel an scharf zu fassenden Charakteren darbietet, — sowie er sich teilt, tritt Zahl und Ordnung auf. Die ganze chromatische Substanz zeigt sich nun konzentriert in eine bestimmte Anzahl bestimmt geformter Stücke: die Chromosomen. Von diesen Körperchen, welche während der Teilung in so merkwürdig gesetzmäßiger Weise die chromatische Kernsubstanz repräsentieren, wollen wir ausgehen und uns die Frage vorlegen, wie weit wir von hier aus zu allgemein gültigen Sätzen über die Kernkonstitution gelangen können.

Ich muß es mir bei der Kürze der Zeit versagen, die Namen und Verdienste aller der Forscher hervorzuheben, welche die Grundlagen für eine derartige Betrachtung geliefert haben; wir begeben uns sofort in medias res.

Die erste Erscheinung, die zu einer Erklärung auffordert, ist die Konstanz in der Zahl der Chromosomen. Anfang der achtziger Jahre hatten die Untersuchungen von Flemming, Strasburger, van Beneden u. a. allmählich zu dem Ergebnis geführt, daß die Zahl der Chromosomen für jede Organismenart bei allen Teilungen die gleiche oder wenigstens annähernd die gleiche ist, z. B. 24 bei *Salamandra*, 4 beim Pferdespulwurm. Den ersten wichtigen Schritt zur Aufklärung dieser merkwürdigen Konstanz hat 1885 C. Rabl getan durch den von ihm bei *Salamandra* geführten Nachweis, daß die Chromosomen bei der Vorbereitung eines Kerns zur Teilung annähernd in der gleichen charakteristischen Stellung zum Vorschein kommen, in der die Tochterchromosomen in die Bildung eines Kerns eingehen. Bekanntlich besitzen die von einander gelösten Tochterchromosomen in den somatischen Zellen der Wirbeltiere die Form von winkelig gebogenen Fäden; der Winkel ist dem Spindelpol zugekehrt, die Enden sind gegen den Äquator gerichtet. In dieser Stellung wandeln sich die Tochterchromosomen in das Gerüst des ruhenden Kerns um, in welchem dann von jener Anordnung keine Spur mehr erkennbar ist. Bereitet sich aber nun ein solcher Kern wieder zur Teilung vor, so treten die Chromosomen sofort wieder in dieser nämlichen Form und Stellung hervor, die Winkel gegen die »Polseite« gekehrt, die Enden gegen die andre Seite. Rabl erklärt es, wie ich denke, mit Recht, für undenkbar, »daß in der ruhenden Zelle keine Spur dieser Anordnung mehr vorhanden sein sollte«; er nimmt an, »daß ein Rest der in den

Kern eingehenden Fäden erhalten bleibt mit wesentlich derselben Verlaufsweise wie im Knäuel«. Diese Fäden nennt Rabl primäre Kernfäden; von ihnen gehen, wie er annimmt, feine sekundäre Fortsätze aus, von diesen vielleicht noch tertiäre usw. Bei Beginn der Teilung würde die chromatische Substanz auf vorgebildeten Bahnen in die primären Kernfäden einströmen und dadurch der Mutterknäuel aufgebaut.

Ganz ähnliche, aber wegen der günstigeren Verhältnisse in mancher Hinsicht noch präzisere Erfahrungen habe ich (1888) für die Blastomeren-Kerne von *Ascaris megalocephala* beschrieben. Die Eigentümlichkeit dieser Kerne, daß typischerweise jedes Ende der Tochterschleifen eine Aussackung der Kernvakuole bedingt, die sich während des ganzen Ruhezustandes erhält, gestattete vor allem den Nachweis, daß die neuen Schleifenenden nicht beliebige Unterbrechungsstellen eines zunächst einheitlichen Kernfadens sind, sondern daß jeder Gerüstbezirk, der aus einem Schleifenende hervorgegangen war, wieder zu einem solchen wird. Fraglich blieb nur noch, ob auch die mittleren Bezirke die gleichen sind, ob immer zwei im Tochterelement zusammengehörige Schleifenenden auch im neuen Mutterelement wieder zusammenkommen. Diese Frage vermochte ich, wenn auch nicht mit voller Sicherheit, so doch mit großer Wahrscheinlichkeit bejahend zu beantworten und zwar auf Grund einer Vergleichung der Schleifengruppierung der Kerne der beiden $^1/_2$-Blastomeren zur Zeit, wo der Verlauf der aus dem Gerüst hervorgegangenen neuen Chromosomen gerade verfolgbar ist. Die wenigen Fälle, welche eine Analyse gestatteten, ergaben, daß die beiden Kerne den gleichen Typus von gegenseitiger Schleifenstellung besitzen, ein Faktum, das nicht anders erklärbar sein dürfte, als daß beide Kerne diese identische Gruppierung aus der Äquatorial-Platte des Eies überkommen und also während ihres Gerüstzustandes, für unsre Hilfsmittel unerkennbar, bewahrt haben[1].

Auf Grund dieser Erfahrungen von Rabl und mir und einiger andrer gleich zu behandelnder Tatsachen sprach ich (1887) die gewöhnlich unter dem Namen der Individualitätshypothese angeführten Vorstellungen aus, die ich hier mit den damals gebrauchten Worten wiedergebe: »Ich betrachte die sogenannten chromatischen Segmente oder Elemente als Individuen, ich möchte sagen: elementarste Orga-

[1] Kerne, welche durch die Bildung von Aussackungen für die einzelnen Chromosomen zur Prüfung unsrer Frage besonders günstig sind, hat Sutton (1902) in den Spermatogonien einer Heuschrecke gefunden; auch hier kann, wie der Autor hervorhebt, kaum bezweifelt werden, daß jeder aus einem Chromosoma entstandene Kernbezirk sich wieder in ein Chromosoma zusammenzieht.

nismen, die in der Zelle ihre selbständige Existenz führen. Die Form derselben, wie wir sie in den Mitosen finden, als Fäden oder Stäbchen, ist ihre typische Gestalt, ihre Ruheform, die je nach den Zellenarten, ja je nach den verschiedenen Generationen derselben Zellenart wechselt. Im sogenannten ruhenden Kerne sind diese Gebilde im Zustand ihrer Tätigkeit. Bei der Kernrekonstruktion werden sie aktiv, sie senden feine Fortsätze, gleichsam Pseusopodien aus, die sich auf Kosten des Elementes vergrößern und verästeln, bis das ganze Gebilde in dieses Gerüstwerk aufgelöst ist und sich zugleich so mit den in der nämlichen Weise umgewandelten übrigen verfilzt hat, daß wir in dem dadurch entstandenen Kernretikulum die einzelnen konstituierenden Elemente nicht mehr auseinander halten können.

Ob diese Hypothese in ihrem wesentlichen Inhalt richtig ist oder nicht, dies ist eine so fundamentale Frage für die weitere Erforschung des Chromatins, daß es notwendig ist, ausführlicher auf ihre Begründung einzugehen. Die eine Tatsachenreihe, auf der sie ruht, haben wir soeben in den Beobachtungen über die Chromosomen-Anordnung kennen gelernt; die unerläßliche Ergänzung dazu bilden gewisse Feststellungen über die Chromosomen-Zahl. In dieser Hinsicht vermochte ich (1887) auf Grund gewisser Abnormitäten bei der Entwicklung von *Ascaris megalocephala* zu zeigen, daß die Zahlenkonstanz, die wir von einer Zellengeneration zur nächsten finden, nicht in einer geheimnisvollen Fähigkeit des Organismus begründet ist, seine chromatische Substanz immer in eine ganz bestimmte Zahl von Segmenten zu zerlegen, sondern daß sich diese Konstanz einfach so erklärt, daß aus jedem Kern bei der Vorbereitung zur Teilung genau ebensoviele Chromosomen hervorgehen, als in dessen Bildung eingegangen waren.

Die Möglichkeit eines solchen Nachweises ist durch einige besonders günstige Umstände gegeben, welche der Pferdespulwurm darbietet. Der eine liegt in der geringen Zahl der Chromosomen, so daß die Zählung mit absoluter Sicherheit ausgeführt werden kann, der zweite darin, daß sich die Richtungskörper bis in spätere Embryonalstadien erhalten und eine Zählung ihrer Chromosomen gestatten. Es kommt nun bei der Richtungskörperbildung nicht selten der Fall vor, daß sich infolge tangentialer Stellung der ersten Spindel ein erster Richtungskörper nicht abschnüren kann; die zweite Spindel enthält dann neben den ihr zukommenden auch die normalerweise im ersten Richtungskörper ausgestoßenen Chromosomen, welche alle nun hier in regulärer Weise auf den zweiten Richtungskörper und das Ei verteilt werden. Der Eikern entsteht in diesem Falle aus mehr Chromosomen als normal, bei der Varietät *univalens* aus zweien anstatt einem; ebenso besitzt der als einziger gebildete »zweite«

Richtungskörper zwei Chromosomen. Das Vorhandensein dieses einzigen Richtungskörpers mit zwei Elementen ist nun für alle weiteren Entwicklungsstadien ein untrügliches Kennzeichen, daß der Eikern bei seiner Bildung ein überzähliges Chromosoma in sich aufgenommen hat und dieses überzählige Element vermochte ich nun nicht nur bei der Auflösung des Eikerns, sondern durch alle Stadien bis zu Embryonen mit Urdarm und Mesoblastanlage zu verfolgen. Auf Grund dieser Erfahrungen, die für *Ascaris* durch die Beobachtungen von Herla (1894), O. Meyer (1895), Zoja (1895), besonders aber diejenigen von zur Strassen (1898), dann für Echiniden durch gewisse Beobachtungen von Morgan (1895), E. B. Wilson (1901) und N. M. Stevens (1902) bestätigt worden sind, habe ich als »Grundgesetz der Zahlenkonstanz« (1890) den Satz formuliert, »daß die Zahl der aus einem ruhenden Kern hervorgehenden chromatischen Elemente direkt und ausschließlich davon abhängig ist, aus wie vielen Elementen dieser Kern sich aufgebaut hat«. Und es ist klar, daß die Annahme dauernder chromatischer Individuen damit erst ihre unerläßliche Basis gewonnen hat.

Allerdings wäre, um die eben besprochenen Tatsachen zu erklären, zunächst noch eine andre Deutung möglich, nämlich die einer Abhängigkeit von der Chromatinmenge. Man könnte folgendermaßen argumentieren: Nimmt ein Kern abnormerweise drei Chromosomen in sich auf anstatt zwei, so enthält er $1^1/_2$ mal so viel Chromatin als normal, und eine Einrichtung in der Zelle, welche die Größe der neuen Segmente bestimmt, könnte die Ursache sein, daß aus dieser $1^1/_2$ mal so großen Menge auch wieder $1^1/_2$ mal so viel Chromosomen als normal hervorgehen, also wieder drei anstatt zwei.

Genauere Betrachtung ergibt jedoch die Unzulässigkeit eines solchen Schlusses, und ich möchte auf diesen Punkt bei der Wichtigkeit der Sache etwas genauer eingehen. Wir wissen, daß das Chromatin zwischen zwei Teilungen sich vermehrt; die Chromosomen, die aus dem Kern hervorgehen, sind im allgemeinen annähernd doppelt so groß als diejenigen, die ihn gebildet haben; durch Halbierung in der Mitose und Verteilung auf zwei Tochterzellen erfolgt wieder eine Herabsetzung der Chromatinmenge auf die Hälfte und so geht es fort durch alle Zellengenerationen. Wovon hängt nun diese Vermehrung des Chromatins ab? Welches Moment bestimmt, wie groß der Zuwachs sein wird? Von vornherein sind hier zwei Hauptmöglichkeiten gegeben: entweder das vorhandene Chromatin selbst bestimmt die Menge des neu zu bildenden, oder: der Zuwachs wird durch etwas außer dem Chromatin Gelegenes bestimmt. Diese letztere Möglichkeit könnte man sich so denken, daß in der Zelle eine

Regulationsvorrichtung besteht, welche bei jeder Verminderung der typischen Chromatinmenge, sei sie im natürlichen Verlauf durch die Halbierung in der Mitose oder künstlich durch Entnahme von Chromosomen bewirkt, zu einer Chromatinneubildung führt, bis eine der Zellenqualität entsprechende Menge vorhanden ist.

Allein die Beobachtung lehrt, daß dies nicht der Fall ist. Das Chromatin, das einer Zelle bei ihrer Entstehung zufällt, vermehrt sich nicht bis zur Erreichung einer bestimmten für die betr. Zelle typischen Menge, sondern es vermehrt sich genau proportional seiner eignen Menge. Dies ergibt sich besonders klar aus den Versuchen mit künstlich verminderter oder erhöhter Chromosomenzahl, die ich neuerdings (1902) an Seeigeleiern angestellt habe, sowie den gleichzeitigen ähnlichen Versuchen von Gerassimoff (1902) bei *Spyrogyra*. Schon 1889 hatte ich bei Versuchen mit Bruchstücken von Seeigeleiern festgestellt und habe es bei erneuter Prüfung (1902) bestätigt gefunden, daß aus monosperm befruchteten kernlosen Fragmenten, d. h. also aus solchen mit der Hälfte der normalen Kernmenge, Gastrulae und Plutei hervorgehen, die beträchtlich kleinere Kerne besitzen als diejenigen aus im übrigen völlig gleichen kernhaltigen Fragmenten.

Wie groß der Unterschied ist, geht daraus hervor, daß, wie jetzt ausgeführte genaue Messungen ergaben, nicht etwa der Kerninhalt, sondern die Kernoberfläche der Chromosomenzahl der Ausgangszelle proportional ist. Genau dasselbe gilt, wenn die Chromatinmenge im Ei abnorm erhöht ist. Durch Schütteln der Seeigeleier kurz nach der Befruchtung läßt sich bewirken, daß das Spermozentrum sich nicht teilt und so an Stelle des Amphiasters ein Monaster entsteht, dem die Chromosomen in Form einer Kugelschale angelagert sind. Die Chromosomen teilen sich hier wie normal in ihre beiden Tochterelemente, die nun aber, da der Verteilungsmechanismus fehlt, alle wieder in einen einzigen Kern vereinigt werden (M. Boveri, 1902). Bei der Auflösung dieses Kerns entsteht die typische zweipolige Figur, aber mit dem Doppelten der normalen Chromatinmenge. Die Larven, die aus solchen Eiern entstehen, haben entsprechend größere Kerne.

Was durch diese Versuche für verschiedene Keime gezeigt ist, das läßt sich auch in einem und demselben konstatieren, falls die einzelnen Keimbereiche aus Blastomeren mit verschiedener Chromatinmenge hervorgegangen sind. In ganz scharfer Abgrenzung lassen sich an solchen Larven großkernige und kleinkernige Bereiche unterscheiden. Fassen wir diese Tatsachen zusammen, so können wir sagen: Erhält eine Zelle bei ihrer Entstehung halb so viel Chromosomen als normal, so bleibt der Kern dauernd entsprechend kleiner, die Zelle teilt sich wieder,

ohne je den Normalbestand erreicht zu haben. Umgekehrt, wenn die Zelle bei ihrer Entstehung das Doppelte der normalen Chromatinmenge erhält und damit also schon bei ihrer Entstehung so viel besitzt, als die typische Zelle erst hat, wenn sie sich wieder teilen will, so unterbleibt nicht etwa das Wachstum, sondern auch hier findet ein Anwachsen des Kerns auf ungefähr das Doppelte seiner Anfangsmenge statt. Kurz: das Chromatin vermehrt sich zwischen zwei Teilungen — mag es wenig oder viel sein — immer auf ungefähr die doppelte Menge. Und diese Vermehrung ist also eine Funktion des Chromatins selbst und nicht eines andern Faktors in der Zelle. Ich möchte dieses Faktum kurz als das Gesetz des proportionalen Kernwachstums bezeichnen.

Diese Tatsachen führen uns auf die, wie mir scheint, wichtige Unterscheidung von jungem Chromatin und ausgewachsenem. Das Chromatin, wie es in den Kern eingeht, ist junges Chromatin, um wieder zur Teilung befähigt zu sein, muß es wachsen. Auch wenn die Zelle bei ihrer Entstehung schon so viel Chromatin hat, daß es der Menge nach genug wäre, so muß es doch wachsen auf etwa das Doppelte, um wieder ausgewachsen, wieder teilungsfähig zu sein; und anderseits, wenn die Zelle weniger bekommt als normal, so kann das Chromatin nicht über ein bestimmtes Maß hinauswachsen, um dadurch die typische Menge zu gewinnen, sondern auch hier findet nur ein Wachstum bis auf etwa das Doppelte der Anfangsmenge statt; dann ist der ausgewachsene Zustand erreicht und es erfolgt die Teilung.

Was wir in diesen Feststellungen über das Chromatin ausgesagt haben, das ist nun nur denkbar bei Annahme einer dieser Substanz zukommenden Individualität. Das heißt: es kann sich im Chromatin nicht um eine gleichartige formlose Substanz handeln, auch nicht um etwas einem Krystall Vergleichbares, sondern wir sind gezwungen, im Chromatin ein oder mehrere Individualitäten anzunehmen ganz in dem Sinn, wie wir eine Zelle oder ein Metazoon als Individuum bezeichnen, d. h. Gebilde mit einer festen (anisotropen) Struktur und bestimmter Maximalgröße. Denn nur ein solches organisches Individuum kann einen Jugendzustand und einen ausgewachsenen Zustand als immanente Eigenschaft besitzen.

Des weiteren aber belehren uns die Tatsachen, daß nicht das Chromatin des ganzen Kerns ein Individuum in dem hier gemeinten Sinn darstellt. Denn nicht eine bestimmte Größe des ganzen Kerns repräsentiert, wie wir gesehen haben, den ausgewachsenen Zustand, sondern eine bestimmte Größe seiner — in verschiedener Zahl möglichen — Teile.

Fassen wir alles zusammen, so können wir, wie ich glaube, folgendes behaupten: 1) Es ist, auf Grund des Zahlengesetzes und auf Grund der eben besprochenen Erscheinung des proportionalen Kernwachstums, eine absolut notwendige Annahme, daß im Kern Einzelgebilde, die sich als Individuen bezeichnen lassen, vorhanden sind; 2) wir können in gewissen Stadien des Kernlebens solche in der Tat unterscheiden, nämlich die Chromosomen, die uns hierbei zugleich eine besonders charakteristische Eigenschaft organischer Individuen zeigen, nämlich Fortpflanzung durch Teilung, und von denen jedes, wie wir wissen, im Stande ist, für sich einen Kern zu bilden, der bei seiner Auflösung wieder ein solches Individuum aus sich hervorgehen läßt; 3) wir haben an verschiedenen Kernen, die aus mehreren Chromosomen sich aufbauen, die deutlichsten Anzeichen, daß jeder Kernbezirk, der aus einem Chromosoma hervorgegangen ist, sich wieder in eines zusammenzieht.

Ich glaube, daß wir nach diesen Feststellungen berechtigt sind, nicht mehr lediglich von einer Hypothese, sondern von einer Theorie der Chromosomen-Individualität zu reden. Es gibt keine andre Annahme, um allen einschlägigen Tatsachen gerecht zu werden, und dieser Schluß wird noch sehr viel an überzeugender Kraft gewinnen, wenn wir am Ende unsrer Betrachtungen angelangt sein werden. Am besten läßt sich die Berechtigung der Theorie vielleicht kennzeichnen durch einen Vergleich mit den Erscheinungen der Chemie. Wir machen aus Wasserstoff und Sauerstoff Wasser und können aus dem Wasser wieder im gleichen Verhältnis Wasserstoff und Sauerstoff gewinnen. Wie die Chemie auf Grund dieser Tatsache im Wasser Wasserstoff und Sauerstoff enthalten sein läßt, obgleich die Eigenschaften dieser Stoffe völlig verschwunden sind, ebenso denkt sich unsre Theorie in dem Ruhekern die einzelnen Chromatin-Individuen erhalten.

Von dem Punkt aus, den wir mit den bisherigen Betrachtungen erreicht haben, ergeben sich nun ganz bestimmte weitere Fragestellungen. Zu gewissen Zeiten des Zellenlebens, nämlich bei der Teilung, liegen uns die chromatischen Individuen scharf geformt und einzeln vor. Und es fragt sich: können wir außer Größe, Form, Färbbarkeit u. dgl. noch weitere Eigenschaften an ihnen ermitteln? Lassen sich im einzelnen Chromosoma vielleicht Bereiche verschiedener Wertigkeit erkennen und sind vielleicht die Chromosomen eines und desselben Kerns von einander verschieden?

Wir wollen zunächst die erste Frage genauer ins Auge fassen, also die nach der Konstitution des einzelnen Chromosoma. Eine essentielle qualitative Verschiedenheit einzelner Bereiche des

gleichen Chromosoma kennen wir bisher einerseits aus der Gruppe der Nematoden, bei den Ascariden, und dürfen sie andrerseits wenigstens mit großer Wahrscheinlichkeit für ein Insekt (*Dytiscus*) annehmen. Die Verhältnisse bei den Ascariden (Boveri, Herla, Bonnevie) sind so oft dargestellt worden, daß ich mich auf einige Worte beschränken kann. Legen wir *Ascaris megalocephala bivalens* zu Grunde, so finden wir hier, daß sich die vier Chromosomen des befruchteten Eies nur in der einen Tochterzelle unverändert erhalten, wogegen in der andern von jedem Chromosoma die beiden Enden abgestoßen werden und einer allmählichen Degeneration anheimfallen. Zugleich zerfällt der mittlere Abschnitt des Chromosoma in eine Anzahl kleiner stäbchenförmiger Elemente, welche sich in regulärer Weise spalten und auf die Tochterzellen verteilt werden. Die Abkömmlinge dieser Zellen verhalten sich weiterhin ganz gleichartig; zwischen den Tochterzellen derjenigen Blastomere dagegen, welche die vier Chromosomen des Eies unverändert fortgeführt hatte, zeigt sich nun die gleiche Differenz; nur eine bewahrt den ursprünglichen Charakter, in der andern findet wieder die »Diminution« statt. Der gleiche Vorgang wiederholt sich noch zwei- oder dreimal; schließlich bleibt eine Zelle mit ursprünglichem Kern übrig, das ist die Urgeschlechtszelle, alle übrigen Zellen mit diminuiertem Kern repräsentieren das Soma des neuen Individuums. Bei *Ascaris lumbricoides* besteht nach den Ermittelungen von K. Bonnevie (1901) ein gewisser Unterschied. Das befruchtete Ei dieses Wurmes enthält 48 kleine Chromosomen; diese stoßen bei der Diminution zwar auch die beiden Enden ab, aber der persistierende mittlere Teil zerfällt nicht, sondern bleibt einheitlich. Ich komme auf diese Tatsache gleich nochmals zurück.

Einen Vorgang nun, der mit dieser Differenzierung bei den Ascariden eine ganz frappante Ähnlichkeit besitzt, hat Giardina (1901) für die Oogenese von *Dytiscus* beschrieben. Auch hier handelt es sich um die Ausbildung einer Kernverschiedenheit zwischen Fortpflanzungszellen und hinfälligen Zellen, auch hier besteht die Erscheinung darin, daß sich in der Bahn der Propagationszellen Chromatinteile erhalten, die den andern verloren gehen. Allein der Weg, wie dies erreicht wird, ist ein andrer.

Um zunächst das Äußerliche zu charakterisieren, so liegt der Differenzierungsprozeß nicht am Anfang der Keimbahn, sondern am Ende; er scheint nur dem weiblichen Geschlecht zuzukommen und bezweckt hier die Bildung einer Oocyte und von 15 Nährzellen aus einer Oogonie. In dieser Oogonie O_1 tritt vor ihrer Teilung eine Scheidung des Chromatins ein in einerseits etwa 40 Chromosomen,

die sich allmählich in der einen Kernhälfte ansammeln, andrerseits einen retikulierten, später homogen und vakuolig werdenden Bereich, der sich in der andern Hälfte zusammenzieht. Aus den 40 Chromosomen baut sich die Äquatorialplatte auf, die kompakte Chromatinmasse legt sich als mehr oder weniger vollständiger Ring um die Spindel herum und wird, manchmal noch ehe die Tochterplatten auseinanderweichen, über den einen Pol hinausgeschoben und damit der einen und zwar stets der größeren Tochterzelle zugeteilt. Diese erhält also den ganzen Ring und außerdem 40 Tochterchromosomen, die andre Zelle nur 40 Tochterchromosomen. Aus diesen entsteht in beiden Zellen ein ruhender Kern, der Ring wandelt sich auch kernartig um und tritt gewöhnlich mit dem typischen Kern zu einem äußerlich einheitlichen Gebilde zusammen, in dem sich aber die beiden Bereiche leicht unterscheiden lassen. Aus der kleineren Zelle leiten sich durch lauter gleichartige Teilungen acht Nährzellen ab, in der größeren wiederholt sich bei der nächsten Teilung der gleiche Vorgang, es bilden sich wieder 40 Chromosomen und der Ring, die ersteren werden halbiert, der Ring geht ganz in die eine Tochterzelle über. Der gleiche Prozeß läuft noch zweimal ab, so daß schließlich 16 Zellen entstanden sind. Die eine, die den Chromatinring enthält, wird zur Oocyte, in deren Keimbläschen sich schließlich der Gegensatz der beiden Bereiche völlig verwischt. Die übrigen 15 Zellen sind die Nährzellen.

Bezüglich des genaueren Verhaltens des Chromatins bei dieser Differenzierung sind wir auf Hypothesen angewiesen, und ich möchte die Deutung, die ich für die wahrscheinlichste halte, in Kürze darlegen. Denken wir uns den Kern der Oogonie O_1, wie er nach der Individualitätstheorie beschaffen sein muß, so würden wir das scheinbar einheitliche Gerüst als aus einzelnen selbständigen Bezirken bestehend anzunehmen haben. Eine Scheidung dieses Komplexes in zwei Bereiche, die sich fortan in der von Giardina festgestellten Weise verschieden verhalten, wäre nun in zweierlei Weise denkbar. Entweder eine bestimmte Anzahl dieser Bezirke, sagen wir die Hälfte, wandeln sich in toto in kompakte Chromosomen um, die übrigen verschmelzen zu dem Ring, oder: von jedem einzelnen Gerüstbezirk zieht sich ein Teil zu einem kompakten Stäbchen zusammen, der übrige Teil nicht; dieser Rest löst sich von dem andern ab und alle diese Reste vereinigen sich zu dem Ring. Es scheint mir nun auf Grund der Bilder und Angaben von Giardina kaum zweifelhaft, daß die letztere Alternative das Richtige trifft und daß somit der Fall von *Dytiscus* ein vollkommenes Analogon zu dem von *Ascaris lumbricoides* darstellt.

Heben wir das Wesentliche der geschilderten Verhältnisse noch

einmal hervor, so bleibt als gemeinsam die wichtige Erscheinung, daß die Keimbahn Chromatinbereiche beibehält, die in den somatischen Zellen verloren gehen, und zwar sind es, wie wir bei den Ascariden sicher wissen, bei *Dytiscus* nur mit großer Wahrscheinlichkeit behaupten können, nicht eine bestimmte Zahl von ganzen Chromosomen, welche verloren gehen, sondern von jedem einzelnen Chromosoma bestimmte Teile. Damit haben wir also eine Antwort auf die vorhin aufgeworfene Frage: es gibt in der Tat Fälle, in denen sich eine Verschiedenwertigkeit bestimmter Bereiche eines Chromosoma nachweisen läßt und die Annahme liegt nahe, daß wir hier nur infolge besonders günstiger Umstände etwas erkennen können, was vielleicht eine allgemeine Eigenschaft der Chromosomen ist.

Ich wende mich zum dritten Hauptteil meines Themas, zu der Frage, ob die einzelnen Chromosomen eines und desselben Kerns verschiedene Wertigkeit besitzen. Zur Prüfung dieser Frage handelt es sich darum, Zellen aufzufinden oder experimentell zu erzielen, die einen von dem typischen abweichenden Bestand an Chromosomen besitzen. Bis zu einem gewissen Grad liegt dieser Fall schon in der Natur vor, bei derjenigen Art von Parthenogenese, wo, wie bei der Biene, das gleiche Ei sich mit und ohne Spermatozoon zu entwickeln vermag, viel unzweideutiger in der von J. Loeb (1899) entdeckten, von E. B. Wilson (1901) genauer erforschten künstlichen Parthenogenese der Seeigel, bei der an Stelle des normalen ersten Furchungskerns nur ein Kern mit den mütterlichen Chromosomen vorhanden ist. Die Tatsache, daß diese Eier sich ebenso zu Plutei züchten lassen, wie die befruchteten, lehrt, daß die mütterlichen Chromosomen für sich allein alle zur ersten Entwicklung nötigen Eigenschaften repräsentieren. Daß ein Gleiches auch für die väterlichen gilt, hatte ich schon vorher (1889) durch die von Delage später als »Merogonie« benannten Versuche über monosperm befruchtete kernlose Eifragmente gezeigt, aus denen sich gleichfalls normale Plutei züchten ließen.

Diese Erfahrungen über Merogonie und künstliche Parthenogenese lehren nun nichts weiteres, als daß Eikern und Spermakern als Ganzes wesentlich gleichwertig sind, alle Chromosomen des Eikerns allen des Spermakerns. Sie sagen nichts über die Bedeutung und noch weniger über die Wertigkeit der einzelnen Chromosomen. Wenn man sich aber überhaupt nach den Befunden bei der normalen Befruchtung eine Ansicht hierüber bilden will, so wird man eher geneigt sein, alle Chromosomen beider Kerne als essentiell gleichwertige Bildungen zu

betrachten. Ich selbst wenigstens stand früher, hauptsächlich auf Grund meiner *Ascaris*-Befunde, auf diesem Standpunkt; es schien mir wahrscheinlich, daß, wie ich es (1890) ausdrückte, »die Vielheit der Chromosomen nur durch deren individuelle Verschiedenheit von Bedeutung sei«.

Seit Jahren aber war mir hiergegen ein gewisses Bedenken aufgestiegen auf Grund der Feststellungen über die pathologische Entwicklung doppeltbefruchteter Eier, wie sie speziell bei Seeigeln durch Driesch (1892) konstatiert worden ist. Driesch hat einige 80 disperme Eier isoliert gezüchtet und gefunden, daß sie sich nicht über das Stadium pathologischer Blastulae hinaus zu entwickeln vermögen. Wenn die Chromosomen alle gleichwertig sind und es also gleichgültig ist, welche in jede Zelle gelangen, so konnte ich mir, nach allen sonstigen Feststellungen, keinen Grund für diese pathologische Entwicklung doppeltbefruchteter Eier denken.

Ich unterzog daher (1902) die Entwicklung dispermer Keime einer genaueren Untersuchung, in der Erwartung, daß sich hier der Frage der Kernkonstitution müsse näher kommen lassen. Der Gedankengang hierbei ist folgender. In einem doppeltbefruchteten Ei entstehen durch Teilung der beiden Spermocentren regulärer Weise vier Pole. Die beiden Spermakerne vereinigen sich in den meisten Fällen mit dem Eikern. Aus dem so gebildeten ersten Furchungskern gehen ein Drittel mehr Chromosomen hervor als normal, um sich zwischen den vier Polen zu äquatorialen Platten anzuordnen. Das Ei zerfällt simultan in vier Zellen, die sich dann ganz regulär durch Zweiteilung weiter vermehren. Die Frage, die uns interessiert, ist die: Wie werden die Chromosomen auf die vier primären Blastomeren verteilt? Hierüber läßt sich folgendes sagen. Legen wir für jeden Vorkern die bei gewissen Seeigelarten vorkommende Chromosomenzahl 18 zu Grunde, so enthält das disperme Ei $3 \times 18 = 54$ Chromosomen. Würden die durch Spaltung hieraus entstehenden 108 Tochterchromosomen gleichmäßig auf alle vier Zellen verteilt, so kämen auf jede Blastomere 27, also neun weniger als normal. Tatsächlich aber wird eine solche gleichmäßige Verteilung fast niemals eintreten. Die vier Blastomeren erhalten also nicht nur im Durchschnitt weniger Chromosomen als normal, sondern auch im allgemeinen eine verschiedene Anzahl und, was uns vor allem wichtig ist, ganz verschiedene Kombinationen.

Die Sachlage ist also die: die vier Zellen, die bei Dispermie durch simultane Vierteilung entstehen, sind in allen Protoplasma-Eigenschaften (inklusive Centrosomen) essentiell gleichwertig, sie sind dagegen im allgemeinen verschieden voneinander in ihrem Chromatinbestand. Beruht die pathologische Entwicklung der doppeltbefruchteten

Eier auf Störungen im Protoplasma, so müssen alle vier Zellen in gleicher Weise pathologisch sein, beruht sie auf dem abnormen Chromatinbestand, so ist zu erwarten, daß sie sich verschieden verhalten. Meine Versuche ergaben nun in eklatantester Weise das letztere.

Das wichtigste Mittel zur Prüfung lieferte die Entdeckung von Herbst (1900), daß man durch vorübergehendes Versetzen der Keime in *Ca*-freies Seewasser die einzelnen Blastomeren ohne weitere Schädigung voneinander isoliren kann; bringt man diese so voneinander gelösten Furchungszellen wieder in normales Seewasser, so entwickeln sie sich ungestört weiter. Driesch (1900) hat auf diese Weise den Nachweis geführt, daß die $^1/_4$-Blastomere des normal gefurchten Eies eine normale, natürlich entsprechend kleinere Larve liefert, ein Nachweis, den ich für unsre Zwecke dahin vervollständigen konnte, daß jede der vier Blastomeren des normalen Keimes in gleicher Weise hierzu befähigt ist.

Lösen wir dagegen die vier simultan entstandenen Blastomeren eines dispermen Eies voneinander, so tritt etwas ganz andres ein. Erstens entwickeln sie sich, wie ja schon nach den Schicksalen der ganzen Keime zu erwarten, fast ausnahmslos mehr oder weniger hochgradig pathologisch; zweitens aber, und dies ist der wichtige Punkt: die vier aus einem Ei stammenden, unter ganz identischen Bedingungen gezüchteten Blastomeren entwickeln sich in der Regel verschieden und vor allem verschieden weit. Zwar bis zur Blastula geht die Entwicklung meist bei allen normal vor sich, dann aber zeigen sich Unterschiede: das eine Viertel z. B. löst sich in Zellen auf, während die andern noch mehrere Tage als Larven umherschwärmen, von diesen bleibt vielleicht eine auf dem Blastula-Stadium stehen, wogegen die dritte gastruliert und in diesem Zustand die Entwicklung sistiert, die vierte aber Skelet bildet und Darmgliederung aufweist und damit den Übergang zum Pluteus wenigstens beginnt.

Man könnte hier vielleicht daran denken, daß die vier Blastomeren bei der Isolierung voneinander in verschieden hohem Grad geschädigt sein könnten und sich deshalb verschieden entwickeln. Es ist deshalb von Wichtigkeit, daß das Studium der ganzen dispermen Keime, die gar keiner weiteren Prozedur unterworfen worden sind, eine ganz entsprechende verschiedene Potenz einzelner Bereiche erkennen läßt.

Ist schon auf Grund dieses verschiedenen Vermögens unsrer vier Blastomeren kaum eine andre Deutung möglich, als daß hier der verschiedene Chromatinbestand eine Rolle spielt, so kommt nun noch ein zweites Moment hinzu, welches im gleichen Sinn spricht. Wir haben uns überzeugt, daß die Verteilungsweise der Chromosomen auf unsre vier Zellen nach Zahl und Kombination fast unendlich variabel

ist. Man sieht auch leicht, daß Anordnungen möglich sind, wodurch jeder der vier Zellen die ganze Serie der in einem Vorkern enthaltenen Chromosomen vermittelt wird. Hängt sonach die pathologische Entwicklung dispermer Eier vom Chromatinbestand ab, so ist zu erwarten, daß sich die einzelnen Keime in sehr verschiedenem Maße pathologisch, ja einzelne sogar völlig normal entwickeln. Dies ist nun in der Tat der Fall. Aus dispermen Eiern gehen nicht nur Stereoblastulae hervor, wie Driesch gefunden hat, sondern alle erdenklichen Abstufungen durch mehr oder minder normale Gastrulae hindurch zu Formen, welche alle Merkmale des Pluteus besitzen, wenn auch zum Teil verkümmert, bis endlich zu solchen, die in jeder Beziehung von einem normalen Pluteus nicht zu unterscheiden sind. Für diese Verschiedenheiten von einem Keim zum andern ist keine andre Erklärung aufzufinden, als die Variationen in der Chromatinverteilung.

Drittens: Die dispermen Eier teilen sich zwar typischerweise simultan in vier Zellen, es läßt sich aber durch Eingriffe, auf die ich hier nicht näher eingehen will, erzielen, daß nur drei Pole auftreten und demgemäß eine Dreiteilung eintritt bei ganz der gleichen Chromosomenzahl. Auch hier werden die Chromosomen je nach Zufall zwischen die drei Zentren verteilt, auch hier zeigt sich die nämliche verschiedene Potenz der Blastomeren; aber eine einfache Berechnung ergibt, daß die Wahrscheinlichkeit, daß jede Zelle von allen Chromosomenarten einen Anteil erhält, hier außerordentlich viel größer ist als bei den Vierern. Und ganz entsprechend zeigt sich nun, daß aus solchen Dreiern in viel höherem Prozentsatz normale oder annähernd normale Larven hervorgehen.

Die Frage ist nun noch: ist es die verschiedene Zahl von Chromosomen in den einzelnen Blastomeren, wodurch deren verschiedene Potenz bedingt wird, oder die verschiedene Kombination? Hierauf läßt sich ganz bestimmt antworten: Die verschiedene und speziell eben die verminderte Zahl, welche gewöhnlich den einzelnen Blastomeren zufällt, kann nicht der Grund der pathologischen Entwicklung sein; denn wir wissen durch die Versuche über Merogonie und künstliche Parthenogenese, daß die Zahl der Chromosomen auf die Hälfte vermindert sein kann, und doch entstehen normale Larven. Auch können aus dispermen Eiern ganz normale Larven hervorgehen, deren Kerngröße klar zeigt, daß die Verteilung der Chromosomen bei der simultanen Mehrteilung des Eies sehr ungleich gewesen ist.

Somit bleibt keine andre Annahme übrig, als daß die Variationen, die wir in der Entwicklung dispermer Keime angetroffen haben, auf verschiedener Kombination von Chromosomen beruht, und dies

heißt nichts andres, als daß die einzelnen Chromosomen verschiedene Qualitäten besitzen müssen. Jeder Vorkern (das lehrt die Merogonie und künstliche Parthenogenese) enthält alle Arten von Chromosomen, die wenigstens bis zum Pluteus nötig sind, aber zwischen den einzelnen Chromosomen jedes Vorkerns müssen qualitative Unterschiede sein, so daß sie nur in ganz bestimmter Kombination, vielleicht nur alle zusammen, alle Eigenschaften darbieten, die zu normaler Entwicklung nötig sind.

Wenn nun diese bei der notwendigen Kürze nur skizzenhafte Argumentation vielleicht nicht alle Bedenken beseitigt hat, so wird die Überzeugung von der Richtigkeit der gezogenen Schlußfolgerung erheblich verstärkt werden, wenn ich Ihnen zu diesen physiologischen Ergebnissen das morphologische Gegenstück vortrage.

Schon in der älteren Literatur finden sich Angaben, wonach die einzelnen Chromosomen des gleichen Kerns verschiedene, unter Umständen sogar sehr verschiedene Größe besitzen. Man registrierte diese Tatsachen, ohne ihnen weitere Bedeutung beizulegen. Einen Sinn erhalten sie erst durch die in neuerer Zeit von verschiedenen Seiten, speziell von amerikanischen Forschern intensiv bearbeitete Spermatogenese der Insekten; es kann hiernach keinem Zweifel mehr unterliegen, daß einzelne Chromosomen durch bestimmte morphologische Charaktere von ihren Genossen unterscheidbar sind.

Die erste Entdeckung auf diesem Gebiet verdanken wir Henking, der (1891) in der Spermatogenese von *Pyrrhocoris* ein Chromatinelement nachgewiesen hat, das sich von den übrigen verschieden verhält, vor allem aber dadurch merkwürdig ist, daß es bei der letzten Teilung, durch welche die Samenzellen entstehen, ungeteilt in die eine Zelle übergeht, so daß, wie Henking schon sagt, hier zwei verschiedenwertige Arten von normalen Samenfäden vorhanden sind; die einen enthalten nur elf chromatische Elemente, die andern dazu noch ein überzähliges.

Dieses spezifische Chromosoma, von MacClung accessorisches genannt, ist seither bei verschiedenen Hemipteren, Orthopteren und Coleopteren nachgewiesen und in seiner Geschichte sehr genau verfolgt worden. Es ist mir unmöglich, hier den Anteil der einzelnen Forscher an dieser Frage abzugrenzen, ich schildere Ihnen kurz die bisher am eingehendsten untersuchten Verhältnisse bei einer Heuschrecke, *Brachystola magna*, deren Kenntnis wir dem Amerikaner Sutton (1900, 1902) verdanken.

Hier lassen sich neun Generationen sogenannter sekundärer Spermatogonien unterscheiden; die letzten liefern durch ihre Teilung die Spermatocyten I. Ordnung, von denen jede in bekannter Weise vier Samenzellen aus sich hervorgehen läßt.

Sutton war nun im stande, das accessorische Chromosoma, das man bis dahin nur in den letzten Generationen der Spermatogenese nachgewiesen hatte, schon durch alle neun Generationen der sekundären Spermatogonien zu verfolgen. Dasselbe ist hier vor allem dadurch charakterisiert, daß es niemals mit den übrigen Chromosomen ein gemeinsames Kernbläschen bildet, sondern stets eine kleine Vakuole für sich besitzt, daß es in seiner Metamorphose den andern gegenüber etwas nachhinkt und auch in der Art der Gerüstbildung scharf von ihnen verschieden ist. In der Mitose verhält es sich wie die andern. Nehmen wir nun zu diesen neun Generationen noch die beiden letzten (die Spermatocyten), so haben wir hier elf Zellgenerationen, durch welche hindurch wir ein bestimmtes Chromosoma als ganz spezifisch verfolgen können.

Allein nicht nur ein einziges Chromosoma läßt sich hier von Zelle zu Zelle identifizieren, es stellt sich mehr und mehr heraus, daß auch zwischen den übrigen konstante Unterschiede, freilich nur solche der Größe bestehen. Auch hier will ich mich wieder auf den bisher am besten erforschten Fall, *Brachystola magna*, beschränken, worüber Sutton vor einigen Monaten sehr interessante neue Beobachtungen mitgeteilt hat. Die sekundären Spermatogonien enthalten in ihren neun unterscheidbaren Generationen stets 23 Chromosomen, hierunter als sozusagen ungerades jenes accessorische, das wir soeben besprochen haben. Die 22 übrigen lassen sich nun durch alle Generationen hindurch in zwei Gruppen sondern, 6 sehr kleine und 16 größere. Die kleinen unter sich und die großen unter sich sind aber nicht von identischer Größe, sondern es lassen sich in beiden Gruppen ganz deutlich wieder feinere Abstufungen erkennen. Speziell für die sechs kleineren glaubt nun Sutton durch genaue Kamera-Zeichnungen den exakten Nachweis führen zu können — was übrigens auch für die großen Geltung zu haben scheint — daß jede Größe paarweise vorkommt; er vermochte in allen Generationen sekundärer Spermatogonien die gleichen drei Paare, zwei ganz kleine, zwei etwas größere, zwei noch größere zu unterscheiden.

Ich komme auf diese wichtigen Feststellungen gleich noch einmal in anderem Zusammenhang zurück; hier ist uns nur die Tatsache von Wichtigkeit, daß wir einzelne Chromosomen eines Kerns morphologisch voneinander unterscheiden können und daß das gleiche charakteristische Verhältnis durch eine Reihe von Zellgenerationen unverändert durchgeht. Wie soll man dies deuten ohne die Individualitäts-Theorie?

Im Anschluß an diese Suttonschen Befunde möchte ich bemerken, daß sich auch bei den Seeigeln, auf die sich meine vorhin referierten

Experimente beziehen, Chromosomen von stark verschiedener Größe unterscheiden lassen. Aber die Verhältnisse sind hier so minutiös und die Chromosomen so zahlreich, daß es unmöglich ist, jedes Chromosoma sozusagen persönlich zu kennen, wie es bei den Insekten fast schon erreicht ist.

Wie ausgezeichnet sich diese morphologischen Ergebnisse mit meinen physiologischen ergänzen, liegt auf der Hand. Ich glaube, wir dürfen es nach diesen Tatsachen als sicher betrachten, daß, wenigstens in manchen Kernen, eine Differenzierung der Chromosomen zu verschiedenen Arten eingetreten ist, so daß sie erst in ihrer Gesamtheit alle der Zelle zukommenden und für sie notwendigen Eigenschaften repräsentieren.

Ich komme nun zum letzten Problem, das mit meinem Thema zusammenhängt, zur Reduktion der Chromosomenzahl in den Sexualzellen, ein Problem, das seit Weismanns faszinierenden Spekulationen über seine Ide und Determinanten das meistbearbeitete unter allen Chromatinproblemen gewesen ist. Das Faktum, das zu erklären ist, ist bekannt. Haben wir in einem befruchteten Ei vier Chromosomen, so erben sich diese durch alle Zellgenerationen bis auf die Keimzellen des neuen Individuums fort. Noch in den Teilungen, durch welche die Oocyten und Spermatocyten entstehen, finden wir vier Chromosomen. Das reife Ei dagegen und ebenso die Samenzelle enthält nur die Hälfte, zwei; dadurch, daß zwei solche Zellen sich vereinigen, im Befruchtungsakt, wird wieder die Normalzahl hergestellt. Wir konstatieren also in den letzten Stadien der Oo- und Spermatogenese eine Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte, und es fragt sich: wie kommt dieselbe zu Stande?

Es ist nun hier natürlich ganz unmöglich, auf die sehr interessante Geschichte dieses Problems näher einzugehen und noch weniger kann ich mich in das Chaos von Angaben über die Reduktion einlassen und die Verdienste der an dieser Frage beteiligten Forscher würdigen. Wer dies sucht, der findet bei Korschelt und Heider (1903) eine mustergültige Darstellung bis auf die jüngste Zeit. Ich muß mich darauf beschränken, ganz kurz die Beziehungen der Reduktionsfrage zu den Resultaten und Problemen zu kennzeichnen, die uns vorstehend beschäftigt haben, vor allem also zur Individualitäts-Theorie.

Hat die Individualitäts-Theorie allgemeine Geltung, d. h. machen hier auch die Keimzellen bis zum Schluß keine Ausnahme, so gibt es für die Tatsache der Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte nur drei Erklärungsmöglichkeiten: entweder 1) die eine Hälfte

der Chromosomen degeneriert, oder 2) es wird bei einer Zellteilung die eine Hälfte in die eine, die andre in die andre Tochterzelle übergeführt, ein Vorgang, den Weismann Reduktionsteilung genannt hat, oder 3) je zwei Chromosomen verschmelzen zu einem einzigen, was ich als Konjugation der Chromosomen bezeichnet habe.

Es scheint mir nun keinem Zweifel mehr unterliegen zu können, daß bei einer Anzahl von Objekten die zweite dieser drei Möglichkeiten, die Reduktionsteilung, wenn auch nicht genau im Weismannschen Sinn, verwirklicht ist. Nachdem schon Häcker und vom Rath, vor allem aber Henking sich in diesem Sinn ausgesprochen hatten, hat Rückert (1894) hierfür bei Copepoden die ersten exakten Belege erbracht. Die Normalzahl der Chromosomen bei *Cyclops* beträgt 24; sobald sich im Keimbläschen isolierte Chromatinportionen unterscheiden lassen, sind es zwölf in Längsspaltung begriffene Fäden, also schon die reduzierte Zahl. Wenn sich aber nun diese Doppelfäden verkürzen und verdicken, so zeigt sich, daß jedes von ihnen in der Mitte eine quere Unterbrechung besitzt, genau so, wie wenn sich 24 gespaltene Chromosomen paarweise mit den Längsenden aneinander gelegt hätten. Nach der Individualitäts-Theorie ist dies auch die einfachste Möglichkeit, diesen Befund zu erklären. Wir haben 24 Stücke zu erwarten, wir finden auch 24 in der Tat vor, aber paarweise vereinigt.

Daß diese Auffassung richtig ist, hat, wie mir scheint, Korschelt (1895) durch seine interessanten Befunde bei *Ophryotrocha* direkt bewiesen. Die Normalzahl der Chromosomen ist hier vier. Noch im Keimbläschen sind es, zum Unterschied von *Cyclops*, vier, wie dort in Längsspaltung begriffen. In diesem Zustand gehen sie in die erste Richtungsspindel ein und hier vollzieht sich nun vor unsern Augen die paarweise Verkittung, so daß ein dem Rückertschen Bild völlig identisches entsteht, von dem uns nun aber die Genese genau bekannt ist.

Kehren wir von *Ophryotrocha* zu den im weiteren Verlauf klareren Verhältnissen der Copepoden zurück, so ordnen sich die Tetraden, wie man diese gespaltenen Paare zweckmäßig nennt, so in der Äquatorialplatte der ersten Richtungsspindel an, daß je zwei durch Spaltung entstandene Stücke mit entgegengesetzten Polen verbunden sind. Der Zustand und Verlauf entspricht vollkommen einer typischen Mitose, nur daß je zwei Elemente miteinander verbunden sind und so den Prozeß in einer gewissen Gemeinsamkeit durchmachen. Jede Tochterzelle erhält Doppelelemente in reduzierter Zahl, die nun ohne Pause in die zweite Spindel eingeordnet werden. Die hier voneinander gelösten Tochterchromosomen sind nun aber nicht Schwester-

elemente, sondern lediglich verkittete Stücke. Jede definitive Keimzelle besitzt also einfache Elemente in reduzierter Zahl. Jene frühere Verkittung, und die in der zweiten Teilung sich vollziehende Behandlung der verkitteten Stücke, in der Art, wie sonst Schwesterfäden behandelt werden: diese beiden Prozesse zusammen bewirken die Reduktion. Man kann die zweite Teilung völlig korrekt als Reduktionsteilung bezeichnen. Wir finden also hier einen Vorgang zur Herabsetzung der Chromosomenzahl auf die Hälfte, genau so, wie ihn die Theorie der Chromosomen-Individualität postulieren muß.

Alles, was sich nun hier an übereinstimmenden und abweichenden Tatsachen und weiteren Fragen anzuschließen hätte, muß ich, so wichtig es auch ist, übergehen, um zum Schluß noch eine ganz neue bedeutungsvolle Wendung der Reduktionsfrage zur Sprache zu bringen. Sie hängt zusammen mit dem Nachweis einer morphologischen und physiologischen Verschiedenwertigkeit der Chromosomen. Sind in einem Kern alle Chromosomen, auch die väterlichen und mütterlichen, essentiell gleichwertig, nur individuell verschieden, so kann die Reduktion durch jede beliebige paarweise Kopulation bewirkt werden. Die verschiedenen Kombinationen, die dadurch, wie man leicht einsieht, den einzelnen Ei- und Samenzellen zufallen, bedingen nichts andres als individuelle Variationen.

Spielen dagegen die Chromosomen eines Kerns im Leben der Zelle eine verschiedene Rolle, so daß erst eine bestimmte Kombination alle nötigen Qualitäten darbietet, so muß auch für die paarweise Kopulation zum Zweck der Reduktion eine ganz bestimmte Gesetzmäßigkeit bestehen. Wir können a priori sagen, was geschehen muß. Wir wissen durch die Merogonie und künstliche Parthenogenese, daß Eikern und Spermakern einander äquivalent sind, daß jeder alle Qualitäten, soweit wir dies prüfen können, enthält. Bezeichnen wir also mit A, B, C, D der Qualität nach die einzelnen Chromosomen des Eikerns, so müssen die des Spermakerns auch A, B, C, D sein. Würden sich nun zum Zweck der Reduktion die Chromosomen ganz beliebig zu Paaren gruppieren als z. B. $\frac{A}{B}, \frac{A}{C}, \frac{B}{C}, \frac{D}{D}$ so würden die reifen Geschlechtszellen ganz zufällige Kombinationen erhalten, es würden die einen z. B. kein A, die andern kein C besitzen, also in bestimmten Qualitäten defekt sein. Man sieht sofort, daß es nur einen Modus geben kann, jeder Sexualzelle die ganze Serie A, B, C, D zu sichern, nämlich den, daß sich immer die homologen Chromosomen miteinander paaren.

Die Beobachtungen von Montgomery (1901) und Sutton (1902) lassen nun, wie mir scheint, keinen Zweifel, daß dies wirklich so ist. Ich knüpfe an die vorhin besprochenen Befunde von Sutton an. Wir

haben in den sekundären Spermatogonien von *Brachystola* 23 Chromosomen, das spezifische accessorische, dann sechs kleine und 16 größere. Wir haben erfahren, daß Sutton unter jenen sechs mit Sicherheit der Größe nach drei Paare glaubt erkennen zu können, und daß er mit großer Wahrscheinlichkeit dies auch für die 16 großen begründet. Es ist uns schon klar, was dieses zweimalige Vorkommen des gleichen Typus bedeutet; offenbar haben wir hier die von Vater und Mutter stammenden homologen Stücke. Diese Konstitution geht durch bis zu den letzten Spermatogonien, in den Spermatocyten erster Ordnung erfolgt die Reduktion, auch in der vorhin beschriebenen Weise so, daß Tetraden auftreten, die wir uns als aus zwei längsgespaltenen Elementen verkittet denken müssen. Wir finden nun, wie zu erwarten, an Stelle unsrer sechs kleineren Chromosomen drei kleine Tetraden, an Stelle der sechzehn größeren acht größere Tetraden. Jede Tetrade läßt zwei völlig gleich lange Arme erkennen, nie einen kurzen und einen langen, wie es eben der Fall sein muß, wenn die homologen Elemente kopuliert haben. Dazu kommt dann noch das leicht erkennbare accessorische Chromosoma, das nur eine einfache Längsspaltung aufweist, was wieder selbstverständlich ist; dieses Element war ja schon in den Spermatogonien einfach und konnte natürlich keinen Partner finden. Jede Samenzelle erhält schließlich drei von den kleinen und acht größere Chromosomen, die Hälfte von ihnen noch das accessorische. Abgesehen von diesem Element gelten dieselben Zahlenverhältnisse auch für das weibliche Geschlecht. Bei der Befruchtung liefert offenbar jede Geschlechtszelle einen Repräsentanten von jedem Typus, diese zwei Serien von je elf Stücken gehen dann durch alle Zellgenerationen selbständig nebeneinander her, wie ja ein solches Selbständigbleiben von Rückert (1895) und Häcker (1895) bei Copepoden direkt beobachtet werden konnte; die Reduktion wird dadurch bewirkt, daß die homologen Glieder beider Reihen kopulieren und die Tochterelemente der Kopulanten auf zwei Keimzellen getrennt werden.

Man könnte auf den ersten Blick denken, daß bei dieser Reduktionsteilung alle väterlichen Elemente in die eine, die mütterlichen in die andre geraten, die Chromosomen also in die nämlichen zwei Gruppen wieder geschieden würden, als welche sie bei der Befruchtung zusammengekommen waren. Allein nach allem, was wir über den Mechanismus der Karyokinese wissen, hängt es offenbar vom Zufall ab, wie die Copulae in der Äquatorialplatte der Reduktionsmitose zu stehen kommen, so daß also eine gewisse Anzahl verschiedener Kombinationen, natürlich steigend mit der Chromosomenzahl, denkbar ist (Sutton 1903).

Wenn wir die Ergebnisse, die wir kurz durchlaufen haben, zum Schluß überblicken, so können wir wohl behaupten, daß die Wissenschaft mit einiger Befriedigung auf die in kaum 30 Jahren geleistete Arbeit zurückblicken darf. Die einzelnen Tatsachen beginnen sich zusammenzuschließen und schon tritt uns das ganze Gebiet in plastischer Rundung entgegen. Niemand wird mehr bestreiten können, daß die genaueste morphologische Analyse der Chromatinzustände sich reichlich gelohnt hat und, wo immer sich eine günstige Gelegenheit dazu bieten mag, auch weiterhin lohnen wird. Allein je mehr hier unsre Einsicht wächst, um so mehr empfinden wir, daß das Morphologische in dieser Frage doch nur der Unterbau ist für das, was wir schließlich wissen möchten: was denn diese Chromatinelemente, die so merkwürdige Schicksale erleiden, für eine physiologische Bedeutung besitzen.

Es bleibt uns also noch die Frage zu untersuchen, welche Mittel und Wege bestehen oder zu erhoffen sind, um hierüber zu exakten Resultaten gelangen zu können. Ich beschränke mich darauf, einige Hauptsachen anzuführen.

Eine gewisse physiologische Einsicht, wenn auch freilich nur sehr unbestimmter Natur, gewähren die Fälle von *Ascaris* und *Dytiscus*, wo im normalen Verlauf zwei Schwesterzellen in ihrem Chromatinbestand verschieden sind und wo wir in der Lage sind, zu verfolgen, was aus jeder wird. Wir wissen für beide Fälle, daß aus denen, die das gesamte Chromatin bewahren, Sexualzellen werden, aus den andern somatische Zellen, beziehungsweise hinfällige Nährzellen. Es wird nicht zu kühn sein, wenn wir daraus schließen, daß den Sexualzellen gewisse Chromatinteile nötig sind, die die somatischen nicht brauchen, und eine allgemeinere Folgerung wenigstens dürfen wir, glaube ich, noch ableiten, daß der Kern nicht ein Zellenorgan sein kann mit einer einzigen bestimmten Funktion, wie etwa ein Atmungsorgan, sondern daß es spezifisches zu bestimmten Zellenfunktionen in Beziehung stehendes Chromatin gibt. Und so wenig dies ist, so ist es immerhin etwas.

Einen andern Fall ungleichen Chromatinbestandes in Schwesterzellen haben wir in der Spermatogenese der Insekten angetroffen; die eine Hälfte der Samenzellen eines jeden Männchens enthält ein spezifisches Chromosoma, das den andern fehlt. MacClung (1902) hat die Hypothese aufgestellt, daß die Spermien, die dieses accessorische Chromosoma besitzen, die Eier, in welche sie eindringen, zur Entwicklung von Männchen bestimmen; und nachdem Suttons Beobachtungen es sicherzustellen scheinen, daß aus den betreffenden Eiern in der Tat Männchen werden, erhält die Hypothese einen hohen

Grad von Wahrscheinlichkeit, ja man kann sagen, daß eine andre überhaupt kaum denkbar scheint. Aber so wichtig die Aussicht ist, die sich hier eröffnet, über große Wahrscheinlichkeit kommt man auch hier vorläufig nicht hinaus.

Ein Weg, der mehr verspricht, liegt in der experimentellen Herstellung eines vom normalen abweichenden Chromatinbestandes in Zellen, deren weiteres Schicksal uns als Maßstab dafür dienen kann, was jener abnormale Zustand bewirkt. Ein zwar nicht sehr vollkommenes, aber doch immerhin ein Mittel, um solchen abnormen Chromatinbestand zu erzielen, ist, wie vorhin gezeigt, in den mehrpoligen Mitosen gegeben. Die Resultate, die ich auf diese Weise an Seeigeln erreicht habe, lehren, daß ein Zusammenwirken einer ganz bestimmten Kombination von Chromosomen zur normalen Entwicklung nötig ist und daß, wo dieses fehlt, Defekte verschiedener Art auftreten. Eine Lokalisation bestimmter Eigenschaften auf einzelne Chromosomen dürfen wir daraus mit Sicherheit erschließen. Aber etwas Genaueres in dieser Beziehung auszusagen, gestatten auch diese Versuche nicht; ja sie lehren in dieser Beziehung sogar weniger als man auf den ersten Blick vielleicht glauben möchte.

Ihre Hauptbedeutung scheint mir vielmehr darin zu liegen, daß sie beweisen, wie in der Entwicklung dieser Larven von dem Blastulastadium an kein Schritt ohne die Mitwirkung bestimmter Kernsubstanz geschehen kann und daß die Frage, welchen Anteil die Chromosomen an der Vererbung der elterlichen Qualitäten besitzen, hier in aussichtsreicher Weise angreifbar erscheint. Schon jetzt glaube ich aus meinen Versuchen über Dispermie im Zusammenhange mit Bastardierungsergebnissen (1903) den Schluß ziehen zu können, daß die Bestimmung des individuellen sowie des Speciescharakters der einzelnen Merkmale im wesentlichen durch das Chromatin bestimmt wird. Ich kann darauf an dieser Stelle nicht weiter eingehen, möchte aber wenigstens in Kürze auf folgende Tatsachen hinweisen. Es ist eine sehr häufige Erscheinung unter den aus dispermen Eiern gezüchteten Plutei, daß jede Hälfte derselben nach einem andern Typus gebildet ist und zwar jede nach einem Typus, der in den normalen Kontrollzuchten durch völlig symmetrische Larven vertreten ist, so daß, wenn man zwei solche normale Larven sich in der Mitte auseinander geschnitten und aneinander gefügt denkt, ein Bild entsteht, welches jenen dispermen Larven fast vollkommen entspricht. Wir können von diesen letzteren Larven sagen, daß sie durch und durch aus gleichartigem Protoplasma gebildet sind, während wir ebenso sicher sagen können, daß ihr Kernbestand in den einzelnen Bereichen nicht völlig der gleiche sein kann. Und aus der Kombination dieser Fest-

stellungen ist zu schließen, daß die in ihnen ausgeprägten Typusverschiedenheiten vom Chromatin abhängig sein müssen.

Läßt sich aber beweisen, daß das Chromatin als Ganzes diese Rolle spielt, so ist damit die Basis gewonnen für ein weiteres Experimentalverfahren: das ist systematische Bastardierung in Verbindung mit Chromatinstudien am gleichen Objekt. Schon jetzt liegen zwischen den Erscheinungen bei Bastardzuchten und der Geschichte der Chromosomen Parallelen so weitgehender Art vor, daß an einem Zusammenhang kaum gezweifelt werden kann. Es war in den letzten Jahren, speziell in der botanischen Literatur, viel die Rede von einem Gesetz, welches schon im Jahre 1865 Gregor Mendel bei höchst sorgfältig durchgeführten Bastardierungsversuchen an Pflanzen gefunden hat und das sich auf das Verhalten solcher Merkmale bezieht, die sich im Bastard nicht mischen, wie z. B. die Blütenfarbe verschiedener Erbsenarten. Bastardiert man rotblühende und weißblühende Erbsen, so sind alle Abkömmlinge der ersten Generation rotblühend. Kreuzt man aber die Individuen dieser ersten Generation untereinander, so treten wieder und zwar in ganz bestimmtem Prozentsatz weiße auf. Daraus folgt zunächst, daß das Merkmal weiß in der ersten Generation nicht verloren gegangen ist, sondern nur unterdrückt war. Mendel nennt es das recessive Merkmal, die rote Farbe in unserm Falle das dominierende Merkmal. Das von ihm gefundene Gesetz besagt nun, daß, wenn wir die erste Generation der Bastarde unter sich kreuzen, die nächste Generation das dominierende und recessive Merkmal in folgendem Prozentsatz enthält: auf vier Individuen treffen $1D + 2DR + 1R$, d. h. ein Viertel der Individuen enthält nur das recessive Merkmal R und diese unter sich weiter gezüchtet zeigen nun ausnahmslos und für immer nur das recessive Merkmal. Drei Viertel weisen das dominierende Merkmal D auf, aber weitere Zucht lehrt, daß von diesen drei Vierteln nur wieder eines das dominierende Merkmal rein enthält, wogegen die zwei andern auch das recessive in sich haben, das hier, mit dem dominierenden gepaart, unterdrückt ist und erst in den späteren Generationen zum Vorschein kommt.

Dieses Mendelsche Gesetz ist durch so große Zahlen belegt und neuerdings durch Correns, Tschermak und De Vries so vielfach bestätigt worden, daß an seiner Richtigkeit nicht gezweifelt werden kann.

Denken wir uns nun, und damit kommen wir zu unserm Thema zurück, die rote Blütenfarbe auf ein Chromosoma D der einen Elternpflanze lokalisiert, die weiße Blütenfarbe auf das homologe Chromosoma R der andern Elternpflanze, so werden alle Abkömmlinge der ersten Generation die Kombination DR in ihren Kernen enthalten. Wenn nun in den Keimzellen die Reduktion stattfindet,

so werden diese homologen Chromosomen wieder auf verschiedene Eizellen und Samenzellen verteilt und zwar wird ganz genau die eine Hälfte der Samenzellen *D*, die andere *R* besitzen, ebenso bei den Eizellen. Werden nun diese Ei- uud Samenzellen bei der nächsten Befruchtung wieder miteinander verbunden, so müssen bei großen Zahlen nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeit die drei denkbaren Kombinationen *DD*, *RR* und *DR* in dem Verhältnis 1 *DD*, 2 *DR*, 1 *RR* auftreten, d. h. genau in dem Prozentsatz der Mendelschen Regel.

Wir sehen also hier auf zwei Forschungsgebieten, die ganz unabhängig voneinander gepflegt worden sind, Resultate erreicht, die so völlig miteinander stimmen, als sei das eine theoretisch aus dem andern abgeleitet, und die Wahrscheinlichkeit, daß die fraglichen Merkmale wirklich an bestimmte Chromosomen gebunden sind, wird durch diese Übereinstimmung gewiß außerordentlich groß. Darf aber dies als feststehend betrachtet werden, so werden vermutlich ausgedehnte Bastardierungen genauere Angaben über die Lokalisierung der einzelnen Qualitäten erlauben. Wenn z. B. zwei Merkmale immer gemeinsam auftreten oder verschwinden, so wird daraus geschlossen werden müssen, daß ihre Bedingungen im gleichen Chromosoma lokalisiert sind.

Ich will mit dieser Andeutung schließen. Es ist am Ende eines derartigen Überblicks eine beliebte Wendung, auf die Zukunft zu verweisen und auf die Hoffnungen, zu denen der Sprößling, von dem die Rede ist, noch berechtigt. Oft freilich haben sich schon derartige Erwartungen als trügerisch erwiesen; das gelobte wissenschaftliche Kind war ein Wunderkind ohne weitere Entwicklung. Ich glaube, wir haben dies auf unserm Forschungsgebiet nicht zu befürchten. Die Lehre von der Konstitution des Kerns ist ein wohlgewachsener blühender Baum, der seine Wurzeln nach vielen Seiten ausbreitet, dessen Ästen nach vielen Richtungen neue Entfaltungsmöglichkeiten geboten sind. Mag noch mancher Holztrieb von ihm abzuschneiden sein, sicher werden noch viele wertvolle Früchte an ihm reifen.

Vortrag des Herrn Prof. R. Hesse (Tübingen):

Über den Bau der Stäbchen und Zapfen der Wirbeltiere.

Mit 3 Figuren im Text.

Vor zwölf Jahren hat C. Ritter (1891) zwei Aufsätze veröffentlicht, worin er für die Zapfen der Knochenfische und die Stäbchen und Zapfen der Vögel eigentümliche Fibrillenbildungen beschreibt: im Außenglied verlaufen diese Fibrillen spiralig gewunden, treten dann

in das Innenglied ein, wo sie bei Knochenfischen in ein unregelmäßig geflochtenes Netzwerk übergehen, bei den Vögeln mehr oder weniger regelmäßige Spiralen bilden. Im folgenden Jahre hat dann W. Krause (1892) für die Außenglieder der Stäbchen vom Salamander und Frosch einen ähnlichen Bau geschildert und sie »mit einer spiralig gedrehten Locke von Frauenhaar« verglichen; später (1895) hat er solche Spiralbildungen auch in den Außengliedern der Zapfen beim Frosch und der Stäbchen bei mehreren Selachiern und Knochenfischen aufgefunden; von einer Fortsetzung dieser Bildungen in die Innenglieder hinein weiß er in keinem Falle etwas zu berichten.

Diese Darstellungen fanden keinen Beifall, und in den neuen eingehenden Bearbeitungen der Retina von Greeff (1900) und v. Ebner (1902) werden sie übereinstimmend abgelehnt.

Durch meine vergleichenden Untersuchungen über die Sehorgane der wirbellosen Tiere war ich zu der Überzeugung gekommen, daß in den allermeisten Fällen, wenn nicht stets, in den Sehzellen bei diesen Tieren Neurofibrillen vorhanden sind, welche die eigentlichen rezipierenden Elemente vorstellen, und daß speziell in den Stäbchen sich solche Neurofibrillen finden, die dort frei endigen. Es schien mir daher wahrscheinlich, daß sich bei den Wirbeltieren ähnliche Verhältnisse finden würden. Schon Max Schultze (1871), der Vater der von Apáthy neu belebten Neurofibrillenlehre, hatte es in Erwägung gezogen, »ob die Fibrillen im Innern der Innenglieder mit den nervösen Fibrillen der bezüglichen Fasern — (d. i. der Stäbchen- und Zapfenfasern) — in Zusammenhang stehen resp. deren modifizierte Enden darstellen;« jedoch war er zu keinem festen Ergebnis gekommen; jedenfalls macht er für die Zapfenfasern die Angabe, daß sie ein dickes Bündel nervöser Fibrillen darstellen.

Meine Untersuchungen erstrecken sich bisher auf die Retinae von zwanzig Wirbeltierarten. Jedoch haben sich nicht alle Objekte als gleich günstig erwiesen. Ich berücksichtige daher hier nur einige wenige derselben: einen Knochenfisch (*Chondrostoma nasus* Ag.), ein Amphibium (*Rana esculenta* L.) und ein Reptil (*Thalassochelys corticata* Rond.). Die Resultate, zu denen ich gekommen bin, sind denen von Ritter sehr ähnlich; während aber dieser kein Glück hatte mit der Anfertigung von Dauerpräparaten, welche die beobachteten Verhältnisse zeigten, bin ich in der Lage, Ihnen meine Befunde an Eisenhämatoxylin-Präparaten zu demonstrieren. Eine elektive Färbung der Neurofibrillen freilich ist mir, trotz wiederholter Versuche mit den in Betracht kommenden Methoden, nicht geglückt. Die Präparate erfordern daher für viele Einzelheiten ein sehr eingehendes Studium, und zeigen nur einzelne Verhältnisse auf den ersten Blick.

Am vollständigsten sind meine Befunde an den Stäbchen von *Chondrostoma*. Diese haben, wie gewöhnlich bei den Knochenfischen, eine sehr schlanke Form; der größte Teil des Innengliedes ist fadenförmig, erst sklerad[1] erweitert sich dasselbe zu einer kurzen Keule, an welche dann das zylindrische Außenglied ansetzt (Fig. 1*c* u. *d*). In diesem Außenglied sieht man unter der äußeren Hülle fibrilläre Differenzierungen, die sich von der hellbleibenden Grundsubstanz deutlich abheben; bei genauerem Studium erweisen sie sich als zwei im gleichen Sinne spiralig gedrehte Fibrillen, welche in gleichbleibendem Abstand voneinander das ganze Außenglied durchziehen; ihr Ende konnte ich nicht deutlich wahrnehmen. Die Spiralen setzen sich in den keulenförmigen Abschnitt des Innenglieds fort, doch sind hier die Fibrillen bedeutend dicker und die Grundsubstanz färbt sich stärker, eine Eigentümlichkeit, die auch bei vielen andern Wirbeltieren dem skleralen Abschnitt des Innenglieds zukommt. Von hier kann man zuweilen die verengerten Spiralen in den fadenförmigen vitralen Teil des Innenglieds verfolgen, allerdings nie völlig scharf. Dieser Teil des Innenglieds geht kontinuierlich in die Stäbchenfaser über. Auch in der Höhe des Kerns kann man die Stäbchenfaser oft deutlich verfolgen: der Kern wird also nicht von allen Seiten gleichmäßig von der Substanz der Faser umgeben, sondern liegt ihr, wahrscheinlich von einer dünnen Cytoplasmaschicht umgeben, seitlich an. Daß der Faserstrang ohne Unterbrechung und Auflösung einheitlich am Kern vorbeizieht, bestärkt mich in der Anschauung, daß sich die im skleralen Teil des Stäbchens sichtbaren Neurofibrillen auch hier fortsetzen. Vitral endigt die Stäbchenfaser in einer knöpfchenartigen Verdickung.

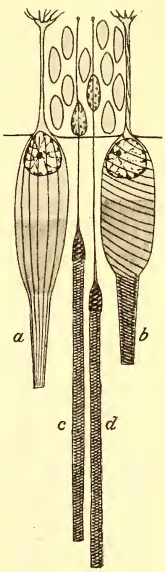

Fig. 1.

Bei den Zapfen von *Chondrostoma* (Fig. 1*b*) läßt das Außenglied bei weitem nicht so regelmäßig wie bei den Stäbchen, immerhin aber häufig und sicher genug ähnliche spiralig gewundene Fibrillen erkennen; es zeigt sich ferner, daß auch hier mehrere Spiralen vor-

[1] Ich gebrauche für die mißverständlichen Bezeichnungen »außen« und »innen« am Auge die Worte »skleral« (d. i. nach der Sklera zu) und »vitral« (d. i. nach dem Glaskörper zu), und entsprechend zur Richtungsbestimmung »sklerad« und »vitrad«.

handen sind, wenn es auch sehr schwierig ist, deren Zahl genau anzugeben. Weniger leicht dagegen ist hier die Fortsetzung dieser Fibrillen auf das Innenglied zu verfolgen. Der sklerale Teil des Innengliedes besteht aus einer dunkel färbbaren granulierten Masse; nur hier und da kann man am Rande Andeutungen von Fibrillen sehen, welche, nach ihrer Richtung zu urteilen, das Innenglied unter der äußeren Hüllmembran spiralig umziehen. Im vitralen, heller gefärbten Teil des Innengliedes sieht man zuweilen andeutungsweise solche Fibrillenzüge, nie jedoch konnte ich mich mit genügender Sicherheit von deren Anwesenheit überzeugen. In Fig. 1*b* habe ich den Fibrillenverlauf eingezeichnet nach Analogie meiner Befunde an den Froschzapfen, die mit den eben erwähnten, am vorliegenden Objekt erkennbaren Andeutungen gut übereinstimmen.

Bei *Rana esculenta* waren es jedoch die Zapfen, bei denen ich zu zusammenhängenden Ergebnissen gelangte. Wir haben hier zwei Arten von Zapfen: die einen besitzen am skleralen Ende des Innengliedes einen Öltropfen, enthalten aber kein Ellipsoid (Fig. 2*c*), bei den andern ist das Ellipsoid vorhanden, aber der Öltropfen fehlt (Fig. 2*a*, *b*). Die ersteren waren für die Untersuchung im allgemeinen günstiger. Im Außenglied der Zapfen sieht man in vielen Fällen mit überzeugender Deutlichkeit die fibrillären Strukturen in Gestalt mehrerer parallel zueinander verlaufender Spiralfibrillen; es sind mindestens zwei, wahrscheinlich drei. Man kann dann vitrad diese Fibrillen auf das Innenglied verfolgen; vor allem kann man häufig in der im Präparat hell erscheinenden Wandung des Öltropfens die Fibrillen erkennen, zuweilen aber läßt sich ihr spiraliger Verlauf in der Peripherie des dunkel gefärbten skleralen Abschnittes deutlich, andre Male mehr oder weniger verwaschen verfolgen. Es setzt sich die Spirale dann in sehr schlanker Streckung auf den vitralen Teil des Innengliedes und das daran anschließende zum Kern führende Stück der Sehzelle fort. Über den Kern kann man die Fibrillen nicht mit Sicherheit verfolgen; die dendritische Ausstrahlung des vitralen Endes der Zapfenzelle, wie sie von den Golgi-Präparaten bekannt ist, macht jedoch die Annahme von Fibrillen in dieser Region wahrscheinlich und begünstigt die Vermutung, daß die bisher verfolgten Fibrillen sich auch dorthin fortsetzen. — An den Zapfen der zweiten Art lassen sich die Fibrillen nur an den vom Ellipsoid skleral gelegenen Teilen des Zapfens

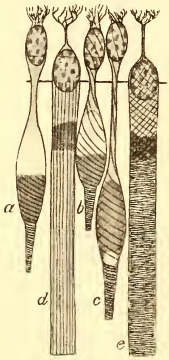

Fig. 2.

erkennen (Fig. 2*a*); wie ich mir deren Fortsetzung vitrad denke, habe ich in Fig. 2*b* angedeutet.

Weit mehr Schwierigkeiten bereitet die Analyse der Stäbchen des Frosches. Daß die Querstreifung, die man färberisch mit Leichtigkeit an dem Außenglied erhalten kann, nicht als Ausdruck der Plättchenstruktur desselben gedeutet werden darf, geht daraus hervor, daß sich diese Querstreifen häufig unter spitzem Winkel kreuzen; da sie dabei in ihrer geraden Richtung durchaus nicht gestört werden, rechtfertigt nichts die Annahme, die Plättchen seien hier »in Unordnung geraden«. Dagegen können sich kreuzende Fibrillen leicht solche Bilder liefern. Krause gibt ja an, in den Außengliedern der Stäbchen von *Rana* spiralige Fibrillen nachgewiesen zu haben; aber die Abbildung, die er gibt (1895, Taf. VII, Fig. 51 *B*) weist auf so starke Veränderungen im Bau des Gebildes hin, daß man solchen Bildern kaum eine Beweiskraft zuerkennen kann. Jedenfalls läßt sich das Bild, wie ich es in Fig. 2*e* wiederzugeben versucht habe, am leichtesten erklären durch die Annahme von Spiralfibrillen, die unter der Hüllmembran entweder in entgegengesetzter Richtung zueinander verlaufen, oder deren Aufwindung unregelmäßig ist. Im Innengliede gelingt es eher, Andeutungen spiralig verlaufender Fibrillen wahrzunehmen, sowohl in dem dunkler färbbaren skleralen als in dem helleren vitralen Abschnitt; aber auch hier bleibt es bei mehr oder minder deutlichen Andeutungen, und nur deren häufige Wiederkehr kann uns einigermaßen überzeugen.

An den Zapfen der Retina einer Seeschildkröte (*Thalassochelys*) ist in sehr vielen Fällen mit überzeugender Deutlichkeit der Nachweis möglich, daß in den Außengliedern spiralig gewundene Fäden, etwa drei an der Zahl, dicht unter der Hüllmembran verlaufen. Dagegen habe ich mich bei diesem Objekt vergeblich abgemüht, an den Innengliedern diese Fibrillen weiter zu verfolgen. Den einzigen greifbaren Hinweis darauf, daß auch dort solche Fibrillen vorhanden sind, findet man bei solchen Zapfen, wo die Membrana limitans externa eine scharfe Einschnürung hervorruft: man sieht hier Fibrillen schräg durch diese eingeschnürte Stelle verlaufen, also von der einen Seite des Kerns zur entgegengesetzten Seite des Zapfens (Fig. 3*c*). Auch das vitrale Ende der Sehzellen bietet Anhaltspunkte für die Annahme spiralig verlaufender Fibrillen: geht vom Kern aus, wie dies meist der Fall ist, eine Faser bis zur dendritischen Endausbreitung (Fig. 3*a*, *b*),

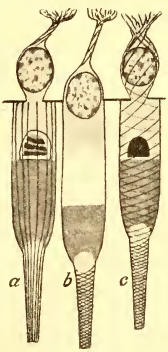

Fig. 3.

so erkennt man leicht an ihr eine spiralige Drehung, als ob sie aus so verlaufenden Fibrillen zusammengedreht wäre; ist jedoch der Kern weiter vitrad gelegen (Fig. 3*c*), so hat der innerste Teil der Sehzelle eine sanduhrförmige Gestalt: zwischen Kern und Endbäumchen ist die Zelle eingeschnürt, ein Verhalten, das sich leicht durch die Annahme von spiralig um den Kern bis in das Endbäumchen verlaufenden Fibrillen erklären läßt. In Fig. 3*c* habe ich dargestellt, wie ich mir den Verlauf der Neurofibrillen in diesen Zapfen vorstelle.

Die hier geschilderten Fibrillenbildungen sind sämtlich durch ihren spiraligen Verlauf in der Peripherie der Sehzellen charakterisiert, und lassen sich, wenigstens teilweise, über die ganze Ausdehnung dieser Zellen nachweisen. Daneben finden sich noch andre Systeme fibrillärer Bildungen, welche ganz oder doch nahezu parallel mit der Achse der Stäbchen und Zapfen auf deren Oberfläche hinziehen; es sind die Gebilde, die in Fig. 1*a*, 2*d* und 3*a* dargestellt sind. Sie sind schon lange bekannt, wenn auch meist nicht in ihrer ganzen Erstreckung gesehen. Ich konnte sie bei den Zapfen von *Chondrostoma* und *Thalassochelys*, sowie bei den Stäbchen von *Rana* von der Membrana lim. ext. bis zum skleralen Ende der Sehzellen nachweisen und bei den Zapfen von *Rana* wenigstens an den Innengliedern erkennen. Sie liegen der Hüllmembran der Stäbchen und Zapfen dicht an und bleiben mit ihr vereinigt, wenn sie sich abhebt, so daß man in ihnen vielleicht gar keine gesonderten Fibrillen, sondern streifenförmige Verdickungen der Membran zu sehen hat. Dafür spricht auch, daß sie sich nicht weiter erstrecken als diese Hüllmembran: sie hören an der Membr. lim. ext. auf und können nie über dieselbe hinaus verfolgt werden. K. C. Schneider (1902) hat geglaubt, sie beim Frosch über die ganze Sehzelle verfolgen zu können und hat sie daher für die Neurofibrillen dieser Zelle erklärt; ich glaube jedoch, daß an den vitralen Teilen der Sehzelle die aufgefaserten, die Zellkörper oft umfassenden Enden der Müllerschen Stützfasern ihm Fortsetzungen jener Fibrillen vorgetäuscht haben.

Ich bin mir wohl bewußt, daß die hier dargelegten Ergebnisse stellenweise recht lückenhaft sind und muß um Entschuldigung bitten, daß ich mit solchem Stückwerk vor Sie hintrete. Aber diese spärlichen Befunde sind das Resultat anstrengender Untersuchungen, die durch länger als ein Jahr fortgesetzt wurden. Mit völliger Sicherheit glaube ich Sie durch die Demonstrationen von dem Vorhandensein der spiraligen Fibrillen im Außenglied der Stäbchen und Zapfen überzeugen zu können. Die Fortsetzung dieser Fibrillen auf das Innenglied kann ich mit einiger Sicherheit nur bei den Stäbchen von *Chondrostoma* und den Zapfen von *Rana* zeigen. Die andern

Anhaltspunkte für meine Anschauungen lassen sich meist nur bei eingehendem und wiederholtem Studium der Präparate erkennen; aber sie deuten alle nach der gleichen Richtung und stützen sich somit gegenseitig. Viel weiter, glaube ich, werden wir nicht kommen, so lange nicht eine Methode gefunden wird, die auch hier eine elektive Färbung der Neurofibrillen gestattet. Aber gerade deshalb halte ich es für angelegt, durch Veröffentlichung dessen, was ich bisher erreicht habe, weitere Untersuchungen zu veranlassen. Was einem allein nicht gelingt, glückt einem unter vielen.

Wenn aber die hier geschilderte Auffassung vom Bau der Sehzellen bei den Vertebraten sich als begründet erweist, so lassen sich daraus mannigfache wichtige Folgerungen ziehen. Soviel erscheint zunächst sicher, daß man nicht die Stäbchen und Zapfen der Wirbeltiere, ebensowenig wie die Stäbchen der Wirbellosen, als Cuticularbildungen oder Abscheidungsprodukte ansehen darf, wie dies von vielen maßgebenden Forschern (Hensen, Schwalbe, Rauber, Gegenbaur, Wiedersheim) geschehen ist, auch nicht nur ihre Außenglieder. Es ist meines Erachtens zu viel behauptet, wenn W. Krause (1895) sagt, »daß die Präexistenz einer Plättchenstruktur der Außenglieder der Froschstäbchen auf einer Täuschung« beruhe. Im Bau der axialen Stützsubstanz, um welche die Fibrillen herumgewickelt sind, werden sich wahrscheinlich präformierte Verhältnisse finden, welche als Grund für den Plättchenzerfall anzusehen sind; aber als das Wesentliche haben wir nicht diese axiale Substanz, sondern die Neurofibrillen zu betrachten.

Es ist nun sehr wohl die Möglichkeit vorhanden, daß die Neurofibrillen, welche in einem Zellenteil nebeneinander verlaufen, gegenseitig isoliert sind. Wir kennen unipolare Nervenzellen, bei denen die zu- und abführenden Fibrillen durch ein den Kern umspinnendes Fibrillennetz verbunden sind; diese Verbindung wird uns nur dann verständlich, wenn sie auch wirklich von der Reizwelle durchlaufen wird und diese nicht schon vorher von der einen auf die andre Fibrille überspringt. Es ist also sehr wohl möglich, daß die zwei oder mehr Fibrillen in einem Stäbchen oder Zapfen gesondert rezipierende Elemente sind. Jede Theorie des Farbensehens, sowohl die Young-Helmholtzsche wie die Heringsche, verlangt das Vorhandensein mehrerer qualitativ verschiedener Rezeptionselemente; wenn aber eine Sehzelle nur ein solches Element vorstellt, so kommt man zu dem Widerspruch, daß zu dem Zustandekommen eines einheitlichen Eindrucks eines in einer Mischfarbe gefärbten Punktes mehrere, eventuell weiter voneinander entfernte Sehzellen notwendig seien. Es ist daher schon von physiologischer Seite (z. B. Bunge) postuliert worden, daß

in einer Sehzelle mehrere Rezeptionselemente enthalten seien. Die Histologie hätte jetzt wenigstens den Anfang eines solchen Nachweises geliefert. Hier liegt das Feld, wo fernere Fortschritte in der Lehre vom Farbensehen zu machen sind, wo die beiden getrennt marschierenden Fächer vereint schlagen können. Wenn diese Elemente der Sehzellen genauer bekannt sein werden, dann läßt sich vielleicht durch die histologische Untersuchung der Retina von Farbenblinden die Probe auf unsre Auffassungen vom Farbensehen machen.

Ritter betont, daß das Vorhandensein von Spiralfäden in den Außengliedern sowohl der Stäbchen wie der Zapfen in der Vogelretina eine bisher ungeahnte Übereinstimmung im Bau dieser Elemente enthülle. Aber auf der andern Seite wird auch auf die Unterschiede derselben einiges neue Licht geworfen. Sowohl in den Stäbchen wie in den Zapfen können mehrere rezipierende Elemente vorhanden sein, wie die Untersuchung der Sehzellen von *Chondrostoma* lehrt. Aber bei den Stäbchen werden in dem Endknopf der Stäbchenfaser diese Elemente wieder zusammengefaßt, bei den Zapfen dagegen weichen in der Endstrahlung die einzelnen Neurofibrillen dendritisch auseinander, und es ist eine gesonderte Weiterleitung der einzelnen Reize möglich. Viele Momente sprechen nun für die Annahme, daß die Zapfen die farbenrezipierenden Elemente der Retina sind. Dazu stimmt diese ihre Eigentümlichkeit; denn die für die verschiedenen Wellenlängen des Lichtes abgestimmten Rezeptionselemente können hier die gesonderten Reize gesondert weitergeben. Auf der andern Seite können wir annehmen, daß sich die größere Reizbarkeit der Stäbchen gegenüber den Zapfen, wie eine solche vielfach angenommen wird, damit erklärt, daß hier im Endknopf der Stäbchenfaser mehrere Reize von gesonderten Fibrillen vereinigt werden und dadurch die Reizschwelle des weiterleitenden Nervenelementes auch dann noch erreicht wird, wenn der einzelne Reiz hierfür zu gering wäre, was dagegen bei der gesonderten Leitung im Zapfen nicht der Fall ist.

Das sind theoretische Erwägungen, welche zeigen, welch wichtige Folgerungen bei weiterem Ausbau der vorgetragenen Befunde sich voraussichtlich ergeben werden.

Literatur-Verzeichnis.

V. v. Ebner, 1902, A. Köllikers Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. Aufl. 3. Bd. p. 820.

R. Greeff, 1900, Die mikroskopische Anatomie des Sehnerven und der Netzhaut. In: Handbuch der Augenheilkunde von Graefe-Saemisch. 2. Aufl. I. Bd.

W. Krause, 1892, Die Retina III. In: Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 9. p. 206.

W. Krause, 1895, Die Retina, Nachträge. Ebenda Bd. 12. p. 176 ff.
C. Ritter, 1891, Zur Histologie der Zapfen der Fischretina. Ebenda Bd. 8. p. 128—134.
—— 1891, Studien über die Stäbchenschicht der Vögel. Ebenda Bd. 8. p. 241—249.
K. C. Schneider, 1902, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. p. 798.
M. Schultze, 1871, Die Retina. In: Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben, Kap. XXVI.

Diskussion:

Herr Geheimrat F. E. Schulze fragt, ob die spiralige Windung immer eine gleichsinnige, etwa im Sinne der Mechanik links gewundene sei.

Herr Professor Hesse:

Die Spiralen sind nicht in allen Stäbchen und Zapfen gleichsinnig gewunden; aber nur bei den Stäbchen von *Rana* möchte ich entgegengesetzt gewundene Spiralen im gleichen Stäbchen nebeneinander annehmen.

Herr Dr. Neumayer:

a) Aus dem Vortrag des Herrn Prof. Hesse ist zu entnehmen, daß er die von ihm mit dem Heidenhainschen Eisenlackhämatoxylin dargestellten Fibrillen für Neurofibrillen hält. Ich erlaube mir die Frage, ob es Vortragendem gelungen ist, in Elementen der Retina, wo wir bis jetzt mit Sicherheit Fibrillen wissen, als Kontrolle diese Elemente nachzuweisen.

b) Von besonderem Interesse wäre es zu wissen, ob Vortragendem der Nachweis derartiger Fibrillen in den Landoltschen Keulen gelungen ist.

Herr Professor Hesse:

Mit Eisenhämatoxylin habe ich zwar nicht in den Sehnervenfasern bei Wirbeltieren, wohl aber in Nervenfasern von Hirudineen die Neurofibrillen mit großer Deutlichkeit darstellen können.

Herr Prof. Bütschli richtet an den Herrn Vortragenden die Anfrage, ob er besondere Beweise dafür habe, daß die von ihm erwiesenen spiralen und gekreuzt spiralen Strukturen wirklich fibrillärer Natur seien. Er (B.) habe nämlich in Kugeln, die in den Retinazellen des *Nautilus* sich finden, ebenfalls spiral gekreuzte Strukturen beobachtet, die sich jedenfalls nicht in dieser Weise deuten ließen. Auch sei er der Meinung, daß sich spirale und namentlich auch spiral gekreuzte Strukturen in einer von ihm früher dargelegten Weise aus alveolären ableiten lassen und daß das immerhin eine gewisse Berücksichtigung verdiene. —

Herr Prof. Hesse:

Für die Natur der Spiralbildungen als Neurofibrillen spricht ihre Kontinuität; zugleich wird diese Anschauung gestützt durch den Vergleich mit den Verhältnissen bei Wirbellosen, besonders die Anwesenheit deutlichster Fibrillen in den Stäbchen von Cephalopoden und polychäten Anneliden (spez. Alciopiden), welche sich bis in die Nervenfasern dieser Sehzellen verfolgen lassen.

Vortrag des Herrn Dr. E. Teichmann (Marburg) über:

Die frühe Entwicklung der Cephalopoden.

Mit 11 Figuren im Text.

Die ersten Vorgänge in der Entwicklung der Cephalopoden sind durch die bisher veröffentlichten Arbeiten nicht befriedigend klar gestellt worden. Wie bekannt, ist die Keimscheibe dieser Tiere bis zu einem gewissen Moment einschichtig. Dann erscheint an ihrer Peripherie eine zweite, untere Schicht von Zellen, die gegen den animalen Pol des Keimes vorrücken. Diese Zellschicht wird von fast allen Autoren als Mesoderm angesprochen: aus ihr sollen sich, mit Ausnahme der rein ektodermalen Bildungen, sämtliche Organe differenzieren, insbesondere soll also der Mitteldarm mesodermalen Ursprungs sein (Bobretzky, Faussek). Etwas anders formuliert Korschelt seine Ansicht. Er hält jene untere Zellenmasse für noch nicht völlig differenziert und nennt sie Meso-Entoderm. Aus diesem Meso-Entoderm läßt er durch Differenzierung seiner untersten, dem Dotter unmittelbar aufliegenden Zellen die Mitteldarmplatte hervorgehen; indem er ferner das Epithel, welches den Dotter überzieht, aus eben diesen untersten Zellen des Meso-Entoderms ableitet, stellt er eine ideelle Kontinuität zwischen Mitteldarm und Dotterepithel her und faßt den ganzen Vorgang als eine allerdings ungewöhnliche Form der Entodermbildung auf.

Auch die andern Autoren betrachten nach Vialletons Vorgang das Dotterepithel als Entoderm. Da nämlich die ganze zwischen Ektoderm und Dotterepithel liegende Zellenmasse für mesodermal gehalten wurde, blieb gar nichts andres übrig, wenn man nicht eine Entwicklung ohne jedes Entoderm annehmen wollte. Freilich wird das Dotterepithel mit dem Dotter von dem Embryo im Laufe seiner Entwicklung vollständig resorbiert, so daß also ein bleibendes Entoderm doch nicht vorhanden ist.

Durch eingehendes Studium der jungen Entwicklungsstadien von *Loligo vulgaris* bin ich nun zu einer völlig andern Auffassung

gekommen. Bevor aber diese in den Hauptzügen dargelegt wird, seien einige Bemerkungen vorausgeschickt, aus denen sich die Ursachen des bisherigen Mißerfolgs der Forschung entnehmen lassen werden. Die Untersuchungen treten erst dann sicher auf, wenn sie sich mit Embryonalzuständen zu beschäftigen anfangen, die durch das plastische Hervortreten gewisser Anlagen eine genaue Orientierung des Cephalopodenkeimes ohne weiteres gestatten. Es handelt sich hierbei um die Anlagen der Kiemen, der Trichterfalten, der Arme und um die Mundöffnung. Aber lange bevor dieser Zustand erreicht wird, ist eine sichere Orientierung des Keimes möglich. Das ist von der Forschung bisher übersehen worden. — Sodann verlangt eine Untersuchung der ersten Entwicklungsvorgänge bei *Loligo* ein besonders reiches und gut konserviertes Material. Dieses zu gewinnen erfordert aber viel Zeit und Sorgfalt, da gerade die jungen, wenig entwickelten Keime viel schwieriger ohne Verletzungen aus ihren Hüllen herauszupräparieren sind als die älteren. Dank Herrn Prof. Korschelts gütigem Entgegenkommen stand mir eine große Zahl von Embryonen jeden Alters zu unumschränkter Verfügung. Schließlich darf nicht verschwiegen werden, daß die jungen *Loligo*-Keime der technischen Behandlung erhebliche Schwierigkeiten entgegenstellen. Wegen des reichen und in diesen Stadien sehr spröden Dotters gelingt es nur geduldigster Sorgfalt, zu brauchbaren Präparaten zu gelangen. Die Erfahrungen, die hier wohl keinem erspart bleiben, mögen manchen von einer genauen Untersuchung der ersten, doch so wichtigen Entwicklungsvorgänge unsres Tieres abgeschreckt haben.

Ich wende mich nun zu einer Schilderung dessen, was ich beobachtet habe[1]. Die einschichtige Keimscheibe bezeichnet den Abschluß der im besonderen Sinne sogenannten Furchungsperiode. Über den kontinuierlichen Rand sind einzelne Zellzüge vorgeschoben, deren äußerstes Glied sich ohne scharfe Abgrenzung in den Dotter verliert, wie das schon von Vialleton und Watasé beschrieben worden ist. Unmittelbar auf diesen Zustand folgt die von den Autoren erwähnte Zellwucherung. Sie geht am Rande der Keimscheibe vor sich, indem hier Zellen aus der äußeren Schicht in das Innere eintreten. Die erste Folge ist die, daß die vorgeschobenen Zellen den Zusammenhang mit der Keimscheibe verlieren und völlig isoliert werden. Man sieht denn auch auf Oberflächenbildern dieses Stadiums Zellen auf dem Dotter liegen, die keinerlei rückwärtige Verbindung mit dem großen

---

[1] Diese Veröffentlichung soll durchaus den Charakter einer vorläufigen Mitteilung tragen. Der strenge und ausführliche Beweis wird an andrer Stelle und in größerem Zusammenhange erfolgen.

Zellkomplex aufweisen. Während nun die peripherische Zellwucherung vor sich geht, lagern sich die vorgeschobenen Zellen tiefer in den Dotter hinein, indem ihre Kerne dabei bedeutend an Umfang zunehmen und eine Auflockerung ihrer chromatischen Bestandteile erkennen lassen. Aus diesen Zellen geht das Dotterepithel hervor. Wenn nämlich die äußere Schicht, die in ihrem Vordringen durch die Abgabe der die untere Schicht konstituierenden Elemente aufgehalten wurde, nun wieder schneller dem vegetativen Pol zuwächst, so muß sie die in den Dotter eingesenkten Zellen überwachsen. Fig. 1 und 2 zeigen wie dies geschieht. In Fig. 1 sieht man eine

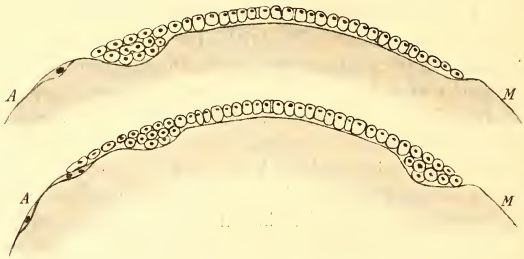

Fig. 1 und 2. A = Afterseite. M = Mundseite.

solche vorgeschobene Zelle, die mit der Keimscheibe nicht mehr verbunden ist. In Fig. 2 wird sie gerade überwachsen, während eine zweite weiter gegen den vegetativen Pol vorgerückte diesem Schicksal noch entgegensieht. Diese Zellen wandern dann gegen den animalen wie auch den vegetativen Pol und umziehen schließlich den ganzen Dotter. Auf diese Art kommt das Dotterepithel zu stande, wie es Vialleton bereits vermutet hatte, ohne daß es ihm aber geglückt wäre, eine Zelle im Moment des Überwachsenwerdens zu Gesicht zu bekommen. Auf mancherlei interessante Einzelheiten kann hier nicht näher eingegangen werden. Genug, daß hiermit der Ursprung der Dotterepithelzellen aus den vorgeschobenen Zellen der einschichtigen Keimscheibe definitiv festgestellt ist.

Ich komme nun auf ein weit wichtigeres Moment zu sprechen, als es die Entstehung der Dotterepithelzellen ist. Alle Autoren geben an, daß die Zellwucherung im ganzen Umfange der Keimscheibe gleichzeitig und gleichmäßig vor sich gehe. Dies ist nicht der Fall. Wenn man die Oberflächenbilder junger Stadien studiert, so sieht man, daß sich die Stellen, an denen mehrere Zellen über-

einander liegen, von denen, wo nur eine einfache Schicht vorhanden ist, deutlich abheben. Bei Keimen des hier in Betracht kommenden Alters gewahrt man nun, daß die mehrschichtige Zone nicht, wie es die bisherige Auffassung verlangen würde, einen geschlossenen, sondern einen offenen Ring bildet, und zwar einen solchen, der sich gegen die freien Enden verjüngt. Es geht daraus hervor, daß die Zellwucherung nicht gleichzeitig und gleichmäßig am ganzen Rande der Keimscheibe vor sich geht, sondern daß sie in einer bestimmten Region beginnend allmählich erst die dieser gegenüberliegende Stelle erreicht. Die dadurch geschaffene Marke erhält sich bis zu dem Stadium, in dem das äußere Hervortreten von Organanlagen die Lage des Embryos bestimmbar macht. Wie das geschieht, ist aus den schematischen Figuren 3 und 4 zu ersehen. In Fig. 3 ist der die

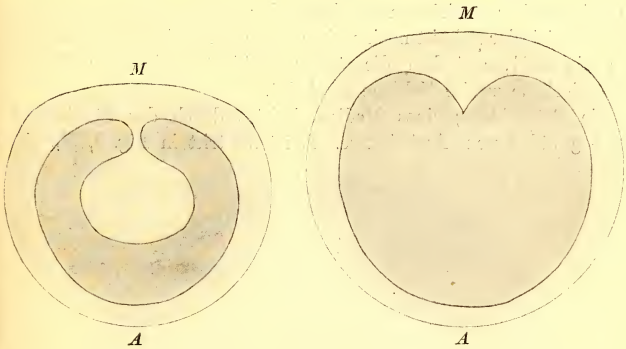

Fig. 3. Fig. 4.

A = Afterseite. *M* = Mundseite.

untere Zellschicht charakterisierende Ring noch offen. Die Zellwucherung ist an der mit *A* bezeichneten Stelle am mächtigsten, sie hat in dieser Region eingesetzt. Der Ring schließt sich dann und indem die Zellen mehr und mehr gegen den animalen Pol vordringen, entsteht unter der äußeren eine zweite kontinuierliche Lage von Zellen (Fig. 4). Aber auch jetzt noch ist die Seite, wo vorher die Öffnung des Ringes war, deutlich markiert; es bleibt dort ein winkliger Einschnitt von den Zellen der zweiten Schicht frei, bis auch dieser allmählich verschwindet. Dann aber ist die Anlage der schon erwähnten Organe so weit gediehen, daß sie äußerlich hervortritt und über die Lage des Keimes keinen Zweifel mehr erlaubt: Die Seite, auf der die Zellwucherung einsetzt und die demgemäß vor der ihr gegenüberliegenden stets etwas voraus ist, ergibt sich als

die des künftigen Afters, die andre als die des künftigen Mundes. So ist es nun möglich geworden, die Bilateralität des Embryos bis hinauf zu dem Moment zu verfolgen, wo aus der einschichtigen Scheibe eine mehrschichtige wird und demgemäß den Keim von diesem Stadium an während der ganzen Zeit, wo er äußerlich glatt erscheint, mit vollkommener Sicherheit zu orientieren.

Schnitte durch nach diesen Befunden eingebettete Embryonen brachten die erwartete Bestätigung. In Fig. 1 ist ein, wie nunmehr gesagt werden darf, medianer Schnitt durch ein etwa der Fig. 3 entsprechendes Stadium abgebildet. Auf der Afterseite ist eine Anzahl der eingewucherten Zellen sichtbar, während auf der Mundseite noch die äußere Schicht allein vorhanden ist. Ein mehr seitlich geführter Sagittalschnitt würde ungefähr der Fig. 2 entsprechen, wenn man sich die bei *A* weiter vordringenden Zellen der äußeren Schicht wegdenkt. Entfernt sich der Schnitt noch weiter von der Medianebene, so erhält man ein Bild, auf dem die äußere Schicht und unter ihr eine kontinuierliche zweite Zelllage erscheint.

Die Betrachtung eines Medianschnittes durch das Stadium der Fig. 4 gewährt neue Aufschlüsse. Zunächst tritt in Fig. 5, die einen

Fig. 5. *A* = Afterseite. *M* = Mundseite.

solchen Schnitt wiedergiebt, deutlich hervor, daß die untere Zellschicht auf der Mundseite hinter dem Rande der inzwischen weit über den Dotter hinabgewachsenen äußeren Lage mehr zurück-

geblieben ist wie auf der Afterseite. Auf seitlichen Sagittalschnitten würde der Unterschied der beiden Seiten sich um so mehr ausgleichen, je weiter sich die Schnitte von der Medianebene entfernen. Diese Sachlage entspricht also durchaus dem, was die Oberflächenbilder wahrscheinlich machten. Der winklige Einschnitt, der sich auf diesen hervorhob, ist noch nicht von Zellen der unteren Lage ausgefüllt, die Mundseite ist gegenüber der Afterseite in der Entwicklung zurück. — Ein andres Moment verleiht diesem Stadium besondere Bedeutsamkeit. Wir haben hier nämlich einen zweifellos zwei-, aber nicht mehrschichtigen Keim vor uns. Auch dieser Umstand ist von der Forschung nicht beachtet worden. Wie Fig. 5 zeigt, liegt unter der äußeren einreihigen Zellschicht eine zweite, die ebenfalls durchgehends nur aus einer einzigen Zelllage besteht. Die Zellen, die im Beginn ihrer Einwucherung aus dem Blastoderm zu mehreren übereinander gelagert waren, ordnen sich also im weiteren Verlauf zu einer Reihe an, und es ist nicht richtig, wenn man behauptet hat, die untere, als Mesoderm betrachtete Zelllage sei von vornherein mehrschichtig. Die Forscher haben sich durch das Bild, welches die Anfangsstadien der Wucherung boten, täuschen lassen. Indem die Verlagerung der Zellen aus dem Blastoderm in das Innere gegen den Dotter hin in schneller Aufeinanderfolge vor sich ging und die verlagerten Zellen sich weiter vermehrten, mußten sie sich übereinander legen. Aber Fig. 5 beweist, daß das nur ein provisorischer Zustand ist, aus dem sie sich zu vollkommener Einreihigkeit anordnen. Wir stehen also hier einer ganz regulären, aus zwei einfachen Zellschichten gebildeten Entwicklungsstufe der Cephalopoden gegenüber, und es erhebt sich die Frage, woher kommt nun die von allen Forschern auf späteren Stadien konstatierte Mehrschichtigkeit, da sie auf die Mehrschichtigkeit jener ersten Zellwucherung nicht zurückgeführt werden kann?

Ich glaube auch diese Frage beantworten zu können. Ein Befund, den ich wiederum als neu bezeichnen darf, vermittelte die richtige Erkenntnis. Auf Sagittalschnitten durch spätere Stadien, wo der Vorderdarm schon tief eingesenkt ist und die Ränder der Schalendrüse sich schon nahe zueinander geneigt haben, fiel mir regelmäßig eine Gruppe von Zellen auf, die genau über der Stelle lag, wo sich nach Korschelts Befund der Mitteldarm anlegt. Diese Zellen, ausgezeichnet durch Größe ihres Leibes und Kernes, bildeten eine schöne gegen die Umgebung durch ihre Helligkeit scharf abstechende Gruppe, die sich mühelos auf allen Präparaten dieser und älterer Entwicklungsstufen wiederfinden ließ. Es konnte nicht zweifelhaft sein, daß es sich um die Genitalanlage handelte. Warum Faussek, der Keime

dieses Alters eingehend untersucht hat, sie nur auf Querschnitten und auch da nicht mit der wünschenswerten Deutlichkeit nachweisen konnte, ist nicht recht verständlich. Wenn der Sagittalschnitt, den er in seiner Fig. 14 abbildet, auch nur einigermaßen median geführt ist, so muß jene Zellgruppe auf ihm vorhanden sein. Aber vielleicht hat die von ihm angewandte Konservierungsmethode den Unterschied zwischen ihr und ihrer Umgebung verwischt. — Ich versuchte nun diese Zellen in jüngere Stadien zurückzuverfolgen. Dabei kam es mir zu statten, daß ich jeden Embryo ohne weiteres orientieren konnte. Denn da die Genitalzellen in den älteren Keimen, bei denen ich ihrer zuerst gewahr geworden war, in der Mittelebene lagen, so war zu vermuten, daß sie auch bei jüngeren dort zu treffen sein würden. So kam alles darauf an, möglichst genaue Medianschnitte herzustellen. Hier bewährte sich nun meine Orientierungsmethode durchaus. Es

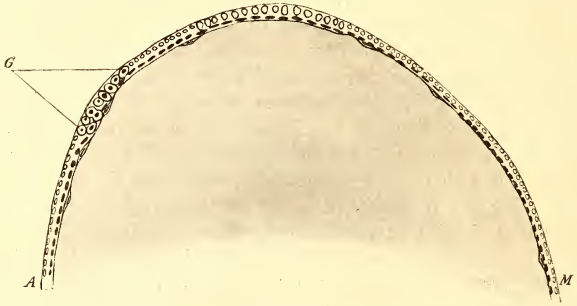

Fig. 6. A = Afterseite. M = Mundseite. G = Genitalanlage.

gelang mir, die Genitalzellen bis an die Grenze des zweischichtigen Keimes zu verfolgen. Der Embryo, durch dessen Medianebene der Fig. 6 abgebildete Sagittalschnitt geführt ist, war äußerlich noch ganz glatt. Der Schnitt zeigt, daß er dem zweischichtigen Stadium der Fig. 5 ganz nahe stand: überall sind die zwei Zelllagen zu sehen. Nur an einer Stelle wird deren regelmäßige Anordnung durchbrochen, indem hier die großen hellen Genitalzellen aus der äußeren Schicht herauszutreten im Begriffe sind. Und gehen wir um zwei, drei Schnitte weiter seitlich, so finden wir zwischen vereinzelten Genitalzellen andre, viel kleinere Zellen sich aus der äußeren Schicht herauslösen. Auf einem um weniges älteren Stadium sehen wir dann diese kleineren Zellen bereits neben der Genitalanlage und über sie hinaus gegen den Pol, wo sich die Schalendrüse zu differenzieren beginnt, vorgedrungen, indem sie hier eine deutlich zu unterscheidende dritte

Schicht bilden (Fig. 7*a*). In allen übrigen Teilen besteht der Embryo noch durchweg aus zwei Schichten. Immerhin haben sich jene mit den Genitalzellen auftretenden kleineren Zellen nicht nur gegen den

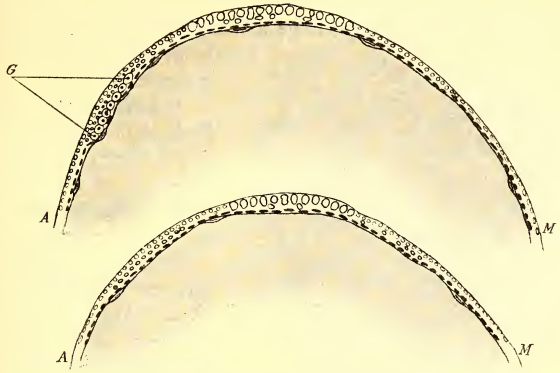

Fig. 7*a* und *b*. *A* = Afterseite. *M* = Mundseite. *G* = Genitalanlage.

Pol, sondern auch nach den Seiten schon vorgeschoben. Fig. 7*b* ist ein um etwa 100 μ weiter seitlich geführter Schnitt durch denselben Embryo, aus dem Fig. 7*a* stammt; auf ihm sind jene Zellen bereits auf der andern Seite der Schalendrüsenanlage angelangt. Das nächste Bild (Fig. 8) stellt einen Medianschnitt durch ein wiederum

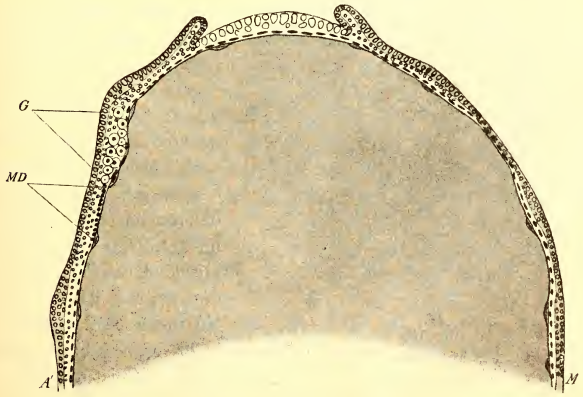

Fig. 8. *A* = Afterseite. *M* = Mundseite. *G* = Genitalanlage. *MD* = Mitteldarmanlage.

etwas älteres Stadium dar; die Ränder der Schalendrüse haben sich etwas vorgewulstet, die Mundöffnung ist aber noch nicht gebildet; der Schnitt zeigt, wie diese Zellen nun die ganze Schalendrüsenanlage umgeben haben. Während sie aber auf der Mundseite nur einen kleinen Raum ausfüllen, reichen sie auf der Afterseite bereits bis tief hinab an den Rand der Keimscheibe.

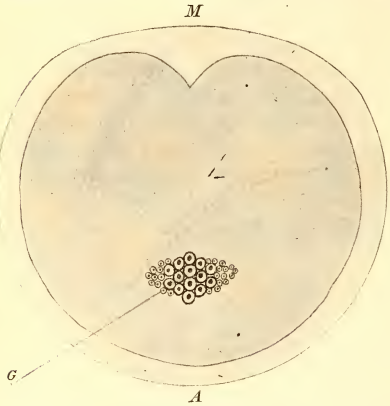

Fig. 9.

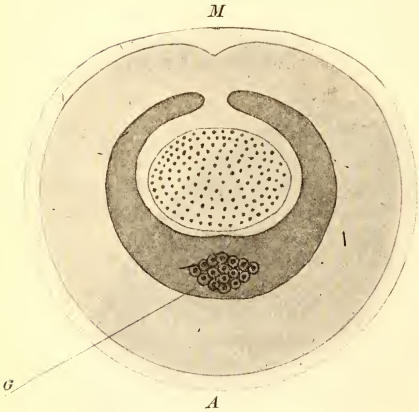

Fig. 10.
A = Afterseite. *M* = Mundseite. *G* = Genitalanlage.

Schematisierte Oberflächenbilder werden den Verlauf der eben beschriebenen Vorgänge verdeutlichen. Fig. 9 stellt einen Keim dar, den man nach äußerlicher Betrachtung für zweischichtig halten würde. Auf der Mundseite gewahren wir den winkligen Einschnitt, der von den Zellen der unteren Schicht noch freigeblieben ist. Auf der Afterseite treten eben die Genitalzellen und etwas seitlich von ihnen die kleineren Zellen der dritten Schicht auf. In Fig. 10 ist die Einwucherung dieser Zellen weiter fortgeschritten; sie geht von hinten nach vorn und zugleich gegen den animalen Pol zu vor sich. Diese Zellen bilden also hier, ganz wie die der ersten Einwanderung, einen nach der Mundseite offenen Ring (vgl. Fig. 3). Der mediane Schnitt durch dieses Stadium ist in Fig. 7a, ein mehr seitlich geführter in Fig. 7b wiedergegeben. In Fig. 10 ist die Schalendrüse, die sich eben anzulegen beginnt, eingezeichnet. Fig. 11 endlich zeigt den Ring um die Schalendrüse herum geschlossen, auf der

Afterseite breiter wie auf der Mundseite. Später unterwächst diese Zellschicht dann auch die Schalendrüse selbst, womit die Form des Ringes in die einer Kalotte übergeht.

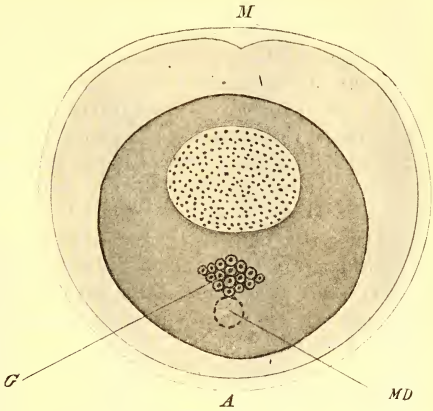

Fig. 11.
A = Afterseite. M = Mundseite. G = Genitalanlage. MD = Mitteldarmanlage.

Werfen wir nun noch einmal einen Blick auf Fig. 8. Wir sehen hier die mittlere, zeitlich dritte Zellschicht in breiter Ausdehnung. In ihr liegt die charakteristische Gruppe der Genitalzellen vom Dotter durch einige sehr flach gedrückte Zellen der untersten (zweiten) Schicht getrennt. Unmittelbar unter der Genitalanlage sehen wir die Zellen der unteren Schicht eine gedrängtere, wir dürfen sagen epithelartige Form annehmen. Dies ist die Anlage des Mitteldarms, die von Korschelt zuerst, freilich auf einem späteren Stadium gesehen worden ist. Wenn es nun nicht geglückt ist, die Kontinuität zwischen den Zellen der Mitteldarmanlage und denen der unteren Schicht herzustellen, so ist zuzugeben, daß das allerdings auf Schwierigkeiten stößt. Die unmittelbar über der Mitteldarmanlage befindliche breite Masse der Genitalzellen bringt nämlich eine solche Abflachung der zwischen ihr und dem Dotter liegenden Zellen zu stande, daß die untere Schicht an dieser Stelle scheinbar unterbrochen wird. Bei genauem Zusehen jedoch findet man zwischen Dotter und Genitalanlage einzelne langgestreckte, tiefer gefärbte Kerne, die zweifellos der unteren Zellschicht angehören. Sie beweisen, daß diese tatsächlich kontinuierlich in die Mitteldarmanlage übergeht.

Es bleibt nun noch übrig, in einem kurzen Rückblick anzudeuten, in welcher Weise die geschilderten Vorgänge aufzufassen sein dürften. Wie wir sahen, kommt es nach der ersten Zelleinwucherung zur Ausbildung eines zweischichtigen Keimes. Aus der unteren Schicht differenziert sich der Mitteldarm und seine Anhänge. Wir müssen also diese, bisher als Mesoderm oder Meso-Entoderm angesprochenen Zellen Entoderm nennen, und wir dürfen sagen, daß dasselbe durch eine vom analen gegen den oralen Rand der

Keimscheibe fortschreitende Zellwucherung zu stande kommt. Der Darm ist demnach rein entodermalen Ursprungs. — Wir sahen ferner, wie wiederum von der Afterseite her die Genitalanlage und mit ihr eine mittlere Schicht aus der äußeren hervorgeht, und wir werden nicht zögern, diese mittlere Zellschicht als Mesoderm und nun auch die äußere als Ektoderm zu bezeichnen. Das Dotterepithel kann nach alledem auf den Namen Entoderm keinen Anspruch machen; es ist als eine direkt aus dem Blastoderm hervorgehende Hilfsbildung zu betrachten, die an dem Aufbau des Embryos nur mittelbar teilnimmt und nach geleistetem Dienst wieder verschwindet.

Damit ist nun die Ausnahmestellung, die die Cephalopodenentwicklung in ihren Anfangsstadien einnahm und die noch kürzlich von Garbowski in seinen morphogenetischen Studien für seine Zwecke in Anspruch genommen wurde, bedeutend eingeschränkt, um nicht zu sagen beseitigt.

Diskussion:

Herr Prof. Maas erwähnt, daß E. A. Minchin ebenfalls Oberflächenpräparate der Furchung der Cephalopoden bis zur Keimblätterbildung angefertigt habe. Dessen (nicht publizierte) Beobachtungen zeigen in Bestätigung der Teichmannschen Darstellung, daß die erste Anlage der Mehrschichtigkeit nicht in Kreisform, sondern in Hufeisenform geschieht, so daß danach eine Orientierung des Keimes möglich ist.

Zweite Sitzung.

Dienstag den 2. Juni Nachm. von 3 bis 5 Uhr.

Vortrag des Herrn Dr. Doflein (München) über:

Die Biologie der Tiefseekrabben.

(Manuskript nicht eingegangen.)

Herr Prof. F. E. Schulze (Berlin) macht im Anschluß zu dem Vortrag von Herrn Dr. Doflein auf die Arbeiten von Robert Schneider aufmerksam, welcher *Asellus* und *Niphargus* in verlassenen Bergwerken studierte und Reduktionen der Augen, speziell des Pigments derselben abhängig von der Zeit des Lebens im Dunkeln fand.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: 13

Autor(en)/Author(s):

Artikel/Article: Erste Sitzung 7-52